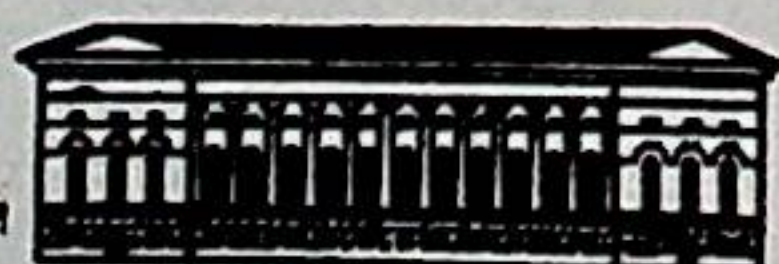
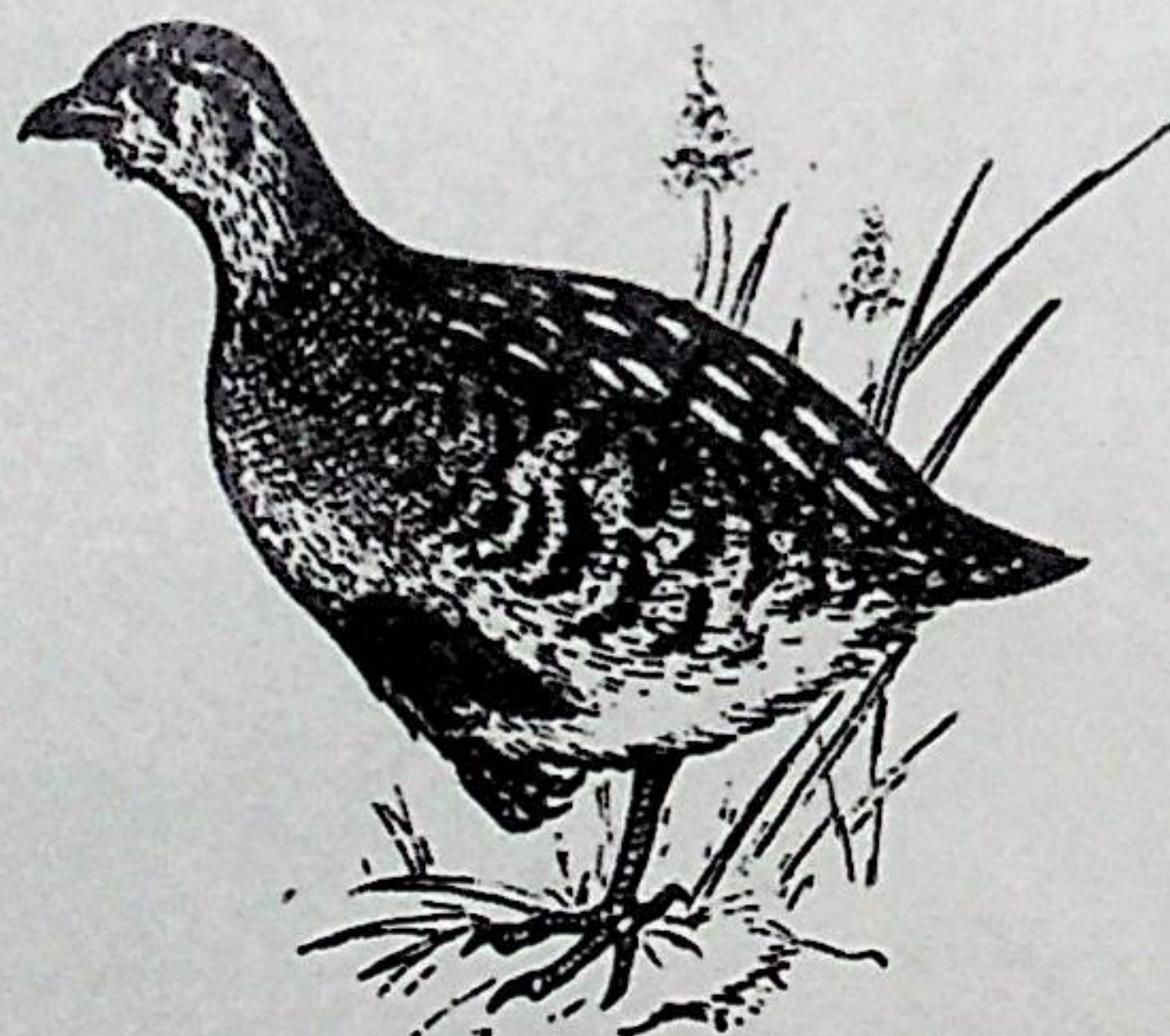


11-58
182

ISSN 0206—0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ,
ФАУНИСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ
ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ



7-58
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ 182

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ,
ФАУНИСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ
ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ Р. Л. ПОТАПОВА

ЛЕНИНГРАД
1988

ECOLOGICAL, FAUNISTIC
AND SYSTEMATIC STUDIES
OF PALAEARCTIC BIRDS

Edited by R. L. Potapov

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин,
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская,
В. А. Тряпцын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович (зам. редактора), С. Я. Цалолихин

Рецензенты:

М. Л. Яблонкевич, Ю. Б. Пукинский



Рисунок на обложке — Е. А. Павловой

ПРЕДИСЛОВИЕ

Очередной сборник (третий по счету) работ орнитологов Ленинградского отделения Всесоюзного орнитологического общества, развивает наметившиеся в первых выпусках традиции разнообразия обсуждаемых тем. Прежде всего, здесь представлены работы, затрагивающие различные проблемы популяционной экологии — территориальность (статья А. В. Бардина) и демографические параметры отдельных видов (статьи А. В. Бардина с соавторами, В. Г. Высоцкого, А. П. Шаповала). В других работах освещаются отдельные моменты биологии некоторых мало изученных видов (В. М. Лоскот, Р. Л. Потапов), даются новые орнито-географические материалы (В. Ю. Ильяшенко с соавторами) содержатся материалы по внутривидовой изменчивости (Е. А. Павлова). Наконец, статьи Г. Ф. Барышникова с О. Р. Потаповой и Л. А. Несова посвящены до сих пор весьма малочисленным в нашей стране орнитопалеонтологическим исследованиям.

За истекший 1987 г. орнитология нашей страны понесла тяжелую утрату, особо ощутимую для ленинградских орнитологов. Буквально за месяц до своего 85-летнего юбилея ушел из жизни один из старейших наших орнитологов, ученый с мировым именем, профессор Александр Иванович Иванов. Он стоял у истоков советской орнитологии вместе с такими общепризнанными корифеями, как Б. К. Штегман, Л. А. Портенко, Е. В. Козлова, П. В. Серебровский.

Путь А. И. Иванова в большую науку был далеко не простым и не легким. Несмотря на рано определившиеся орнитологические интересы, прошло довольно много времени, прежде чем он смог отдать все свои силы непосредственно орнитологическим исследованиям. А. И. Иванов родился в г. Уфе 30 октября 1902 г. После окончания средней школы он работал в г. Бийске в краеведческом музее, затем, после переезда в Ленинград, экскурсоводом на Саблинской научно-экскурсионной станции. Совмещая работу с учебой, он заканчивает Институт прикладной зоологии и фитопатологии, одновременно принимая деятельное участие в работе зоологических экспедиций. В 1925—1926 гг., работая в составе Якутской экспедиции АН СССР, он собирает богатые материалы по фауне птиц этой области и в 1929 г. публикует первую сводку

по птицам Якутии. Затем А. И. Иванов работал еще в целом ряде экспедиций в Монголии, Восточной Сибири, Узбекистане. С 1933 г. начинается «таджикский» период в жизни А. И. Иванова, продолжавшийся до 1949 г., когда он окончательно переходит на работу в Зоологический институт АН СССР. Основным результатом его работ здесь — капитальная сводка «Птицы Таджикистана» — внесла большой вклад в развитие орнитологических исследований в Средней Азии.

Во время работы в Зоологическом институте АН СССР А. И. Иванов в полной мере проявил свои научные и организационные способности. Он продолжал свои исследования по фауне птиц СССР, активно участвовал в выпусках определителей по птицам СССР, представлял нашу орнитологическую науку на международных конгрессах, подготавливал орнитологическую смену. Его капитальная сводка «Птицы Памиро-Алая», вышедшая в 1969 г., стала классическим образцом орнитологической фаунистики.

Широкий международный авторитет А. И. Иванова помогал ему вести очень важное практическое дело — международный книжный обмен для Библиотеки АН СССР. Его глубокая любовь к книгам и обширные международные связи позволили ему активно пропагандировать за рубежом достижения отечественной орнитологии через журнал «Зоолоджикал рекорд», для которого он длительное время составлял библиографию нашей орнитологической литературы. Глубокий интерес к библиографии побудил его приступить к выполнению огромной работы по составлению библиографии по птицам СССР, начиная с 1881 г. В 1972 г. выходит первый выпуск этого уникального издания, в 1979 г. — второй. Уже будучи на пенсии, А. И. Иванов не прекращает работы над этой библиографией и в 1986 г. передает для публикации подготовленный им третий выпуск вплоть до 1971 г. (в настоящее время готовится к печати). Трудно оценить тот огромный вклад в развитие нашей орнитологии, который внес А. И. Иванов этой библиографией.

Все, кто работал рядом с А. И. Ивановым и мог на личном опыте испытать обаяние его личности доброжелательного, широко образованного, глубоко интеллигентного человека, навсегда сохранят добрую память о нем, неутомимом труженике на ниве отечественной науки.

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИНЦ И ПОПОЛЗНЕЙ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МЕТОДОМ ПЕРЕМЕЩАЕМОЙ КОРМУШКИ

А. В. Бардин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Хотя уже первые работы с применением кольцевания указывали на оседлость синиц (Гроте, 1916; Butts, 1931; Промптов, Лукина, 1937; Odum, 1941—1942; Wallace, 1941), до сих пор не изжито основанное на поверхностных наблюдениях мнение, что синицы и поползни всю осень и зиму проводят в широких кочевках. В начале 1960-х годов, когда последняя точка зрения господствовала в отечественной литературе, К. А. и Е. К. Вилкс (1964) провели серию остроумных опытов с перемещением кормушек. До этого они показали следующее: 1) кормушки в лесах не собирают много синиц и поползней; 2) количество птиц не возрастает с увеличением продолжительности подкормки и составляет 5—20 особей; 3) контингент посещающих кормушку птиц остается почти неизменным на протяжении осени и зимы; 4) все последующие встречи окольцованных взрослых птиц находятся в радиусе, не превышающем 500 м (Вилкс, Вилкс, 1961)*. На основании указанных фактов авторы пришли к выводу, что основная часть населения синиц и поползней оседла. Находки же особей вдали от места кольцевания свидетельствуют о дисперсии молодых и частичной перелетности и отнюдь не подтверждают существования непрерывных кочевков. Опыты с постепенным перемещением кормушек показали, что синицы и поползни не идут за богатым источником корма неограниченно долго, как можно было ожидать, исходя из представлений о кочевом образе жизни этих птиц и ведущей роли кормового фактора в их пространственном распределении. 85% особей следовали за кормушками не далее 500 м. Эксперименты убедительно продемонстрировали сильную привязанность птиц к своим участкам обитания и устойчивость пространственной структуры населения. С помощью источника легко-

* Аналогичные результаты получены еще в конце 1920-х годов для североамериканской *Parus atricapillus* (Butts, 1931).

доступного и неограниченного корма разрушить территориальные связи не удалось.

Повторение этих экспериментов не только подтвердило сделанные ранее выводы (Бардин, 1975а, в; 1983а; Д. В. Карелин, личное сообщение), но и показало, что наблюдения за индивидуально мечеными особями на перемещаемых кормушках — удобный метод количественной оценки территориального распределения и характера агрегированности птиц. Кроме того, такая кормушка — хорошая арена для наблюдений социальных контактов, отношений доминирования-подчинения и их зависимости от местоположения особей. В частности, в опытах четко прослеживается смена порядка доминирования при переходе с одной территории на соседнюю (Бардин, 1975в).

В данной работе анализируются результаты измерения двух параметров в опытах с перемещаемыми кормушками: 1) длины отрезков пути, на протяжении которых особи следуют за кормушкой и 2) количества птиц, зарегистрированных в каждом пункте.

Район исследования, материал и методика

Работу проводили в окрестностях г. Печоры Псковской области, на границе южной подзоны тайги и хвойно-широколиственных лесов. Эксперименты выполнены на участках смешанного, елового черничного и зеленомошного, соснового зеленомошного и беломошного лесов, растущих на изрезанной сетью ручьев и рек холмисто-моренной равнине. В древостое преобладают сосна (*Pinus sylvestris*), ель (*Picea abies*), осина (*Populus tremula*), березы (*Betula verrucosa*, *B. pubescens*); в подлеске — можжевельник (*Juniperus communis*), серая ольга (*Alnus incana*), крушина (*Frangula alnus*), ивы (*Salix aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*).

В своих опытах Вилкс (1964) использовали ряд из 12—15 кормовых ящиков. Движение ряда осуществляли поочередным переносом кормушек из арьергардного положения в авангардное. В данной работе для удобства наблюдения применяли одиночную кормушку. В период опыта в ней постоянно была пища — семена подсолнечника. Кормушку передвигали короткими переносами на 5—20 м. После каждого птицам позволяли брать корм. Синицы и поползни быстро привыкали к движению кормушки и находили ее сразу после установки на новом месте. За один день кормушку перемещали на 30—300 м, в среднем на 90 м. Дальность дневного переноса зависела от появления новых птиц. Работу вели в режиме: день — перемещение кормушки, день — наблюдения из укрытия за посещающими ее птицами, их отлов и мечение. Ловлю проводили бойком, захлопывая его вручную с помощью длинной лески. Это позволяло выборочно отлавливать новых особей, не тревожа уже помеченных. Последние, безбояз-

ненно летая за кормом, хорошо привлекали остальных. Всех птиц кольцевали и индивидуально метили, окрашивая участки оперения в разные цвета.

По топографическим условиям местности путь кормушки редко представлял собой прямую линию, однако длину отрезка пути, на протяжении которой особь следовала за кормушкой, всегда измеряли как расстояние по прямой между начальной и конечной точками.

Эксперименты проводили в сентябре—январе 1970—1971, 1973—1974, 1976—1977 и 1980—1981 гг. Общая протяженность пути кормушек составила 8 км. В опытах приняла участие 281 особь 6 видов: 26 поползней (*Sitta europaea*), 4 болотных гаички (*Parus palustris*), 8 москотов (*P. ater*), 49 больших синиц (*P. major*), 108 пухляков (*P. montanus*) и 86 хохлатых синиц (*P. cristatus*).

Результаты

Из 281 птицы 6 видов ни одна не следовала за кормушкой на всем протяжении ее пути: 53% особей не шли дальше 300 м, 76% — 400 м, 87% — 500 м, 95% — 600 м.

На рис. 1—3 представлены кумуляты распределения длины пути следования за кормушкой для каждого вида. Среднее значение этой величины составило 379 м ($\sigma=145$ м) для поползня, 252 м ($\sigma=109$ м) для большой синицы, 272 м ($\sigma=202$ м) для хохлатой и 277 м ($\sigma=160$ м) для пухляка. По болотной гаичке и

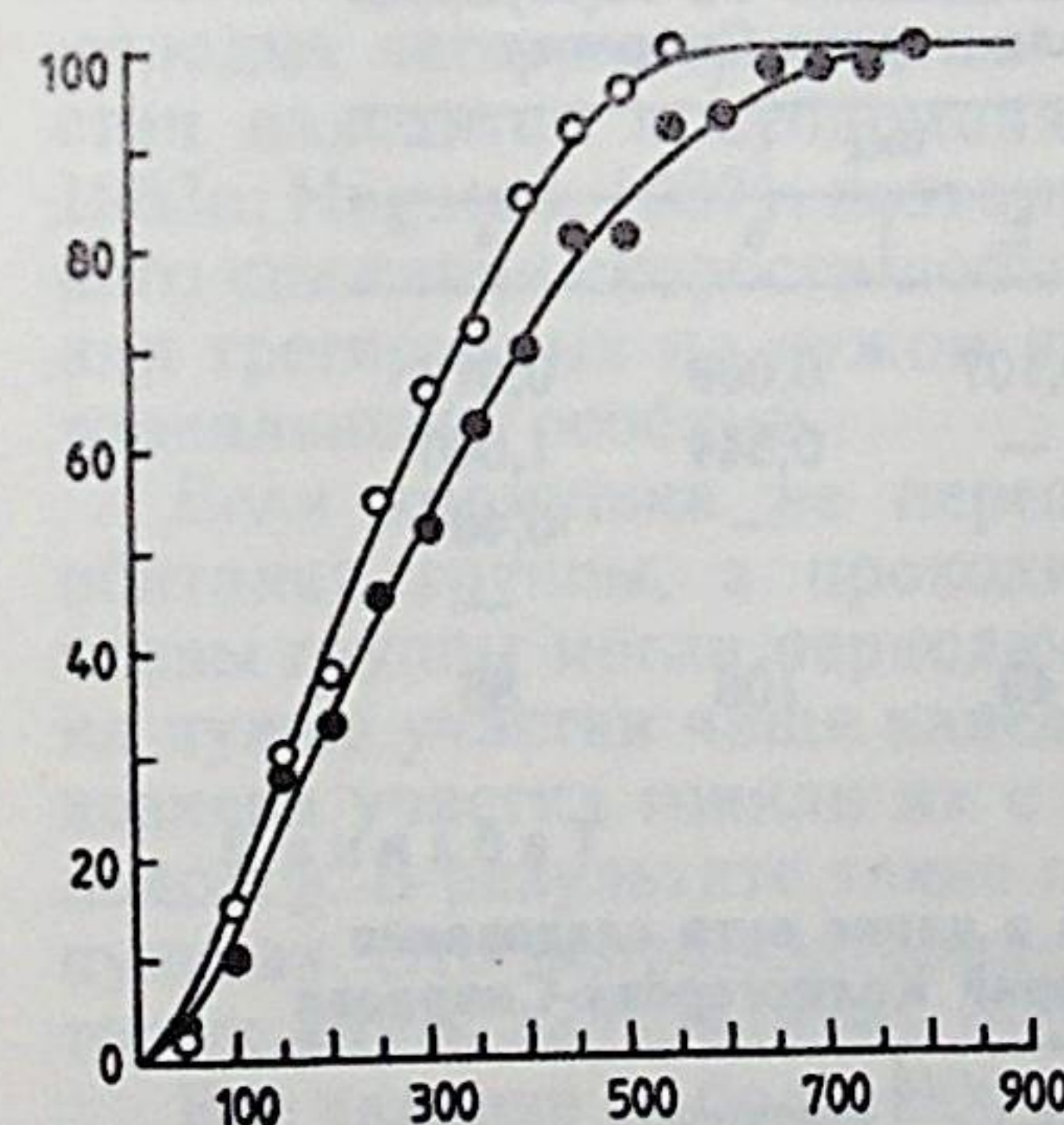


Рис. 1. Кумуляты распределений длины пути следования за кормушкой у взрослых (светлые кружки, $n=47$) и молодых (темные кружки, $n=60$) *Parus montanus*

По оси абсцисс — длина пути, м; по оси ординат — накопленные частоты, %

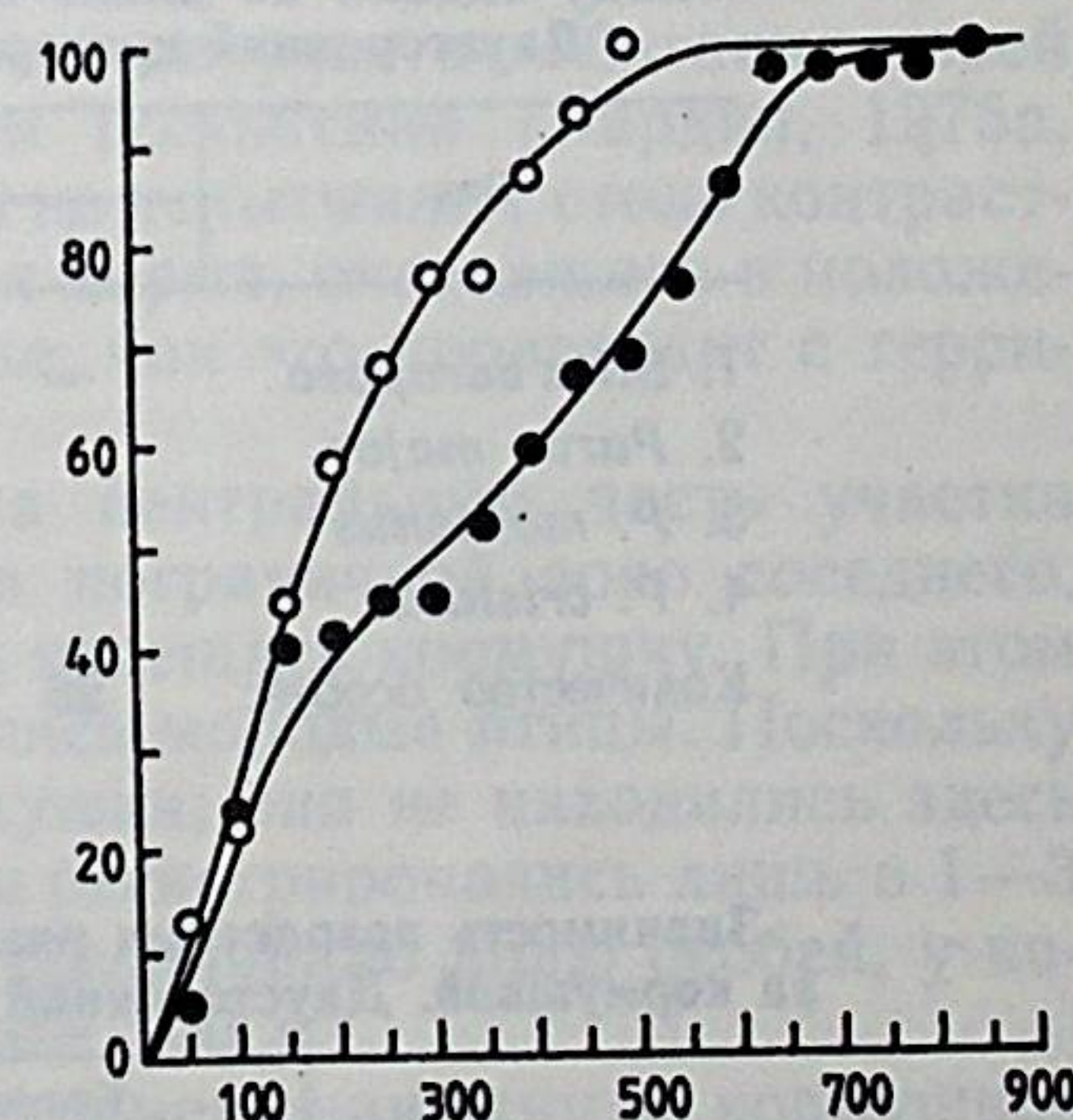


Рис. 2. Кумуляты распределений длины пути следования за кормушкой у взрослых (светлые кружки, $n=31$) и молодых (темные кружки, $n=42$) *Parus cristatus*

По оси абсцисс — длина пути, м; по оси ординат — накопленные частоты, %

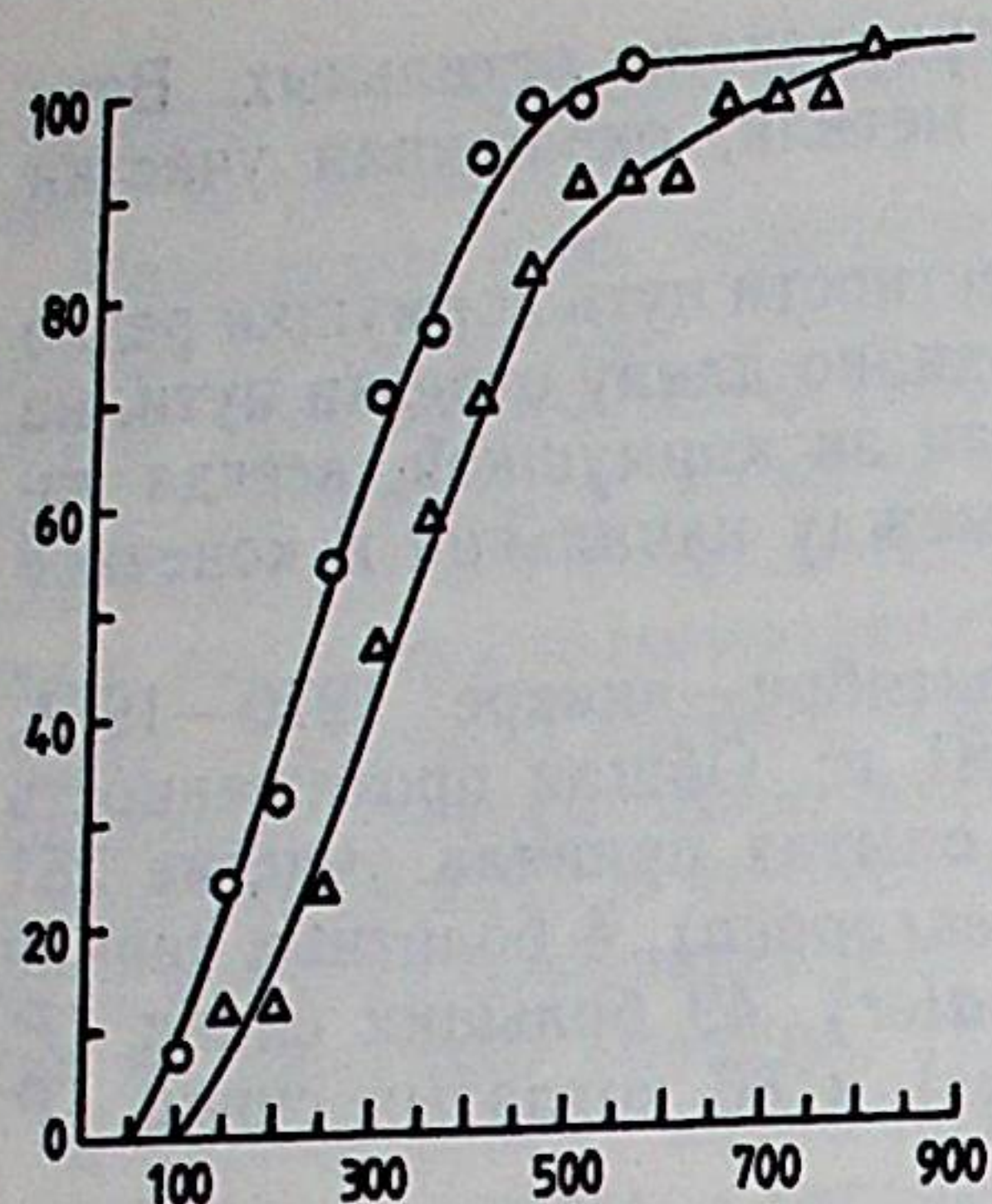


Рис. 3. Кумуляты распределений длины пути следования за кормушкой у *Parus major* (кружки, $n=37$) и *Sitta europaea* (треугольники, $n=26$)

По оси абсцисс — длина пути, м; по оси ординат — накопленные частоты, %

московке данные малочисленны: для первого вида 160, 160, 380, 500 м, для второго — 210, 480, 480, 530, 540, 540, 540, 550 м.

Степень значимости различий между видами по длине пути следования дана в табл. 1. В табл. 2 представлена вероятность существования возрастных различий по рассматриваемому параметру. Эти различия значимы ($P < 0,05$) только у хохлатой синицы. Однако все случаи дальних перемещений вслед за прикормкой относятся к особям на первом году жизни. Рекордные значения

Таблица 1

Значимость различий (вероятность нулевой гипотезы) между видами по длине пути следования за кормушкой. Двусторонний критерий Колмогорова-Смирнова

Вид	Вид			
	1	2	3	4
1. <i>Sitta europaea</i>	—	0,107	0,088	0,013
2. <i>Parus major</i>		—	0,544	1,000
3. <i>P. montanus</i>			—	0,407
4. <i>P. cristatus</i>				—
Количество особей:	26	49	108	86

Таблица 2

Значимость возрастных различий в длине пути следования за кормушкой. Двусторонний критерий Колмогорова-Смирнова

Вид	Кол-во птиц с известным возрастом		Вероятность нулевой гипотезы
	взрослые	молодые	
<i>Sitta europaea</i>	6	20	0,450
<i>Parus major</i>	19	18	0,627
<i>P. montanus</i>	47	60	0,577
<i>P. cristatus</i>	31	42	0,049

составили 780 м у поползня, 500 м у болотной гаички, 550 м у московки, 530 м у большой синицы, 800 м у пухляка и 820 м у хохлатой синицы.

В большинстве случаев группа посещающих кормушку синиц разных видов следовала за ней до появления группы новых. После этого первая группа быстро отставала, а вторая начинала сопровождать кормушку. В двух случаях синицы прекращали двигаться за кормушкой, хотя новые птицы не появились. Поползни могли сопровождать кормушку, последовательно частуя в 2 и даже 3 (1 случай) группах синиц, однако сразу отставали при появлении новой пары своего вида. В 5 случаях такая ситуация отмечалась у московок.

Путь кормушек частично пролегал по территории, где велось многолетнее кольцевание синиц и поползней. Расположение их участков обитания и индивидуальный состав смешанных стай были известны. Проведенные здесь наблюдения показали, что пухляки и хохлатые синицы наиболее активно посещали кормушку, пока она проходила по центральной зоне их участка обитания и той части зоны перекрывания с участками соседей, где они доминировали над последними. За это время птицы успевали сделать довольно большие запасы пищи с прикормки. Так, по данным подсчета в конце октября 1970 г. пара взрослых хохлатых синиц прятала ежедневно по 1050—1180 семян подсолнечника (т. е. 63—70 г в расчете на сухие семена без кожуры). Когда кормушка входила в зону доминирования соседней группы, взрослые особи летали на нее реже и чаще кормились сделанными ранее запасами по сравнению с молодыми. Возможно, это связано с тем, что молодые нетерриториальные особи и на участке обитания своей стаи находятся в субдоминантном положении (Бардин, 1975а, 1983а; Hogstad, 1987), поэтому они не испытывают столь контрастного снижения скорости добывания корма, оказавшись в положении тетируемых на чужом участке, как это происходит с территориальными особями.

Если кормушка не пересекала центральную часть участка обитания группы, а проходила в пограничной зоне соседнего, члены группы могли периодически посещать кормушку. При этом на чужие участки чаще наведывались молодые птицы. Поскольку хозяева участка гоняли их с кормушки, они не находились здесь подолгу. В результате такие птицы регистрировались лишь в 1—3 пунктах. Это непропорционально увеличивало долю особей, у которых «путь следования» был менее 100 м.

Все дальние — более 600 м — перемещения птиц за кормушкой были связаны со сменой участка обитания, которая могла быть обратимой и необратимой.

В первом случае молодая нетерриториальная особь просто посещала несколько социальных групп своего вида и попеременно держалась на их участках. В окрестностях Печор подобные случаи отмечены у пухляка и хохлатой синицы. Из числа подопытных

птиц такая ситуация прослежена у молодой хохлатой синицы 25149. Эта самка появилась на исследуемой территории в начале июля 1973 г. и образовала пару с молодым самцом 24298*. Молодая пара поселилась на участке обитания 6-летнего самца 470913 и 3-летней самки 545244. Во второй половине августа молодой самец пропал. Самка 24149 осталась жить на участке старых птиц. В октябре по этой территории проводили кормушку. Когда ее переместили за пределы участка, взрослые особи сразу перестали посещать ее. Однако молодая самка продолжала следовать за кормушкой на расстояние 820 м, поочередно присоединяясь еще к 4 группам своего вида. Когда дважды на 2 и 3 недели прекращали насыпать корм на кормушку, самка 24149 возвращалась на прежний участок. В период весенних передвижений, в феврале 1974 г., она исчезла и в районе исследований больше не отмечалась.

Необратимая смена участка всегда связана с занятием молодыми нетерриториальными особями вакантного места территориальной птицы на соседнем участке (Бардин, 1975а, в, 1983а). Например, 21—30 января 1971 г. такой случай удалось наблюдать весьма подробно. Группа из трех молодых пухляков шла за кормушкой 350 м. Когда два из них отстали, за кормушкой продолжал еще 450 м двигаться молодой самец 545287. Этот участок пути проходил по территории обитания 3-летней самки 470936, овдовевшей в декабре. На этом участке поведение молодого самца резко изменилось. Он стал часто петь булькающую песню, доминировал над живущими здесь другими молодыми пухляками. В течение нескольких дней он утвердился в ранге территориальной птицы, образовав с самкой 470936 пару, и гнезвился здесь в последующие годы.

Аналогичная история произошла с уже упоминавшейся самкой хохлатой синицы 545244. Она поселилась на территории одной из взрослых пар в июле 1970 г. и образовала пару с молодым самцом 545242. Соседний участок занимал 3-летний самец 470913, овдовевший этим летом и образовавший пару с молодой самкой 545220. Последняя поселилась на его участке также в начале июля и сначала образовала пару с молодым самцом 545221. После того, как она заняла место территориальной самки, ее бывший молодой партнер прожил на этом участке всю зиму, а в конце февраля 1971 г. переместился на 1,1 км, образовал пару с овдовевшей старой самкой и жил там до 1978 г. В январе 1971 г. через оба участка перемещали кормушку. Молодая пара 545244 и 545242 посещала ее только в пределах участка своей социальной группы. Когда кормушка была переведена на участок самца 470913, его новая

* У хохлатой синицы большинство молодых особей, переходя к оседлости после дисперсии, в возрасте 1,5—2 мес образуют пары и поселяются на участках обитания пар взрослых территориальных особей (Бардин, 1975в, 1983а). Аналогично ведут себя пухляки, у которых на одной территории взрослой пары поселяются 1—2 пары молодых (Ekman, Askenmo, 1984; Hogstad, 1987).

молодая самка 545220 случайно погибла при отлове. Это случилось 24 января, а уже 29 января самка 545244 наблюдалась вместе с самцом 470913 на его участке. Образовав с ним пару, она стала территориальной птицей и гнездилась на этой территории в последующие годы.

У поползня наблюдали лишь один случай смены участка в ходе эксперимента. Когда в январе 1981 г. кормушка переходила с территории пары молодых поползней на территорию, где жил овдовевший взрослый самец, самка оставила своего молодого партнера и переселилась на территорию старого самца.

Характерно, что опыты с перемещением кормушек довольно легко провоцируют смену участков в осенне-зимний сезон, хотя в естественных условиях занятие территориальных вакансий происходит чаще в конце февраля — начале марта. Это связано с тем, что птицы проводят зиму на тех территориях, где они с лета запасали корм, поскольку запасы — основной источник корма в этот период. Перемещаемая кормушка с неограниченным количеством пищи позволяет переселиться на участок, где у особи нет своих запасов, и быстро создать там новые. Случаи смены участков обитания, связанные с занятием территориальных вакансий молодыми птицами, все же довольно редки. В ходе опытов они наблюдались лишь у 5% особей. В целом синицы и поползни показали очень сильную привязанность к своим участкам обитания.

В отличие от поползней, пухляков, болотных гаичек, москотов и хохлатых синиц, значительная часть больших синиц покидает лесные массивы на зиму. В лесу остаются преимущественно взрослые и самцы. В декабре—январе среди отловленных в лесу больших синиц взрослые самцы составили 41%, взрослые самки 26%, молодые самцы 30%, молодые самки 3%. Для больших синиц также не получены данные, подтверждающие существование у них непрерывных кочевек в зимний сезон. Результаты как многолетних наблюдений за мечеными особями, так и опытов с перемещением кормушек однозначно свидетельствуют о том, что оставшиеся на зиму в лесу большие синицы придерживаются определенных участков обитания. Для 9 участвовавших в экспериментах больших синиц известно, что они придерживались постоянных лесных участков больше 2 лет. В то же время некоторые (возможно, многие) особи имеют не один, а два или более участков обитания и совершают между ними сезонные, аperiodические и даже суточные перемещения. Как правило, один участок расположен в лесу, другой — в населенном пункте. Например, самка 494857 на протяжении 4 лет сохраняла привязанность к постоянным лесному и зимовочному городскому участкам обитания, находившимся на расстоянии 3 км друг от друга. Зимой она держалась в городе, хотя продолжала регулярно появляться и в лесу, обычно во время оттепелей. Она дважды участвовала в экспериментах в возрасте 1 и 4 года и посещала кормушку, только пока та проходила по ее лесному участку. При этом она даже в

ходе опытов наблюдалась на городском участке. Еще два участника экспериментов, следовавших за кормушкой 100 м (взрослый самец) и 360 м (взрослая самка), наблюдались в период опыта на кормушке в Печорах на расстоянии соответственно 2,0 и 2,5 км. В городе они также ограничивали свои перемещения участками 300—400 м в диаметре.

Количество птиц, посещающих кормушку, представляет собой очень интересный показатель. Кормушку чаще всего посещают члены той смешанной стаи, на территории которой она находится. В пограничных зонах на кормушку могут летать птицы из 2 и даже 3 стай. Таким образом, данный показатель отражает количество птиц, которые потенциально могут использовать ресурсы данной лесной точки. При этом его медианное значение — характеристика одной смешанной стаи, поскольку на медиану слабо влияют редкие крайние значения, получаемые при случайных недоучетах или посещениях кормушки 2—3 стаями.

Общее количество птиц рассматриваемых видов в одном пункте варьировало от 4 до 24, медиана 12, непараметрический доверительный интервал медианы при $P=0,95$ $11 \div 14$ особей (рис. 4, а). На рис. 4, б представлены распределения количества особей для каждого вида, если он присутствовал на данном участке.

Три вида — поползень, московка и болотная гаичка — встречались в смешанных стаях лишь парами или в одиночку. Все случаи, когда в одном пункте отмечали более 2 особей, имели место при посещении кормушки одновременно 2 стаями. Медиана количества особей для каждого из этих видов составила 2 птицы, максимум — 4 птицы.

У пухляка, хохлатой и большой синицы в состав одной стаи могло входить более 2 особей. В одном пункте отмечали до 11 пухляков, 9 хохлатых синиц и 8 больших синиц. Медианное значение составило для большой синицы 2 особи, для пухляка и хохлатой синицы 4 особи. Различия между первым и последними видами значимы (медианный критерий: большая синица и пухляк — $\chi^2=18,3$, $df=1$, $P<0,001$; большая и хохлатая синицы — $\chi^2=9,6$, $df=1$, $P<0,01$).

На рис. 4, в даны распределения количества молодых и взрослых особей в одном пункте для пухляка и хохлатой синицы. Медиана показателя для каждого возрастного класса у обоих видов равна 2 особям. По сравнению со взрослыми молодых значительно чаще было 3 или более (табл. 3). Соотношение взрослых и молодых у этих видов также значительно различается. У хохлатой синицы оно в среднем составило 1:1,3, у пухляка — 1:1,6. Эти значения весьма близки к соотношению возрастных классов в популяциях этих видов в осенне-зимний сезон (Бардин, 1975в, 1986), однако доля молодых несколько завышена. Это объясняется тем, что молодые чаще взрослых залетают на участки обитания соседних стай.

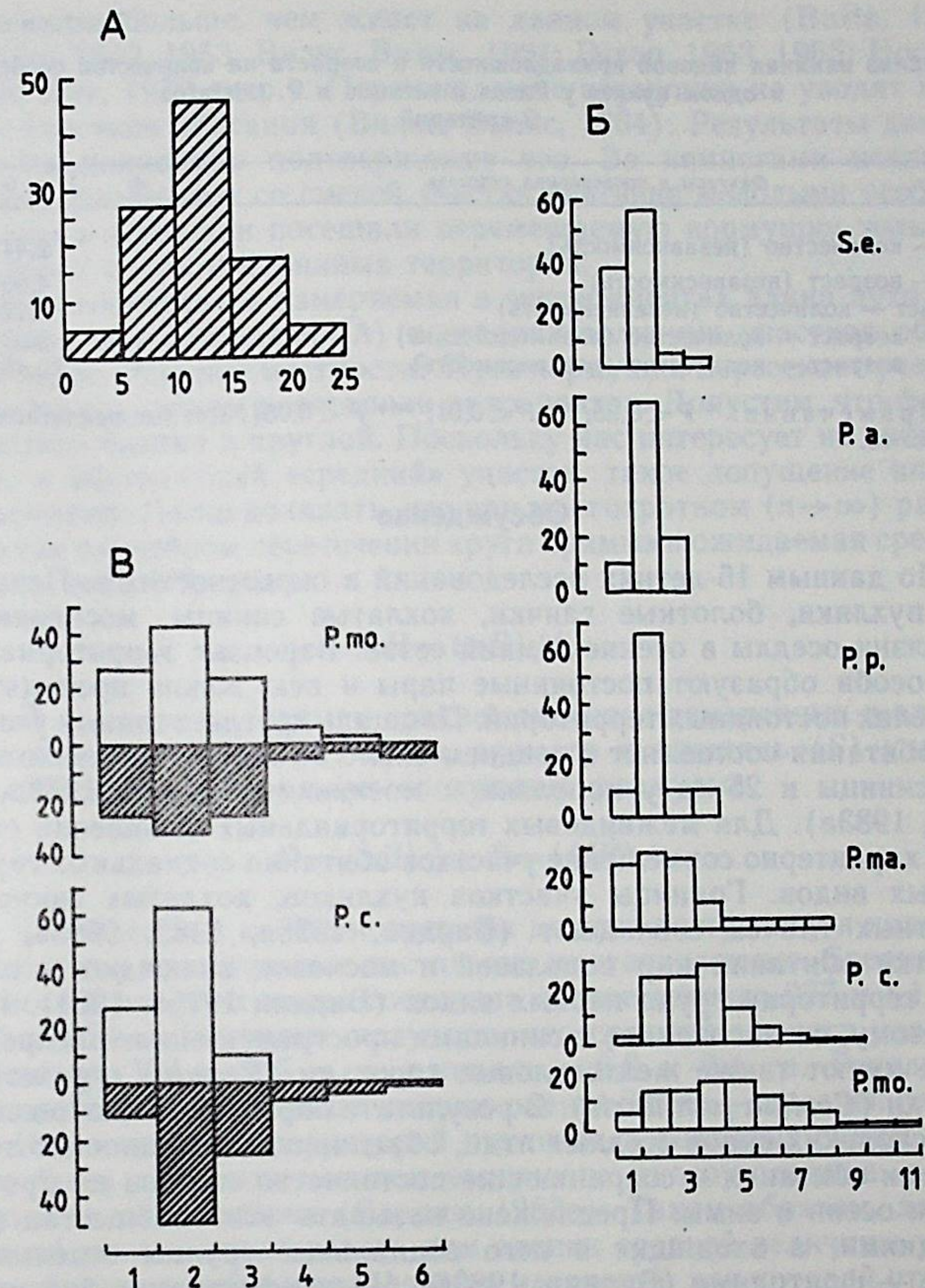


Рис. 4. Количество птиц в пунктах остановки кормушки: А — распределение общего количества птиц, зарегистрированных в 87 пунктах; Б — распределение количества особей каждого вида в пунктах, где данный вид присутствовал: *S. e.* — *Sitta europaea* ($n=66$); *P. a.* — *Parus ater* ($n=28$); *P. p.* — *P. palustris* ($n=9$); *P. ma.* — *P. major* ($n=66$); *P. c.* — *P. cristatus* ($n=87$); *P. mo.* — *P. montanus* ($n=87$); В — распределения количества молодых (заштриховано) и взрослых особей *Parus montanus* (*P. mo.*) и *P. cristatus* (*P. c.*), зарегистрированных в каждом из 87 пунктов. По оси абсцисс — количество особей, по оси ординат — частоты, %

Таблица 3

Анализ влияния видовой принадлежности и возраста на количество особей
в одном пункте у *Parus montanus* и *P. cristatus*
G-критерий

Факторы и проверяемая гипотеза	df	G
Вид — количество (независимость)	1	2,44
Вид — возраст (независимость)	1	4,66**
Возраст — количество (независимость)	1	8,22**
Вид — возраст — количество (взаимодействие)	1	5,13*
Вид — возраст — количество (независимость)	4	20,45***

Примечание: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. Данные представлены на рис. 4в.

Обсуждение

По данным 15-летних исследований в окрестностях г. Печоры все пухляки, болотные гаички, хохлатые синицы, московки и поползни оседлы в осенне-зимний сезон. Взрослые территориальные особи образуют постоянные пары и всю жизнь проводят в пределах постоянных территорий. Площадь круглогодичных участков обитания составляет в среднем около 10 га у гаичек и хохлатой синицы и 25 га у поползня и московки (Бардин, 1975а, в; 1981, 1983а). Для межвидовых территориальных отношений этих птиц характерно совмещение участков обитания социальных групп разных видов. Границы участков пухляков, хохлатых синиц и болотных гаичек совпадают (Бардин, 1975в, 1982, 1983а, б). Участки обитания пар поползней и московок включают в себя 2—4 территории групп первых видов (Бардин 1975в, 1981). По-видимому, согласованное с синицами пространственное распределение имеют также желтоголовые королики (*Regulus regulus*) и пищухи (*Certhia familiaris*). В результате образуются сообщества из нескольких видов оседлых птиц, объединяемые общностью территории обитания и сохраняющие постоянство состава на протяжении осени и зимы. Предложено называть эти сообщества федерациями, а входящие в него социальные группы отдельных видов — фратриями (Бардин, 1983б). Члены федерации большую часть дневного времени проводят вместе, образуя всем известности смешанные синичьи стаи*. Явление межвидовой совместности территорий описано также для пухляка и хохлатой синицы в Швеции (Ekman, 1979), пухляка и сероголовой гаички (*Parus cinctus*) в Мурманской области (Правосудов, 1986, 1987). Давно замечено, что установка в лесу кормушек не оказывает заметного влияния на пространственное распределение оседлых синиц и поползней. Стационарные кормушки не собирают вокруг

* Еще Л. Уинг (Wing, 1946), описывая свои наблюдения за смешанными синичьими стаями в штате Айдахо, высказал предположение, что зимние участки обитания членов стаи должны совпадать.

себя птиц больше, чем живет на данном участке (Butts, 1931; Morley, 1942, 1953; Вилкс, Вилкс, 1961; Dixon, 1963, 1965; Носков, 1976; Rov, 1979 и др.). Перемещаемые кормушки не уводят птиц с их участков обитания (Вилкс, Вилкс, 1964). Результаты данной работы полностью подтверждают это. За немногими исключениями, связанными со сменой участка обитания молодыми особями, синицы и поползни посещали перемещаемую кормушку только в пределах своих постоянных территорий.

Как соотносятся измеряемая в экспериментах длина пути следования за кормушкой (h) и средняя величина участков обитания видов в данной местности? Путь кормушки пересекает участки птиц на случайном расстоянии от их центра. Допустим, что форма участков близка к круглой. Поскольку нас интересует не конкретные, а абстрактный «средний» участок, такое допущение вполне приемлемо. Легко доказать, что при многократном ($n \rightarrow \infty$) равномерном случайном пересечении круга прямыми ожидаемая средняя длина хорд (H) равна

$$H = (\pi D) / 4,$$

где D — диаметр. Примем среднее значение измеренных в опытах h в качестве оценки H . Тогда диаметр и площадь (S) участка можно оценить, используя следующие формулы:

$$D = (4H) / \pi, S = (4H^2) / \pi.$$

Рассмотрим в качестве примера данные по пухляку и хохлатой синице как единственные достаточно многочисленные. Средняя величина h для этих видов составила соответственно $277 \text{ м} \pm 16 \text{ м}$ и $272 \text{ м} \pm 24 \text{ м}$. Вычисляя получаем, что средний диаметр участков обитания 353 и 346 м, а площадь — 9,8 и 9,4 га. Результаты удовлетворительно соответствуют оценке 9,0 га — средней площади 10 многолетних территорий пухляков и хохлатых синиц, которые были измерены методом выпуклого многоугольника, описывающего точки встреч (Бардин, 1983а). Таким образом, данный способ можно использовать для оценки средней величины участков обитания синиц и поползней в местности, для которой отсутствуют измерения с помощью более точных методов.

Анализ количества особей разных видов в каждом пункте остановки кормушки выявил два типичных состава фратрий. У поползней, московок и болотных гаичек фратрию образует пара птиц. Эти виды немногочисленны на территории исследования и не образуют сплошного населения. Оседающие после ювенильной дисперсии молодые образуют пары между собой и поселяются на территориях федераций, где отсутствуют другие особи своего вида. У пухляков и хохлатых синиц фратрию образуют чаще всего 4 птицы: пара взрослых территориальных особей и пара молодых, осевших после дисперсии. Население этих видов сплошное с

плотностью в среднем 12 территориальных пар на 1 км² (Бардин, 1975а, 1983а).

Одновременные начало и прекращение посещения перемещаемой кормушки сразу целыми группами синиц и поползней полностью согласуется с представлениями об общности зимнего участка обитания фратрий разных видов, входящих в одну федерацию (Бардин, 1975в, 1983б; Екман, 1979; Правосудов, 1986, 1987). Смена участка обитания и переход особей в состав другой фратрии во всех случаях был связан с занятием молодой нетерриториальной птицей вакантного места территориальной особи на соседней территории. При этом достижение ранга территориальной птицы всегда происходило путем образования пары с овдовевшей старой территориальной птицей. Ни разу не отмечался случай, когда молодая нетерриториальная птица, следуя за кормушкой, переселялась на соседний участок на место исчезнувшей низкоранговой нетерриториальной особи. Молодые пухляки и хохлатые синицы меняли участок обитания и фратрию лишь при условии повышения в социальном ранге. Сходная картина наблюдалась в опытах по удалению отдельных особей из фратрий *Parus atricapillus*. Высокранговые птицы замещались в течение 1—2 суток, тогда как места молодых низкоранговых членов групп оставались незанятыми (Smith, 1987).

Особого внимания заслуживают результаты, полученные по большой синице. Как известно, этому виду по сравнению с рассмотренными выше свойствен иной характер территориального поведения и его большая изменчивость (Носков, 1976; Носков, Смирнов, 1981). По мнению Г. А. Носкова, больших синиц отличает способность широко перемещаться зимой на значительной площади в поисках мест сосредоточения корма. Исходя из представлений о блуждающем типе территориального поведения этих синиц (Носков, 1976), можно было ожидать, что они будут бесконечно долго следовать за обильным источником такого предпочитаемого ими корма, как семена подсолнечника. Однако результаты экспериментов показали, что по отношению к перемещаемой кормушке большие синицы ведут себя точно так же, как и другие виды синиц и поползни: они посещали кормушку только в пределах четко ограниченных участков обитания, верность которым некоторые особи сохраняли несколько лет. В то же время часть больших синиц даже в период опытов регулярно появлялась в городе, где также ограничивала свои перемещения участками 300—400 м в диаметре. Полученные факты заставляют признать, что территориальные связи больших синиц в зимний период более упорядочены, чем следует из концепции «бродяжничества». Перемещения птиц ограничены определенными и постоянными зимой участками обитания. По крайней мере, часть особей имеет два или более участков обитания, находящихся на расстоянии до нескольких километров, и совершает между ними сезонные, аperiodические и суточные перемещения. На территории между участками

птицы, как правило, не наблюдаются, что свидетельствует о том, что перелеты с участка на участок совершаются быстро и целенаправленно. Для немногих окольцованных больших синиц известно, что они сохраняли верность лесному и городскому участкам в течение ряда лет.

Интересно, что если в городе кормушку зимой могут посещать более сотни больших синиц, то в лесу у кормушки их не собирается более 10 особей. В опытах максимальное количество этих птиц в одном пункте составило 8 особей, мода и медиана — 2 особи. Чаще всего это были взрослые самец и самка или взрослый и молодой самцы. Результаты кольцевания показали, что в лесу зимой встречаются преимущественно местные большие синицы, тогда как зимующие мигранты из других регионов скапливаются в населенных пунктах. Держащиеся в лесу большие синицы входят в состав 1—2 федераций синиц и поползней и много времени проводят в кампании с птицами других видов.

Большие синицы не запасают корм, однако для остающихся в лесу на зиму особей весьма важное значение в питании могут иметь запасы других синиц (Ulfstrand, 1962; Бардин, 1975б). Как показали недавние исследования, запасы эти весьма велики и превышают потребности создавших их особей. По данным В. В. Правосудова (1985), в Мурманской области один пухляк запасает за весну, лето и осень около 500 тысяч кормовых объектов, из них около 300 тысяч — семена сосны. Это составляет примерно 15 кг. Чтобы полгода прожить только на своих запасах, достаточно использовать их пятую часть. Определенное количество запасов оставляют после себя погибшие особи. Избыток спрятанного корма на участках обитания синиц открывает возможность паразитизма на этих запасах. Их используют большие синицы и такие виды, как королек и пищуха. По нашим данным, в лесах Псковской области одна федерация поползней, пухляков, хохлатых синиц, москотов и болотных гаичек на своей территории дисперсно размещает 100—200 кг спрятанного корма. На наш взгляд, потенциальная возможность воспользоваться частью этих запасов во многом объясняет возникновение склонности целого ряда видов присоединяться к смешанным синичьим стаям. Для зимующих в лесу больших синиц использование этого источника питания будет наиболее эффективным при распределении небольших групп особей по территориям федераций запасующих корм видов. Именно такая картина и наблюдается в зимнем лесу. Опыты с перемещением кормушек показали, что система территориального поведения больших синиц, обеспечивающая такое распределение и предотвращающая чрезмерную концентрацию особей на территории одной федерации, оказывается достаточно консервативной и не разрушается под влиянием искусственного источника легкодоступного и обильного корма.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А. В. Территориальное поведение скандинавского подвида буроголовой гаички (*Parus montanus borealis Selis-Longchamps*) // Вестн. ЛГУ. 1975а. № 9. С. 24—34.
- Бардин А. В. Поведение синиц и поползней при запасании корма // Вестн. ЛГУ. 1975б. № 15. С. 8—14.
- Бардин А. В. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (Paridae, Aves) — Автореф. канд. дис. Л. 1975в. 24 с.
- Бардин А. В. О территориальном поведении поползня // Тез. докл. X Прибалт. орнитол. конф. Т. 2. Рига, 1981. С. 9—12.
- Бардин А. В. Структура смешанных синичьих стай // Тез. сообщ. XVIII Междунар. орнитол. конгр. М. 1982. С. 126—127.
- Бардин А. В. Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы (*Parus cristatus* L.) // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Вып. 14. Тарту. 1983а. С. 43—69.
- Бардин А. В. Явление межвидовой совмещенности территорий у птиц // Тез. докл. XI Прибалт. орнитол. конф. Таллин, 1983б. С. 23—25.
- Бардин А. В. Демография хохлатой синицы в Псковской области // Орнитология. Вып. 21. М.: Изд-во МГУ. 1986. С. 13—23.
- Вилкс К. А., Вилкс Е. К. Сезонное размещение синиц и поползня в Латвийской ССР и их зимняя подкормка. // Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига: Зинатне. 1961. С. 151—160.
- Вилкс К. А., Вилкс Е. К. Экспериментальные исследования территориального поведения синиц и поползней. // Проблемы орнитологии. Львов. 1964. С. 174—179.
- Гроте Г. Некоторые результаты кольцевания птиц в южной Финляндии // Орнитол. вестн. 1916. Т. 7. № 4. С. 256—260.
- Носков Г. А. К вопросу об эволюции территориального поведения так называемых «оседлых» видов воробьиных птиц. // Биоценологические отношения организмов. Л.: Изд-во ЛГУ. 1976. С. 163—176.
- Носков Г. А., Смирнов О. П. Территориальное поведение и миграции большой синицы (*Parus m. major* L.). // Экология птиц Приладожья. Л.: Изд-во ЛГУ. 1981. С. 100—130.
- Правосудов В. В. Поиск и запасание корма сероголовой гаичкой и пухляком // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 7. С. 1036—1043.
- Правосудов В. В. О связи оседлости с запасательным поведением птиц (на примере пухляка и сероголовой гаички) // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Т. 2. Л. 1986. С. 166—167.
- Правосудов В. В. Экология двух близких видов синиц Северо-Запада СССР // Орнитология. Вып. 22. М.: Изд-во МГУ. 1987. С. 68—75.
- Промптов А. Н., Лукина Е. В. Изучение оседлости синиц (Paridae, Aves) методом кольцевания // Зоол. журн. 1937. Т. 16. № 4. С. 688—698.
- Butts W. K. A study of the Black-capped Chickadee and White-breasted Nuthatch by means of marked individuals // Bird-Band. 1930. Vol. 1. P. 149—168; 1931. Vol. 2. P. 1—26, 59—76.
- Dixon K. L. Some aspects of social organization in the Carolina Chickadee // Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr. Ithaca. 1963. P. 240—258.
- Dixon K. L. Dominance-subordination relationships in Mountain Chickadees // Condor. 1965. Vol. 67. N 4. P. 291—299.
- Ekman J. Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow Tit *Parus montanus* and the Crested Tit *Parus cristatus* // Ornis Scand. 1979. Vol. 10. N 1. P. 56—68.
- Ekman J. B., Askenmo C. E. H. Social rank and habitat use in Willow Tit groups // Anim. Behav. 1984. Vol. 32. N 2. P. 508—514.
- Hogstad O. Social rank in winter flocks of Willow Tits *Parus montanus* // Ibis. 1987. Vol. 129. N 1. P. 1—9.
- Morley A. Effects of baiting on the Marsh Tit // Brit. Birds. 1942. Vol. 35. P. 261—266.

- Morley A. Field observations on the biology of the Marsh Tit // Brit. Birds. 1953. Vol. 46. P. 233—238, 273—287, 332—346.
- Odum E. P. Annual cycle of the Black-capped Chickadee // Auk. 1941. Vol. 58. P. 314—333; 1942. Vol. 59. P. 499—531.
- Rov N. Local movements of Willow Tits *Parus montanus* in a coniferous forest area of Central Norway, with notes on seasonal migration // Cinclus. 1979. Vol. 2. N 1. P. 40—48.
- Smith S. M. Responses of floaters to removal experiments on wintering chickadees // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1987. Vol. 20. N 5. P. 363—367.
- Ulfstrand S. On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in Southern Sweden // Var Fagelvarld. suppl. N 3. 1962. 146 p.
- Wallace G. J. Winter studies of color-banded chickadees // Bird-Band. 1941. Vol. 12. N 1. P. 49—67.
- Wing L. Species association in winter groups // Auk. 1946. Vol. 63. N 4. P. 508—511.

TERRITORIAL DISTRIBUTION OF TITS AND NUTHATCHES: EXPERIMENTAL STUDY BY THE MOVING FEEDER METHOD

A. V. Bardin

Summary

The experiments were performed near Pechory, Pscov region. The study area is dominated by pine *Pinus sylvestris*, spruce *Picea abies*, birch *Betula spp.* and aspen *Populus tremula*. During September — January 1970/71, 1973/74, 1976/77 and 1980/81 a feeder holding an excess amount of sunflower seeds was moved step by step across the area, and changes in visitors' membership were recorded. Usually feeder was moved to a new location every other day. Mean distance of daily movements was 90 m. This procedure was alternated with observing the birds visited feeder and with trapping of unmarked individuals. The way of moving feeder passed partly through territories of investigated mixed-species groups, and histories of many previously ringed birds were known. The total feeders' way was 8 km long. 281 birds of 6 species were involved in the experiments (26 *Sitta europaea*, 4 *Parus palustris*, 8 *P. ater*, 49 *P. major*, 108 *P. montanus* and 86 *P. cristatus*). Not a bird visited feeder over the whole length of the way. 53% of individuals followed feeder for a distance of not more than 300 m, 76% — 400 m, 87% — 500 m, 95% — 600 m. The average distance of following was 379 m for the Nuthatch, 252 m for the Great Tit, 272 m for the Crested Tit and 277 m for the Willow Tit. The number of birds at each feeder-stop point varied from 4 to 24, the median was 12 ind. The median number of conspecifics was 2 ind. for Nuthatch, Coal, Marsh and Great Tits and 4 ind. for Willow and Crested Tits. Most commonly the groups of Willow and Crested Tits consisted of one adult pair, which had previously bred in the same territory, and one pair of first-year birds, which had settled here in July. As a rule birds visited a feeder only within the group territory. While following a feeder ca. 5% of nonterritorial first-year Willow and Crested Tits left their territories and replaced territorial adults, which had disappeared from neighbouring territories. Incidentally all switchers paired with widowed adults and made sudden jumps in social rank. In one case the immature unpaired Crested Tit followed feeder through four territories. Great Tits always followed feeder within a rather restricted area, however a number of individuals had the second territory at the town and visited it too. Distance between forest and urban territories reached 3 km.

УМЕНЬШЕНИЕ МАССЫ ЯИЦ
В ПЕРИОДЫ ОТКЛАДКИ И НАСИЖИВАНИЯ
У МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

А. В. Бардин, В. Г. Высоцкий, Е. Е. Пацерица

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Масса яиц птиц в процессе инкубации постепенно уменьшается. Это уменьшение массы, называемое в птицеводстве усушкой яиц, почти полностью обусловлено потерями воды, поскольку при характерном для эмбрионов птиц дыхательном коэффициенте около 0,72 весовые количества потребляемого эмбрионом кислорода и выделяемого углекислого газа приблизительно равны (Kendeigh, 1940; Рольник, 1968; Drent, 1973; Rahn, Ag, 1974). Как показали Каменский и Болотников (1973), отношение объемов выделяемого углекислого газа и потребляемого кислорода возрастает в ряду от типично выводковых до типично птенцовых птиц и у воробьиных составляет в среднем 0,79. При таком значении дыхательного коэффициента часть потерь массы происходит за счет углекислого газа, однако этой статьей расхода обычно пренебрегают при оценке водного баланса яйца (Rahn, Ag, 1974; Ag, Rahn, 1980). По данным Болотникова и др. (1985) мы рассчитали, что у *Sturnus vulgaris* потери, обусловленные разницей в массе выделяемого углекислого газа и потребляемого кислорода, составляют около 55 мг, т. е. лишь 5% от общих средних потерь массы яйца за период насиживания.

Яйцо начинает терять воду сразу после откладки. До нарушения птенцом целостности скорлупы потери происходят только путем диффузии паров воды через поры скорлупы. На скорость этих потерь влияют такие факторы, как температура, атмосферное давление, влажность, вентиляция (Рольник, 1968; Paganelli et al., 1976; Rahn, Dawson, 1979; Ag, Rahn, 1980). Насиживающая птица способна эффективно регулировать лишь температуру кладки, поэтому водные потери яиц варьируют в зависимости от условий гнездования. В определенном диапазоне изменчивость в потерях воды не влияет на выживаемость эмбрионов (Рольник, 1968; Hoyt, 1979, 1985). Так, у *Sterna dougallii* птенцы вылупились из яиц, потерявших от 9 до 25% начальной массы (Nisbet, 1981; цит. по Hoyt, 1985). У *Agapornis roseicollis* наблюдается значи-

тельная (почти двукратная) индивидуальная изменчивость проницаемости скорлупы, что заметно не отражается на успешности вылупления (Bucher, Barnhart, 1984). У эмбрионов птиц обнаружены физиологические механизмы, демпфирующие вариабельность потерь воды яйцами. Существуют экспериментальные данные, подтверждающие регуляторную функцию аллантаиса во внутреннем водном балансе (Hoyt, 1979). Предотвращение дегидратации тканей эмбриона при дефиците воды может достигаться уменьшением размеров эмбриона и ускорением его развития (Dawes, Simkiss, 1969; Simkiss, 1980). Слишком низкие потери воды столь же отрицательно сказываются на вылупляемости, как и слишком высокие. Определенный уровень водных потерь необходим для образования воздушной камеры и удаления избытков метаболической воды.

При изменчивости массы яиц в классе птиц от 0,2 до 1500 г и продолжительности инкубационного периода от 11 до более 80 сут, общие фракционные потери воды из яиц за время инкубации тем не менее сходны у разных птиц и составляют порядка 14—18% от начальной массы яйца (Еремеев, 1957; Drent, 1970; Rahn, Ag, 1974).

Постоянство суточных потерь воды яйцом при инкубации часто считают общим правилом и основывают на нем расчет суммарных потерь за период насиживания (Drent, 1970; Rahn, Ag, 1974; Rahn et al., 1976). Однако целый ряд исследований как на домашних, так и на диких птицах показал, что эти потери возрастают в ходе инкубации (Kendeigh, 1940; Рольник, 1968; Fisher, 1969; Carey, 1979; Hanka et al., 1979; Пономарева, 1979; Sotherland et al., 1980; Grant et al., 1982; Manning, 1982; Kern, 1986). В качестве основных причин чаще всего указывают на увеличение проницаемости скорлупы для газов и повышение температуры внутри яйца вследствие роста теплопродукции эмбриона.

С момента проклевывания скорлупы вылупляющимся птенцом потери воды резко возрастают. Они сильно варьируют в зависимости от продолжительности паранатального периода. В среднем за это время из яйца испаряется еще около 5% воды, так что суммарные потери составляют порядка 20% от начальной массы яйца (Ag, Rahn, 1980).

В последние годы значительно возрос интерес к экологическим аспектам эмбрионального и постэмбрионального развития птиц. В частности, увеличивается количество работ по изучению водного баланса яиц, инкубируемых в различных условиях. В данной статье представлен материал по динамике водных потерь яиц у гнездящейся в дуплах мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. Параллельно привлекаются результаты каркасного анализа яиц, собранных в день откладки и перед вылуплением, а также вылупившихся птенцов.

Работу проводили в 1984—1986 гг. на биологической станции Зоологического института в пос. Рыбачий Калининградской области. В 11 гнездах 59 помеченных сразу после откладки яиц ежедневно взвешивали примерно в одно время суток, начиная со дня откладки до вылупления. Еще 20 яиц ежедневно взвешивали в течение лишь части периода насиживания. 17 яиц из 3 гнезд взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,05 мг, остальные — на аптечных с точностью до 5 мг. Собранные для каркасного анализа объекты помещали в предварительно взвешенные боксы из фольги и высушивали при 60° С. Препарируя яйца, скорлупу разрезали на две половины и помещали содержимое в специальную воронку для разделения белка и желтка. Желток перед помещением в бокс тщательно обкатывали по стенкам сухой чашечки из фольги для удаления остатков белка. При этой процедуре неизбежны частичные потери белка (до 5%), поэтому общую массу последнего вычисляли как разность между массой целого яйца и желтка вместе с протертой ватным тампоном скорлупой. В процессе сушки желтка регулярно разрушали поверхностный липидный слой, затрудняющий удаление воды из внутренних слоев. Экстракцию липидов проводили в аппарате Сокслета смесью из 5 частей петролейного эфира и 1 части хлороформа. Полностью или частично исследовали 15 яиц в день откладки, 17 яиц перед вылуплением, 16 вылупляющихся птенцов и 3 птенца в возрасте 1 сут.

Результаты и обсуждение

Средняя начальная масса исследованных яиц мухоловки-пеструшки составила $1,711 \pm 0,017$ г ($CV=8,6\%$; $n=79$). На рис. 1 показана типичная картина динамики суточных потерь массы яйцами одной кладки со дня снесения до вылупления, полученная в результате ежедневных взвешиваний на аналитических весах. Характерно увеличение скорости потерь массы уже в период откладки яиц и отсутствие резкого скачка в уровне этого показателя в день завершения кладки. Межсуточные колебания в потерях воды из яиц одной кладки синхронны, что особенно заметно на рис. 2. Это связано, очевидно, с тем, что яйца в одном гнезде подвергаются практически идентичному воздействию факторов, влияющих на диффузию воды через скорлупу. В то же время у некоторых яиц (на рис. 1 яйцо № 4) наблюдаются не- нормально резкие скачки в уровне потерь массы. Как правило, это происходит после нарушения целостности скорлупы, чаще всего когтями насиживающей самки. Такие микроповреждения не всегда удается заметить. Несмотря на повышенные потери воды, эмбрион может успешно закончить развитие и в поврежденном яйце. Данные по таким яйцам включены в материал по вариации об-

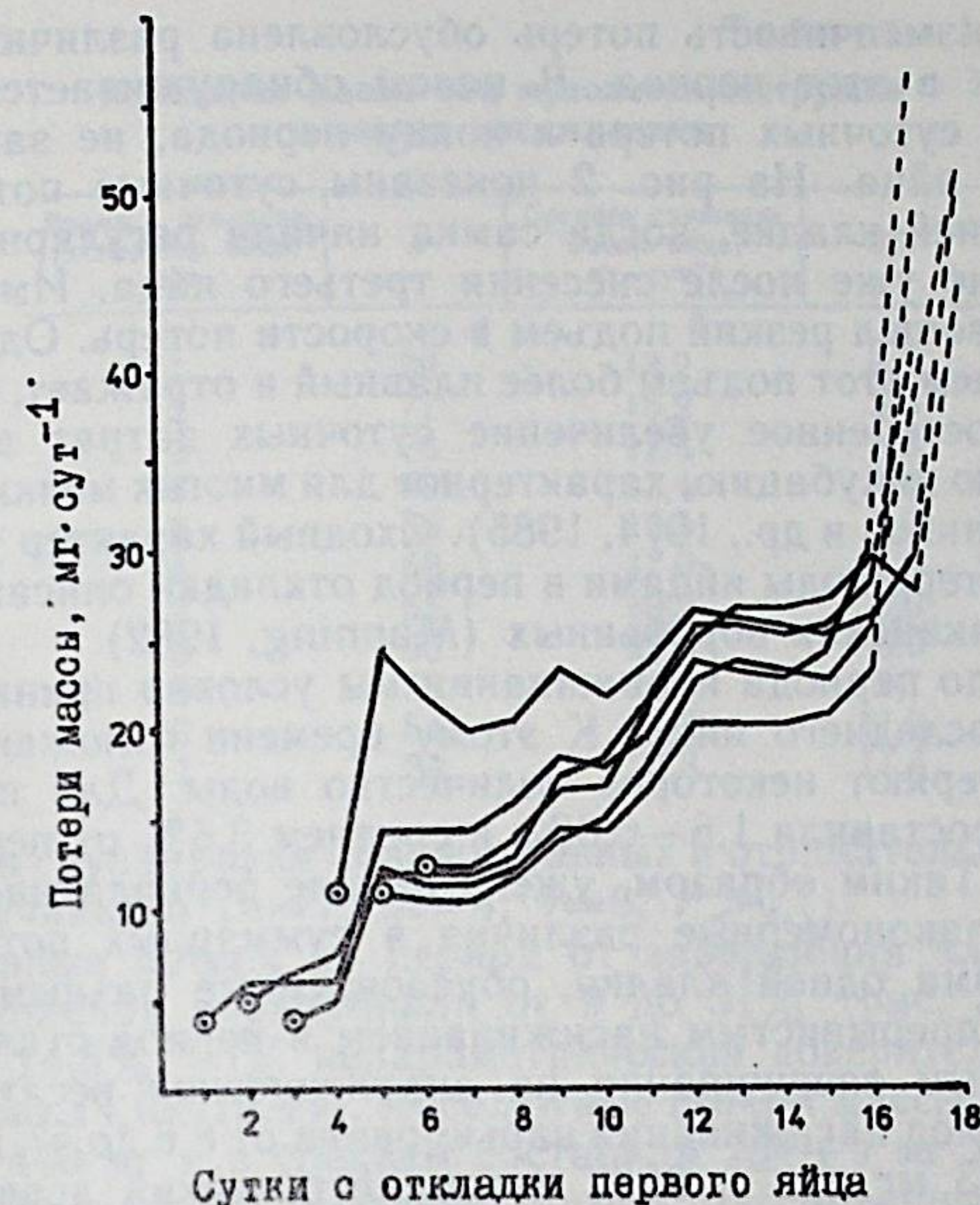


Рис. 1. Суточные потери массы яиц в кладке мухоловки-пеструшки, начатой 29 мая 1984 г.

Кружки — потери массы в первые сутки после откладки яйца, прерывистой линией обозначены потери массы проклюнувшихся яиц

щих потерь, однако они исключены из материала по динамике суточных потерь массы.

Для периода откладки яиц, когда скорость уменьшения массы низка, использовали только данные взвешиваний на аналитических весах. В этот период суточные потери варьировали от 1,9 до 24,4 мг·сут⁻¹, медиана 10,0 мг·сут⁻¹, 95% непараметрический доверительный интервал медианы $6,7 \div 10,8$ мг·сут⁻¹. Зна-



Рис. 2. Суточные потери массы яиц в кладке мухоловки-пеструшки, начатой 10 июня 1984 г.

Кружки — потери массы в первые сутки после откладки яйца, стрелкой показано начало регулярного дневного насиживания

ительная изменчивость потерь обусловлена различным поведением самок в этот период. В целом обнаруживается заметное увеличение суточных потерь к концу периода, не зависящее от «возраста» яйца. На рис. 2 показаны суточные потери массы яиц в поздней кладке, когда самка начала регулярное дневное насиживание уже после снесения третьего яйца. Именно в это время произошел резкий подъем в скорости потерь. Однако обычно и в среднем этот подъем более плавный и отражает, по всей видимости, постепенное увеличение суточных затрат времени на прерывистую инкубацию, характерное для многих мелких воробьиных (Болотников и др., 1974, 1985). Сходный характер увеличения скорости потерь воды яйцами в период откладки описан у 7 видов североамериканских воробьиных (Manning, 1982).

За начало периода насиживания мы условно принимаем день откладки последнего яйца. К этому времени отложенные ранее яйца уже теряют некоторое количество воды. Для первых яиц эти потери составили 1,8—6,0%, в среднем 3,5% от первоначальной массы. Таким образом, уже в начале периода насиживания возникают закономерные различия в суммарных потерях воды между яйцами одной кладки, обусловленные разными сроками откладки и прерывистым насиживанием в период откладки.

По данным взвешивания на аналитических весах суточные потери в период насиживания варьировали от 8,6 до 57,1 мг·сут⁻¹, медиана 20,3 мг·сут⁻¹, 95% непараметрический доверительный интервал медианы 18,5÷21,4 мг·сут⁻¹. По всем данным (754 взвешивания неповрежденных яиц только) потери составили в среднем 19,2 мг·сут⁻¹, 95% доверительный интервал среднего 17,0÷21,4 мг·сут⁻¹. Значения, предсказываемые аллометрическими уравнениями (1) Дрента (Drent, 1970) и (2) Ара и Рана (Ar, Rahn, 1980)* для яиц с массой 1,7 г равны соответственно 22,5 и 19,9 мг. Таким образом, средние ежесуточные потери воды яйцами мухоловки-пеструшки соответствуют уровню «среднестатистического» птичьего яйца.

При большой вариации суточные потери имеют значимую тенденцию к увеличению от начала к концу насиживания (табл. 1). Зависимость может быть описана линейным уравнением

$$Y = 12,88 + 1,05X,$$

($m_{yx} = 0,92$; $m_b = 0,09$; $P < 0,001$), где Y — снижение массы в мг·сут⁻¹, X — время с откладки последнего яйца в сут. Анализ необъясненных уравнением регрессии вариаций (остатков) средних суточных потерь массы показал, что хотя в начале периода (на 2—5 сут) наблюдается более быстрый рост потерь по сравнению с предсказываемым, критерий серий не выявил значимого

* (1) $M_{H_2O} = 15,1 W^{0,741}$; (2) $M_{H_2O} = 13,243 W^{0,754}$, где M_{H_2O} — суточные потери воды в мг, W — начальная масса яйца в г.

Таблица 1

Изменение массы яиц мухоловки-пеструшки в период насиживания

Время с откладки последнего яйца, сут	n	Среднее снижение массы яйца, мг·сут ⁻¹	SD
1	79	13,2	5,2
2	77	15,2	5,6
3	76	17,3	5,8
4	69	17,4	7,1
5	63	18,5	5,7
6	58	17,9	6,2
7	55	19,2	6,0
8	55	21,6	6,9
9	55	23,4	9,1
10	54	22,2	11,9
11	34	25,3	11,6

отклонения группировки положительных и отрицательных отклонений от случайного ($n=7$; $m=4$; $\gamma=6$; $P>0,1$).

Суммарные потери за период от завершения кладки до начала вылупления варьировали от 9 до 31% (рис. 3). Медиана составила 14,8%, 95% непараметрический доверительный интервал медианы 14,0÷15,4%. Абсолютные потери массы варьировали от 160 до 440 мг и в среднем составили 254 ± 9 мг ($CV=25,9\%$; $n=59$). Ожидаемые суммарные потери, рассчитанные по уравнению регрессии, составили 236 мг. Ни для абсолютных, ни для относительных суммарных потерь не удалось показать значимой связи с начальной массой яйца (мера ранговой корреляции Спирмена $r_s = +0,245$ для абсолютных и $r_s = -0,177$ для относительных значений, $P>0,05$, $n=58$).

Поскольку снижение массы яйца обусловлено практически полностью потерями воды, мы исследовали ее содержание в

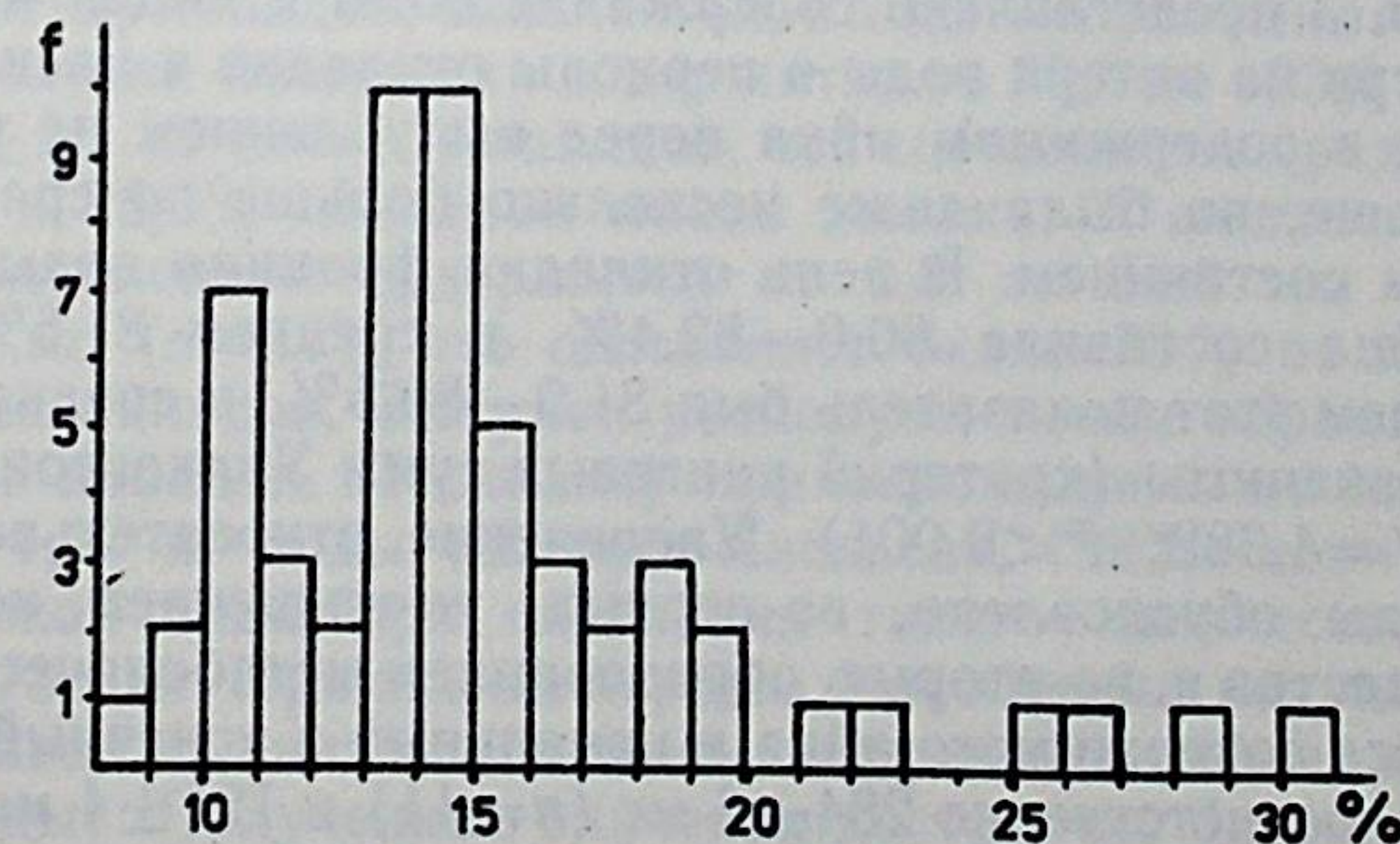


Рис. 3. Распределение суммарных потерь массы яиц (% от первоначальной массы) за период насиживания у мухоловки-пеструшки ($n=56$)

Таблица 2

Соотношение компонентов составных частей яйца мухоловки-пеструшки ($N=11$)

Показатель	Целое яйцо	Скорлупа с оболочками *	Белок	Желток
Сырая масса, г	$1,651 \pm 0,034$	$0,112 \pm 0,003$	$1,88 \pm 0,029$	$0,351 \pm 0,049$
То же, %	100	6,7	72,0	21,3
Сухое в-во, г	$0,375 \pm 0,007$	$0,091 \pm 0,002$	$0,133 \pm 0,003$	$0,151 \pm 0,004$
То же, %	100	24,2	35,5	40,3
Вода, г	$1,276 \pm 0,029$	$0,021 \pm 0,002$	$1,055 \pm 0,028$	$0,200 \pm 0,009$
То же, %	100	1,6	82,7	15,7

* Средняя сухая масса подскорлуповых оболочек $7,55 \pm 0,23$ мг, что составляет 8,5% от сухой массы скорлупы вместе с оболочками.

Таблица 3

Содержание воды в яйцах и птенцах мухоловки-пеструшки

Объект	n	Содержание воды (% от сырой массы)
Целое яйцо в день откладки	11	$77,3 \pm 0,2$
Содержимое яйца в день откладки	11	$81,5 \pm 0,2$
Белок в день откладки	13	$88,9 \pm 0,3$
Желток в день откладки	15	$57,2 \pm 0,7$
Целое яйцо перед вылуплением	6	$81,8 \pm 0,5$
Содержимое яйца перед вылуплением	16	$83,8 \pm 0,4$
Вылупляющийся птенец без желточного мешка	17	$87,1 \pm 0,1$
Птенец в возрасте 1 сут	3	$86,4 \pm 1,1$

яйцах в день откладки и перед вылуплением при появлении «звездочки» на скорлупе. После нарушения целостности скорлупы вылупление птенца происходило, примерно, через сутки (более точные наблюдения не проводили). В табл. 2 показано начальное соотношение составных частей яиц мухоловки-пеструшки. В табл. 3 представлено содержание воды в яйцах и птенцах.

Несмотря на потери воды в периоды откладки и насиживания, доля воды в содержимом яйца перед вылуплением не только не была меньше, но была даже несколько больше по сравнению с начальным состоянием. В день откладки фракция воды в содержимом яйца составила 80,0—82,4%, в среднем 81,5%. Перед вылуплением этот показатель был 81,9—86,5%, в среднем 83,8%. Различия значимы (критерий ранговых сумм Уилкоксона, $m=10$; $n=15$; $W'=4,382$; $P<0,001$). Увеличение относительного количества воды обусловлено, во-первых, уменьшением количества сухого вещества и, во-вторых, образованием метаболической воды. Сухая масса содержимого яйца в начальный и конечный моменты составила соответственно 284 ± 6 мг ($n=11$) и 194 ± 4 мг ($n=16$). Количество метаболической воды можно оценить, зная фракции воды в начальный (P_0) и конечный (P_f) моменты, а также фракционные потери воды (Q). Обозначим W_0 — начальная масса со-

держимого яйца, H_0 и H_f — начальное и конечное количество воды в яйце, F — суммарные потери воды, M — количество метаболизированной воды. Очевидно, что

$$H_f = H_0 + M - F,$$

отсюда

$$M = F + H_f - H_0.$$

Поскольку

$$F = W_0 Q; H_0 = W_0 P_0; H_f = W_0 (1 - Q) P_f;$$

получаем

$$M / W_0 Q = [Q(1 - P_f) + P_f - P_0] / Q.$$

Используя значения $P_0=0,815$; $P_f=0,838$ и $Q=0,148$ рассчитываем, что доля метаболической воды составляет в среднем 31,7% от общих потерь воды. Умножив обе части уравнения на Q , получаем долю метаболической воды от начальной массы яйца — 4,7%. Таким образом, на 1 г начального содержимого яйца образуется 47 мг метаболической воды. Полученное значение хорошо соответствует рассчитанному по суммарному потреблению кислорода эмбрионами воробьиных. В среднем потребление кислорода составляет 91 мл на 1 г начальной массы. Поскольку в яйце основная часть воды получается при окислении липидов (на 1 мл использованного кислорода образуется в среднем 0,53 мг воды), среднее количество метаболической воды составляет 48 мг на 1 г начальной массы (Hoyt, Rahn, 1980; Ag, Rahn, 1980).

Мы можем также рассчитать количество метаболической воды по количеству липидов, окисленных в ходе эмбриогенеза. В желтке яйца мухоловки-пеструшки содержится от 75,1 до 103,0 мг, в среднем $91,6 \pm 2,1$ мг ($n=15$) липидов, что составляет в среднем 59,7% от сухой и 25,5% от сырой массы желтка. В желточном мешке перед вылуплением содержится от 8,8 до 34,9 мг, в среднем $23,0 \pm 2,0$ мг ($n=17$), что составляет около 25% от начального количества липидов. Эмбрион расходует, таким образом, в среднем 69 мг липидов. Поскольку при окислении 1 мг липидов образуется 1,07 мг воды (Шмидт-Ниельсен, 1982), количество метаболической воды при окислении такого количества липидов составит 73,4 мг. При оценке первым способом мы получаем 75,2 мг (рассчитывая из начальной массы содержимого яйца) и 80 мг (из потерь воды). Полученные значения достаточно близки, учитывая неоднородность между выборками яиц по массе. Следует заметить, что количество остающихся в желточном мешке при вылуплении липидов — величина более изменчивая ($CV=35 \pm 6\%$),

чем начальное содержание липидов в желтке ($CV=9\pm 2\%$). Это свидетельствует о том, что количество расходуемых в эмбриогенезе липидов, а, значит, и образуемой метаболической воды, заметно варьирует. Возможно, что метаболизм жиров может играть некоторую роль в регуляции водного баланса.

Полученные результаты показывают, что в обычных условиях инкубации яйца мухоловки-пеструшки сохраняют приблизительно постоянное относительное содержание воды. Содержание воды в тканях вылупляющегося птенца без желточного мешка не ниже, если даже не выше, чем в первые-вторые сутки после вылупления. В среднем водные потери яиц таковы, что уравнивают повышение относительного содержания воды в результате уменьшения количества сухого вещества и образования метаболической воды. В то же время вариации в потерях воды от 9 до 31% не оказывают существенного влияния на вылупляемость птенцов.

ЛИТЕРАТУРА

- Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Добринский Л. Н. Экология раннего онтогенеза птиц // Свердловск: УНЦ АН СССР. 1985. 228 с.
- Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н. Типы насиживания в период яйцекладки у птиц и одновременность вылупления птенцов // Сборник статей по орнитологии. Пермь. 1974. С. 41—45.
- Еремеев Г. П. Зародышевые приспособления птиц с точки зрения сравнительной физиологии // Тр. Омск. сельхоз. ин-та. Т. 25. Омск. 1957. 118 с.
- Каменский Ю. Н., Болотников А. М. Газообмен в период эмбрионального развития птиц // Сборник статей по птицеводству и орнитологии. Пермь. 1973. С. 15—28.
- Пономарева Т. С. Влагоддача яиц и влажность гнезд у некоторых видов птиц аридной зоны // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 12. С. 1848—1857.
- Рольник В. В. Биология эмбрионального развития птиц. // Л.: Наука. 1968. 425 с.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. // М.: Мир. 1982. 800 с.
- Ar A., Rahn H. Water in avian egg: overall budget of incubation // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. N 2. P. 373—384.
- Bucher T. L., Barnhart M. C. Varied egg gas conductance, air cell gas tensions and development in *Agapornis roseicollis* // Respir. Physiol. 1984. Vol. 55. N 3. P. 277—289.
- Carey C. Increase in conductance to water vapor during incubation in eggs of two avian species // J. Exp. Zool. 1979. Vol. 209. N 1. P. 181—186.
- Dawes C. M., Simkiss K. The acid base status of the blood of the developing chick embryo // J. Exp. Biol. 1969. Vol. 50. N 1. P. 79—86.
- Drent R. H. Functional aspects of incubation in the hering gull // Behaviour. 1970. Vol. 17. Suppl. P. 1—132.
- Drent R. H. The natural history of incubation // Breeding Biology of Birds. Washington. Nat. Acad. Sci. D. S. 1973. P. 262—311.
- Fisher H. I. Eggs and egg-laying in the laysan albatross, *Diomedea immutabilis* // Condor. 1969. Vol. 71. N 1. P. 102—112.
- Grant G. S., Pettit T. N., Rahn H., Whittow G. C., Paganelli C. V. Water loss from laysan and black-footed albatross eggs // Physiol. Zool. 1982. Vol. 55. N 4. P. 405—414.
- Hanka L. R., Packard G. C., Sotherland P. R., Taigen T. L., Boardman T. J., Packard M. J. Ontogenetic changes in water-vapor conductance of eggs of

- yellow-headed blackbirds (*Xanthocephalus xanthocephalus*) // J. Exp. Zool. 1979. Vol. 210. N 1. P. 183—188.
- Hoyt D. F. Osmoregulation by avian embryos: the allantois functions like a toad's bladder // Physiol. Zool. 1979. Vol. 52. N 3. P. 354—362.
- Hoyt D. F. Introduction to the diffusive exchanges and water relations of avian eggs // Acta XVIII Congr. Internation. Ornithol. Vol. 2. Moscow. Nauka. 1985. P. 832—839.
- Hoyt D. F., Rahn H. Respiration of avian embryos — a comparative analysis // Respir. Physiol. 1980. Vol. 39. N 3. P. 255—264.
- Kendeigh S. C. Factors affecting length of incubation // Auk. 1940. Vol. 57. N 1—2. P. 499—513.
- Kern M. D. Changes in water-vapor conductance of common canary eggs during the incubation period // Condor. 1986. Vol. 88. N 3. P. 390—393.
- Manning T. H. Daily measurements of variation in weight loss of eggs of seven passerine species before and during natural incubation // Can. J. Zool. 1982. Vol. 60. N 12. P. 3143—3149.
- Paganelli C. V., Ar A., Rahn H., Wangenstein O. D. Diffusion in the gas phase: the effects of ambient pressure and gas composition // Respir. Physiol. 1976. Vol. 25. N 2. P. 247—258.
- Rahn H., Ar A. The avian egg: incubation time and water loss // Condor. 1974. Vol. 76. N 2. P. 147—152.
- Rahn H., Dawson W. R. Incubation water loss in eggs of Heerman's and Western gulls // Physiol. Zool. 1979. Vol. 52. N 4. P. 451—560.
- Rahn H., Paganelli C. V., Nisbet I. C. T., Whittow G. C. Regulation of incubation water loss in eggs of seven species of terns // Physiol. Zool. 1976. Vol. 49. N 2. P. 245—259.
- Simkiss K. Water and ionic fluxes inside the egg // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. N 2. P. 385—393.
- Sotherland P. R., Packard G. C., Taigen T. L., Boardman T. J. An altitudinal cline in conductance of cliff swallow (*Petrochelidon pyrrhonota*) eggs to water vapor // Auk. 1980. Vol. 97. N 1. P. 177—185.

WEIGHT LOSS BY EGGS DURING LAYING AND INCUBATION IN THE PIED FLYCATCHER (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

A. V. Bardln, V. G. Vysotsky, E. E. Patzerina

Summary

58 eggs (mean initial weight 1,71 g) of 11 clutches were weighted every day from the time the egg was laid until the time the shell of egg was pipped. The rate of weight loss increased during laying and incubation. During laying daily weight losses ranged from 1,9 to 24,4 mg·d⁻¹, the median was 10,0 mg·d⁻¹. The increase in weight loss caused by increased incubation attentiveness. During period of incubation daily weight losses ranged from 8,6 to 57,1 mg·d⁻¹, the mean was 19,2 mg·d⁻¹. The total fractional weight losses ranged from 9 to 31% of initial egg weight, the median was 14,8%. Water percentage in the fresh egg content was 81,8%. Before hatching the water percentage was 83,8%. The fraction of the metabolic water produced during incubation was estimated to be 4,7% of the fresh egg content, and 31,7% of the total water loss.

ПТИЦЫ СРЕДНЕГО ПАЛЕОЛИТА КРЫМА

Г. Ф. Барышников, О. Р. Потапова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

История формирования орнитофауны Крымского полуострова известна в общих чертах благодаря костным остаткам птиц, извлеченных из карстовых пещер и навесов при археологических раскопках стоянок человека древнего каменного века. Уже первые исследования плейстоценовых птиц, выполненные А. Я. Тугариновым (1937) и М. А. Воинственным (1963, 1967), показали, что палеорнитофауна Крыма была разнообразней современной, в ней присутствовали арктические и альпийские виды. Эти исследования базировались в основном на обширных материалах из поздне-палеолитических (Сюрень 1, Аджикоба) и послеледниковых памятников (Сюрень 2, Шан-Коба, Алимов навес, Мурзак-Коба), и, в меньшей степени на сборах из стоянок среднепалеолитической (мустьерской) эпохи (Киик-Коба, Шайтан-Коба, Аджикоба, Староселье). Материалы публиковались общими видовыми списками, часто без расчленения по слоям внутри отдельных стоянок и без морфологических характеристик плейстоценовых форм. В общей сложности в фауне палеолита Крыма были определены 96 видов (Воинственный, 1967). Более поздние определения плейстоценовых птиц из археологических памятников или естественных захоронений в карстовых полостях (Бачинский, Дублянский, 1963; Колосов, 1983; Верещагин, Барышников, 1980) носили исключительно попутный или подчиненный характер. Новый материал, полученный при раскопках мустьерской стоянки Пролом 2 (руководитель Ю. Г. Колосов, 1982, 1983, 1985 гг.), наряду с просмотром имеющихся коллекционных сборов и опубликованными данными, позволил более детально охарактеризовать птиц Крыма эпохи среднего палеолита (мустье)*.

* Пользуясь случаем, выражаем свою глубокую признательность Ю. Г. Колосову (Институт археологии АН УССР, Киев) за предоставление нам палеозоологических сборов и возможность участия в полевых работах. Мы также благодарны А. В. Пантелееву (Зоологический институт АН СССР, Ленинград) за помощь в работе с остеологическими коллекциями.

КРАТКИЙ ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ ПТИЦ

В настоящее время остатки птиц известны из 9 мустьерских пещерных стоянок Крыма, протянувшихся цепочкой вдоль северного склона Крымской горной гряды (рис. 1).

Староселье. Расположена в скальном навесе на восточной окраине г. Бахчисарая, на левом берегу ручья Чурук-су, впадающего в р. Кача. Стоянка обнаружена и раскапывалась А. А. Формозовым в 1953—1956 гг. Находки остатков птиц связаны с верхней частью мустьерского слоя, залегающим в несколько смещенном положении. М. А. Воинственным (1967) определены 3 вида (табл. 1).

Шайтан-Коба. Лежит на правом борту долины р. Бодрак, между Симферополем и Бахчисараем. Исследовалась Г. А. Бонч-Осмоловским в 1929—1930 гг. Костные остатки птиц происходят из желтого щебенчатого слоя, не расчлененного на отдельные горизонты, и принадлежат 6 видам (см. табл. 1). Характерно наличие лесных форм.

Чокурча. Пещера находится в долине Малый Салгир, в 2 км на северо-восток от г. Симферополя. Раскапывалась под руководством Н. П. Эрнста в 1930—1940 гг. Мощность рыхлых отложений достигает 4 м; выделены 4 культурных слоя, из них 2—4 да-

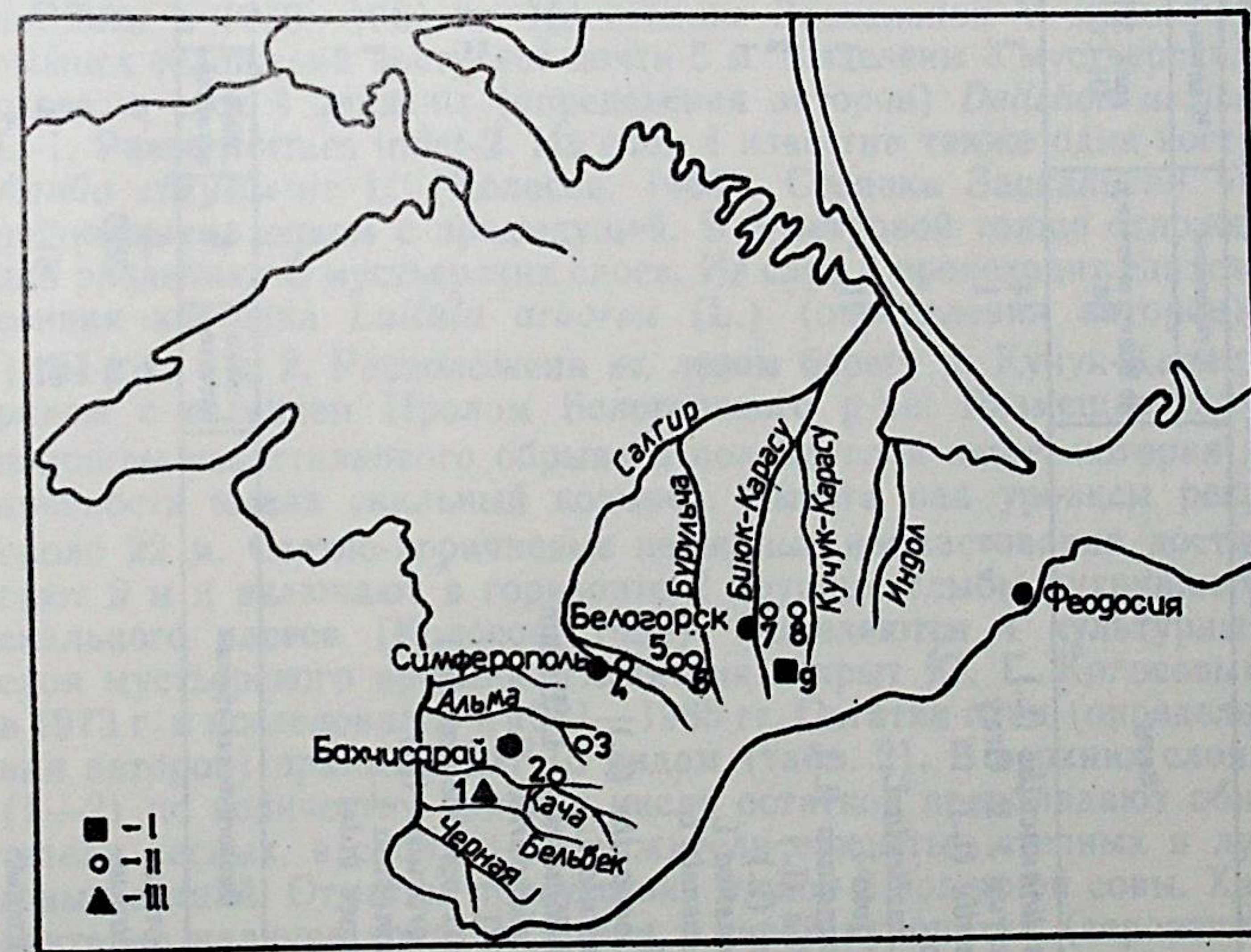


Рис. 1. Картограмма расположения палеолитических стоянок Крыма
I — многослойные, II — мустьерские, III — позднепалеолитические; 1 — Сюрень 1, 2 — Староселье, 3 — Шайтан-Коба, 4 — Чокурча, 5 — Киик-Коба, 6 — Кош-Коба, 7 — Заскальные V, VI, 8 — Пролом 2, 9 — Аджикоба

Видовой состав и число костных остатков птиц из мустьерских пещерных стоянок Крыма

Таблица 1

Виды	Староселье	Шайтан-Коба	Чокурча			Кник-Коба
	по Воинственскому, 1967	колл. ЗИН АН СССР	по Воин- ственскому, 1967, сл. 2—4	по Вере- щагину, Барышникову, 1980	колл. ЗИН АН СССР	по Воинственскому, 1967
<i>Cerchneis tinnunculus</i> (L.)	14	1	1			1
<i>Falco cherrug</i> J. E. Gray	1					
<i>Perdix perdix</i> (L.)						
<i>Gallus</i> sp.						
<i>Scolopax rusticola</i> L.						
<i>Columba livia</i> L.						
<i>Nyctea scandiaca</i> (L.)	21	1	1		1	1
<i>Apus melba</i> (L.)		2				1
<i>Apus apus</i> (L.)		1				2
<i>Hirundo rustica</i> L.						1
<i>Alauda arvensis</i> L.			1			
<i>Alauda</i> sp.						
<i>Oenanthe oenanthe</i> (L.)				14		
<i>Turdus merula</i> L.						
<i>Turdus philomelos</i> C. L. Brehm						1
<i>Garrulus glandarius</i> (L.)			1			3
<i>Pica pica</i> (L.)			+			1
<i>Pyrhacorax pyrrhacorax</i> (L.)		2				
<i>Graculus graculus</i> (L.)						1
<i>Corvus monedula</i> L.		1				+
<i>Passeriformes</i> indet				8		
<i>Aves</i> indet						

Экологические группы	Староселье		Шайтан-Коба		Чокурча			Кник-Коба	
	число остатков	%	число остатков	%	число остатков	%	число остатков	число остатков	%
Водно-болотные	14	38,9	1	12,5	16	72,7	2	16,7	
Лугово-степные					1	4,6	3	25,0	
Лесные	22	61,1	3	37,5	2	9,1	5	41,7	
Скальные					1	4,6	2	16,6	
Тундро-таежные							+		
Убиквисты			1	12,5	2	9,1	+		

тируются мустьерским временем. Найдены 6 видов птиц (см. табл. 1); причем доминируют обитатели открытых биотопов. Интересно присутствие северного элемента — белой совы.

К и к - К о б а . Пещера расположена на правом берегу р. Зуи близ с. Лесное Зуйского р-на, в 25 км к востоку от г. Симферополя. Исследовалась Г. А. Бонч-Осмоловским в 1924—1926 гг. Выделены более ранние, мустьерские (слой 4—6) и поздние голоценовые тарденуазские слои (1—2). Остатки птиц определялись А. Я. Тугариновым и М. А. Воинственным. Встречено из мустьерских отложений 11 видов (см. табл. 1) со значительной долей участия обитателей леса.

Кош - К о б а . Лежит рядом с пещерой Кник-Коба. Раскопки проводились Г. А. Бонч-Осмоловским в 1923 г. Ископаемые остатки залегают на глубине 50—150 см в желтом лессовидном суглинке. Определен 1 вид *Pyrhacorax pyrrhacorax* (L.) — 10 косточек (Воинственный, 1967).

З а с к а л ь н ы е . Группа стоянок Заскальная V, Заскальная VI и другие находятся на правом борту Красной балки в долине р. Биюк-Карасу в 7 км к северу от г. Белогорска. Оба первых памятника размещались в древности в больших гротах, козырек которых затем обрушился. Уровень Заскальной VI над тальвегом долины около 60 м. Стоянки открыты и раскапывались Ю. Г. Колосовым в 1970—1981 гг. На стоянке Заскальная V мощность рыхлых отложений достигает почти 5 м. Выделены 8 мустьерских слоев; в слое 4 найдены (определения авторов) *Delichon urbica* L.-1, *Passeriformes* indet-2. Из слоя 4 известна также одна кость *Aquila chrysaetus* L. (Колосов, 1983). Стоянка Заскальная VI расположена рядом с предыдущей. В 3-метровой толще отложений различают 5 мустьерских слоев. Из слоя 2 происходит единственная косточка *Lullula arborea* (L.) (определения авторов).

Пролом 2. Расположена на левом берегу р. Кучук-Карасу рядом с селением Пролом Белогорского р-на. Размещается у подошвы известнякового обрыва в полукруглой нише, которая в древности имела скальный козырек. Высота над уровнем реки около 22 м. Светло-коричневые пещерные напластования достигают 2 м и включают в горизонте 2 крупные глыбы рухнувшего скального навеса (Колосов, 1986). Выделяются 4 культурных слоя мустьерского времени. Памятник открыт Ю. Г. Колосовым в 1973 г. и исследовался в 1981—1985 гг. Остатки птиц (определения авторов) принадлежат 16 видам (табл. 2). В верхних слоях (1—2) по количеству видов и числу остатков преобладают обитатели лесных, в слоях 3—4 — жители открытых степных и луговых стадий. Отметим присутствие в слое 2 полярной совы. Характерно наличие косточек огаря и серой куропатки (вероятной добычи древних охотников), а также косточек врановых птиц (39% от общего числа), которых могли привлекать к стоянке кухонные отбросы. Обилие остатков врановых птиц наблюдается и

Таблица 2

Видовой состав и количество костных остатков птиц из грота Пролом 2

Виды	Слой 1	Слой 1—2	Слой 2	Слой 3				Слой 4	Осыпь
				1	2	3	4		
<i>Casarca ferruginea</i> (Pall.)			1					1	
<i>Cerchneis tinnunculus</i> (L.)							2		
<i>Erythropus vespertinus</i> (L.)	1		3		2	1			
<i>Perdix perdix</i> (L.)			1						
<i>Columba livia</i> L.									1
<i>Columba rupestris</i> Pall.									
<i>Columba palumbus</i> L.			1						
<i>Nyctea scandiaca</i> (L.)									
<i>Lullula arborea</i> (L.)			1		1			1	
<i>Alauda arvensis</i> L.		1							
<i>Luscinia</i> sp.	1								
<i>Chloris chloris</i> (L.)			1						
<i>Pica pica</i> (L.)			1						
<i>Corvus monedula</i> L.			2						
<i>Corvus frugilegus</i> L.			3		1	1	1		
<i>Corvus corax</i> L.			1		1				
Passeriformes indet.			1					1	
Aves indet.	3		4					1	
		3	4					1	
Экологические группы									
	число остатков		%	число остатков					%
Водно-болотные	1		5,9	1					6,2
Лугово-степные	4		23,5	5					31,2
Лесные	6		35,3	3					18,7
Скальные	1		5,9	1					6,2
Тундро-таежные	1		5,9	—					—
Убиквисты	4		23,5	6					37,7

на пещерных мустьерских памятниках Большого Кавказа (Барышников, Черепанов, 1985).

А д ж и - К о б а : Многослойная пещерная стоянка, лежащая на западном склоне Караби-Яйлы, приблизительно в 15 км южнее г. Белогорска. Раскопки памятника проводились Г. А. Бонч-Осмоловским в 1932—1933 гг. Пещерные отложения заключают мустьерскую (слои 3—4) и верхнепалеолитическую (слой 2) толщи. Многочисленные остатки птиц определялись А. Я. Тугариновым (1937) и М. А. Воинственским (1967); эти определения были частично уточнены и дополнены нами. Полный видовой состав коллекции насчитывает 59 наименований (табл. 3). Для слоев 3—4 характерны птицы лугово-степных и скальных биотопов, в верхнепалеолитическом слое также преобладают остатки обитателей открытых ландшафтов, но значительную роль играют и жители лесных сообществ, особенно в верхней части слоя. Особо следует отметить находку в слое 2 двух северных видов — белую и тундряную куропаток. На всех уровнях доминирует серая куропатка (59% от общего числа ископаемых костей). На долю врановых птиц приходится 18,5%.

Остатки птиц известны также из близких по возрасту (показатель по коллагеновому методу равен 872), но не связанных с деятельностью человека плейстоценовых отложений пещеры Красной (Кизил-Коба). Она находится в средней части Долгоруковского массива, примерно в 23 км юго-восточнее г. Симферополя. Вместе с костями пещерного медведя *Ursus spelaeus crimaeus* здесь найдены *Pyrrhocorax pyrrhocorax*-1 и *Graculus graculus*-1 (Бачинский, Дублянский, Лысенко, 1967).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами были определены сборы из стоянок Пролом 2 (1982 и 1985 гг.), Заскальная V и Заскальная VI (1985 г.), а также исследованы материалы из Аджи-Кобы, Чокурчи и Сюрени 1, хранящиеся в фондах Зоологического института АН СССР в Ленинграде. Эти материалы были ранее определены А. Я. Тугариновым и М. Л. Воинственским и частично опубликованы. Все коллекции из мустьерских отложений просмотрены и при необходимости переопределены, в находки из верхнего палеолита внесены лишь отдельные уточнения. В общей сложности изучены 647 костных остатков птиц, из них до вида определены 565, до рода 61. Неопределенными остались главным образом фаланги, а также фрагментарный материал по мелким Passeriformes, сравнение которых требует полных эталонных коллекций и специальных морфологических исследований. Мустьерская орнитофауна насчитывает 36 видов 8 отрядов, что составляет около 9% современного видового состава. Нами установлено присутствие 10 видов, не отмеченных ранее для мустьерской эпохи Крыма: *Casarca ferruginea* (Pall.), *Columba rupestris* Pall., *Columba palumbus* L., *Nyctea*

Видовой состав и количество костных остатков птиц из пещеры Аджикоба

Таблица 3

Виды	Колл. ЗИН АН СССР, опред. М. А. Воиновского с уточнением авторов													по Воиновскому, 1967		
	поздний палеолит					мустье										
	слой 2					слой 3					слой 3?				слой 4	
	1	2	3	4	1-4						2	3	4			5
<i>Podiceps nigricollis</i> C. L. Brehm						1										2
<i>Podiceps auritus</i> (L.)						1										
<i>Anas platyrhynchos</i> L.																
<i>Anas penelope</i> L.																
<i>Anas acuta</i> L.	1					2										
<i>Anas querquedula</i> L.																
<i>Aythya nyroca</i> (Cūld.)	2															
<i>Aythya fuligula</i> (L.)	1					1									1	
<i>Bucephala clangula</i> (L.)																
<i>Mergus serrator</i> L.						1										
<i>Mergus merganser</i> L.						1										
<i>Circus pygargus</i> (L.)						1										
<i>Cerchneis tinnunculus</i> (L.)						1										
<i>Cerchneis naumanni</i> (Fleisch.)						1										
<i>Erythropus vesperinus</i> (L.)																
<i>Falco cherrug</i> J. E. Gray						1										
<i>Perdix perdix</i> (L.)																
<i>Coturnix coturnix</i> (L.)																
<i>Lagopus mutus</i> (Montin)																
<i>Lagopus lagopus</i> (L.)																
<i>Lyrurus tetrix</i> (L.)																
<i>Crex crex</i> (L.)																
<i>Porzana porzana</i> (L.)																
<i>Gallinula chloropus</i> (L.)																
<i>Charadrius alexandrinus</i> L.?																
<i>Vanellus vanellus</i> (L.)																
<i>Tringa ochropus</i> L.																
<i>Tringa glareola</i> L.																
<i>Tringa totanus</i> L.																
<i>Actitis hypoleucos</i> (L.)																
<i>Philomachus pugnax</i> (L.)																

Экологические группы	число остатков				число остатков				число остатков				%				%			
Водно-болотные	19				3,5												3,1			
Лугово-степные	348				64,8												71,9			
Лесные	68				12,7												4,7			
Скальные	67				12,5												20,3			
Тундро-таежные	14				2,6												—			
Убиквисты	21				3,9												—			

scandiaca (L.), *Melanocorypha yeltoniensis* (J. R. Forst.), *Galerida cristata* (L.), *Delichon urbica* (L.) *Luscinia* sp., *Chloris chloris* (L.), *Corvus corax* L. При определении ископаемых остатков использовались сравнительная и фондовая коллекции отделения орнитологии ЗИН АН СССР и ПИН АН СССР, определительная таблица элементов скелета Corvidae (Jánosy, 1954, 1961). Систематический порядок и объем видов приведен в соответствии с классификацией, предложенной А. И. Ивановым (1976). Морфологические описания велись по сводке Дж. Баумела (Baumel, 1979). В работе приняты следующие промеры костей: 1 — длина кости, 2 — латеро-медиальный диаметр проксимального эпифиза, 3 — латеро-медиальный диаметр дистального эпифиза, 3а — передне-задний диаметр дистального эпифиза, 4 — ширина диафиза по середине кости. Все промеры даны в миллиметрах.

КРАТКИЙ СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

1. Отряд Anseriformes

Casarca ferruginea (Pall.) — Огарь

Материал: Пр.* — сл. 4 — 1 дист. отд. humerus, сл. 2 — 1 прокс. отд. radius.

Виды	humerus	radius	
	3	3	4**
<i>C. ferruginea</i> , Пр	17,6	7,3	6,7
соврем.	15,8, 17,5	7,1	5,9
<i>Tadorna tadorna</i>	16,1, 16,4	6,8	5,4
<i>Rufibrenta ruficollis</i>	17,7	7,0	5,8
<i>Anser anser</i>	22,4, 22,7	8,0	7,3
<i>Anser albifrons</i>	19,8	7,5	6,4
<i>Branta bernicla</i>	16,5	5,7	4,1
<i>Branta leucopsis</i>	19,3	6,5	4,7

Элементы посткраниального скелета пластинчатоклювых имеют сходную морфологию, ограниченную жесткими рамками среды обитания (Курочкин, 1979). Нами для определения использовались размеры и следующие морфологические отличия: дистальный отдел плечевой у *Casarca ferruginea* отличается от *Anser*, *Branta* и *Tadorna* узкой вытянутой fossa m. brachialis и отчетливой ямкой над вентральным мышелком; проксимальный отдел прямоугольной формы, с округленными краями.

Перелетная птица***.

* Сокращенные названия пещер: Пр — Пролом 2, А-К — Аджикоба, Зас V, VI — Заскальные V, VI, Чок — Чокурча.

** Обозначения промеров даны в разделе «Материал и методика».

*** Современное распространение и характер пребывания видов в Крыму приводится по Ю. В. Костину (1983).

Anas platyrhynchos L. — Кряква

Материал: А-К — сл. 3? — 1 t-mtt.

Виды	t-mtt			
	1	3	4	ширина мышелка III пальца
<i>Anas platyrhynchos</i> , А-К, сл. 3	44,2	10,0	4,6	4,3
соврем.	46,9	9,6	4,3	4,1
<i>Anas acuta</i>	43,6	9,2	4,0	3,9
<i>Anas penelope</i>	41,7	8,7	4,1	4,0

Отличается от других уток очень мощным основанием проксимального эпифиза и крупным мышелком III пальца. По этим признакам приближается к гаге (*Somateria spectabilis*), отличаясь от последней более широким диафизом.

Гнездящаяся, перелетная и зимующая птица. Найдена на стоянке Сюрень 1, в палеолите Молдавии (Старые Дуруиторы), Украины (Новгород-Северская, Нижнее Крывче), Кавказа (Малая Воронцовская, Хупын-Ипшахва, Сагварджиле, Джручула, Цуцхвати, Шагат-Хох-Легет, Ереванская)*.

2. Отряд Falconiformes

Cerchneis tinnunculus (L.) — Пустельга

Материал: Пр — сл. 3 — 1 дист. отд. humerus, 1 прокс. отд. ulna; Чок — 1 прокс. отд. femur.

Виды	humerus	ulna		femur	
	3	2	4	2	4
<i>Cerchneis tinnunculus</i> , Пр	9,6	7,5	4,4	8,2	4,1
соврем.	9,3	6,4	3,8	8,4	4,1
<i>Hypotriorchis subbuteo</i>	10,3	7,2	4,4	8,1	4,1
<i>Erythropus vespertinus</i>	8,6	6,5	3,5	7,0	3,3
<i>Cerchneis naumanni</i>	8,8	6,1	3,4	6,4	3,1
<i>Aesalon columbarius</i>	—	6,3	3,2	8,2	4,0

Плечевая по размерам занимает промежуточное положение среди костей мелких соколов. Fossa m. brachialis глубокая и длинная, распространяется за processus supracondylaris dorsalis. Площадка tuberculum lig. collateralis ventralis экспонирована латерально, не сглажена (характерно для *H. subbuteo*). Прокси-

* Данные о находках остатков птиц из палеолитических памятников Молдавии приводятся по И. М. Гане (1972), Украины — по М. А. Воинственскому (1967), К. А. Татарину и И. В. Марисовой (1971), Подесенья — по Н. И. Бурчак-Абрамовичу (1977), Кавказа — по Н. И. Бурчак-Абрамовичу (1974, 1975), Н. И. Бурчак-Абрамовичу и Д. И. Бурчаку (1982), Г. Ф. Барышникову и Г. О. Черпанову (1985).

мальный отдел диафиза тонкий. На бедре проксимальная сочленовная поверхность широкая, четко отделена от головки передней и задней вырезками.

Эвритопный, самый многочисленный представитель отряда. Гнездящаяся, пролетная и зимующая птица. Отмечается на стоянках Староселье, Аджи-Коба, Шайтан-Коба, в палеолите Молдавии (Старые Дуруиторы, Брынзены 1), Украины (Новгород-Северская), Кавказа (Кеп-Богаз, Хупын-Ипшахва, Джручула, Кударо 1, 3, Азых).

3. Отряд Galliformes

Perdix perdix (L.) — Серая куропатка

Материал: Пр — сл. 3 — 1 t-mtt (3)=7.2, (4)=3.7; сл. 2 — 1 humerus (2)=13.1, (4)=4.7, 1 c-mcc (3)=4.7. А-К — сл. 4 — 1 t-mtt; сл. 3 и 2,3 — 3 coracoid, 5 humerus, 7 ulna, 2 radius, 11 c-mcc, 1 femur, 20 t-mtt сл. 2 — 5 coracoid, 3 humerus, 11 ulna, 28 c-mcc, 16 t-mtt и другие. Всего 358 остатков.

Серая (*P. perdix*) и бородатая (*P. daurica*) куропатки различаются размерами, но четких морфологических отличий между ними не обнаружено. Относительно крупные размеры ископаемых остатков позволяют отнести их к *P. perdix*, которая широко распространена в Крыму в настоящее время.

Для сравнения плейстоценовой формы с современными был использован коллекционный материал по восточноевропейскому подвиду *P. perdix lucida*. Абсолютные размеры и морфологические особенности костных остатков из пещер Аджи-Коба и Пролом 2 лежат в пределах их изменчивости у рецетного вида, лишь величина диафизов и эпифизов трубчатых костей относительно общей длины несколько больше (табл. 4). Средние значения длины костей серой куропатки из крымских стоянок имеют положительные (пряжка, бедренная) и отрицательные (кораконд, цевка) отклонения от соответствующих показателей у ныне живущей формы (рис. 2). Сравнение со среднеплейстоценовым видом *P. paleoperdix*, описанным из пещеры Фаж в Центральном массиве Франции (Mouget-Chauviré, 1975), показало меньшие различия между вымершими крымскими и западноевропейскими куропатками, чем те, которые наблюдаются у современного *P. perdix* из разных точек его ареала.

Оседлая птица, держится в степи и степных предгорьях, местами заходит на северные склоны Главной Крымской гряды. Встречена на крымских стоянках (Киик-Коба, Сюрень 1), в палеолите Молдавии (Брынзены 1, Старые Дуруиторы) и Кавказа (Джручула, Гварджила-Клде, Шагат-Хох-Легет, Кударо 1, 3, Цуцхвати, Азых).

Таблица 4

Абсолютные размеры костей плейстоценовых и современных серых куропаток *Perdix perdix* (L.), мм

Кость	Промер	Аджи-Коба				Сюрень 1				Современность			
		слои 3-4 и 2, 3		слои 2		поздний палеолит		поздний палеолит		поздний палеолит		поздний палеолит	
		n	lim	n	lim	n	lim	n	lim	n	lim	n	lim
coracoid	1	2	35,2, 35,2	4	33,6—35,4	4	34,8	5	33,9—40,3	5	36,7	5	36,7
	2	3	4,5—5,2	5	5,0—5,1	5	5,1	5	4,5—5,7	5	5,0	5	5,0
	4	3	3,6—3,8	5	3,6—4,3	5	3,8	5	3,1—3,7	5	3,5	5	3,5
humerus	1	2	47,1, 47,8	2	44,3, 49,2	2	13,3	2	45,0—50,7	2	47,8	2	47,8
	2	3	12,7—12,9	3	13,0—13,8	3	13,3	3	11,9—13,3	3	12,3	3	12,3
	3	2	9,7, 9,8	2	9,4, 10,0	2	4,5	2	8,9—10,0	2	9,4	2	9,4
	4	4	4,4—4,8	3	4,4—4,6	3	4,5	4	4,1—4,6	4	4,4	4	4,4
ulna	1	4	42,8—44,4	11	43,1—44,5	11	43,9	4	40,6—46,2	4	43,5	4	43,5
	2	4	5,5—6,0	11	5,5—6,2	11	5,8	4	5,3—5,9	4	5,6	4	5,6
	3	7	6,2—6,8	11	6,0—6,6	11	6,4	4	5,7—6,3	4	5,9	4	5,9
	4	7	3,4—3,7	11	3,4—3,9	11	3,6	4	3,2—3,6	4	3,4	4	3,4
radius	1	1	40,3	2	38,8, 39,4	2	3,6	4	38,8—41,0	4	39,8	4	39,8
	2	1	4,7	2	4,1, 4,5	2	4,5	4	4,2—4,7	4	4,5	4	4,5
	3	2	4,0, 4,1	2	3,8, 3,8	2	26,5	4	3,5—4,2	4	3,8	4	3,8
c-mcc	1	11	24,9—28,1	28	24,9—28,0	28	26,5	7	24,4—27,7	7	26,0	7	26,0
	2	11	4,9—5,9	27	5,0—6,5	27	5,5	7	5,0—5,7	7	5,3	7	5,3
	3	11	2,3—3,0	27	2,3—3,1	27	2,7	7	2,2—2,8	7	2,5	7	2,5
	4	11	54,2	27	2,3—3,1	27	2,7	5	51,5—55,7	5	53,2	5	53,2
femur	1	1	9,2	16	36,3—40,9	16	39,6	5	8,3—9,4	5	8,8	5	8,8
	2	1	4,3	15	6,7—7,4	15	7,1	5	3,6—4,0	5	3,9	5	3,9
	3	1	37,9—42,0	16	36,3—40,9	16	39,6	5	37,6—43,9	5	40,1	5	40,1
	4	14	6,6—8,0	15	7,3—8,4	15	7,9	5	6,6—7,7	5	7,0	5	7,0
t-mtt	1	13	7,2—8,7	15	7,3—8,4	15	7,9	5	7,0—8,0	5	7,5	5	7,5
	2	15	3,2—4,1	16	3,1—3,8	16	3,4	5	2,8—3,5	5	3,1	5	3,1

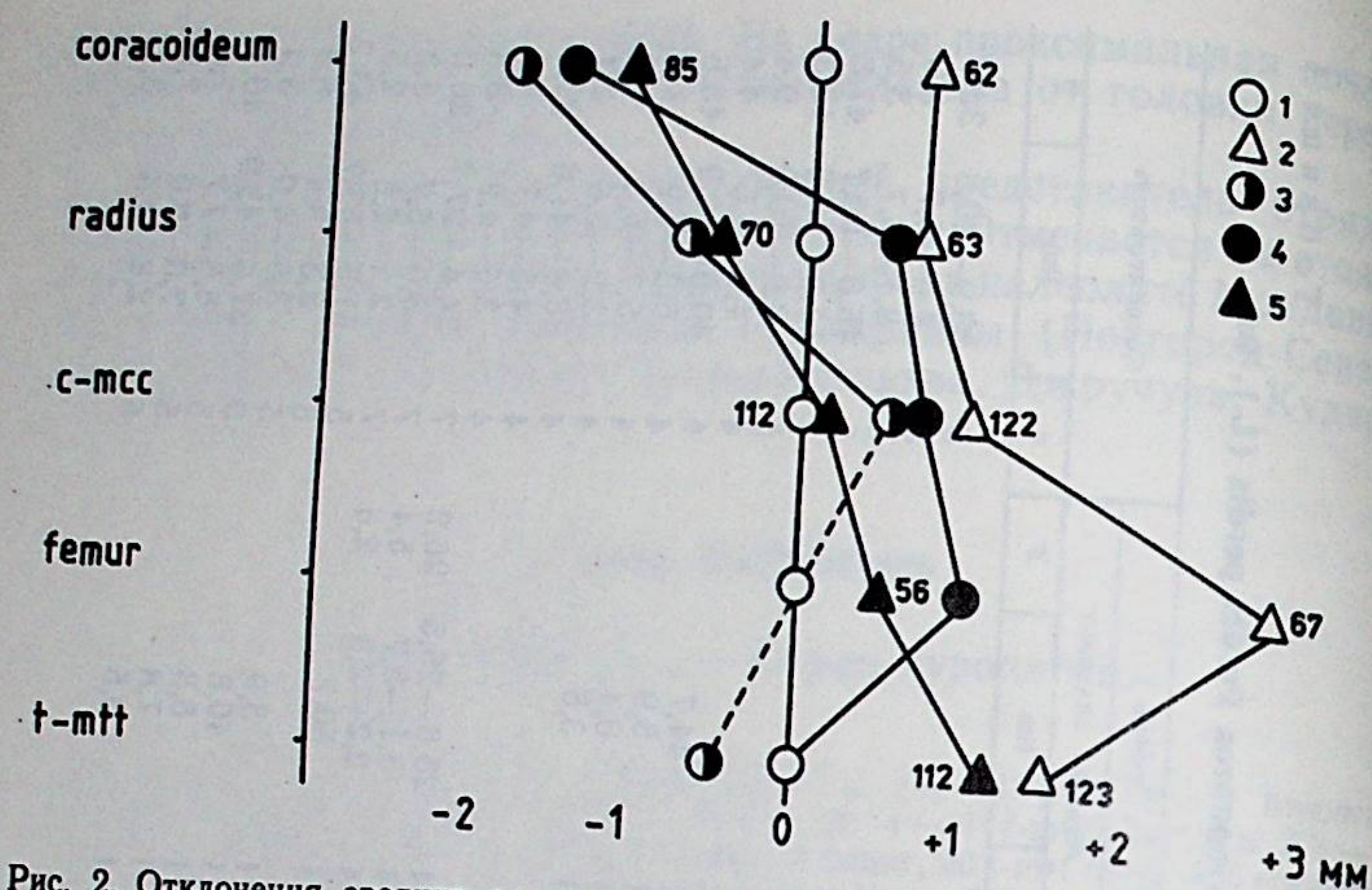


Рис. 2. Отклонения средних размеров (мм) элементов скелета плейстоценовых серых куропаток рода *Perdix* от современных
P. perdix 1 — соврем., coll. ЗИН АН СССР, 2 — соврем., по данным Mourer-Chauviré, 1975; 3 — Аджи-Коба, сл. 2; 4 — Аджи-Коба, сл. 3—4, *P. paleoperdix*; 5 — пещ. Фаж, по Mourer-Chauviré, 1975.

Lagopus mutus (Montin) — Тундровая куропатка

Материал: А-К — сл. 2, 3 — 1 scapula, 1 обл. coracoid, 1 обл. furcula, 1 — t-mtt.

Местонахождения	n	t-mtt			
		1	2	3	4
А-К, сл. 2,3	1	31,0	7,0	7,6	3,1
Медвежья, сл. 3 (Сев. Урал)	8	29,7—32,8	6,8—7,5	6,7—7,6	2,9—3,5
Соврем.	16	30,4—35,3	6,7—8,2	6,8—8,8	2,9—3,6

Хотя остатки куропаток рода *Lagopus* не найдены в собственных мустьерских отложениях, а происходят из смешанного слоя, мы решили дать их краткую морфологическую характеристику, поскольку находка тундровой и белой куропаток в Крыму представляет большой зоогеографический интерес, а материалы эти не были изучены.

Для крымской *L. mutus* характерны мелкие размеры единственной цевки, сходные с размерами цевки из верхнепалеолитических отложений Медвежьей пещеры на Северном Урале, и приближающиеся к минимальным значениям их у современной формы (рис. 3). Небольшую величину и близкие пропорции (отношение ширины диафиза и проксимального эпифиза к длине кости) имеют цевки плейстоценовых тундровых куропаток из пещеры Мамонтова в Польше (Bocheński, 1974) и вымершего подвида *L. mutus*

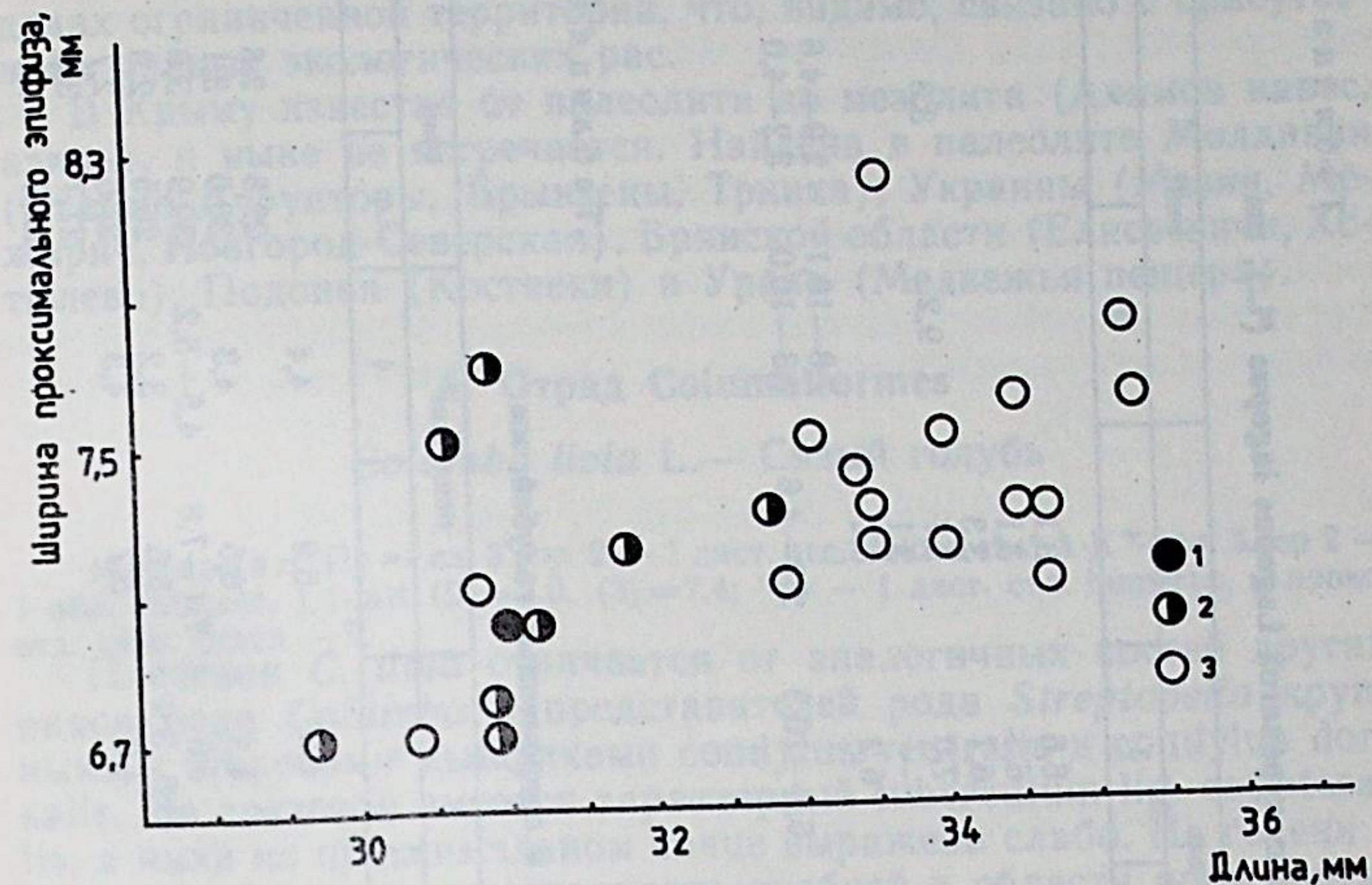


Рис. 3. Распределение цевок (t-mtt) плейстоценовых и современных тундровых куропаток (*Lagopus mutus*)
 1 — Аджи-Коба, 2 — Медвежья, 3 — соврем.

corresensis из французской пещеры Фаж (Mourer-Chauviré, 1975).

В Крыму найдена только в Аджи-Кобе, в современной фауне отсутствует. Известна из палеолита Молдавии (Брынзены, Старые Дуруиторы), Украины (Новгород-Северская, Межирич, Добраничевка) и Урала (Медвежья пещера).

Lagopus lagopus (L.) — Белая куропатка

Материал: А-К — сл. 2 гор. 1 — 2 с-мсс, 1 дист. отд. t-mtt, сл. 2, 3 — 1 обл. coracoid, 3 с-мсс, 2 обл. t-mtt; Сюрень 1 — сл. 4 — 1 обл. coracoid, 1 обл. humerus, 1 обл. radius, 1 обл. femur, сл. 3 — 2 с-мсс. Всего 16.

Диагностика остатков *L. lagopus* основывается на пропорциях костей, особенно цевки (Bocheński, 1974). Хотя сборы из крымских пещер малочисленны и фрагментарны, пригодные для морфометрической обработки экземпляры показывают, что по размерам, пропорциям и морфологическим признакам трубчатые кости в нашей выборке вполне укладываются в пределы изменчивости современного вида *L. lagopus* (табл. 5). Сходные размеры имеют куропатки из палеолитической стоянки Хотылево (Бурчак-Абрамович, 1977). Отметим, что по материалам из Медвежьей пещеры на Северном Урале (Потапова, 1986) и пещеры Фаж во Франции (Mourer-Chauviré, 1975), для плейстоценовых белых куропаток установлена значительная размерная дисперсия в пре-

Таблица 5
Абсолютные размеры костей плейстоценовых и современных белых куропаток *Lagopus lagopus* (L.), мм

Местонахождения	humerus	с-мсс				t-mtt			
	3	1	2	3	4	3	4	3	4
А-К, сл. 2, 3		34,3	9,6	6,6	3,1				
»		34,5	9,7	6,3	3,1				
А-К, сл. 2		34,7	9,7	6,7	3,3				
Сюрень I		34,9	9,7	7,0	2,7				
Хотылево	12,7	36,3	10,0	—	3,1	9,2		3,8	
		36,0	9,5	6,2	3,0				
Медвежья, Сев. Урал, n=422	10,5—13,1	30,3—37,2	8,0—11,0	6,5—10,3	2,8—4,6	7,3—10,1		2,9—4,6	
Современные, n=26—34						7,3—10,0		3,2—4,0	

Таблица 6
Абсолютные размеры костей скелета плейстоценовых и современных голубей, мм

Виды	humerus				ulna				tibiotarsus				t-mtt			
	3	3a	4	1	3	4	3	4	3	4	3	4	1	4	1	4
<i>Columba livia</i> , Чок	11,4	7,2	5,8	54,0	7,0	4,2			6,8	4,4			29,8	4,4		
А-К, сл. 3				52,4	6,9	4,3			6,5	4,3			30,0	4,3		
соврем.	11,0	7,3	6,1	59,6	8,9	5,6			7,1—7,8	4,5—5,2			30,9	4,5—5,2		
<i>C. palumbus</i>	13,2	8,2	7,0	49,0, 49,3	6,0, 6,1	3,8, 3,9			5,5	3,2			26,5	3,2		
<i>C. eversmanni</i>	9,6	6,1	5,5	48,1	6,5	4,0			5,7	4,3			27,6	4,3		
<i>Streptopelia orientalis</i>	10,1	6,2	5,5										27,7			
<i>S. decaocto</i>													22,8			
<i>S. turtur</i>													2,7			

делах ограниченной территории, что, видимо, связано с присутствием разных экологических рас.

В Крыму известна от палеолита до мезолита (Алимов навес, азий), и ныне не встречается. Найдена в палеолите Молдавии (Старые Дуруиторы, Брынзены, Тринка), Украины (Мезин, Межирич, Новгород-Северская), Брянской области (Елисеевичи, Хотылево), Подонья (Костенки) и Урала (Медвежья пещера).

4. Отряд Columbiformes

Columba livia L.— Сизый голубь

Материал: Пр — сл. 3 гор. 2 — 1 дист. отд. tibiotarsus; А-К — сл. 3 гор. 2 — 1 обл. coracoid, 1 t-mtt (2)=7,0, (3)=7,4; Чок — 1 дист. отд. humerus, 1 прокс. отд. ulna. Всего — 5.

Плечевая *C. livia* отличается от аналогичных костей других видов рода *Columba* и представителей рода *Streptopelia* крупными и широкими мышелками condylus ventralis и condylus dorsalis. На локтевой имеется характерный tuberculum lig. collateralis, а ямка на проксимальном конце выражена слабо. На голени в отличие от горлиц скульптировка гребней в области pons supratendineus более отчетливая. Медиальный бугор голени расположен ближе к pons supratendineus, чем у *C. palumbus*. На цевке проксимальный и дистальный эпифизы менее мощные, по сравнению с *C. palumbus* (табл. 6).

Живет оседло, гнездится на скальных обрывах, избегая закрытых биотопов. Ископаемые остатки известны из палеолитических местонахождений Крыма (Киик-Коба, Староселье, Сюрень 1, Шайтан-Коба) и Кавказа (Баракаевская, Кударо 3, Цуцхвати, Азы).

Columba rupestris Pall.— Скалистый голубь

Материал: Пр — сл. 2 — 1 прокс. отд. t-mtt.

Виды	t-mtt	
	1	4
<i>Columba rupestris</i> , Пр	>28,2	2,7
соврем.	29,1, 29,2	2,6, 2,6
<i>Streptopelia orientalis</i>	27,6, 27,7	2,7, 3,1
<i>S. decaocto</i>	22,7, 23,8	2,6, 3,0
<i>S. turtur</i>	22,7, 22,8	2,2, 2,7
<i>Columba livia</i>	30,0	3,1
<i>C. palumbus</i>	30,9	3,8
<i>C. eversmanni</i>	26,5	2,9

Для определения использовались 2 скелета скалистого голубя из коллекций ЗИН АН СССР и ПИН АН СССР. Выявлены следующие отличительные признаки: по передней стороне cotyla medialis проходит узкий гребень до середины диафиза (отсутствует у

C. livia); сам диафиз в середине сильно сужен (в большей степени, чем у видов рода *Columba* и *Streptopelia*); мышелок III пальца выдается вперед (у других голубей и горлиц лежит на уровне диафиза).

В фауне Крыма отсутствует. Распространен в Южной Сибири, Казахстане, Средней Азии. Западный подвид *C. r. turkestanica* особенно связан с безлесными горами и скалами. Оседлая птица, совершает зимой вертикальные перекочевки. Ископаемые находки известны из мустьерских слоев пещеры Тешик-Таш в Узбекистане (Суслова, 1949).

Columba palumbus L. — Вяхирь

Материал: Пр — сл. 3 гор. 1 — 1 дист. отд. с-тсс, сл. 3 — 1 с-тсс.

Виды	с-тсс	
	1	3
<i>Columba palumbus</i> , Пр—сл. 3 гор. 1	—	6,2
сл. 3	39,3	5,9
соврем.	35,7—39,3	
<i>C. livia</i>	31,7	5,7, 6,0
<i>C. eversmanni</i>	31,6	5,2, 5,6
<i>Streptopelia orientalis</i>	29,3	5,3, 5,5

Внутренняя площадка *facies art. dig. major* крупная, округлая. Центральный бугор на суставной площадке относительно крупный.

Гнездящаяся, пролетная, зимующая птица. На гнездовании тесно связана с лиственными или хвойными лесами.

Вяхирь найден на стоянке Сюрень 1 и в палеолите Молдавии (Старые Дуруиторы).

5. Отряд Strigiformes

Nyctea scandiaca (L.) — Белая сова

Материал. Пр — сл. 2—1 диафиз coracoid, Чок* — 1 прокс. отд. coracoid.

Виды	coracoid	
	1	4
<i>N. scandiaca</i> , Пр	—	9,1
Чок	58,8	9,9
соврем.,	53,3—60,5	7,5—10,2
<i>Bubo bubo</i> , $n=8$	61,5—68,2	9,7—12,3
$n=7$		

* Коракоид из Чокурчи был ошибочно отнесен М. А. Воинственским (1967, с. 26) к филину.

Длина коракоида, ширина акрокоракоидной головки и диафиза лежат в пределах максимальных значений их у современных тундровых популяций *Nyctea scandiaca*. При сравнении серийных коллекций по современным *Bubo bubo* и *N. scandiaca* были выявлены существенные качественные различия между этими видами. У *N. scandiaca* foramen supracoracoidei на *facies dorsalis* лежит в углублении, часто ограниченном гребнями прос. проcoracoideus. Коракоид *Bubo bubo* имеет относительно ровную поверхность *facies dorsalis*, foramen supracoracoidei крупное, скульптировка гребней не выражена.

Оседлая, широко кочующая птица. Гнездовый ареал лежит в пределах тундры и лесотундры; откочевывает далеко к югу, достигая в отдельные годы Крыма (Иванов, Штегман, 1978). Ископаемые остатки известны с Украины (Новгород-Северская, Мезин, Межирич) и Закавказья (Бинагады).

6. Отряд Passeriformes

Melanocorypha yeltoniensis (Forst.) — Черный жаворонок

Материал: А-К — сл. 3 гор. 2 — 1 дист. отд. ulna, сл. 3? — 1 дист. отд. ulna.

Виды	ulna	
	2	3
<i>M. yeltoniensis</i> , А-К—сл. 3г. 2	4,0	2,2
сл. 3?	3,9	2,0
соврем., $n=3$	4,0—4,4	2,0—2,6
<i>Alauda arvensis</i>	3,7	1,9
<i>Eremophila alpestris</i>	3,5	1,8

От других жаворонок средних размеров (рогатого и полевого) отличается размерами и скругленным tuberculum carpalе.

Редкая зимнезалежная птица. Найдена в позднем палеолите Крыма (Сюрень 1).

Galerida cristata (L.) — Хохлатый жаворонок

Материал: А-К — сл. 3 гор. 3 — 1 прокс. отд. humerus, juv, сл. 3? — 1 прокс. отд. t-mtt.

Виды	humerus	
	2	4
<i>G. cristata</i> , А-К, сл. 3?	3,4	1,3
соврем., $n=4$	3,4—3,5	1,2—1,5
<i>Alauda arvensis</i> , $n=3$	3,0—3,2	1,1—1,3

От полевого жаворонка отличается большими размерами и скругленным гипотарзусом.

Многочисленная, оседлая и кочующая птица. Найдена в позднем палеолите Крыма (Сюрень 1).

Lullula arborea L. — Лесной жаворонок

Материал: Пр — сл. 1—2 — 1 прокс. отд. humerus, Зас VI — сл. 2 — 1 дист. отд. humerus.

Виды	humerus		
	2	3	4
<i>Lullula arborea</i> , Пр	7,2	—	—
Зас VI	—	4,9	2,5
соврем.	7,0	5,1	2,7
<i>Alauda arvensis</i>	7,9	5,4	3,5
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	8,3	5,8	3,3
<i>Galerida cristata</i>	8,3	6,4	3,4
<i>Eremophila alpestris</i>	7,8	5,5	2,3

По величине плечевой и скульптировке crista pectoralis, fossa pneumaticipitalis близок к современному *L. arborea*.

Обычный перелетный вид. В плейстоцене Крыма известен из стоянок Аджи-Коба и Сюрень 1.

Hirundo rustica L. — Деревенская ласточка

Материал: Чок — сл. IV, гл. 72—85 см — 1 humerus.

Виды	humerus				ulna
	1	2	3	4	
<i>Hirundo rustica</i> , Чок	16,3	6,0	5,3	2,2	—
соврем.	15,6	6,6	5,3	2,0	3,8, 3,9
<i>Delichon urbica</i> , Зас V	—	—	—	—	3,7
соврем.	13,6	6,3	4,7	2,0	3,4
»	14,2	6,0	4,5	1,7	3,6
<i>Riparia riparia</i>	12,9	5,5	4,8	1,9	3,2

Ласточки хорошо выделяются среди других семейств отряда Passeriformes «коренастым» сложением плечевых костей, с очень мощным crista pectoralis.

Гнездящийся, пролетный вид Крыма. Отмечен в палеолитических памятниках Украины — Сюрень 1 и Новгород-Северская.

Delichon urbica (L.) — Городская ласточка

Материал: Зас V — сл. 4—1 прокс. отд. ulna.

Как и у всего семейства Hirundinidae, локтевая с характерным крючковидным краем cotyla dorsalis. Видовые отличия ласточек хорошо прослеживаются по микрорельефу основания и величине ргос. olecranon. Локтевая данного вида определена по размерам.

Гнездящаяся, пролетная и перелетная птица. Найдена в палеолитической стоянке Новгород-Северская на Украине.

Luscinia sp. — Соловей

Материал: Пр — сл. 2—1 дист. отд. t-mtt (4)=2,3.

По морфологии цевка соловья близка к цевкам каменок. От последних отличается отсутствие бугра на латеральном мышечке, далеко отнесенным foramen vasculare distale, относительно широким основанием эпифиза. Fossa metatarsi I шире, чем у современной формы.

Пролетный вид для Крыма. В плейстоценовых отложениях СССР встречен впервые.

Chloris chloris (L.) — Зеленушка

Материал: Пр — сл. 2 — 1 дист. отд. humerus.

Виды,	humerus	
	3	4
<i>C. chloris</i> , Пр—сл.2	5,2	2,3
соврем.	4,8, 5,2	2,2, 2,3
<i>Carpodacus erythrinus</i>	4,3, 4,6	2,0, 2,1
<i>Carduelis carduelis</i> , n=6	4,3—4,6	0,8—1,7
<i>Serinus pusillus</i> , n=3	3,8—3,9	1,2—1,4
<i>Spinus spinus</i>	3,6—3,8	0,8—1,6

Для плечевой зеленушки характерна вытянутая форма condilus ventralis и близкое расположение tuberculum к condilus dorsalis.

Гнездящаяся птица. Найдена в позднепалеолитических слоях стоянок Сюрень 1 и Новгород-Северская.

Pica pica (L.) — Сорока

Материал: Пр — сл. 2 — 1 прокс. отд. femur, 1 прокс. отд. tibiotarsus, (2)=6,4, (4)=3,5.

Размеры бедренных костей у современных *Pica pica* и *Corvus monedula* существенно перекрываются (Janossy, 1961), но у сороки область impressiones obturatoria ограничена четким гребнем. От бедренной *Nucifraga caryocatactes* отличается размерами и относительно крупным вертлугом. Голень с медиальным бугром, далеко отнесенным от sulcus extensorius.

Оседлый вид. Обычен и многочислен в северных предгорьях и на степной равнине. Костные остатки определены из памятников Крыма (Аджи-Коба, Шайтан-Коба, Сюрень 1), Молдавии (Старые Дуруиторы) и Кавказа (Ахштырская, Цуцхвати).

Pyrrhocorax pyrrhocorax (L.) — Клушица

Материал: А-К (целые и обл.) — сл. 2, 3 — 2 ulna, сл. 2 — 4 ulna и др.; Сюрень 1, сл. 4 — 5 ulna, 1 c-mcc, 1 tibiotarsus и др., сл. 2 — 5 humerus, 8 ulna, 6 c-mcc, 9 tibiotarsus, 4 t-mtt. Всего — 54.

Для разделения костных остатков между видами *Pyrrhocorax pyrrhocorax* и *Graculus graculus* были использованы имеющиеся в сравнительной коллекции ЗИН АН СССР материалы по закавказскому подвиду *P. pyrrhocorax docilis*, среднеазиатскому *P. p. centralis* и центральноазиатскому *G. graculus forsythi**. Почти все части посткраниального скелета оказались очень сходными. Лишь на пряжке и коракоиде — одном из наиболее консервативных элементов в скелете птиц — удалось выявить определительные признаки. У *P. pyrrhocorax* коракоид имеет длинный крючковидно загнутый книзу акроракоидный отросток с крупной fossa pneumatica (у *G. graculus* он не загнут, с пневматической впадиной среднего размера и обычно треугольной формы); пряжка в своем дистальном отделе несет слабо выраженные углубления (у *G. graculus* они выражены хорошо, часто разделены поперечным гребнем). Размеры костей у обоих видов почти не перекрываются, и на выборках из стоянок Аджи-Коба и Сюрень 1 разрыв по величине хорошо выражен для плечевой, локтевой и пряжки (рис. 4—6). Клушицы из палеолита Крыма сходны с современными (табл. 7). Более крупная форма *P. pyrrhocorax primigenius* описана по остаткам из отложений начала верхнего плейстоцена в пещере Лазарэ во Франции (Mouger-Chauviré, 1975).

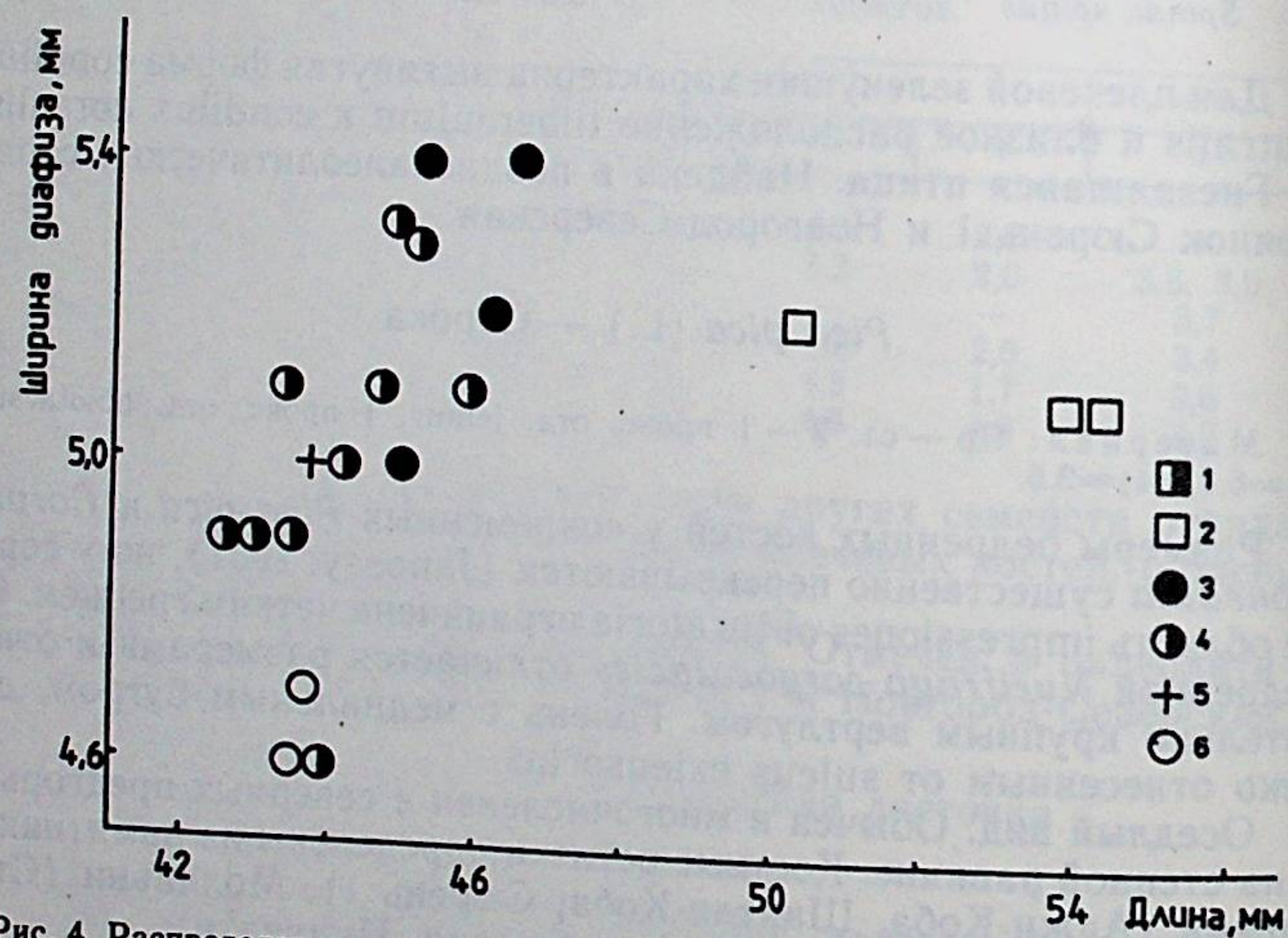


Рис. 4. Распределение плечевых костей (humerus) плейстоценовых и современных клушиц и альпийских галок
P. pyrrhocorax: 1 — Сюрень 1, 2 — соврем. *G. graculus*: 3 — Аджи-Коба, 4 — Сюрень 1, 5 — Цона, 6 — соврем.

* При сравнении региональных выборок следует иметь в виду, что у альпийской галки наблюдается увеличение размеров конечностей в направлении с запада на восток, у клушицы наоборот — с востока на запад (Рустамов, 1954).

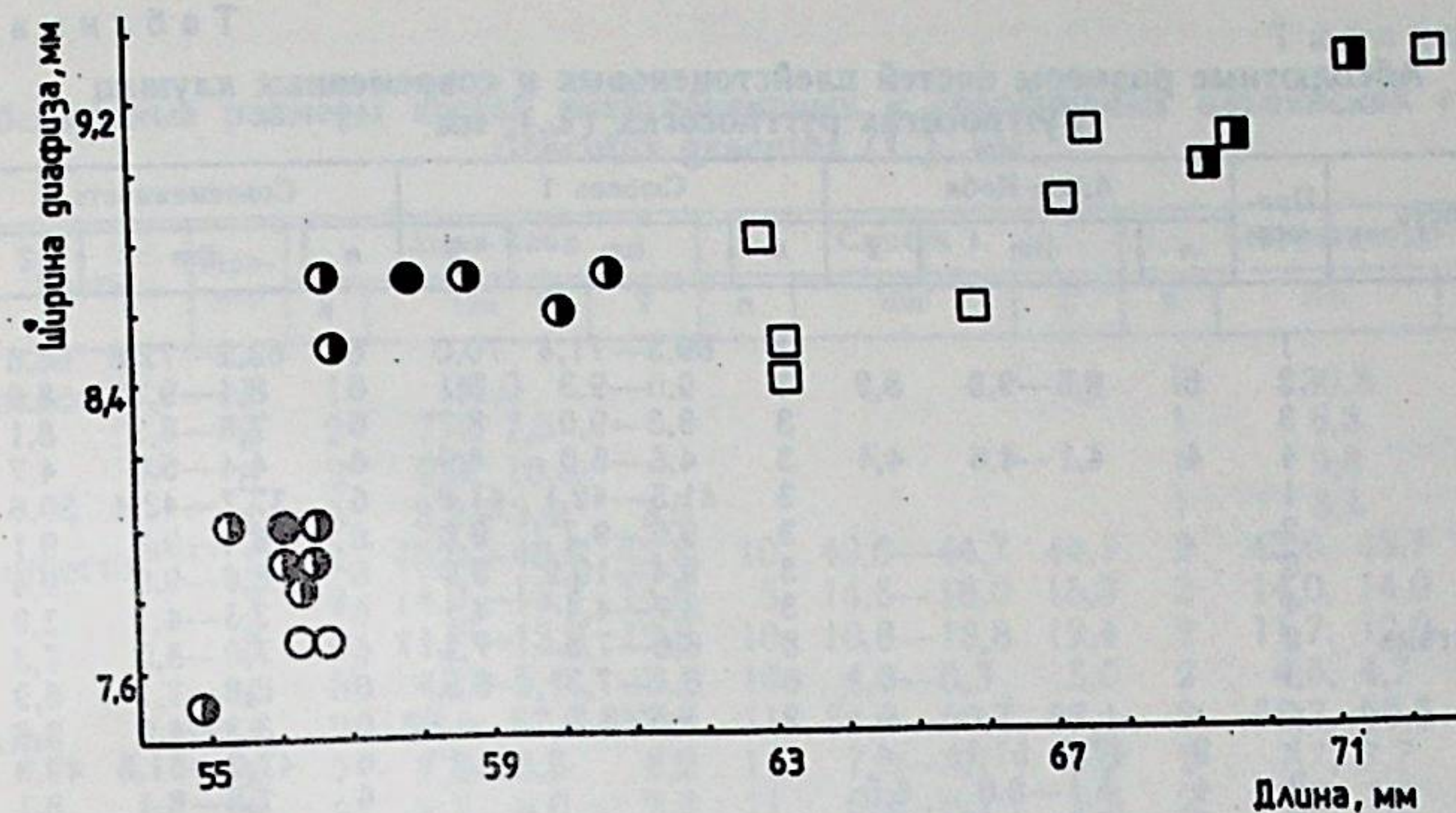


Рис. 5. Распределение локтевых костей (ulna) плейстоценовых и современных клушиц и альпийских галок
Обозначения как на рис. 4

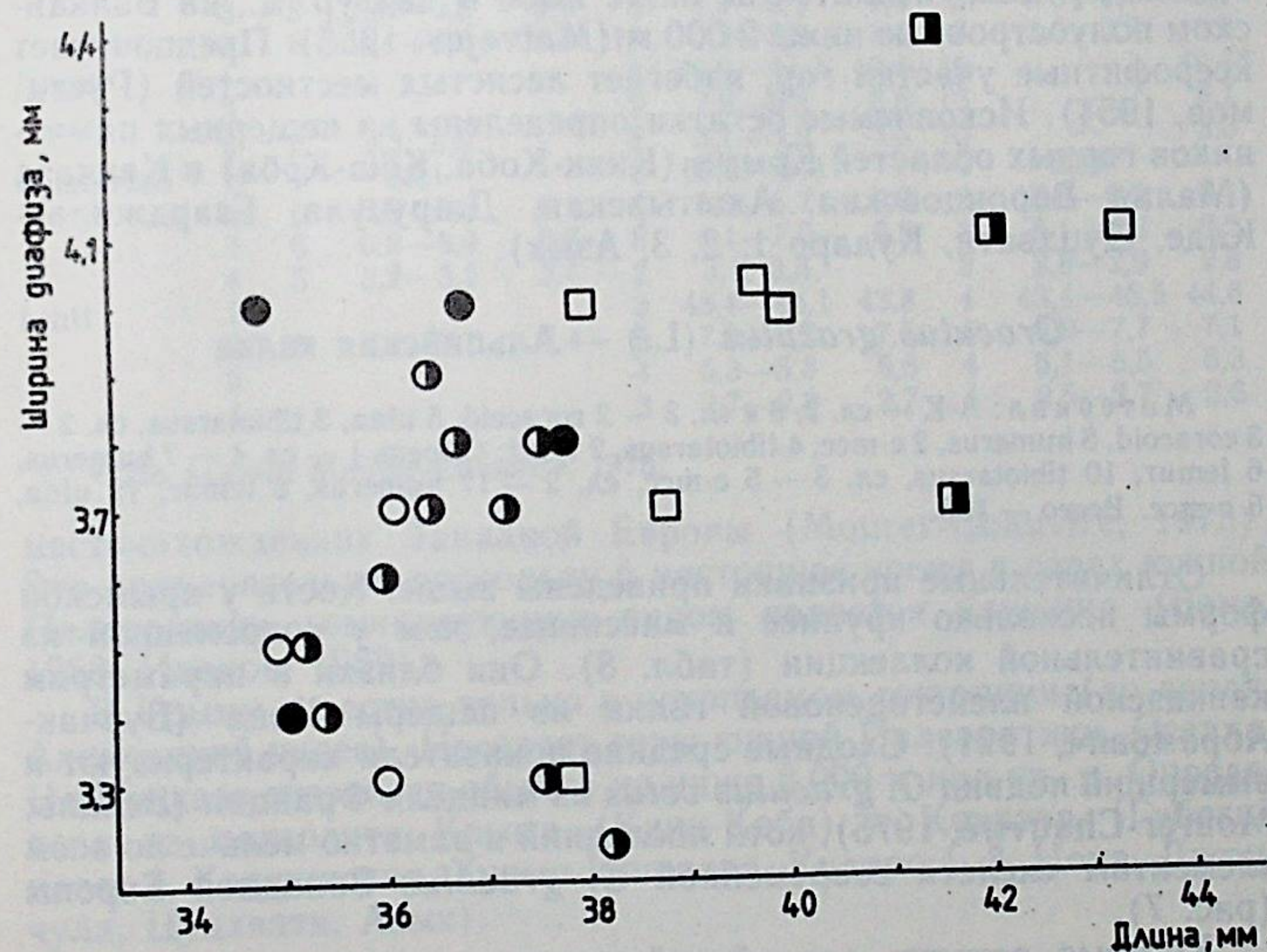


Рис. 6. Распределение пряжек (с-тсс) плейстоценовых и современных клушиц и альпийских галок.
Обозначения как на рис. 4

Виды	humerus			
	1	2	3	4
<i>C. monedula</i> , Пр—сл.2	—	—	10,5	5,0
сл.3г.2	46,6	—	11,6	4,4
сл.3г.3	—	14,8	—	—
Чок	—	—	9,9	—
соврем.	46,4	13,7	10,8, 11,5	4,1
<i>Pica pica</i>	45,8	13,5	11,4, 11,8	4,4
<i>Garrulus glandarius</i>	—	—	10,0, 11,1	4,5
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	40,3	12,6	10,0, 10,3	3,8, 3,9 4,0, 4,1

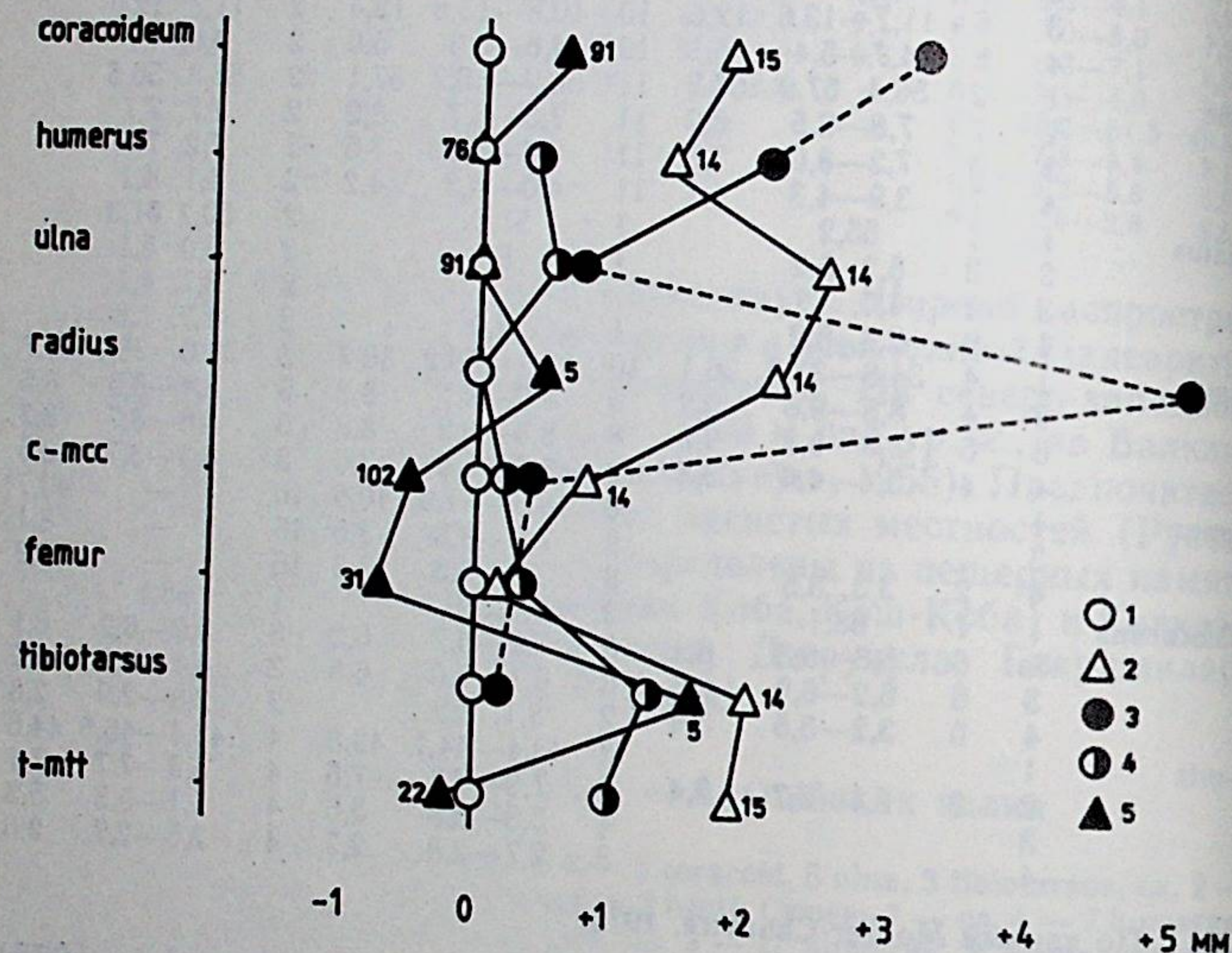


Рис. 7. Отклонения от средних размеров (мм) элементов скелета плейстоценовых и современных альпийских галок (*Graculus graculus*)
1 — соврем., колл. ЗИН АН СССР, 2 — соврем., Западная Европа, по данным Mourer-Chauviré, 1975; 3 — Аджикоба, 4 — Сюрень 1, 5 — *G. graculus vetus*, по Mourer-Chauviré, 1975

Для кораконда *C. monedula* характерна глубокая ямка на angulus medialis; ширина диафиза 2,8 мм. Ее плечевая отличается от плечевых *P. pica* и *G. graculus* резко отделенной головкой проксимального отдела; crista pectoralis относительно длинный; tuberculum supracondylare ventrale полулунный, fossa m. brachialis серповидной формы. По передней поверхности цевки проходит четкая sulcus extensorius.

Оседлая и пролетная птица. Отмечена в палеолите Молдавии (Старые Дуруиторы, Тринка).

Corvus frugilegus L.— Грач

Материал: Пр — сл. 3 гор. 2 — 1 дист. отд. tibiotarsus, сл. 3 гор. 1 — дист. отд. tibiotarsus.

Виды	tibiotarsus	
	2	4
<i>C. frugilegus</i> , Пр—сл.3г.2	7,0	4,2
сл.3г.1	7,0	—
соврем.	7,8	4,2
<i>C. monedula</i>	5,9	3,6
<i>Pica pica</i>	6,5	3,6

На голени incisura intercondylaris широкая, характерная для Passeriformes. Pons supratendineus относительно широкий. Медиальный бугор расположен высоко над sulcus extensorius.

Гнездящаяся, пролетная и зимующая птица. Определена из местонахождений Крыма (Сюрень 1), Кавказа (Бинагады) и Татарии (Кармалки).

Corvus corax L.— Ворон

Материал: Пр — сл. 4 гор. 1 — 1 coracoid, сл. 2 — 1 прокс. отд. t-mtt.

Виды	t-mtt	
	2	4
<i>C. corax</i> , Пр—сл.2	12,0	5,8
соврем.	12,8, 14,9	4,9, 6,1
<i>C. cornix</i>	9,0—10,3	4,0—4,8
<i>C. corone</i>	9,9, 10,3	4,1, 4,3
<i>C. ruficollis</i>	10,8	4,6

Цевка с глубокой, ограниченной гребнями fossa infracotylaris. От цевки *Corvus cornix*, *C. corone* и *C. ruficollis* отличается размерами и пропорциями. У *C. corax* из плейстоцена Кавказа (пещера Хупын-Ипшахва) величина t-mtt (2)=14,8, (4)=5,2 несколько больше, однако, как и крымская, она укладывается в пределы изменчивости современного вида. Ширина диафиза coracoid на уровне facies articularis scapularis — 8,1 мм.

Оседлая птица. Костные остатки найдены в Брянской области (Хотылево, Елисеевичи), на Украине (Межирич) и на Кавказе (Баракаевская, Абхазские памятники, Ереванская, Бинагады).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИЙ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Мустьерская авифауна Крыма, выявленная в ходе археологических раскопок, насчитывала не менее 36 видов птиц (табл. 9). Из них одна форма *Gallus* sp. вымерла полностью, еще 4 вида в

Видовой состав фауны птиц палеолита Крыма

Таблица 9

Виды	Экологи- ческие группы	Мустье	Поздний палеолит		Современ- ность
			Аджи- Коба	Сюрень I	
Podicipediformes					
<i>Podiceps nigricollis</i> C. L. Brehm	B		+		
<i>P. auritus</i> (L.)	B		+		M
Anseriformes					
<i>Casarca ferruginea</i> (Pall.)	B	+			M
<i>Tadorna tadorna</i> (L.)	B			+	P
<i>Anas platyrhynchos</i> L.	B	+		+	P
<i>A. crecca</i> L.	B			+	P
<i>A. penelope</i> L.	B			+	M
<i>A. acuta</i> L.	B		+		M
<i>A. querquedula</i> L.	B		+		M
<i>A. clypeata</i> L.	B		+		M
<i>Aythya nyroca</i> (Güld.)	B			+	P
<i>A. fuligula</i> (L.)	B	+	+	+	M
<i>Bucephala clangula</i> (L.)	B		+		M
<i>Mergus serrator</i> L.	B		+		M
<i>M. merganser</i> L.	B		+		M
Falconiformes					
<i>Accipiter nisus</i> (L.)	H			+	P
<i>Buteo</i> (?) <i>lagopus</i> (Pontopp.)	C			+	M
<i>Aquila chrysaetus</i> (L.)	C	+		+	M
<i>Circus cyaneus</i> (L.)	C			+	M
<i>C. pygargus</i> (L.)	C			+	M
<i>Cerchneis tinnunculus</i> (L.)	C		+	+	M
<i>C. naumanni</i> (Fleisch.)	C	+	+	+	M
<i>Aesalon columbarius</i> (L.)	C		+	+	P
<i>Erythropus vespertinus</i> (L.)	H			+	P
<i>Hypotriorchis subbuteo</i> (L.)	H	+	+	+	M
<i>Falco cherrug</i> J. E. Gray	H			+	P
	K	+		+	M
Galliformes					
<i>Perdix perdix</i> (L.)	C	+	+	+	O
<i>Coturnix coturnix</i> (L.)	C		+	+	P
<i>Phasianus colchicus</i> L.	H			+	
<i>Gallus</i> sp.	H			+	
<i>Lagopus mutus</i> (Montin)	H	+		+	
<i>L. lagopus</i> (L.)	T		+		
<i>Lyrurus tetrax</i> (L.)	T		+	+	
	H		+	+	
Gruiformes					
<i>Crex crex</i> (L.)	C		+	+	P
<i>Porzana porzana</i> (L.)	B		+	+	P
<i>Gallinula chloropus</i> (L.)	B		+	+	P
<i>Tetrax tetrax</i> (L.)	C		+		P
Charadriiformes					
<i>Charadrius alexandrinus</i> L.	B			+	P
<i>Vanellus vanellus</i> (L.)	B	+		+	P

56

Продолжение табл. 9

Виды	Экологические группы	Мустье	Поздний палеолит		Современность
			Аджи-Коба	Сюрень I	
<i>Tringa ochropus</i> L.	B		+	+	M
<i>T. glareola</i> L.	B		+		M
<i>T. totanus</i> L.	B		+		P
<i>Actitis hypoleucos</i> (L.)	B		+		P
<i>Philomachus pugnax</i> (L.)	C		+		P
<i>Scolopax rusticola</i> L.	H	+	+	+	P
<i>Chlidonia nigra</i> (L.)	B			+	M
Columbiformes					
<i>Columba livia</i> L.	K	+	+	+	O
<i>C. rupestris</i> Pall.	K	+		+	P
<i>C. palumbus</i> L.	H	+		+	P
<i>Streptopelia turtur</i> (L.)	H			+	P
Strigiformes					
<i>Otus scops</i> (L.)	H			+	P
<i>Nyctea scandiaca</i> (L.)	T	+	+		M
<i>Surnia ulula</i> (L.)	H			+	O
<i>Athene noctua</i> (Scop.)	H	+		+	O
<i>Strix aluco</i> L.	H	+		+	P
<i>Asio otus</i> (L.)	H		+	+	P
<i>Asio flammeus</i> (Pontopp.)	H			+	P
<i>Aegolius junereus</i> (L.)	H			+	M
Apodiformes					
<i>Apus melba</i> (L.)	K	+			P
<i>A. apus</i> (L.)	K	+		+	P
Piciformes					
<i>Dendrocopos major</i> (L.)	H			+	O
<i>D. medius</i> (L.)	H			+	
Passeriformes					
<i>Melanocorypha calandra</i> (L.)	C	+	+	+	P
<i>M. yeltoniensis</i> (J. R. Forst.)	C	+	+	+	M
<i>Galerida cristata</i> (L.)	C	+	+	+	O
<i>Lullula arborea</i> (L.)	H	+	+	+	M
<i>Alauda arvensis</i> L.	C	+	+	+	P
<i>Eremophila alpestris</i> (L.)	C		+	+	P
<i>Hirundo rustica</i> L.	A	+		+	P
<i>Delichon urbica</i> (L.)	A	+		+	P
<i>Anthus campestris</i> (L.)	C		+	+	P
<i>A. trivialis</i> (L.)	C			+	P
<i>Lanius cristatus</i> (L.)	H		+	+	P
<i>Prunella modularis</i> (L.)	H			+	P
<i>Erithacus rubecula</i> (L.)	H			+	O
<i>Luscinia luscinia</i> (L.) — <i>megarhyn-</i>	H	+			M
<i>chos</i> C. L. Brehm				+	P
<i>Saxicola rubetra</i> (L.)	H	+	+	+	O
<i>Oenanthe oenanthe</i> (L.)	C	+	+	+	P
<i>Turdus merula</i> L.	H		+	+	M
<i>T. pilaris</i> L.	H		+	+	

Виды	Экологические группы	Мустье	Поздний палеолит		Современность
			Аджи-Коба	Сюрень I	
<i>T. philomelos</i> C. L. Brehm	Н	+	+	+	Р
<i>Parus major</i> L.	Н			+	Р
<i>Emberiza calandra</i> L.	С		+	+	Р
<i>E. hortulana</i> L.	Н			+	Р
<i>Plectrophenax nivalis</i> (L.)	С			+	Р
<i>Chloris chloris</i> (L.)	Н			+	М
<i>Carduelis carduelis</i> (L.)	Н	+	+	+	О
<i>Loxia curvirostra</i> L.	Н		+	+	О
<i>Coccothraustes coccothraustes</i> (L.)	Н			+	О
<i>Passer domesticus</i> (L.)	С		+	+	Р
<i>P. montanus</i> (L.)	С		+	+	Р
<i>Petronia petronia</i> (L.)	К			+	Р
<i>Montifringilla nivalis</i> (L.)	К			+	—
<i>Sturnus vulgaris</i> L.	Н			+	—
<i>Garrulus glandarius</i> (L.)	Н		+	+	Р
<i>Pica pica</i> (L.)	Н	+	+	+	О
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i> (L.)	Н	+	+	+	О
<i>Graculus graculus</i> (L.)	К	+	+	+	—
<i>Corvus monedula</i> L.	К	+	+	+	—
<i>C. frugilegus</i> L.	А	+	+	+	О
<i>C. cornix</i> L.	А	+		+	Р
<i>C. corax</i> L.	А	+		+	О

Примечание. Экологические группы: В — водно-болотные, С — лугово-степные, Н — лесные, К — скальные и альпийские, Т — тундро-таежные, А — убикисты. Характер обитания в Крыму: О — оседлые, Р — гнездящиеся, перелетные, М — зимующие, пролетные, залетные.

настоящее время на полуострове не встречаются — *Columba gupestris*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Graculus graculus* — или крайне редки — *Nyctea scandiaca*. Три из пяти отмеченных вида входят в экологическую группу обитателей скал и скалистых высокогорий, один вид — характерный житель северных тундровых и таежных ландшафтов. В общем видовом списке преобладают лесные формы (12), далее идут лугово-степные (8) и скальные (7). Интересно отсутствие в достоверных мустьерских слоях остатков белой и тундровой куропаток, которые отмечены в одновозрастных памятниках Молдавии (Старые Дуруиторы) и обычны в Крыму на стоянках позднего палеолита (Аджи-Коба, Сюрень I). Крым был одним из наиболее южных районов проникновения этих бореальных форм в плейстоцене. Возможно, что появление ископаемых костей куропаток рода *Lagopus* в отложениях верхнего палеолита крымских пещер отражает процесс прогрессивного похолодания и аридизации климата в течение вюрма. В этой связи интересны данные по млечопитавшим: обычные на мустьерских памятниках Крыма мамонт и волосатый носорог в позднем палеолите уже не отмечены, их ареалы отступили к северу.

Малочисленность остатков птиц не позволяет проследить достоверные различия в соотношении экологических группировок на разных временных уровнях. Все же в гроте Пролом 2 для нижней части напластований более обычны косточки видов открытых пространств (см. табл. 2). Вверх по разрезу увеличивается доля обитателей леса, причем в мустьерском слое I две из трех определенных косточки принадлежат лесным жителям. В пещере Аджи-Коба в горизонтах 4—5 слоя 3 из четырех остатков птиц два относятся к видам открытых биотопов, один — лесной форме, а в горизонтах 2—3 — 24 кости (70.6%) принадлежат птицам лугово-степной группировки, остатки же обитателей леса отсутствуют (см. табл. 3). Можно как будто бы в пределах мустьерской эпохи выделить по палеорнитологическим данным две климатических фазы: более ксерофильную — Пролом 2 (слои 3—4), Аджи-Коба (слой 3, горизонты 2—3), Староселье, Чокурча; и более мезофильную — Пролом 2 (слои 1—2), Шайтан-Коба, Киик-Коба.

Среди охотничье-промысловых видов на памятниках крымского мустье встречены в гроте Пролом 2 серая куропатка и огарь (8 косточек, 23.5% от общего числа), в пещере Аджи-Коба (слой 3) — серая куропатка (41 косточка, 64.6%), кряква, белоглазый нырок. Примечательно преобладание куриных, которое характерно и для мустьерских стоянок Кавказа (Барышников, Черепанов, 1985). В эпоху позднего палеолита добыча птиц древними охотниками резко возрасла. В слоях 2 и 2—3 пещеры Аджи-Коба найдено уже 311 костей серой куропатки (57.9%), а также косточки перепела, белой и тундровой куропаток, тетерева, разных уток. Отметим полное отсутствие остатков крупных хищных птиц — падалядов, столь типичных в отложениях пещер Кавказа.

Орнитофауна Крыма эпохи позднего палеолита известна значительно лучше и по материалам стоянок Аджи-Коба и Сюрень I включает 93 вида (см. табл. 9). Из зарегистрированных в мустьерскую эпоху видов здесь не встречены пока 9. Таким образом, общий список птиц палеолита Крыма насчитывает 102 вида, что составляет около трети современного состава.

Позднепалеолитическая авифауна отличается от современной крымской в первую очередь наличием бореальных тундро-таежных форм (*L. mutus*, *L. lagopus*), а также обилием видов скальных форм (*Petronia petronia*, *Montifringilla nivalis*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Graculus graculus*). Эти находки послужили основанием предполагать, что «Крымские горы в плейстоцене были выше, во всяком случае местами, чем современные» (Воинственский, 1963, с. 120). Возможно, однако, объяснить присутствие в Крыму птиц горно-тундровых и альпийских высокогорий теорией «сниженных альп», т. е. более низким, чем ныне, гипсометрическим положением границ высотных ландшафтных поясов в холодные эпохи вюрма, когда и на равных современных высотах Крымской гряды могли существовать условия, подходящие для обитания высокогорных птиц. О значитель-

ном снижении границ горных поясов в районе Черного моря свидетельствует находка в Кепшинской пещере, расположенной в Сочинском Причерноморье на высоте всего 200—250 м над ур. м., ископаемых остатков птиц альпийской зоны — кавказского тетерева, кавказского улара, альпийской галки. (Бурчак-Абрамович, 1974).

Палеолитическая фауна пернатых Крымского полуострова включала и некоторые лесные формы, впоследствии здесь исчезнувшие — *Lyrurus tetrix*, *Phasianus colchicus*, *Dendrocorpus meridius*, причем обе последние отмечены и в голоцене (Алимов навес, тарденуаз; Воинственский, 1967).

Характеризуя палеолитическую авифауну Крыма в целом, следует отметить ее видовое разнообразие и вместе с тем отсутствие эндемичных видов, по крайней мере, со времени мустьерской стадии развития каменных индустрий. Преобладают формы европейской и средиземноморской группировок, однако многие из типичных представителей последней не найдены: из крупных хищных птиц — бородач, стервятник, грифы, из куриных — кеклик, улар, из воробьиных — каменный дрозд, горихвостка-чернушка. Наличие белой и тундровой куропаток, белой совы фиксирует проникновение в юрме с Русской равнины элементов бореальной фауны, что характерно и для других горных систем Южной Европы (Janossy, 1954, 1980; Malez, 1974). Белые куропатки в Крыму занимали подчиненное положение, в то время как в Подолии и на Северном Урале они явно доминировали (Марисова, 1968, Потапова, 1986). Находка скалистого голубя в Крыму — уникальный случай появления в европейских плейстоценовых авифаунах вида азиатского происхождения, однако привлечение этого факта для зоогеографических построений пока преждевременно.

Что касается мнения о более тесных в плейстоцене орнитофаунистических связях с Кавказом (Воинственский, 1963, с. 121), то оно не представляется нам бесспорным. В Крыму не встречено ни одного специфического кавказского вида (например, кавказского тетерева, кавказского улара и др.), на что обратил внимание еще А. Я. Тугаринов (1937, с. 113). Присутствие же в палеолите Крыма птиц скальных биотопов (клушицы, альпийской галки, каменного и снежного воробья) свидетельствует, скорее, об общесредиземноморских связях фауны полуострова, поскольку все эти виды встречаются не только на Кавказе, но и в горах Южной Европы. Более того, находки в Крыму бореальных тундро-таежных форм (куропатки рода *Lagopus*), которые не отмечены пока для палеолита Кавказа, нужно рассматривать как показатель больших различий в плейстоценовых орнитофаунах этих стран, чем в современных. Общие же с Западным Кавказом подвиды лесных крымских птиц (*Turdus merula aterrima*, *Prunella modularis obscura*; Беме, 1975, Степанян, 1978) могут иметь позднее происхождение, обусловленное широкой экспансией лесов в эпоху атлан-

тического оптимума голоцена. Отсутствие прямых связей фауны Крыма и Кавказа в течение четвертичного периода неоднократно подчеркивалось зоогеографами (Семенов-Тянь-Шанский, 1899; Пидопличко, 1954), в том числе при зоогеографическом анализе современной фауны моллюсков (Пузанов, 1949; Лихарев, 1958). Примечательны также различия в плейстоценовых териогруппировках регионов: в Крыму и на Кавказе жили разные формы пещерных медведей, на Кавказе не было волосатого носорога, северного оленя, песца, узкочерепной полевки, в Крыму — серны, красного волка, сонь, прометеевой и снеговой полевок.

В течение голоцена из авифауны Крыма исчезают 12 оседлых видов птиц — все тундро-таежные, большая часть средиземноморских скальных и скально-альпийских и некоторые лесные, что, на наш взгляд, связано не только с палеоландшафтными изменениями, но, в первую очередь, с островной изоляцией Крымских гор. Сходные тенденции прослеживаются и в эволюции комплексов млекопитающих (Верещагин, Барышников, 1980).

ЛИТЕРАТУРА

- Барышников Г. Ф., Черепанов Г. О. Птицы Большого Кавказа эпохи палеолита и мезолита // Орнитология. 1985. Вып. 20. С. 139—160.
- Бачинский Г. А., Дублянский В. Н. Новые данные о захоронениях ископаемых позвоночных в карстовых полостях Горного Крыма // Тр. Комплекс. карст. эксп. АН УССР. Киев, 1963. Вып. 1. С. 93—106.
- Бачинский Г. А., Дублянский В. Н., Лысенко Н. И. История формирования Красной пещеры в свете палеозоологических данных // Вестник зоологии. 1967. № 4. С. 53—57.
- Беме Р. Л. Птицы Центрального Кавказа // Уч. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та. 1958. Т. 23, вып. 1. С. 111—183.
- Беме Р. Л. Птицы гор южной Палеарктики. — М.: Изд. МГУ, 1975. 182 с.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Материалы к изучению плейстоценовых птиц Грузии // Палеонт. сб. 1971. Вып. 2. С. 45—51.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Ископаемые птицы палеолитических стоянок Кавказа // Орнитология. 1974. Вып. 2. С. 329—333.
- (Бурчак-Абрамович Н. И.) *Burčak-Abramovič N. I. Die pleistozäne Vogelfauna der UdSSR // Quartärpaläontologie. Berlin. 1975. Bd. 1. S. 87—105.*
- Бурчак-Абрамович Н. И. К изучению птиц Хотылевской палеолитической стоянки на р. Десне // VII Всесоюз. орнитол. конф. Тез. докл., ч. I. Киев, 1977. С. 4—5.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Бурчак Д. Н. Плейстоценовые и раннеголоценовые позвоночные карстовых пещер Кавказа. — Четвертич. системы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1982. С. 150—167.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Млекопитающие предгорного северного Крыма в эпоху палеолита // Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 93. С. 26—49.
- Воинственский М. А. Ископаемая орнитофауна Крыма // Тр. Комплекс. карст. эксп. АН УССР. Киев, 1963. Вып. 1. С. 106—123.
- Воинственский М. А. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. Киев, 1967. Вып. 3. С. 3—76.
- Ганя И. М. Ископаемые орнитофауны Молдавии с позднего миоцена до наших дней. — Фауна наземных позвоночных Молдавии и пробл. ее реконструкции. Кишинев: Штиинца, 1972. С. 20—43.
- Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. — Л.: Наука, 1969, 148 с.

- Иванов А. И. Каталог птиц СССР.— Л.: Наука, 1976. 276 с.
- Иванов А. И., Штегман Б. К. Краткий определитель птиц СССР. Изд. 2-е.— Л.: Наука, 1978. 560 с.
- Колосов Ю. Г. Мустьерские стоянки района Белогорска.— Киев: Наукова думка, 1983. 208 с.
- Колосов Ю. Г. Аккайская мустьерская культура.— Киев: Наукова думка, 1986. 224 с.
- Костин Ю. В. Птицы Крыма.— М.: Наука, 1983. 240 с.
- Курочкин Е. Н. Методы изучения ископаемых птиц.— Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 152—163.
- Лихарев И. М. Наземные моллюски // Животный мир СССР. М.— Л.: Изд. АН СССР. 1958. Т. 5. С. 133—136.
- Марисова И. В. Плейстоценовая орнитофауна Подолии // Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 316—322.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. Вып. 3. История четвертичной фауны европейской части СССР. Киев: Изд. АН УССР, 1954. 220 с.
- Потапова О. Р. Белые куропатки (род *Lagopus*) в плейстоцене Северного Урала // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 147. С. 46—58.
- Пузанов И. И. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение // Учен. зап. Горьковск. гос. ун-та. 1949. Вып. 14. С. 5—32.
- Рустамов А. К. Семейство вороновые. // Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. 1954. Т. 5. С. 13—104.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма // Зап. имп. Акад. наук. 1899. Т. 8, № 6. 19 с.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные.— М.: Наука. 1978. 392 с.
- Суслова П. В. Плейстоценовая орнитофауна из грота Тешик-Таш, Южный Узбекистан.— Тешик-Таш. Палеолитический человек. М.: Изд. МГУ, 1949. С. 101—108.
- Татаринев К. А., Марисова И. В. Ископаемые антропогеновые птицы западных областей Украины // Вестник зоологии. 1971. № 6. С. 67—75.
- Тугаринов А. Я. Птицы Крыма времени вюрмского оледенения // Тр. Сов. секции Международн. ассоциац. по изуч. четвертич. периода. Л., 1937. Вып. 1. С. 97—114.
- Baumel J. J. Osteologia // Nomina anatomica avium (An annotated Anatomical dictionary of Birds). L.— N. Y., 1979. P. 53—121.
- Bocheński Z. Ptaki młodszego czwartorzędu Polski. Warszawa—Krakow, 1974. 212 p. P. 205—223.
- Jánossy D. Fossile ornithofauna aus der Höhle von Istállósko // Aquila. 1954. Vol. 55—58. P. 175—188.
- Jánossy D. Eine fossile Vogelfauna aus den Moustérien-Schichten der Subalyuk-Höhle im Bükk-Gebirge (Nordostungarn) // Aquila. 1960—1961. T. 67—68. P. 175—188.
- Jánossy D. Plio-pleistocene bird remains from the Carpathian basin. VI. Systematical and geographical catalogue // Aquila. 1980 (1981). Vol. 87. P. 9—22.
- Malez M., Malez-Bačić V. Gornjopleistocenska ornitofauna Czvene Stijene kod Petrovića u Crnoj Gori // Geol. vjesnik. 1974. T. 27. P. 113—125.
- Matvejev S. D. Le crâne à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax docilis* Gm.) en Yougoslavie // Acta Musei Macedonici Scient. Natur. Skopje, 1955. T. 4, N 10/32. 22 p.
- Mourer-Chauviré C. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur // Docum. laborat. géol. facult. sciences Lyon, 1975. N 64. Fasc. 1. 261 p. Fasc. 2. 624 p.

THE CRIMEAN BIRDS OF THE MIDDLE PALEOLITHIC

G. F. Baryshnikov, O. R. Potapova

Summary

The Crimean paleornithofauna of moustesian epoch has been studied on the basis of materials of the birds bone remains from the grotto Prolom 2, Zaskalnaya V, VI, also from the caves Chokurcha and Adzhi-Koba. A study of the species of all paleolithic sites of that time is given briefly. The Crimean avifauna included 36 Middle Paleolithic species, of them 10 species have been identified for the first time: *Casarca ferruginea*, *Columba rupestris*, *Columba palumbus*, *Nyctea scandiaca*, *Melanocorypha yeltoniensis*, *Galerida cristata*, *Delichon urbica*, *Luscinia* sp., *Chloris chloris*, *Corvus corax*. Brief morphological descriptions and dimensions of fossil bones are given. As a result of analysis of moustesian ornithocomplexes 2 climatic phases have been preliminary distinguished. The moustesian birds are compared with the ornithofauna of the Late Paleolithic (93 species) and the recent composition of Crimean birds, also with the recent and Pleistocene avifauna of Western Europe and the Caucasus.

ЭМБРИОНАЛЬНАЯ
СМЕРТНОСТЬ У МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ
(FICEDULA HYPOLEUCA)

В. Г. Высоцкий

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Частичные потери при размножении птиц, обусловленные наличием неоплодотворенных яиц, мертвых эмбрионов или гибелью во время вылупления (Ricklefs, 1969), называются иначе эмбриональной смертностью. Эмбриональная смертность является постоянно действующим внутривидовым фактором и составляет значительную долю от общих потерь в сохранившихся до вылупления гнездах у мелких закрытогнездящихся воробьиных птиц (Паевский, 1985), поэтому определение величины эмбриональной смертности как одного из демографических параметров и описание причин невылупления птенцов представляет определенный интерес.

В многочисленных работах, где обсуждается величина кладки у разных видов птиц, и у мухоловки-пеструшки в частности (Haartman, 1967a, b; Ricklefs, 1969; Ricklefs, Bloom, 1977; Klomp, 1970; Askenmo, 1982 и др.), не рассматривается вопрос о зависимости уровня эмбриональной смертности от размера кладки. Исследователей в первую очередь интересует количество вылетевших птенцов в зависимости от числа отложенных яиц или размера кладки, а также связь величины кладки с другими демографическими показателями. Собственно эмбриональной смертности, как правило, уделяется мало внимания.

Настоящее сообщение посвящено анализу зависимости эмбриональной смертности от величины кладки на примере одного из самых многочисленных птиц-дуплогнездников — мухоловки-пеструшки.

Материал и методика

В результате специального изучения популяционной экологии мухоловки-пеструшки, населяющей искусственные гнездовья на Куршской косе Балтийского моря, в 1984—87 гг. были собраны материалы по биологии размножения данного вида. Всего отобра-

Таблица 1

Число кладок мухоловки-пеструшки с развившимися и неразвившимися яйцами в зависимости от размера кладки (1984—87 гг. *)

Количество неразвившихся яиц в одной кладке	Число яиц в полной кладке									
	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0	—	4	34	92	68	14	1	1	—	—
1	—	2	6	23	24	10	—	—	1	—
2	1	—	2	5	8	3	—	—	—	—
3	—	—	1	4	3	2	—	—	—	—
4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Всего кладок	1	6	44	127	103	30	1	1	1	1

* Кладки из 10, 11 и 12 яиц являются совместными.

но для анализа 315 гнезд (табл. 1), сохранившихся до вылупления (сюда также входят 3 кладки, состоящие полностью из неоплодотворенных яиц). Три совместные кладки из 10, 11 и 12 яиц, представленные в табл. 1, не включены в остальные таблицы. Гнезда были проконтролированы не позднее, чем через 3 суток после завершения вылупления. Такой контроль необходим для того, чтобы наиболее точно учесть все неразвившиеся яйца*. В противном случае такие яйца могут быть затоптаны большими птенцами и останется невыясненным: погибло ли само яйцо, или же погиб вылупившийся из него маленький птенец. Периодический просмотр яиц на свет в большинстве кладок во время инкубации позволил отдельно оценить количество неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами. При этом можно ожидать, что лишь незначительное число яиц с эмбрионами, погибшими на самых ранних стадиях развития, ошибочно попадет в категорию неоплодотворенных.

Результаты и обсуждение

Случаи эмбриональной смертности наблюдаются, как правило, в кладках любых размеров (см. табл. 1). Наиболее часто в гнездах встречается по 1 неразвившемуся яйцу, в виде исключения их число может достигать 5—7. В среднем на каждую кладку, где регистрировалась эмбриональная смертность, приходится по 1,63 неразвившегося яйца (без учета совместных кладок), а на каждую кладку во всей популяции — 0,52 таких яйца. Среди гнезд,

* Здесь и далее под словосочетанием «неразвившиеся яйца» понимаются неоплодотворенные яйца, яйца с мертвыми эмбрионами и погибшие при вылуплении птенцы.

Соотношение кладок, содержащих одно и более неразвившихся яиц в зависимости от размера кладки

Размер кладки	Количество кладок, содержащих неразвившиеся яйца		Общее число кладок с неразвившимися яйцами
	более одного	одно	
≤5	5 (38,5%)	8	13
6	12 (34,3%)	23	35
7	11 (31,4%)	24	35
8	6 (37,5%)	10	16
Всего	34 (34,3%)	65	99

Соотношение числа развившихся и неразвившихся яиц в зависимости от величины кладки

Размер кладки	Число неразвившихся яиц	Число развившихся яиц	Общее число яиц
≤4	4 (15,4%)	22	26
5	17 (7,7%)	203	220
6	62 (8,1%)	700	762
7	49 (6,8%)	672	721
8	29 (11,6%)	220	249
Всего	161 (8,1%)	1817	1978

где наблюдалась эмбриональная смертность, одна треть (34,3%) содержит по два и более неразвившихся яйца, и две трети — по одному такому яйцу (табл. 2). Указанное соотношение очень стабильно и не зависит от размера кладки $\chi^2=0,3$; $df=3$; $0,95 < P < 0,975$).

Уровень эмбриональной смертности в кладках разной величины представлен в табл. 3. Анализ таблицы показывает, что кладки всех размеров однородны по процентному содержанию неразвившихся яиц ($\chi^2=7,62$; $df=4$; $0,1 < P < 0,2$), т. е. для кладок с разным количеством яиц уровень эмбриональной смертности не отличается значительно от среднего значения, равного 8,1%. Говоря иначе, уровень эмбриональной смертности у мухоловки-пеструшки в изучаемой популяции не зависит от размера кладки. При этом наблюдается слабая, статистически недостоверная тенденция к увеличению эмбриональной смертности в кладках маленького (≤4) и большого (≥8 яиц) размера. Средний уровень эмбриональной смертности совпадает с таковым для кладок модального размера (6 яиц).

Если рассматривать (табл. 4) относительную частоту встречаемости кладок с неразвившимися яйцами, то заметно возрастание их доли с увеличением размера кладки. При этом частоты

Соотношение числа кладок, содержащих и не содержащих неразвившиеся яйца в зависимости от размера кладки

Баллы	Размер кладки	Число кладок, содержащих неразвившиеся яйца	Число кладок без неразвившихся яиц	Общее число кладок
1	≤5	13 (25,5%)	38	51
2	6	35 (27,6%)	92	127
3	7	35 (34,0%)	68	103
4	8	16 (51,6%)	15	31
Для всех кладок		99 (31,7%)	213	312

встречаемости кладок с неразвившимися яйцами среди кладок разной величины не случайно отличаются от среднего значения равного 31,7% ($\chi^2=7,83$; $df=3$; $P < 0,05$). Проверка таблицы на тренд (по Закс, 1976) показывает решающую роль линейной регрессии в увеличении относительных частот встречаемости кладок с неразвившимися яйцами при увеличении размера кладки. Так, часть χ^2 , обусловленная прямой регрессией равна 6,21 ($df=1$; $P < 0,025$), а часть, определяемая отклонениями относительно этой прямой, равна 1,62 ($df=2$; $0,3 < P < 0,5$). Оценка величины углового коэффициента линейной регрессии составляет +0,08 и значительно отличается от нуля ($z=2,47$; $P < 0,02$), т. е. ожидаемая частота встречаемости кладок с неразвившимися яйцами возрастает на 8% при увеличении размера кладки на 1 яйцо. Эмбриональная смертность в среднем наблюдается в каждом четвертом гнезде у самок, обладающих небольшими кладками (≤5 яиц), тогда как у самок с крупными кладками (8 яиц и более) — в каждом втором гнезде. По-видимому, учащение случаев эмбриональной смертности в кладках по мере увеличения их размера есть прямое следствие постоянного процента неразвившихся яиц в кладках всех размеров.

Из 161 неразвившегося яйца 106 (66%) оказались неоплодотворенными, а 55 яиц (34%) содержали мертвых зародышей и погибли при вылуплении птенцов. Таким образом, в популяции мухоловки-пеструшки на Куршской косе одна третья часть эмбриональной смертности обусловлена гибелью зародышей на разных стадиях развития и две трети — наличием неоплодотворенных яиц. Среди кладок, содержащих неразвившиеся яйца, достаточно редко (в 10% случаев) встречаются такие, в которых одновременно присутствуют неоплодотворенные яйца и яйца с мертвыми эмбрионами. Кладки, состоящие целиком из неоплодотворенных яиц, наблюдаются очень редко и составляют менее 1% от всех кладок в популяции.

Особо следует отметить такую малоизвестную причину эмбриональной смертности, как гибель птенца в процессе вылупления от недостатка кислорода из-за того, что на тупой конец яйца на-

ЛИТЕРАТУРА

- Закс Л. Статистическое оценивание. — М.: Статистика, 1976. 600 С.
- Зимин В. Б. Экология размножения мухоловки-пеструшки в Южной Карелии. // Экология. 1972. № 5. С. 23—29.
- Паевский В. А. Демография птиц. — Л.: Наука. 1985. 286 С.
- Хохлова Т. Ю., Головань В. И. К биологии размножения мухоловки-пеструшки в Южной Карелии. — Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 50—62.
- Askenmo C. Clutch size flexibility in Pied Flycatcher. // *Ardea*. 1982. Jg. 70. N 2. S. 189—196.
- Haartman L. von. Clutch-size in Pied Flycatcher. // *Proceed. XIV Intern. Ornithol. Congr. Oxford*. 1967a. P. 155—164.
- Haartman L. von. Geographical variation in the clutch-size of the Pied Flycatcher. // *Ornis Fennica*. 1967b. Vol. 44. N 4. P. 89—98.
- Klomp H. The determination of clutch-size in birds. A review. // *Ardea*. 1970. Jg. 58. N 1—2. S. 1—124.
- Ricklefs R. E. An Analysis of Nesting Mortality in Birds. // *Smithsonian contributions to zoology*. Washington. 1969. N 9. P. 1—48.
- Ricklefs R. E., Bloom G. Components of avian breeding productivity. // *Auk*. 1977. Vol. 94. N 1. P. 86—96.
- Smith G. T., Saunders D. A. Clutch size and productivity in three sympatric species of cockatoo (*Psittaciformes*) in the south-west of Western Australia. // *Austral. Wildlife Res.* 1986. Vol. 13. N 2. P. 275—285.

HATCHING FAILURE IN THE PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA*

V. G. Vysotsky

Summary

The data of 312 clutches in successful nests were collected in the Kurische Nehrung of the Baltic Sea from 1984 to 1987. Hatching failure, due to infertility, death of the embryo or death during hatching was 8,1%. Infertile eggs were the cause of two thirds of hatching failure. 25% of the embryo loss was due to eggshell that put on the egg during hatching. Hatching failure is independent of clutch size.

делась половинка скорлупы от одного из вылупившихся ранее яиц. При этом влажная подскорлуповая оболочка быстро подсыхает, что приводит к прочному соединению надевшейся скорлупы с поверхностью яйца. Всего наблюдалось 35 случаев, когда самка своевременно не выносила из гнезда скорлупу, и ее половинка надевалась на оставшиеся яйца. Для 14 яиц это привело к гибели проклюнувшихся птенцов, что составляет 9% от всех случаев эмбриональной смертности. В остальных случаях скорлупа надевалась на неоплодотворенные яйца или же на острый конец жизнеспособных яиц, что не препятствовало нормальному вылуплению. Если не брать в расчет неоплодотворенные яйца, а рассматривать только яйца с мертвыми эмбрионами и погибшими при вылуплении птенцами, то надевшаяся скорлупа будет причиной 25% гибели таких яиц, что не так уж мало. Надевание скорлупы на оставшиеся в гнезде яйца происходит чаще в холодную и дождливую погоду, когда самка наиболее непрерывно обогревает вылупляющихся птенцов. Подобные случаи наблюдаются, как правило, в кладках всех размеров с примерно одинаковой частотой.

В изучаемой популяции мухоловки-пеструшки средний размер кладки, равный 6,34 яйца, и распределение числа гнезд, содержащих определенное количество яиц (нижняя строка табл. 1), достаточно близки к таковым для других европейских популяций (Haartman, 1967b и др.). Большие кладки из 8—9 яиц везде встречаются достаточно редко.

Уровень эмбриональной смертности у мухоловки-пеструшки, равный 8,1%, оказался более высоким, нежели ранее полученный для популяции Куршской косы (3,3%), но укладывается в пределы 3,3—13,6%, известные для шести разных точек Европы (Паевский, 1985).

Отсутствие значимой связи между размером кладки и величиной эмбриональной смертности, показанное нами для мухоловки-пеструшки, описано также для 2 видов австралийских попугаев (Smith, Saunders, 1986).

Гибель вылупляющихся птенцов из-за надевшейся на яйцо скорлупы наблюдалось у мухоловки-пеструшки в южной Карелии (Зимин, 1972; Хохлова, Головань, 1981). Пересчет данных последних двух авторов дает результаты, очень близкие к нашим: указанная причина гибели обуславливает 7% всех случаев эмбриональной смертности и 22% случаев гибели собственно эмбрионов.

В заключение следует заметить, что гибель вылупляющихся птенцов из-за надевшейся на яйцо скорлупы наблюдалась нами также в гнездах большой синицы. Можно предположить, что это редкое само по себе явление свойственно птицам-дуплогнезdnикам.

НЕКОТОРЫЕ МАТЕРИАЛЫ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА КУНАШИРЕ И ШИКОТАНЕ

В. Ю. Ильяшенко, М. В. Калякин, Е. П. Соколов, А. М. Соколов

ЦНИЛ Главохоты РСФСР, Москва

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Наблюдения и сборы проводились первыми двумя авторами с 15 V по 23 VII 1986, а вторыми с 15 VI по 19 VII 1987; были обследованы окрестности поселков Южно-Курильск, Серноводск, Алехино, Головнино, вулканы Менделеева и Головнина, озера Песчаное, Серебряное, Лагунное, полуостров Весловский и мыс Палтусова. На Шикотане наблюдения провел А. М. Соколов с 21 по 30 VII 1987.

Состав летней орнитофауны Кунашира исследован достаточно полно (Нечаев, 1969; Степанян, 1980; Остапенко, 1981; Нечаев, Куренков, 1986), однако сведения по биологии большинства видов фрагментарны или отсутствуют вовсе. В настоящем сообщении приводятся сведения, дополняющие или уточняющие данные прежних исследований. Материалы по островной форме японского журавля, тиссовой синице, полевому и японскому жаворонкам будут опубликованы отдельно. Подвидовые названия указаны в случаях, когда были добыты экземпляры.

Большую помощь в ходе работ авторам оказали сотрудники Курильского заповедника А. и О. Анисимовы, А. Архангельский, А. Воробьев, Е. Герт, М. Ульянов, В. Зуев, а также охотовед республиканского заказника М. Дыхан, охотовед госохотинспекции А. Кислейко и сотрудник ЦНИЛ Главохоты РСФСР А. Межнев, которым мы чрезвычайно признательны. Сердечно благодарим В. А. Нечаева за просмотр рукописи и ценные замечания.

Gavia stellata

Ранее отмечена на пролете и зимовках. 5—8 VI 1986 между м. Палтусова и п-овом Весловский держались одиночки и группы до 4 птиц. У м. Четверикова пару наблюдали 21 V, 10, 13 и 20 VI 1986, а 24 VI 1986 там же — 7 птиц.

Gavia adamsi

Редкий зимующий и пролетный вид. 21 VII 1986 на м. Четверикова найдена погибшая взрослая птица.

Podiceps ruficollis

Гнездится в небольшом числе. 24 VI 1987 на водохранилище в пос. Головнино найдены несколько пустых гнезд и одно со свежим яйцом 36.7×26.2 мм. Пара держалась поблизости. 27 VI 1987 на маленьком пресном озере недалеко от побережья (также неподалеку от пос. Головнино) было найдено гнездо с вылупляющимися птенцами.

Podiceps griseigena

Ранее отмечалась на пролете. На морском побережье у пос. Головнино 8 VI 1986 встретили 4 птицы, а 11 VII — там же еще одну. Одиочная птица наблюдалась 24 VI 1987 на водохранилище в пос. Головнино.

Diomedea sp.

23 VII 1987 на юго-восточном побережье о. Шикотан обнаружена погибшая птица.

Oceanodroma leucorhoa

Гнездится на кекурах вдоль юго-восточного побережья Шикотана. 21 VII 1987 в одной из колоний все птицы насиживали. Вылупление отмечено 25 VII.

Phalacrocorax urile

Немногочисленная гнездящаяся птица юго-восточного побережья о. Шикотан. 25 VII 1987 в гнездах были птенцы в возрасте от 7 до 10 дней.

Phalacrocorax filamentosus

Обычный гнездящийся на о. Шикотан вид. В гнездах, расположенных на кекурах, 25 VII 1987 находились птенцы; старшие были готовы к вылету, младшим было около 10 дней.

Bubulcus ibis

Редкий залетный вид. С 1 по 15 VI 1986 2 птицы ежедневно отмечались местными жителями на небольших озерах в поселках Головнино и Дубовое.

Ardea cinerea

Редкий залетный вид. Одну особь отметили 8 VI 1986 на берегу мелководного морского залива у м. Палтусова. 14 VII 1987 стая из 13 птиц кормилась на маленьком мелководном озере южнее оз. Лагунного.

Anas platyrhynchos

Немногочисленный гнездящийся вид. 21 V 1986 на осоковой кочке в затопленном ольшанике у оз. Песчаного найдено гнездо с 10 свежими яйцами. 9 VI 1986 на водохранилище в п. Головинно встречен выводок из 8 пуховичков. Там же 24 VI 1987 встречен выводок из 5 пуховичков и 28 VI 1987 найдена кладка с 9 довольно свежими яйцами.

Anas poecilorhyncha

Редкий гнездящийся вид. 21 V 1986 на оз. Песчаном наблюдали одиночку и 2 пары.

Anas clypeata

Ранее отмечена лишь на пролете. 21 V 1986 пару встретили на оз. Песчаном. 5 VI и 19 VII 1986 3 птицы держались на небольшом озере на п-ове Весловском.

Aythya ferina

Редкий пролетный вид. 11 VII 1986 в пос. Головинно отмечен самец в стае линяющих хохлатых чернетей.

Melanitta deglandi

Обычен на зимовках и пролете. Пару наблюдали 5 VI 1986 на п-ове Весловском, 13 VI встречен на оз. Песчаном, а 23 VI — у м. Четверикова.

Clangula hyemalis

Пролетный и зимующий вид, отмечался до конца апреля. 21 V 1986 стайки и пары наблюдали на оз. Песчаном.

Accipiter gentilis

Редкий вид. С 17 V 1986 по середину июня у оз. Глухого в окрестностях пос. Серноводск регулярно отмечали пару мелких темноокрашенных тетеревятников, которых склонны отнести к *A. g. fujiyamae*. 7 VII 1986 у пос. Алехино пара атаковала канюка.

Falco peregrinus

Редкая, вероятно, гнездящаяся птица. 26 V 1986 отмечен у вершины вулкана Головинна; 28 VI 1987 наблюдалась самка с добычей, летевшая в сторону этого вулкана.

Circus aeruginosus

Ранее отмечался только в мае. 15 и 19 VII 1986 у птицы, встреченной на п-ове Весловском, сменялись первостепенные маховые.

Spizaetus nipalensis

Для Кунашира приводится впервые. 11 и 12 VI 1986 на склоне вулкана Менделеева пара активно преследовала одиночную особь. Держались они у верхней границы елово-березового леса, скрываясь в кронах деревьев.

Gallinula chloropus

Редкий гнездящийся вид. Добытая 22 V 1986 на р. Серноводке самка судя по состоянию яичника, снесла 2 яйца. 10 VII 1987 была многочисленна на р. Серноводке и оз. Песчаном. 16 VII 1986 на водохранилище в пос. Головинно отмечена самка с пуховичком.

Charadrius alexandrinus dealbatus

Гнездится. В 1986 г. на п-ове Весловском расстояние между гнездящимися парами составляло от 0.2 до 2.5 км. Общую численность на полуострове в 1986 г. можно оценить в 10—15 пар. У добытой 5 VI 1986 самки в яичнике были два лопнувших фолликула и один увеличенный диаметром 6 мм. Ее масса — 57 г, длина клюва по коньку от границы оперения — 16.5 мм, крыла — 115 мм. У 3 самцов от 5—7 VI 1986 размеры левого семенника составляли 4×7,5×8,4×6 мм, масса соответственно — 43.6, 56.0, 62.0 г, длина клюва — 16.0, 16.2 и 17.0 мм, крыла — 112, 114 и 116 мм. Масса пойманных в эти дни 1—2-суточных птенцов составляла 10.5 и 11.0 г, длина кисти соответственно 13.5 и 12.0 мм, клюва — 9.5 и 9.2 мм, плюсны — 20.2 и 21.5 мм. По сравнению с пуховичками номинального подвида (с Иссык-Куля, из Туркмении, Калмыкии и Крыма), птенцы с Кунашира отличаются более широкими черными полосами пуха на затылочной, спинной, крестцовой, бедренных птерилиях и на верхних кроющих второстепенных маховых. Крупный пучок пуха на верхнешейной птерилии — белый с серым налетом, образованным пигментированными лучами верхней трети бородок. У номинального подвида он чисто-белый, а плохо выраженный налет есть только на границе со спиной.

Tringa totanus

Редкая гнездящаяся птица. 5 VI 1986 на п-ове Весловский добыта самка, в яичнике которой были три увеличенных фолликула размером 3×4 мм и один лопнувший. Ее масса — 129 г. 27 VI 1987, там же на небольшом участке отмечены 3 сильно беспокоившиеся пары; птицы подлетали вплотную и с громкими криками сопровождали наблюдателя.

Phalaropus lobatus

Ранее отмечен на осеннем пролете. С 31 V по 2 VI 1986 у пос. Южно-Курильск в море наблюдали стаи из нескольких тысяч птиц. 4 VI не встречено уже ни одной птицы.

Riparia riparia ijimae

Редкая гнездящаяся птица. На м. Четверикова в 1986 и 1987 гг. не гнездилась. Добытый 5 VI 1986 из стайки на п-ове Весловский самец был очень жирным (масса 16.2 г), семенники размером 4×5.5 (левый) и 3.5×4.5 мм (правый). 9 VI 1986 на берегу зал. Измены в устье р. Хлебникова колония состояла из 12 нор. 13 VI их здесь было 113, а во второй колонии в устье р. Сенной — 26. 20 VII в первой колонии было 175 нор, устроенных в высоком (от 4 до 6.5 м) песчаниковом обрыве в 30—60 см от слоя дерна, нависающего в виде козырька. Из 6 осмотренных 20 и 21 VII 1986 кладки из 4 яиц. Два из осмотренных гнезд имели по два входных отверстия, расстояния между которыми составляли 12 и 18 см. Входные отверстия овальные, размером (6): ширина — 4.5—6.2 см (в среднем 5.6), высота 3—4 см (3.2 см), расстояние от входа до гнездовой камеры — 23—41 см (31.7 см), высота гнездовой камеры — 7—7.5 см (7.1 см), ширина 9.5—11.5 см (10.7 см), глубина — 9.5—12 см (10.6 см). Собственно гнездо состоит из узких лентовидных морских водорослей, корешков бамбучника, в одном гнезде много тонких листьев злаков, в другом — широких листьев бамбучника; материал набросан в небольшом углублении в центре, сверху — много перьев. Яйца чисто белого цвета размером (17) — $18.9—16.9 \times 13.0—12.0$, в среднем 17.7×12.5 мм, масса 1.6—1.15 г, в среднем 1.4 г. Колония из 10 пар найдена 30 VI 1987 на м. Палтуса, а другая (примерно 20 пар), обнаруженная в глинистом обрыве у дороги около оз. Лагунного 14 VII 1987, помещалась на высоте 2.5—3 м.

Corvus corone

Обычная оседлая птица. 21 V 1986 на берегу оз. Песчаного в гнезде было 5 1—3-дневных птенцов, 30 V 1986 в окрестностях пос. Серноводск в одном гнезде яйцо и однодневный птенец, в другом — 4 свежих яйца; 2 VI 1986 около Южно-Курильска в гнезде также 4 свежих яйца. Размеры двух гнезд: диаметр 27 и 37 см, высота 19 и 24 см, диаметр лотка 17 и 17 см, глубина 11 и 10 см. Размеры и масса (в скобках) ненасиженных яиц (8): $48.0—35.3 \times 31.8—28.2$ мм (23.4—24.4 г) в среднем 42.7×30.5 мм (24.1 г). У осмотренных птенцов серый эмбриональный пух располагался на надглазничных птерилиях по 2—3 ряда, затылочной — 3—4, плечевых — 2, спинной — 4—6, крестцовой — 5, бедренных — 2, брюшных у 2 птенцов по 1 ряду. Кроме того, пух представлен на месте рулевых, а у одного птенца — и верхних кроющих рулевых, первостепенных маховых и их больших верхних кроющих, крылышка, второстепенных маховых и их больших, средних и малых верхних кроющих. У 2 птенцов пух обнаружен на недавно описанной для воробьиных, в том числе и для этого вида, нижнеплечевой птерилии (*pteryla posthumeralis*) (Iljashen-

ко, 1984). Длина пуха на надглазничной птерилии 5—6, спинной 10—12, кроющих первостепенных маховых — 6—10 мм. Цвет тела на дорсальной стороне тела розовато-серый, на вентральной — желтовато-розовый. Когти рогового цвета, клюв — сиренево-розового, складки в углах клюва — беловато-розовые, яйцевой зуб — белый, ротовая полость — малиново-красная, язык темнее.

Corvus macrorhynchos

Обычная оседлая птица. Летом 1987 г. сроки гнездования были довольно растянуты. 15 VI у Южно-Курильска в гнезде в небольшой еловой гриве на болоте было 1 яйцо. В окрестностях пос. Головинно 24 VI было найдено гнездо с кладкой из 4 насиженных яиц. В другом гнезде, неподалеку, 28 VI были 2 яйца и только что вылупившийся птенец, в тот же день в небольшой ивовый роще обнаружено гнездо с 4 птенцами, младшему из которых было 2 дня. 1 VII встречены только что покинувшие гнездо слетки. Размеры яиц (6): $46.8—43.6 \times 31.3—30.0$ мм, в среднем 45.6×30.7 мм. Только что вылупившийся птенец весил 17.4 г и имел редкий светло-серый пух на надглазничных (длиной до 8 мм), затылочной (7 мм), плечевых (14 мм), локтевых (9 мм), кистевых (2—3 мм), спинной (15 мм), бедренных (15 мм) и брюшных (4 мм) птерилиях.

Motacilla lugens

Обычная гнездящаяся птица. 30 V и 2 VI 1986 кладки по 5 яиц найдены под мостами через речки. Гнездо с 3 5—6-дневными птенцами обнаружено на земле среди бамбучника на морской террасе 16 VI 1987. Размеры яиц (10): $22.5—20.5 \times 16.7—15.0$ мм, в среднем 21.4×15.8 мм, масса 5 ненасиженных яиц 2.3—2.5 г, в среднем — 2.36 г. Поскольку первоописание птенца (Неверова, 1986) не детализировано, а лишь приведена ссылка на источник (Нейфельдт, 1970), касающийся другого вида, мы даем описание двух осмотренных птенцов. Дымчато-серый пух длиной 10 мм расположен на глазных птерилиях, по 1 ряду на надглазничных, 2 — на затылочной, по 1 на плечевых, 2 на спинной, несколько пушинок в 1 ряд на крестцовой птерилии, по 1 ряду на бедренных и брюшных, 3 ряда на голенных птерилиях. У младшего птенца на месте рулевых перьев — трихопиль, у старшего — пух. На крыле пух расположен на месте третьестепенных маховых, больших и средних кроющих второстепенных маховых. Клюв рогового цвета, его кончик и яйцевой зуб — серые. Ноздри овальные. Складки в углах клюва беловато-желтые. Ротовая полость и язык оранжево-желтые. Кожа тела и конечностей — розовая, когти белые. В 1986 г. в разгар гнездового периода 2—15 VI на п-ове Весловском держалось около 25 территориальных пар (с относительной плотностью 1.7 пар/км береговой линии), определенно не имевших гнезд, но активно защищавших территорию. С 27 VI их здесь не встречали. 23 VII 1986 пара кормила птенцов на берегу

оз. Песчаного в гнезде на песчаном обрыве под навесом из дерна.

Cinclus pallasii pallasii

Обычная оседлая птица. В нижнем течении р. Андреевки 2 пары гнездились в 300 м одна от другой. 14 VI 1986 у одной из них обнаружены 2 гнезда в полуметре от воды под нависающим дерном. В одном были слетки (масса одного из них 63.5 г), другое — свежее, еще пустое. В тот же день отмечено спаривание. Самка из другой пары имела массу 99 г. Добытая 6 VII 1987 на той же речке взрослая самка начала смену маховых перьев: четыре первостепенных (считая от карпального сустава) — достающие новые.

Troglodytes troglodytes fumigatus

Обычная оседлая птица. 19 V 1986 самец заканчивал строительство гнезда под куском коры поваленной пихты у оз. Глухого. 14 VI 1986 гнездо с 5 1—2-дневными птенцами и неоплодотворенным яйцом было найдено под нависающим над водой дерном в нижнем течении Андреевки. 16 VI 1986 в окрестностях пос. АLEXANDROV самец строил гнездо в вывотке пихты. Летом 1987 г. слетки стали обычными в первых числах июля, а 16 VII у оз. Серебряного найдено гнездо с 6 свежими яйцами, располагавшееся под нависшим над водой дерном. Гнезда снаружи были сделаны из папоротника, зеленого мха, тонких корешков, лоток выстилался большим количеством пуха, шерсти и перьев. Размеры 3 гнезд: наружный диаметр — 7.5—10 см, диаметр лотка 2—2.7 см, диаметр лотка — 4.4—5.5 см, глубина лотка 4—6 см. Размеры и масса (в скобках) 6 яиц: 17.2×13.2, (1.55 г), 17.6×12.7 (1.49 г), 17.4×13.0 (1.48 г), 17.6×12.7 (1.45 г), 17.4×12.7 (1.46 г), 17.5×12.9 (1.55 г). Масса двух птенцов от 14 VI 1986 — 1.25 и 1.3 г. Кожа желтовато-розовая, ноги желтые, складки в углах клюва светло-желтые, клюв рогового цвета, яйцевой зуб белый, ротовая полость и язык — желтые, когти белые. Эмбриональный пух — серый, длиной до 10 мм, расположен на надглазничных птерилиях по 1 ряду, на затылочной — 1 ряд, разорванный в середине, на спинной птерилии — 2 ряда. У 2 птенцов 1 ряд пушин обнаружен на бедренных, у одного — на голенных птерилиях.

Locustella ochotensis

Обычная гнездящаяся птица. 27 VI 1987 строящееся гнездо было найдено на осоково-пушицевом болоте на п-ове Весловский. Другое, также строившееся, было найдено там же среди высокотравья с кустами шиповника 29 VI 1986. 14 VII 1986 на берегу водохранилища в пос. Головинно было найдено гнездо в основании стеблей полыни и злаков с 5 7—8-дневными птенцами. Через 2 дня птенцы покинули гнездо. 17 VII 1986 на заболоченном лугу в долине р. Рикорда среди зарослей кустарниковой ивы еще

1 гнездо было найдено с 3 4-дневными птенцами, масса одного из которых была 7.7 г. Пух серого цвета располагался у них на надглазничных птерилиях по 1 ряду, на затылочной — в 1 ряд, плечевых — в 1 и спинной — в 2 ряда. Кожа розовая, ноги и когти — желтые, розоватая лишь передняя сторона плюсны. Клюв рогового цвета, подклювье с желтым оттенком, надклювье — с коричневым, особенно темным у овальных ноздрей. Складки в углах клюва желтовато-белые, ротовая полость и язык — желтые с оранжевым оттенком, на корнях языка крупные черные овальные пятна; кончик языка расщеплен. В тот же день было найдено гнездо с 4 слабо насиженными яйцами, расположенное в аналогичном месте, а на следующий день еще одно, в 15 м от предыдущего. Оно содержало 3 яйца. Найденные гнезда были встроены между опорами, в основании состояли из стеблей и листьев, в том числе и широких листьев бамбучника, которые не оплетали опоры. Лоток построен из тонких травинок. Размеры 2 гнезд: диаметр 9 и 11.5 см, высота 8.3 и 11.5 см, диаметр лотка 5.2 и 5.5 см, глубина 4.8 и 5.8 см. Размеры яиц (5): 13.6—14.7×19.0—21.1 мм, в среднем 14.3×20.5 мм. Масса (4) — 2.2—2.35 г, в среднем 2.3 г. Плотность населения этих сверчков летом 1987 г. на травянистых заболоченных лугах составила в среднем 2.4 ос./10 га.

Locustella lanceolata

Обычная гнездящаяся птица. Гнезда со свежими кладками найдены 22 VI 1987 на заболоченном осоково-пушицевом лугу в окрестностях пос. Головинно и 28 VI 1986 на заболоченной низине п-ова Весловский. Помещались на кочках под полегшими стеблями прошлогодней травы. Их размеры: диаметр 10.5 и 9 см, высота 7 и 6.9 см, диаметр лотка 6.1 и 4.1 см, глубина — 5.4 и 4 см. Размеры яиц (8): 18.2—16.9×14.4—13.1 мм, в среднем 17.4×13.6 мм, масса свежих яиц (8) — 1.5—1.77 г, в среднем 1.6 г. 11 VII 1986 во втором гнезде 2—3-дневные птенцы. Эмбриональный пух серого цвета расположен на надглазничных птерилиях по 1 ряду, на затылочной — 1 ряд, разорванный в средней части, по 1 ряду на плечевых, на спинной каждый из 2 рядов образован 2 птерилиями. На месте первостепенных маховых — щетинки. Птерилии отчетливо обозначены черными зачатками формирующихся перьев, хорошо заметными под прозрачной кожей. Масса этих птенцов 2.8—3.7 г, в среднем 3.3 г, длина клюва от основания 4.3 мм, кисти 7.7 мм, плюсны 8.1 мм; 15 VII масса одного из них — 8.1 г, длина клюва 6.1 мм, крыла — 14.2 мм, плюсны 15.7 мм. Первые слетки отмечены в окрестностях Южно-Курильска 15 VII 1987. Еще не летающие и сидевшие около гнезда птенцы были встречены на п-ове Весловский 19 VII 1986. Средняя плотность в гнездовое время на заболоченных влажных участках, покрытых травой и редкими кустиками ольхи и ивы, составила 0.8 ос./10 га летом 1987 г.

Acrocephalus bistrigiceps

Обычная гнездящаяся птица в южной части Кунашира. 28 VI 1987 в пос. Головинно в зарослях полыни на берегу водоема найдено гнездо с 6 насиженными яйцами. Построенное еще пустое гнездо найдено в шиповнике на п-ове Весловский 29 VI 1986; 11 VII в нем было 5 яиц. 2 VII 1986 в высокой травянистой растительности с преобладанием полыни на берегу водохранилища в пос. Головинно обнаружено гнездо с 6 яйцами. 11 VII в нем были 1—2-дневные птенцы, которые покинули гнездо 21 VII. Четвертое, недостроенное, найдено там же 16 VII 1986; самка собирала материал в радиусе 20 м. 21 VII в нем было 2 яйца камышевки и 1 — кукушки. В этот день там же найдено гнездо с 5 птенцами в возрасте 2—4 дня, а еще 1 — в пойме р. Головинна в высоком разнотравье среди отдельных деревьев клена и ольхи. В гнезде было 6 5—7-дневных птенцов, которых кормила только самка, самец на участке не отмечен. Гнезда помещались в 35—50 см над землей и целиком были построены из тонкой сухой травы, в одном из них была использована анфельция. Размеры 4 гнезд: диаметр 7.9—9.5 см, в среднем 8.5 см, высота 7.5—10.5 см (8.6), диаметр лотка 4.6—7.4 см (5.6), его глубина 4—6 см (5.0). Размеры яиц из двух кладок (11): 17.8—15.3×14.1—11.3 мм, в среднем 16.6×13.1 мм. Масса 4 яиц 1.1—1.3, в среднем 1.2 г. По зеленовато-серому фону скорлупы разбросаны размытые коричневато-оливковые пятна, образующие густую сеть и иногда сгущающиеся на тупом конце.

Phylloscopus coronatus

Обычная гнездящаяся птица. 22 VI 1987 пара у гнезда встречена в таволгово-тростниковом ивняке в долине р. Головинна; самец пел, самка насиживала кладку. Гнездо помещалось на кочке в кусте таволги и имело вид неправильного шара диаметром 8.7 см и 12.3 см высотой. Диаметр лотка — 5.2 см, лотка — 5.6 см, глубина лотка 2.1 см. Стенки сделаны из грубых стеблей трав, листьев и мха, лоток выстлан более тонким материалом. Размеры (мм) и масса (в скобках, г) 6 чисто-белых яиц: 15.9×12.3 (1.25), 15.0×12.0 (1.09), 14.7×12.0 (1.07), 15.3×11.9 (1.11), 15.4×12.0 (1.16), 15.7×12.3 (1.25). Первые выводки в 1986 г. отмечены в окр. пос. Алехино 6 VII.

Phylloscopus tenellipes

Редкая гнездящаяся птица. 14 VI 1986 в нижнем течении р. Андреевки под карнизом из дерна, нависающим над обвалившимся берегом было найдено гнездо с 6 свежими яйцами. Материалом для постройки служили мох, тонкие корешки бамбучника, немного стеблей злаков, в лотке — немного медвежьей шерсти. Размеры: диаметр 12.5 см, высота — 6 см, диаметр лотка — 4 см. Размеры яиц: 16.9—15.9×12.9—11.5 мм, в среднем 16.5×11.9 мм, масса —

1.0—1.2 г, в среднем 1.1 г. 25 VI в гнезде были 1—2-дневные птенцы, масса птенцов 1.1—1.3 г, в среднем 1.2 г. Эмбриональные пушины по 3—5 расположены в 1 ряд на надглазничных птерилиях, по 2—4 в 1 ряд на затылочной и по 2—3 в 1 ряду на плечевых. Цвет кожи тела и конечностей желтовато-розовый, когти желтовато-белые; ноздри продолговатые, вздутые, с «крышечками». Длина клюва от основания — 3.3 мм, кисти 5.5 мм, плюсны — 6 мм. 16 VII 1987 у оз. Серебряного был пойман плохо летающий слеток.

Ficedula narcissina

Обычная гнездящаяся птица. 6 VII 1986 в нижнем течении р. Алехина на склоне, поросшем редким невысоким ольшаником, найдено гнездо. Помещалось в полудупле на месте выгнившего сучка в 2.5 м от земли. В нем было 5 бледно-голубых яиц с бледными и яркими коричневыми точками и округлыми пятнами, образующими венчик у тупого конца. Их размеры: 19.1—18.3×14.8—14.2 мм, в среднем 18.8×14.4 мм. 7 VII 1986 здесь же и 10 VII 1987 у оз. Песчаного встречены кормившие слетков пары.

Muscicapa latirostris

Обычная гнездящаяся птица. 14 VI 1986 в пойме р. Андреевки найдено строящееся гнездо на ольхе в 3.5 м над землей. На развилке горизонтальной ветви были сделаны наружные стенки из мха и светлого лишайника с добавлением бересты; дно состояло лишь из нескольких травинок. 12 VII 1987 на террасе ручья Белкина в гнезде на ветви у ствола пихты на высоте 7 м был готовый к вылету птенец.

Saxicola torquata stejnegeri

Обычная гнездящаяся птица. По-видимому, размножаются за лето дважды. 15 VI 1987 у Южно-Курильска отмечены взрослые птицы с кормом. 17 VI 1987 на осоково-моховом болоте найдено гнездо с 3 5-дневными птенцами и двумя неоплодотворенными яйцами. 24 VI 1986 у оз. Глухого, 24 VI 1987 у п. Головинно и 30 VI 1987 на м. Палтусова отмечены выводки. 23 VII 1986 на заболоченной равнине найдено гнездо с 5 слабонасиженными яйцами. Гнезда помещались на кочках под навесом из прошлогодней травы. Размеры 2 гнезд: диаметр 10.8 и 8.8 см, диаметр лотка — 6 и 5 см, глубина — 5.6 и 3.7 см соответственно. Размеры 5 яиц: 18.4—17.0×13.9—13.0 мм, в среднем 17.6×13.6 мм; их масса 1.4—1.7 г, в среднем 1.5 г. Средняя плотность на открытых заболоченных участках летом 1987 г. составила 0.9 ос./10 га.

Erithacus akahigae

Редкая гнездящаяся птица. Гнездо найдено А. Кислейко 17 VII 1987 в пойме р. Дальняя, в километре от места ее впадения в оз. Лагунное. Помещалось в полудупле толстой ольхи на высоте 1.1 м и было обращено входом в пойму. Собственно гнездо нахо-

дилось в 18 см от нижнего края дупла, размер входной щели — 45×12.5 см. Наружные стенки построены из грубых травянистых стеблей, сухих ольховых листьев и тонких веточек, лоток — из тонких травинок, корешков и «сеточек» полусгнивших листьев дерьев. Диаметр гнезда 16 см, высота 8 см, диаметр лотка 6.7 см, глубина 5 см. 5 свежих яиц нежно-голубого цвета имели размеры и массу (в скобках, г): 19.1×15.8 мм (2.50), 19.5×15.9 мм (2.54), 20.0×16.1 мм (2.72), 20.0×15.8 мм (2.59), 20.1×16.0 мм (2.71).

Monticola solitarius philippensis

Редкая гнездящаяся птица. 4 VI 1986 самец отмечен на скалах м. Четверикова. 15 VI 1986 на скалах м. Алехина пара носила корм в щель на высоте около 20 м от подножия. Судя по голосам, там были птенцы.

Calliope calliope

Многочисленная гнездящаяся птица. В июне 1986 г. поющие самцы на п-ове Весловском располагались примерно в 50 м друг от друга. Здесь 27 VI 1986 найдено гнездо с 4 1-дневными птенцами, неподалеку еще одно, в нем 30 VI — 4 яйца. 1 VII 1986 там же обнаружено гнездо с 5 5—6-дневными птенцами. Все гнезда устроены однотипно, среди низких кустов шиповника под прикрытием злаков, сделаны из тонких стеблей и листьев злаков и осок. Лоток расположен в верхней трети шарообразной постройки сбоку. Размеры гнезда: диаметр шара 10.8 см, диаметр лотка 5.5 см, глубина лотка 2.9 см. 4 яйца одной кладки имели размеры и массу: $20.7-20.1 \times 15.5-14.9$ мм, 2.3—2.1 г, в среднем 20.4×15.2 мм и 2.3 г. Однодневные пуховые птенцы соответствуют известному описанию (Нейфельдт, 1970), к которому можем добавить следующее: на глазных птерилиях в 1 ряд расположено по 2—5 пушинок, на надглазничных — по 9—12, затылочной — 16, плечевых — 6, на спинной — 2 ряда по 16. У одного птенца 3 пушины на месте больших кроющих второстепенных маховых и одна — на месте третьестепенных. Кожа тела и конечностей желтого цвета, пальцы, когти и утолщения кожи на интертарзальных суставах серно-желтые. Клюв рогового цвета, на центральной части надклювья темное пятно. Яйцевой зуб белый, ноздри вздутые, круглые; края желтого языка красноватые. Длина клюва от лба — 5.2 мм, кисти — 7.1 мм, плюсны — 7.7 мм. 23 VII 1986 у оз. Глухого пара кормила слетков.

Tarsiger cyanurus

Многочисленная гнездящаяся птица. 10 VI 1986 у оз. Глухого найдено гнездо в хвойно-широколиственном лесу в выворотне ели на высоте 1.2 м. В нем 4 4-дневных птенца и неоплодотворенное яйцо размером 16.5×13.6 мм. Серый эмбриональный пух располагался по 1 ряду на надглазничных и плечевых птерилиях, 1 (разомкнутый в средней части) — на затылочной и 2 ряда на спин-

ной. Складки в углах клюва желтовато-белые, ротовая полость и язык — желтые. Еще одно гнездо, найденное через 3 дня там же, помещалось в земляной нише у ручья в елово-березовом лесу. Шарообразное углубление диаметром 7 см располагалось в основании березы под навесом из мха. Диаметр гнезда 13 см, высота — 8.5 см, диаметр лотка — 6 см. В нем 6 6—8-дневных птенцов массой 11.3—13.8 г. Выводок летных молодых встречен на м. Четверикова 2 VII 1987.

Turdus sibiricus

Гнездование этой редкой на острове птицы не было доказано. У вершины сопки, поросшей разреженным смешанным лесом и бамбучником, в окрестностях пос. Алехино 7 VII 1986 самец кормил плохо летающих слетков.

Oreocincla dauma

Немногочисленная гнездящаяся птица. Выводки отмечены 15, 16 VI и 9 VII 1986 и 5 и 12 VII 1987 в хвойно-широколиственном лесу в южной части Кунашира. Свежее, но еще пустое гнездо из зеленого мха, листьев и стеблей трав найдено 9 VII 1986 на сломанном сухом дереве в 3.5 м от земли; рядом держалась взрослая птица.

Aegithalos caudatus caudatus

Обычная оседлая птица. По численности уступает только москвке и малой синице (*Parus minor*), что особенно заметно после вылета молодых и образования в конце июня — начале июля смешанных стай. Длина крыла самца и самки, добытых 17 VI 1986 — 63 и 64 мм соответственно, размеры семенников самца — 2×1 мм (левый), 6×4 мм (правый). Размеры и окраска плечевых перьев у них сходны с экземплярами из Приморья, а белый цвет на второстепенных маховых выражен лишь немного слабее.

Parus palustris hensoni

Обычная оседлая птица. Наибольшая численность в хвойных лесах. 13 VI 1986 в смешанном лесу на участке с преобладанием пихты было найдено гнездо с птенцами в морозобойной трещине ствола на высоте 2.2 м. В смешанном лесу, где доминировали хвойные в окрестностях м. Четверикова, в гнезде, помещавшемся в сухой трухлявой березе на высоте 3 м, 14 VI 1986 было 7 1—2-дневных птенцов, масса двух из них 1.8 и 1.9 г. Размеры одного птенца: клюв от основания — 3.2 мм, кисть — 6.0 мм, плюсна — 6.9 мм. Кожа желтовато-розовая, ноги светло-розовые, складки в углах рта желтовато-белые, клюв желтовато-рогового цвета, яйцевой зуб и когти белые, ротовая полость и язык желтые, кончик языка расщеплен, ноздри вздутые, круглые. на крылышке — ру-димент когтя. На месте маховых и рулевых перьев — щетинки. 8 серых эмбриональных пушин расположены в 1 ряд на надглаз-

нических птерилиях, столько же образует 1 ряд, разомкнутый в средней части, на затылочной птерилии, по 6 пушин в 1 ряд на плечевых и по 4 в 2 рядах на спинной птерилии. У одного из птенцов несколько пушинок на бедренной птерилии.

Parus ater ater

Обычная оседлая птица. Наиболее многочисленная синица на Кунашире. 18 V 1986 отмечено спаривание; у двух добытых на следующий день самок диаметр наибольшего фолликула был 1.5 и 5 мм. Смешанные стаи синиц, поползней и пикух наблюдали до 1 VI. 29 V 1986 в средней части склона у оз. Глухого найдено гнездо в дупле клена. Леток диаметром 2 см на высоте 15 см от земли, гнездовая камера диаметром 15 см. Диаметр гнезда 10 см, высота 5.5 см, диаметр лотка 6.5 см, его глубина 4 см. В гнезде, сделанном из шерсти зайца и медведя с небольшим количеством зеленого мха, было 9 ненасиженных яиц размером 15.6—14.6×12.2—12.0 мм, в среднем 15.1×12.1 мм и массой 1.0—1.2 г, в среднем 1.1 г. 10 VI в этом гнезде были птенцы в возрасте около суток. 13 VI 1986 в нижнем течении ручья Белкина гнездо с 6 5—7-дневными птенцами в дупле березы на склоне сопки; помещалось в 3 м от земли. Входное отверстие — щель в стволе 13×3 см, толщина стенок дупла 7.5 см. Самка несколько раз выпрашивала корм у самца. 15 VI 1986 в пойме Первого Рыборазводного ключа у оз. Песчаного гнездо с птенцами помещалось в дупле березы на высоте 2.7 м.

Три однодневных птенца весили 1.9, 2.1 и 2.4 г. Кожа светло-розовая, складки в углах рта желтовато-белые, ротовая полость и язык желтые, яйцевой зуб и когти на ногах белые; ноздри вздутые, круглые, кончик языка расщеплен. На месте маховых и рулевых перьев щетинки. По 2—4 серые эмбриональные пушины расположены в 1 ряд на надглазничных птерилиях, один, разомкнутый в средней части ряд из 3—4 пушин образует затылочную птерилию. У 5 птенцов на одной или обеих плечевых птерилиях по 1—3 пушинки. По столько же пушин в каждом из 2 рядов на спинной птерилии, у некоторых птенцов есть только 1 ряд, у 2 птенцов пух здесь отсутствует.

Sitta europaea

Обычная оседлая птица. 18 и 19 V 1986 у оз. Глухого отмечена птица, строившая гнездо в дупле клена в 3 м от земли. Диаметр летка 3 см, дупла — 15 см, глубина дупла от летка — 15 см. Собственно гнездо высотой 5 см было сделано из бересты и зеленого мха. Другое гнездо, найденное в окрестностях м. Четверикова 22 VI 1986, помещалось в торце сломанной трухлявой ветви березы на краю поляны. Высота от земли — 16—18 м. Диаметр дупла 11 см, глубина от летка 16 см. Гнездо сделано из мелких кусочков коры пихты. В нем 6 7—9-дневных птенцов и 2 яйца белого цвета с красновато-коричневыми округлыми пятнами и точками, сгущаю-

щимися на тупом конце; их размеры 18.3×14.4 и 18.1×14.1 мм. Кожа тела птенцов розовая, складки в углах рта белые, ротовая полость и язык желтые, ноздри вытянутые, овально-щелевидные, яйцевой зуб и когти белые. Серые эмбриональные пушины по 7 в 1 ряд расположены на надглазничных птерилиях, 1 ряд, разомкнутый в средней части, из 9 пушин образует затылочную птерилию, один из 6—7 — плечевые и 2 ряда по 3—5 пушин — спинную. Гнездо с птенцами найдено в дупле сухой березы в пойме р. Андреевки 5 VII 1987.

Certhia familiaris crusti

Обычная оседлая птица. 1 VI 1986 отмечена собиравшая материал для гнезда птица. 21 VI 1986 отмечен выводок из 4 плохо летающих молодых, сидевших на коре пихты.

Passer montanus saturatus

Обычная оседлая птица населенных пунктов. 15—16 V 1986 в пос. Южно-Курильск наблюдали спаривание и насиживание кладок. В начале — середине июня здесь и в пос. Головинно происходил массовый вылет птенцов и строительство гнезд для второй кладки. Гнезда устраивают в домах, редко — в уличных фонарях и дуплах деревьев.

Passer rutilans

Редкая гнездящаяся птица. 21 V 1986 у оз. Песчаного в березняке отмечен токовавший возле самки самец. Через неделю в пос. Алехино отмечена 1 пара; птицы кормились вместе с полевыми воробьями на скотном дворе, иногда схватывали низко пролетающих насекомых. Токовавший самец распушал перья на груди, поднимал вертикально хвост и громко чирикал, прыгая по веткам вокруг самки. 30 V 1986 самка обследовала жестяную дымоходную трубу, выставленную из форточки дома на м. Четверикова. 5—9 VII 1986 не менее 3 пар отмечено в пос. Алехино, куда они прилетали из ближайших окрестностей. 24 VII 1986 у р. Серноводки на отдельно стоящем сухом дереве пел самец, у находившейся рядом самки — развитое наседное пятно, начинающее шелушиться. Пара у строящегося гнезда отмечена 10 VII 1987 на берегу оз. Песчаного. Гнездо помещалось в дупле тонкой сухой ольхи, наклоненной над водой, в 4 м от ее поверхности. Леток помещался с нижней стороны ствола. Время от времени самка носила в гнездо клочки шерсти, иногда к ней подлетал самец.

Chloris sinica minor

Обычна на гнездовании. Стайки по 10—40 птиц наблюдали в течение всего лета. Строительство гнезд происходило с 7 VI по 12 VII 1986. Всего найдено 13 гнезд, все — в открытых кустарниково-луговых биотопах. Наименьшее расстояние между ними — 50 м. 8 из них были устроены на низкорослых кустах шиповника

среди осоковых лугов в 8—95 см от земли, чаще в 30—50 см, 2 — на стеблях бодяка среди зарослей полыни на высоте 30 и 50 см, одно — на ольхе, хорошо заметное со всех сторон в 1.2 м от земли, два — на кустарниковой иве в заболоченной пойме ручья. Гнезда найдены на п-ове Весловский, в окр. пос. Головинно в нижнем течении р. Рикорда. Размеры гнезд: диаметр 8.5—12.8 см, в среднем 10.2 см, высота 6.5—10.5 см, в среднем 8.0 см, диаметр лотка 4.5—6.3 см, в среднем 5.6 см, его глубина 3—4.5 см, в среднем 3.7 см. Сделаны из корешков бамбучника, злаков, стеблей трав с добавлением сухой водоросли анфельции, ярких синтетических веревок, в лотке — перья уток, чаек, нитки, конский волос и растительный пух. Начало откладки яиц отмечено 26 VI 1986. Яйца белые с немногочисленными розовыми, коричневыми и светло-коричневыми пятнышками и точками, сгущающимися на тупом конце. Размеры 35 яиц: $20.3 \times 18.2 \times 16.6$ — 13.5 мм, в среднем 19.5×14.7 мм, их масса 1.5—2.6 г, в среднем 2.1 г. 15 и 19 VII 1986 в 2 гнездах отмечены однодневные птенцы, масса одного из них 2 г. Серый эмбриональный пух расположен по 10—12 пушин в 1 ряд на надглазничных, по 11—12 в один, разомкнутый в средней части ряд — на затылочной птерилии, по 9—10 в 1 ряд на плечевых, по 6 на каждом из 2 рядов на спинной, 13 в 1 ряд на крестцовой, по 8—9 в 1 ряд на бедренных, по 10—13 на голенных, по 10—15 в 1 ряд на брюшных птерилиях. 3—4 пушины на месте больших кроющих первостепенных маховых, 1 — на месте карпальных, по 10 — средних и больших кроющих второстепенных маховых, 1 — на месте третьестепенных маховых, 1 пушина у одного из птенцов на левом крыле на месте нижнелечевых кроющих. По 1 пушине на глазных птерилиях располагалось у 4 из 10 осмотренных птенцов. 30 VI 1987 на м. Палтусова найдено только что покинутое слетками гнездо и отмечен выводок летных молодых.

Uragus sibiricus

Немногочисленная гнездящаяся птица. Держится по ивнякам в поймах рек и ручьев. Гнездо с 4 сильно насиженными яйцами на кусте таволги в густой траве найдено 29 VI 1987 в окрестностях пос. Головинно. Второе было обнаружено в аналогичном месте на кустике ольхи в окрестностях Южно-Курильска 16 VII 1987. 18 VII в нем началось вылупление. Оба гнезда были сделаны целиком из сухой травы, в лотке немного волоса. Высота гнезд над землей 0.3 и 0.4 м, диаметр 7.4—9.4 см, высота гнезд 6.7—7 см, диаметр лотка 5.3—5.5 см, глубина 4.2—4.5 см. Размеры 6 яиц: $20.4 \times 18.8 \times 13.7$ — 14.0 мм, в среднем 19.6×13.8 мм.

Loxia curvirostra

Редкая птица. Несколько раз отмечали стайки в хвойных лесах. 21 V 1986 добыт самец из пары.

Emberiza cioides ciopsis

Обычная птица западного побережья южной части острова. В окрестностях пос. Алехино 25 V 1986 самка строила гнездо в кусте шиповника. 16 VI 1986 здесь отмечено несколько выводков плохо летающих молодых. В первой декаде июля некоторые самцы продолжали петь и активно преследовали самок.

Emberiza schoeniclus nortoniensis

Обычная гнездящаяся птица. Территориальные конфликты самцов наблюдали в течение всего июня и июля. Найденные на п-ове Весловский 5 гнезд помещались на кочке среди воды под навесом из прошлогодней травы (1), на сухой гряде (1), открыто на кочках (2) и одно на шиповнике в 12 см от земли. Их размеры: диаметр 8.2—10.8 см, в среднем 9.5 см, диаметр лотка 5.7—6.4 см, в среднем 6.0 см, глубина 3—4 см, в среднем 3.4 см. 28 VI 1986 в одном из гнезд шло вылупление, в двух других 2 и 13 VII были птенцы перед вылетом, 15 и 19 VII — гнезда с кладками. Размеры 9 яиц: $20.7 \times 19.4 \times 15.4$ — 14.2 мм, в среднем 20.2×14.9 мм, их масса 2.1—2.4 г, в среднем 2.3 г. Насиживали обе птицы. Средняя плотность в гнездовое время на заболоченных открытых пространствах составила в 1987 г. 2.3 ос./10 га.

Emberiza spodocephala personata

Многочисленный гнездящийся вид. Прилет растянут, стайки по 5—10 птиц отмечались до начала июня. Гнездование начинается с середины июня и растягивается до конца июля. 16 VI 1987 у Южно-Курильска найдено построенное, но еще пустое гнездо; в 6 гнездах, найденных 21—26 VI 1986, были кладки из 4—5 свежих яиц, свежая кладка была также 12 VII 1987 в гнезде на м. Четверикова. На гнездовании занимает разнообразные места вдоль опушек, на болотах, в поймах. 3 гнезда помещались на кочках под навесом из прошлогодней травы, 5 — на стеблях бамбучника, остальные 4 — в зарослях крапивы, на стеблях бузины, на ветвях упавшего дерева и на земле под кустиком го-лубики. Размеры 6 из них: диаметр 9.5—14 см в среднем 11 см, высота 7.5—8.8 см (8.2 см) диаметр лотка 6.0—7.0 см 6.5 см, его глубина 4.0—5.4 см (4.6 см). Размеры яиц (38): $21.2 \times 18.5 \times 15.9$ — 14.9 мм, в среднем 20.2×15.4 мм; масса свежих яиц (28) 2.20—2.50 г, в среднем 2.40 г. Первый выводок встречен 9 VII 1986, а 12 VII добыт линяющий самец.

ЛИТЕРАТУРА

- Неверова Т. И. Белая трясогузка антропогенных ландшафтов юга Сахалина // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. IX Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986. — Ч. 2. — С. 101—102.
Нечаев В. А. Птицы южных Курильских островов. — Л.: Наука, 1969. — 245 с.

- Нечаев В. А. Новые сведения о пуховых птенцах воробьиных птиц // Исследования по морфологии и биологии птиц.— Л.: Изд. ЗИН АН СССР, 1983.— С. 58—60. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 116).
- Нечаев В. А., Куренков В. Д. Новые сведения о птицах острова Кунашир // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока.— Л.: Изд. ЗИН АН СССР, 1986.— С. 86—88. (Тр. ЗИН АН СССР, Т. 150).
- Нейфельдт И. А. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц // Орнитологический сборник к 100-летию со дня рождения академика П. П. Сушкина.— Л.: Наука, 1970.— С. 11—181. (Тр. ЗИН АН СССР, Т. 47).
- Остапенко В. А. К авифауне острова Кунашир (южные Курилы) // Орнитология.— 1981.— Вып. 16.— С. 156—157.
- Степанян Л. С. Заметки о птицах острова Кунашир (Курильские острова) // Орнитология.— 1980.— Вып. 15.— С. 16—25.
- Iljashenko V. Y. A new downy pteryla in passerine birds // Bull. Brit. Orn. Club.— 1984.— 104 (2).— P. 53—54.

SOME RESULTS OF ORNITHOLOGICAL INVESTIGATIONS ON KUNASHIR AND SHIKOTAN ISLANDS

V. Y. Iljashenko, M. V. Kalyakin, E. P. Sokolov, A. M. Sokolov

Summary

Avifaunistic observations were held in South Kuril Islands (15 V—23 VII 1986 and 15 VI—19 VII 1987 on Kunashir; 21—30 VII 1987 on Shikotan). Some data concerning ecology of 71 bird species are given. Descriptions of some down nestlings are detailed.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1988 Т. 182

USSR ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1988, VOL. 182

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ОБРАЗЕ ЖИЗНИ ПЕСТРОЙ ЗАВИРУШКИ (PRUNELLA OCULARIS RADDE)

В. М. Лоскот

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Описанная более 100 лет назад из Талыша пестрая завирушка, *Prunella ocularis* Radde, 1884 (рис. 1, вклейка), относится к малоизученным птицам Палеарктики; образ жизни этого вида на территории СССР практически неизвестен.

Результаты редких и обычно кратковременных наблюдений птиц, опубликованные преимущественно в фаунистических работах (Радде, 1884; Witherby, 1903, 1907, 1910; Сатунин, 1912; Сушкин, 1914; Бобринский, 1915; Stresemann, 1928; Ляйстер, Соснин, 1942; Meiklejohn, 1948; Marien, 1951; Дементьев, 1952; Norton, 1958; Kumerloove, 1967, цит. по Portenko, Stübs, 1977; Feeny et al., 1968; Gaston, 1968; Spitzenberger, 1976), характеризуют в общих чертах географическое распространение и места обитания вида, но высотные пределы области гнездования и сроки пребывания в ней птиц не установлены. Некоторые из перечисленных работ содержат также краткие, самые общие сведения о поведении, пении и размножении, в том числе описание 2 гнезд из Турции с кладкой и птенцами, данные о дневном ритме кормления птенцов (Gaston, 1968).

Вопрос о родственных связях пестрой завирушки рассматривался многократно (Бианки, 1905; Hartert, 1910; Sushkin, 1925; Stresemann, 1928; Marien, 1951; Vaurie, 1955; Степанян, 1961; Козлова, 1966, 1975), существующие по этому поводу разногласия в значительной степени обусловлены недостаточной изученностью образа жизни вида.

Во время полевых работ в различных районах южного Закавказья (1974, 1976, 1978, 1982 и 1984 гг.) удалось обнаружить локальное поселение птиц на южном макросклоне горы Арагац и проследить за их гнездованием и кочевками с 30 VI по 24 VII 1984 г. Стационар располагался в альпийском поясе на берегу озера Карагель (=Кари-Лич, 3160 м над ур. м.); большинство экскурсий проведено южнее озера в радиусе 10—12 км, со спуском до

2100 м, 5 раз совершался подъем на южную вершину, до высот 3500—3750 м над ур. м.

Собранные материалы вместе с ранее опубликованными позволяют описать основные особенности образа жизни пестрой завирушки.

Автор глубоко признателен Г. А. Балояну за определение растений, Г. Ю. Конечной и Б. А. Коротяеву за большой труд по определению семян и остатков членистоногих из желудков птиц, Ф. Н. Голенищеву, установившему видовую принадлежность остатков обыкновенной полевки в погадке филина, Б. Н. Вепринцеву и В. В. Леоновичу, предоставившим магнитофонные записи песен пестрой завирушки, Ю. Б. Пукинскому и М. В. Пукинской, изготовившим сонограммы этих записей.

Распространение

На основе литературных данных Портенко и Штюбс (Portenko, Stübs, 1977) привели список 27 пунктов, где были встречены птицы, обозначили 21 из них на картосхеме и по летним находкам очертили примерные границы области гнездования. Использование зимних встреч свидетельствует о том, что не исключалась оседлость птиц, прежде всего южных популяций. Приведено также мнение Ляйстера и Соснина (1942), согласно которому пестрая завирушка гнездится в альпийском поясе до границы вечных снегов и «не менее характерна для каменных россыпей этой зоны, чем *Prunella collaris montana*».

Наблюдения на Арагаце подтвердили существование тесной связи вида с субальпийскими кустарниками, особенно можжевельником, отмеченную некоторыми исследователями (Сушкин, 1914; Marien, 1951; Gaston, 1968). Однако оказалось, что выше границы кустарниковой растительности (на Арагаце — 2600 м над ур. м.) среди субальпийских и альпийских лугов, россыпей камней и скал пестрая завирушка не гнездится и широко распространена здесь только во время послегнездовых кочевок, которые у части взрослых и молодых птиц начинаются рано, уже в конце июня, после распада первых выводков. Размножается она исключительно в узком поясе разреженных субальпийских ксерофитных кустарников, где образует локальные в пределах данного горного массива поселения, нередко удаленные друг от друга на десятки и сотни километров, т. е. распространена в этом время крайне спорадично.

Основным источником ошибочных представлений о гнездовом распространении послужили летние (июль-август) находки кочующих, но еще интенсивно поющих самцов или молодых птиц в гнездовом оперении. Так, в Армянской ССР и Нахичеванской АССР все особи, о которых подробно сообщают Ляйстер и Соснин (1942), встречены за пределами гнездовых станций. Точное расположение поселений здесь, исключая Арагац, остается невыяснен-

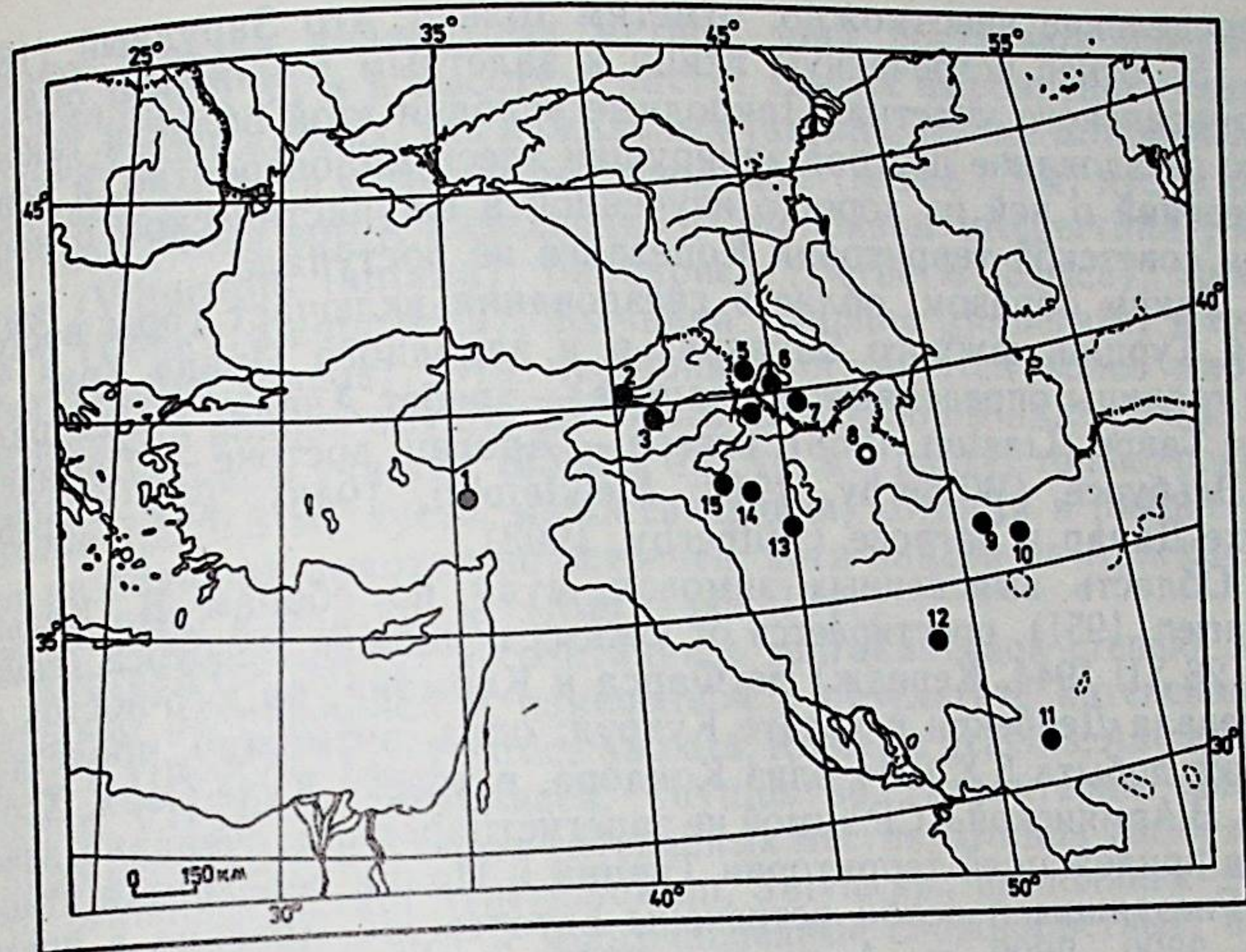


Рис. 2. Область гнездования пестрой завирушки.

Включены места находок гнездящихся птиц (пункты 1—5, 9—13, 15), летних встреч кочующих особей (6, 7, 14) и район вероятного гнездования (8): 1 — Аладаг (Gaston, 1968), 2 — окрестности Байбурты и 3 — Эрзерума (Witherby, 1907), 4 — Большой Арагат (Сатунин, 1912; Сушкин, 1914), 5 — Арагац, 6 — Гегамский хребет, гора Знарет и 7 — Даралагезский хребет (Ляйстер, Соснин, 1942), 8 — Севеландаг (возможно, гнездящийся здесь самец описан Радде, 1884), 9 — горы Пишхук (Heinrich, 1928), 10 — массив Демавенд и верховья р. Лар (Witherby, 1910; Meiklejohn, 1948; коллекция Зоол. ин-та АН СССР), 11 — хребет Кухе-Динар (Witherby, 1903), 12 — пос. Гахар (Marien, 1951), 13 — Келишинский перевал (коллекция Зоол. ин-та АН СССР), 14 — Джилодаг (Spitzenberger, 1976), 15 — между оз. Ван и пос. Шотак (Kumerloeve, 1967, цит. по Portenko, Stübs, 1977).

ным, но можно полагать, что они будут обнаружены в Гегамском (Агманганском), Даралагезском и южной части Зангезурского хребта, возможно, также в Варденисском хребте. Безусловно кочующих вне пределов мест гнездования птиц наблюдали Бобчинский (1915) на Арапате, Нортон (Norton, 1958) в Эльбурсе и Шпитценбергер (Spitzenberger, 1976) в Джилодаге, в юго-восточной Турции.

Не исключено, что экземпляр из Талыша (голотип), добытый Радде (1884) в конце июня на скалистых восточных склонах вершины Кызюрды, также относится к кочующим. Он остается единственным обнаруженным в данной местности, которая, как показало обследование 31 V—1 VI 1976 г., малопригодна для гнездования вида.

Отсутствуют также веские основания для включения в область гнездования хребта Копетдаг, где одна, очевидно, залетная особь добыта 11 XI 1916 г. близ Душака (Дементьев, 1952). Кроме того, Зарудный (1896) добыл «на южном конце Асильма Дага» 14 VI 1892 г. завирушку, которую определил в поле (шкурка не сохранена) как *Prunella fulvescens*, но Бианки (1905) и Мекленбургцев (1954) предположили, что это была *P. ocularis*. Проверить

определение невозможно; отметим только, что Зарудный (1896, с. 15) отнес встреченную птицу к залетным в нижнюю область Хорасанского участка. Природные условия этой области таковы, что гнездование пестрой завирушки здесь маловероятно, и новых сведений о ней из хорошо изученной в фаунистическом отношении советской территории Копетдага не поступало.

Таким образом, область гнездования включает горы восточной Турции, южного Закавказья и западного Ирана (рис. 2). Ее границы определяют: на западе — хребет Аладаг в Центральном Тавре (Gaston, 1968), севере — Арагац, востоке — Демавенд в Эльбурсе (Witherby, 1910; Meiklejohn, 1948), юге — хребет Кухе-Динар в Загросе (Witherby, 1903).

Область выясненных зимовок, судя по сборам В. Кельца (Marien, 1951), простирается от южных подножий Эльбурса (самец ad, 28 XII 1944, Кередж) до Фарса и Кирмана, на юго-восток до перевала Дехбекри в хребте Кухруд; одна, возможно, пролетная самка добыта 5 X 1944 близ Кондора, в хребте Кухе-Сорх, Хорасан. В Армянской ССР зимой не зарегистрирована; очевидно, здесь и на прилегающей территории Турции и Ирана перелетная птица.

Гнездящиеся особи встречены автором на Арагаце в пределах 2300—2600 м, Аладаге — 2250—2400 м (Gaston, 1968), Эльбурсе — 2400—2700 м над ур. м. (Witherby, 1910; Stresemann, 1928; Meiklejohn, 1948). В Кухе-Динаре самка с развитым яичником добыта на высоте 2890 м над ур. м. (Witherby, 1903).

Во время летних кочевок отмечена на больших высотах: на Арагаце — до 3250 м, в Гегамском хребте — 3125 м (Ляйстер, Соснин, 1942), в Эльбурсе — 3300 м над ур. м. (Norton, 1958); зимой птиц добывали в невысоких горах, обычно ниже 1000 м над ур. м.

В целом ареал расположен в пределах трех переднеазиатских нагорий с субтропическим континентальным климатом.

Места обитания, численность

Поселение на Арагаце обнаружено на покатом юго-юго-восточном склоне широкой предвершинной части вулкана, в поясе стелющегося можжевельника *Juniperus hemisphaerica* J. et Presl., расположенном выше своеобразных ксерофитизированных остатков дубового леса из *Quercus macranthera*. Рельеф вытянутого параллельно основанию поднятия участка (1.2×2.5 км) пересеченный, с каменистыми грядами, холмами и даже небольшими сопками у нижней границы. С северо-востока на юго-запад проходит глубоко врезанная долина ручья, в нижней части которого вода сохраняется до конца июля. Плотные подушкообразные кусты и куртины можжевельника разбросаны среди многочисленных глыб и крупнообломочных россыпей андезитово-базальтовой лавы (рис. 3, вклейка). Большинство куртин имеет округлую форму (3—5 м в диаметре), но местами сплошные заросли за-

нимают десятки квадратных метров. Они достигают 0.5—0.8, максимально 1.35 м в высоту и растут как на выровненных межгрядовых понижениях, так и скальных уступах. Кроме можжевельника здесь изредка встречаются невысокие (менее 1.5 м) кусты шиповников (*Rosa* spp.), кизильника (*Cotoneaster integerrima*), калины (*Viburnum lantana*), барбариса (*Berberis iberica*), жимолости (*Lonicera caucasica*), волчника (*Daphne glomerata*) и ежевики (*Rubus idaeus*). Эти кустарники становятся более многочисленными вблизи опушки дубового леса (2300 м над ур. м.), а у верхней границы участка (2580 м над ур. м.) растут только редкие чахлые (до 0.3 м) кусты можжевельника, который в районе работ на больших высотах не встречен, хотя найден на Арагаце на высоте 2800 м над ур. м. (Магакьян, 1941).

Кустарники растут в сочетании с трагакантовой степью, значительно разреженной и измененной в результате интенсивного выпаса. Преобладают *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Astragalus aureus*, *Ziziphora serpyllacea*, *Thymus* sp., характерны ковыль (*Stipa capillata*), а в более затененных местах *Bromus variegatus*, *Poa pratensis*, *Linum hypericifolium*, *Salvia* sp., на полянах — копрояк (*Verbascum* sp.) и многочисленные сложноцветные: пастбишный сорняк *Cirsium kosmelii*, *Helichrysum plicatum*, *Carduus* sp. Хорошо развитый, густой и высокий (до 0.5 м) травостой сохранился небольшими пятнами среди малодоступных скоту глыбистых россыпей или колючих кустов, на остальной территории покрытие часто не превышает 50%, высота трав менее 20 см. На участке расположены 3 пастушьих стоянки, проходит шоссе и грунтовая дорога.

В период наблюдений преобладала безоблачная жаркая погода: прошли всего 2 кратковременных дождя и ночная гроза с ливнем, дневные максимумы температуры на высоте 2300 м над ур. м. обычно превышали 30° С.

Ко времени учетов часть птиц уже откочевала за пределы поселения, поэтому общую их численность можно оценить лишь ориентировочно, с учетом величины пригодной для гнездования территории в 40—50 пар. Оптимальные условия и наибольшая плотность (7 пар на 1 км маршрута при ширине учетной полосы 100 м) отмечены в долине ручья, там, где многочисленные куртины можжевельника растут среди глыбистых осыпей, выходов небольших скал и разреженного травостоя: покрытие менее 30%, присутствуют участки голой земли. В менее благоприятных условиях (редкие кусты, более густые травы с участием *Paravegetalis*) численность снижалась до 2—4 пар/1 км маршрута. В прилегающей к участку долине р. Архашан, на склоне северо-западной экспозиции, густо поросшем можжевельником, таволгой (*Spiraea hypericifolia*), юганом (*Prangos fegulacea*) и злаками, завирушка не встречена даже во время кочевок. Не гнездится она и в разреженном дубовом лесу, несмотря на присутствие здесь можжевельника. Расположение постоянных источников воды, воз-

можно, также имеет значение при выборе птицами участка обитания; только отдельные пары поселялись на значительном (до 0.8 км) удалении от них.

Основу сообщества птиц, в котором размножается завирушка, составляют обитатели кустарников, открытых стадий и каменистых россыпей. Согласно результатам учетов на 8 круговых площадках численность завирушки лишь несколько ниже, чем у коноплянки (*Acanthis cannabina bella*), третье место среди доминантов занимает полевой жаворонок (*Alauda arvensis cantharella*). Далее в порядке убывания численности следуют: обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), серая славка (*Sylvia communis icterops*), горная коноплянка (*Acanthis flavirostris brevirostris*), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris penicillata*), варакушка (*Luscinia svecica magna*), полевой конек (*Anthus campestris*) и пестрый каменный дрозд (*Monticola saxatilis*). К редким соседям, встречаемым преимущественно близ лесной опушки, относятся садовая овсянка (*Emberiza hortulana*), лесной конек (*Anthus trivialis*), юла (*Lullula arborea pallida*), белогорлый соловей (*Irania gutturalis*), обыкновенный жулан (*Lanius collurio*), горная овсянка (*Em. cia prageri*), белозобый дрозд (*Turdus torquatus amicornum*). Участок посещали также 2 пары сорок (*Pica pica*), пара кукушек (*Cuculus canorus*) и филин (*Bubo bubo*); из млекопитающих следует упомянуть лисицу, ласку и многочисленную обыкновенную полевку (*Microtus arvalis*).

В сходных станциях гнездится в других горных массивах. На Араате даже в августе найдена обычной только на скалах среди субальпийских (2400—2500 м над ур. м.) кустарников, преимущественно можжевельников (Сушкин, 1914), и в таком же сообществе птиц, как на Арагаце. В горах Пишкух (Эльбурс) поющий самец встречен 24 V выше границы леса (2600 м над ур. м.), близ скал, поросших редкими кустами, включая можжевельниковые, вместе с коноплянкой, горной овсянкой, лесным коньком, пестрым каменным и белозобым дроздами (Heinrich, 1928; Stresemann, 1928). В центральном Тавре (Аладаг) 3 пары гнездились в поясе колючих кустарников (*Juniperus*, *Berberis* и др.), растущих на скалах и в долинах ручьев на интенсивно выпасаемых склонах, по соседству с коноплянкой, обыкновенной каменкой, горной и садовой овсянками, пестрым каменным и белозобым дроздами (Gaston, 1968).

Обобщая сведения о распространении, можно заключить, что пестрая завирушка относится к характерным обитателям разреженных ксерофитных субальпийских (2300—2800 м над ур. м.) кустарников с густой кроной, особенно можжевельниковых, и наиболее охотно селится в долинах ручьев, на склонах с выходами небольших скал или глыбистыми россыпями и редким травостоем. Относить ее к обитателям горных широколиственных и хвойных лесов (Козлова, 1966, 1975) нет оснований.

Общая численность в СССР невелика, возможно, всего несколько сотен пар; вид в целом относится к малочисленным.

Размножение

Фенология. Сроки прилета в Армянскую ССР не установлены. В конце июня 1984 г. ранние выводки уже распались, но в июле удалось наблюдать все фазы гнездового цикла от начала постройки гнезда до распада выводков, что позволяет определить его общую продолжительность в 45—48 дней. Таким образом, по-видимому, часть птиц приступила к размножению не позднее начала второй декады мая, а прилетели они, вероятно, в первых числах этого месяца или в конце апреля. В Эльбурсе (Демавенд) в гнездовых станциях встречена 20 IV 1907 г. (Witherby, 1910).

Повторные и нормальные вторые кладки приводят к тому, что размножение в поселении продолжается более 3 месяцев, с мая по август. Сроки протекания первого цикла характеризуют следующие наблюдения: 30 VI встречены 3 кочующие вне пределов гнездовых станций взрослые птицы (у самки еще хорошо заметно наседное пятно) и 3 10—11-дневных птенца в гнезде, вылетели 1 VII; 2 VII — 4 кочующие птицы, в том числе 2 поющих самца; 3 VII — 4 слетка двухнедельного возраста и кочующая самка; 5 VII — 2 кочующих самца, 3 выводка в возрасте 18—20 дней и 25-дневные молодые; 12 и 14 VII — выводок 15—16-дневных слетков и самостоятельные молодые (примерно месячного возраста) из 2 выводков. Таким образом, предположительно, 5 кладок начаты во второй, 8 — в третьей декаде мая, 2 — в начале первой и 1 в начале второй декады июня. В 4 вторых кладках первые яйца отложены 29 VI, 2, 4 и 16 VII; еще у 2 пар 1 и 3 VII наблюдали спаривание.

Близки описанным сроки гнездования в других частях ареала. В Эльбурсе, в верховьях р. Лар (2700 м над ур. м.) 9 VI 1946 г. встретили пару, кормившую слетка (Meiklejohn, 1948), что свидетельствует о начале гнездостроения и, возможно, кладки в первой декаде мая. В Аладаге, судя по данным Гастона (Gaston, 1968), одна кладка начата в первых числах июня, другая, вероятно, вторая — 26 VI 1966 г. В Фарсе (Кухе-Динар, 2890 м над ур. м.) самка с хорошо развитым яичником добыта 28 V 1902 г. (Witherby, 1903).

Территория. Во время постройки гнезда и откладки яиц самец большую часть времени проводит рядом с самкой или следит за ней с возвышенного поста. Часто партнеры кормятся вместе на земле, у основания кустов или крупных камней. Они неспешно передвигаются по участку от укрытия к укрытию, и заметить их нелегко. Однако самец регулярно (утром до 20 раз, в час) поет звонкую извещающую песню с вершины камня или куста. Он может запеть в любой точке территории, хотя чаще использует 3—4 поста, особенно у ее границ. Обычно в ответ сразу запевают 2—3 соседних самца, но вскоре, исполнив с короткими (до 5 с) интервалами 5—12, редко до 20 песен, все птицы умол-

кают. Границы участка специально не патрулируются, однако в условиях сформированной территориальной структуры нарушаются редко. За 16 дней (146 ч) наблюдений отмечены всего 5 кратковременных конфликтов, 3 из них 1 и 5 VII, в начале второго цикла, когда, возможно, изменился состав отдельных пар. У одной нападавшей особи оперение было распушено, особенно на голове, крылья раскрыты; другая, наоборот, плотно прижала перья и, вытянув шею, приняла горизонтальную позу; у дерущихся самцов хвосты были развернуты. Вместе с тем дважды наблюдали, как 3 взрослых птицы по 5—7 мин мирно кормились или отдыхали в тени, на расстоянии 2—3 м друг от друга. В одном случае это был самец и 2 самки. Вопрос о существовании у этого вида других, кроме моногамии, форм брачных отношений, описанных для оседлых популяций *P. modularis* (Snow, Snow 1982; Davies, Lundberg, 1984) и *P. fulvescens* (Ковшарь, 1979), остается открытым до проведения мечения птиц.

В условиях второго цикла размножения определение территориальных границ представляло сложную задачу. Ее решение облегчалось тем, что завирушки редко пересекали естественные барьеры, такие как гребни каменистых гряд или границы участков, непригодных для обитания. Радиус их обычных передвижений у гнезда, как правило, не превышал 80—100 м. В зависимости от плотности гнездования величина территории ($n=7$) колебалась от 0.5 до 3.2, средняя — 1.1 га. В 6 случаях 3—4 пары селились рядом, и минимальное расстояние между гнездами составило 90 м, но чаще центры активности пар удалены на 130—250 м друг от друга, в одном случае — до 400 м.

Во время выкармливания птенцов отмечен лишь один конфликт: самка прогнала от гнезда севшую поблизости кочующую особь. Конфликты с другими видами очень редки, хотя в непосредственной близости, при полном перекрывании территории гнездились обыкновенная и горная коноплянки, серая славка и такие агрессивные виды, как варакушка и обыкновенная каменка. Приходилось наблюдать самку, сидящую на сухой вершине куста в 30 см от самца коноплянки и в 1.0—1.5 м от пары варакушек; возможно, в этом случае все 4 птицы были чем-то обеспокоены. В непосредственной близости к гнезду с птенцами кормили вдовок славки; здесь же держались слетки, а затем линяющая самка обыкновенной каменки. Только однажды рогатый жаворонок прогнал кормившуюся на земле самку завирушки, приблизившуюся к нему на 1.5 м.

Песня короткая, звонкая, но негромкая переливистая трель, которую очень приближенно можно передать как «ци-сви-ци-ри-ри-ри-црри», с ударением на второй и падением громкости на последней строфе. По звучанию она более всего напоминает фрагмент песни крапивника. При общей стереотипности пения существует определенная изменчивость как в репертуаре различных птиц, так и в песнях одной особи. Представление о ней дают

даже небольшие материалы (12 песен двух самцов)*; изученные с помощью звукового спектрографа 7029 АДС.

Полные песни (рис. 4, 5, 6, вклейка) состоят из модулированных по частоте элементов, одни из которых очень короткие (рис. 4, А, Г и 6, Г), другие более длительные и громкие (рис. 5, В). Частотные характеристики первых расположены в широком интервале, от 2.5 до 7.5 кГц, вторых — преимущественно от 4 до 7 кГц. За исключением нескольких коротких элементов, остальные входят в состав 4—5 трелевых фраз, разделенных временными промежутками порядка 0.03—0.1 сек. Одни фразы (рис. 4 и 5, В) состоят из 3—6 повторяющихся, как правило, протяжных звуков, интервалы между которыми лишь несколько короче, чем между фразами; настоящие трели (рис. 4, Б; 5, Г) включают 8—17 быстро повторяемых коротких элементов.

Песни различных особей (рис. 4, 5) существенно отличаются структурой, что, возможно, связано не только с индивидуальной изменчивостью, но и существованием различных типов песни. Для первого из них характерны два коротких высокочастотных элемента, нисходящий в начале песни и восходящий в ее середине (рис. 4 А, Г), трель из 17 удвоенных элементов и последующие 3 трелевые фразы: первая из 6, редко 5 двувёршинных, вторая — 3 громких, удлиненных, третья — 4 удвоенных, резко модулированных по частоте элементов. Два терминальных громких звука (рис. 4, Д) издаются редко, обычно песню завершает предшествующая им фраза, иногда даже второй короткий высокочастотный элемент.

Песня второго типа начинается сходящейся трелью (рис. 5, А), за которой следует своеобразный, резко модулированный по частоте элемент (рис. 5, Б), предваряющий трелевые фразы. Первая из них включает 3 одновёршинных, резко модулированных, вторая 4, редко 5 громких, протяжных элементов. Эта фраза по структуре и частоте (около 5 кГц) близка основному видовому позыву (рис. 7, вклейка). Обычно песню завершает трель из 11—12 элементов (рис. 5, Г), но иногда отдельные короткие резко модулированные звуки (рис. 6, Г).

Длительность песни ($n=12$) колеблется в небольших пределах: 0.83—1.46, средняя — 1.17 ± 0.08 с. Колебания связаны преимущественно с тем, что нередко, особенно в конце размножения, песня бывает неполной, без 1—3 заключительных фраз. Но иногда, наоборот, самец удлиняет ее, повторяя отдельные фразы; в репертуаре одной особи такие длинные (1.5—1.7 с) песни преобладали. Оценка длительности песни в 3—4 с (Gaston, 1968) проведена на слух и дает более чем двукратное превышение этого показателя. Как уже отмечалось, несколько песен (3—12) обычно исполняется с короткими интервалами, порядка 2.4—5.3, в среднем ($n=11$) — 3.7 ± 0.29 с, затем следует более продолжительный перерыв.

* Записи проведены В. В. Леоновичем 28 V 1985 г. в этом же поселении на Арагаце.

Результаты сравнения сонограмм песен пестрой, бледной (*P. fulvescens*), черногорлой (*P. atrogularis*) и лесной (*P. modularis*) завирушек будут приведены в специальном сообщении. Здесь отметим только четкую видовую специфичность песни всех рассмотренных форм, несомненное ее сходство по структуре, длительности и диапазону основных частот у двух первых видов, существенные отличия по этим параметрам у представителя другой группы — лесной завирушки — и промежуточное положение черногорлой завирушки.

Активность пения наиболее высока в начале гнездования, когда птицы регулярно поют даже в наиболее жаркие часы дня. Она остается высокой и при насиживании кладки самкой, но в период выкармливания птенцов самец поет редко, 3—5 раз в час, обычно 1—3 песни после кормления в нескольких метрах от гнезда. Редко, но регулярно поют самцы при выводках. В июле у птиц, приступивших к послегнездовым кочевкам, интенсивность пения повышается, особенно в утренние часы: 30 VI — с 10 ч 45 мин* до 10 ч 50 мин один из таких самцов спел 15 песен, 10 VII с 6 ч 55 мин до 7 ч другой самец — 22 песни. В середине июля впервые отмечено негромкое упрощенное «пение» молодых самцов. Таким образом, первый этап формирования подпесни начинается со второго месяца жизни. На всех фазах гнездования четко выражен утренний пик активности птиц, в том числе пения (до 10—11 ч), полуденный ее спад, когда большую часть времени они проводят в тени, и подъем в вечерние часы (после 17 ч), особенно перед закатом.

Основной позыв (рис. 7) — свистящая трель из 4, редко 5 протяжных звуков («ри-ри-ри-ри»), частотой 4.5—5.1 кГц, длительностью 0.05 с каждый, разделенных интервалами 0.03—0.05 с. Трель звучит 0.35—0.45 с и очень сходна с позывами других представителей подрода *Prunella*. Это, прежде всего, сигнал тревоги, а также социальный сигнал широкого значения, особенно для связи конспецифичных особей во время перелетов. В отличие от *P. modularis*, которая использует позыв преимущественно во внегнездовое время, пестрая завирушка издает его не менее часто и в период гнездования, поэтому он входит в число наиболее распространенных имитаций местных рогатых жаворонков и капестрой завирушки.

Постройка гнезд. Гнездо строит исключительно самка; самец держится поблизости, в постоянной готовности пресечь попытки соперников проникнуть на территорию и приблизиться к ней.

Большинство материалов самка подбирает с земли, когда передвигается плавными прыжками у основания камней или кустов в 10—50 м от постройки, редко на большем удалении. Подняв в

* Везде указано летнее время.

клюве веточку, она иногда отбрасывает ее, но чаще летит с материалом низко над землей к гнезду. Сухие злаки может сорвать, зажав основание стебля клювом. За можжевельным лубом летает в ближние куртины, где на протяжении 1.5—2 мин рвет полоски с прикорневых частей ветвей, затем собирает их и переносит весь пучок в клюве. Источником растительного пуха служат сухие соцветия сложноцветных, особенно *Cirsium kosmelii*, но одна самка брала его из оставленного хозяевами гнезда рогатого жаворонка, расположенного в 60 м от постройки. Ключья шерсти обыкновенной полевки птицы находят преимущественно в погадках филина и курганника.

В первый день строительства самка с 15 ч 15 мин до 15 ч 55 мин совершила 11 прилетов, 6 из них в первые 12 мин наблюдений, остальные после 15-минутного перерыва, совпавшего с кратковременным дождем. Неровный ритм строительства сохранился и на третий день, при укладке лотка, когда с 9 ч 50 мин на протяжении часа последовали 3 серии из 5, 3 и 3 прилетов продолжительностью 7, 3 и 3 мин, разделенные паузами по 6—16 мин; 12-й одиночный прилет отмечен за 6 мин до конца наблюдений. Укладка материала обычно занимала менее 0.5 мин, лишь однажды самка задержалась в гнезде на 1 мин. Строительство 2 гнезд второго цикла размножения продолжалось 3 и 4 дня.

Обнаруженные гнезда первого (4) и второго (4) цикла, а также прошлогодние (4) располагались в можжевельниках невысоко над землей (табл. 1) и не были заметны снаружи. Только

Таблица 1

Расположение гнезд в куртинах *Juniperus hemisphaerica* (n=12)

Параметры	Min	Max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Диаметр куртин, м	1,8	4,2 × 7,0	2,7 ± 0,3 × 3,8 ± 0,4
Высота куртин, см	36	65	52,1 ± 2,2
Высота расположения гнезда, см	16	40	23,5 ± 2,0

в одном случае из-под густой ветки, прикрывающей постройку сверху, выдавалось несколько рыжих веточек зизифоры. Большинство гнезд (8) помещалось в центральной части (рис. 8, вклейка) отдельных кустов или небольших куртин, диаметром 2—5 м, остальные в их боковой части, в 30—50 см от края кроны.

Последняя отличалась густотой, создавала необходимые условия затенения и укрывала гнезда от непогоды и хищников, но, как правило, не была настолько плотной, чтобы завирушки не могли передвигаться внутри куста. Однако в 4 случаях к гнезду вел единственный ход, ограниченный густыми ветвями. Расположение ветвей, прикрывающих гнездо сверху, вероятно, имеет большое значение для птицы: незначительного его изменения после фотографирования кладки оказалось достаточно, чтобы она была брошена. Опорой постройке чаще всего служило горизонтальное

(см. рис. 8) или наклонное сплетение основных ветвей; одно из гнезд располагалось в развилке между крупным камнем и стволиком можжевельника, другое было закреплено среди 4 вертикально растущих ветвей. Три гнезда найдены на относительно ровных межрядовых понижениях, остальные — на небольших покатых (5—17°) склонах западной (5 гнезд), юго-западной, южной, юго-восточной и восточной (по 1 гнезду) экспозиции. В Аладаге 2 гнезда были построены в низких кустах барбариса, примерно в 30 см над землей (Gaston, 1968).

Как у большинства представителей подрода *Prunella* гнездо состоит из 3 слоев. Его внешние размеры (табл. 2) и форма зависят от величины и конфигурации ниши, образуемой сплетением опорных ветвей.

Размеры (см) и масса (г) гнезд ($n=8$)

Таблица 2

Параметры	Min	Max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Диаметр гнезда	11,8	15,0 × 16,5	13,0 ± 0,5 × 14,6 ± 0,6
Внешний диаметр среднего слоя	10,5	11,7	11,0 ± 0,1
Высота гнезда	7,2	12,2	9,4 ± 0,6
Диаметр лотка	4,9	5,4	5,2 ± 0,03
Глубина лотка	3,9	4,8	4,4 ± 0,1
Толщина:			
среднего слоя	1,4	2,4	1,8 ± 0,1
выстилки лотка	0,6	1,2	0,8 ± 0,1
стенки гнезда:			
минимальная	2,6	3,5	3,0 ± 0,1
максимальная	3,2	7,9	4,8 ± 0,6
Масса сухой постройки	26,7	51,4	37,3 ± 3,4

Удобную нишу завирушки используют неоднократно: 2 из 8 гнезд были построены поверх прошлогодних. Размеры ниши определяют объем рыхлого, но жесткого основания, сложенного из грубых материалов, преимущественно веточек кустарничков (зизифора, тимьян), с помощью которых постройка крепится в кроне. При минимальных размерах ниши (11—12 см в диаметре) основание состояло всего из 20—30 веточек, и диаметр чашевидной постройки практически совпадал с внешним диаметром ее среднего слоя, величина которого колеблется в узких пределах (табл. 2) и может служить видовым признаком. Таким было гнездо, свитое среди вертикальных ветвей, и два других, расположенных в небольших мутовках. В остальных случаях (5) основание включало несколько десятков и даже сотен веточек (в одном гнезде — более 300), заполнявших избыточный объем ниши. В таких постройках лоток обычно смещен к задней стенке, а передняя расширена в виде платформы шириной 4—8 см. Почти двукратные колебания массы гнезд (табл. 2) зависят в первую очередь от величины наружного слоя. В нем, кроме разветвленных верхних частей стеблей кустарничков длиной 4—13, среднее

($n=30$) — 7.9 ± 0.4 см, толщиной до 3.8—4.2 мм, во всех гнездах ($n=8$) обнаружены в небольшом числе грубые, до 6 мм в диаметре обломки сухих стеблей шалфея (2 гнезда), зонтичных и другого крупнотравья. В 3 гнездах второго цикла использованы также обломанные скотом веточки зизифоры, на которых сохранились засохшие зеленые листья. К обычным (4 гнезда) материалам относятся, кроме того, кусочки коры (до 6.5 мм × 7.3 см) и сухие веточки можжевельника, иногда с хвоей. В одном случае встречен обломок стволика зизифоры размерами 3 см × 8 мм. Во всех постройках эти грубые материалы скрепляли сухие стебли (до 26 см × 1.2 мм) и листья (до 25 см, шириной 4—5 мм) злаков, тонкие (до 1 мм) корни трав и кустарничков (7 гнезд), полоски луба (до 4 мм шириной) можжевельника или крупнотравья (по 4 гнезда), сухие усики повилики (1 гнездо). Небольшой пучок зеленого мха встречен в облицовке лишь одной постройки.

В среднем, тщательно свитом и плотном слое всегда присутствовали тонкие стебли (менее 0.5 мм) и листья злаков (преобладали в 7 гнездах), а также луб можжевельника (преобладал в 1 гнезде) с примесью других растительных волокон; кроме того, в небольшом количестве встречены сухие стебли (до 22 см длиной) разнотравья (7 гнезд) и нитевидные корешки (3 гнезда).

Внутренний, выстилающий лоток слой обычно (7 гнезд) состоял из серебристого растительного пуха (летучки Asteraceae), перевитого наиболее тонкими растительными волокнами с небольшой примесью волос домашних животных. Только в одном случае основным материалом послужила овечья шерсть, отмеченная еще в 3 гнездах. Немногочисленные клочки (около 1 см²) темной шерсти обыкновенной полевки обнаружены в выстилке 6 лотков, в одном из них были также несколько перьев филина и рогатого жаворонка.

Веточки и корешки в наружном слое, обильная выстилка из летучек сложноцветных с примесью волос животных характерны и для 2 гнезд из Аладага (Gaston, 1968).

Преобладание тонких веточек кустарничков (особенно зизифоры) в наружном слое и летучек Asteraceae в лотке отличает гнезда *P. ocularis* от построек близких видов. Сходно устроены небольшие гнезда другого обитателя ксерофитных кустарничков — пустынной завирушки (*P. kozłowi*) с их 3 четкими слоями из веточек караганы, злаков и шерсти, а также отсутствием мхов или лишайников (Степанян, Болд, 1976; 2 гнезда в коллекции Зоологического института АН СССР, собранные Е. В. Козловой). Незначительно отличается конструкция гнезд у *P. fulvescens*, более резко — у таких преимущественно лесных видов, как *P. atrogularis*, *P. montanella*, но особенно *P. modularis*, для гнезд которой характерны не только зеленые мхи, но и 4-й слой из грязи, скрепляющей веточки основания (Томек, 1980).

Спаривание птиц трех различных пар наблюдали 30 VI, I и 3 VII в 12 ч, 13 ч 5 мин и 9 ч 10 мин; в одном случае в 45 м от

гнезда, в первый день его постройки. У самца готовность к спариванию проявлялась в ускоренном, иногда даже приглушенном пении на крупном камне, при котором оперение несколько распушено, перья и хвост полураскрыты; в паузах следовала имитация чистки плечевых перьев. Если самец запевал на вершине куста, то затем перелетал на землю или камень. В ответ на такое поведение к нему подлетала самка и принимала характерную позу: голова и тело наклонены вниз под углом $15-20^\circ$, оперение распушено, крылья несколько раскрыты и опущены, хвост поднят под углом $30-45^\circ$ к телу и дрожит: птица совершает им очень быстрые горизонтальные движения. Последующее поведение самцов несколько отличалось. Один из них продолжил «чистку» плеча, затем запрыгал из стороны в сторону позади самки и одновременно 6 или 7 раз быстро клюнул ее в область выпяченной над оперением клоаки. При этом он несколько раз приседал, намереваясь вскочить самке на спину, и после того, как она подняла хвост почти вертикально, последовали мгновенная, похожая на удар садка с клоакальным контактом и прыжок самца в сторону. Последующие несколько секунд самка оставалась в прежнем положении, а самец замер рядом в своеобразной вертикальной позе: клюв, голова и тело на прямых ногах вытянуты вверх, крылья и хвост широко раскрыты. Затем оба улетели, и самка сразу продолжила постройку гнезда. В других случаях перед спариванием отсутствовала «чистка» оперения плеча, а после него самец сразу улетал с ускоренным пением, широко раскрыв хвост и медленно взмахивая прямыми крыльями («полет бабочки»).

Описанное поведение лишь незначительно отличается от того, что наблюдали при спаривании у лесной завирушки (Witherby et al., 1945; Harrison, Binfield, 1967). Возможно, появление такой специфичной особенности подготовительного периода, как клевание клоаки, связано с необычной кратковременностью самого спаривания. Регистрация такого своеобразного поведения у значительно дивергировавших видов позволяет предположить, что оно будет обнаружено и у других представителей подрода *Prunella*, прежде всего у *P. rubida* и *P. fulvescens*.

Известные сроки начала наиболее поздней кладки (16 VII) свидетельствуют о том, что некоторые самцы сохраняют способность к спариванию до середины июля, но часть птиц утрачивает ее раньше, в начале этого месяца. Это подтверждает обследование гонад 12 птиц, добытых во второй декаде июля: только у 3 из них размеры (мм) семенников (левого) близки максимальным (8.8×4.8 ; 8.2×4.4 ; 7.8×4.8), у 4 особей они уже несколько уменьшены (7.6×3.8 ; 7.3×4.4 ; 7.3×4.3 ; 7.4×3.6) у остальных заметно редуцированы (5.9×4.2 ; 5.7×4.5 ; 5.4×3.2 ; 5.7×2.5 ; 5.3×2.4), причем одна из птиц второй группы и две из третьей начали линьку).

Откладка яиц и насиживание. Первые яйца в 3 вторых кладках были отложены на следующий день после оконча-

ния постройки гнезда. В 2 полных первых кладках было, судя по выводам, 3 и не менее 4 яиц, во вторых — 4 и 3 яйца. В Ала-даге первая и вторая кладки содержали по 3 яйца (Gaston, 1968). Не исключено, что средняя величина кладки меньше, чем у бледной, черногорлой и особенно лесной завирушки (Гаврилов, 1973; Ковшарь, 1979; Яковлева, 1983).

Размеры (мм) яиц вторых кладок: I — 20.0×14.8 , 20.3×15.3 , 20.5×14.8 , 20.6×14.9 ; II — 17.5×13.9 , 18.6×14.3 ; III — 19.7×15.3 , 20.0×14.8 , 20.7×14.8 ; IV — 20.6×15.2 , 21.8×14.8 ; минимальные — 17.5×13.9 , максимальные — 21.8×14.8 и 20.3×15.3 , средние ($n=11$) — 20.0×14.8 . Масса (г): I — -, 2.43, 2.21, 2.29; II — 1.68, 1.98; III — 2.32, 2.28, 2.34; IV — 2.36, 2.37; минимальная — 1.68, максимальная — 2.43, средняя ($n=10$) — 2.22. От массы самки (18.07 г) масса кладки из 3—4 яиц составляет примерно 40—50%. Масса скорлупы (мг): I — -, 118, 110, 116; II — 100, 103; IV — 110, 120; минимальная — 100, максимальная — 120, средняя ($n=7$) — 111.

Скорлупа бледно-голубая с легким зеленоватым оттенком и слабым блеском, такая же, как у черногорлой и у бледных вариантов лесной, но более интенсивного цвета, чем у бледной завирушки. Форма яиц во II кладке укороченно-, одного яйца в IV кладке — удлинено-остроовальной, остальных — нормальная, остроовальная. В целом размерами и массой ненасиженных яиц пестрая завирушка существенно не отличается от остальных представителей подрода, для которых характерно широкое перекрытие этих показателей (Meise, 1971; Makatsch, 1976; Гаврилов, 1973; Воробьев, 1963; Нейфельдт и др., 1978).

Насиживает самка, начиная с откладки последнего яйца. В одном случае, при осмотре содержимого гнезда в полдень, там оказались 2 яйца и, видимо, затенявшая их самка, которая резко, с шумом вылетела из куста. Этого посещения оказалось достаточно, чтобы она бросила кладку. Однако столь чувствительны к беспокойству не все особи. Другая самка, за которой велись основные наблюдения, так же резко слетала с гнезда при приближении наблюдателя на 2—3 м, но через несколько минут возвращалась и в первый же день насиживания села в пустое гнездо, когда яйца были взяты для измерений. В целом у гнезда с кладкой партнеры вели себя скрытно и при опасности не проявляли признаков беспокойства. Сведений о ритме насиживания немного: через 0.5—1 ч самка улетала кормиться на 7—13 мин (5 наблюдений на 3-й и 7-й день); самец не всегда сопровождал ее в местах кормления.

За день до вылупления птенцов яйца в третьей кладке весили 1.94, 1.88 и 1.96 г; их средняя масса уменьшилась за 11 суток инкубации на 16.4%, с 2.31 г до 1.93 г. Первый птенец вылупился на 12-й день насиживания третий — через 19 ч, и первую неделю он заметно отставал в росте, но в дальнейшем различия сгладились (табл. 3).

Таблица 3

Размеры 3 гнездовых птенцов пестрой завирушки, 16—24 VII 1984 г., Арагац

Возраст, суток	Длина, мм ($\bar{x} \pm \text{lim}$)						Масса, г ($\bar{x} \pm \text{lim}$)
	плечо	предплечье	цевка	клюв (от ноздри)	4-е первостепенное маховое перо	2-е рулевое перо	
1	6,6	6,1	6,9	2,2	—	—	2,87
2	5,3—7,6 8,1	5,2—6,7 7,5	5,7—7,5 8,3	2,1—2,2 2,6	—	—	2,1—3,3 4,03
4	7,6—8,5 11,1	6,5—8,2 12,0	7,7—8,9 12,7	2,4—2,8 3,2	—	—	3,1—4,5 8,69
6	11,0—11,2 14,1	9,9—12,1 15,4	11,8—13,1 17,3	3,0—3,3 4,1	11,4	—	6,7—9,7 12,54
8	13,2—14,9 16,3	14,3—16,1 17,6	16,9—17,9 20,0	4,0—4,1 4,6	9,5—12,7 20,1 (1,9)* 17,1—22,8 (0,5—2,9)	4,6 9,3 (0,8)* 7,3—10,4 (0,5—1,3)	9,7—14,6 15,80
9	15,4—17,0 18,0	17,2—18,3 19,1	19,5—20,7 20,4	4,5—4,6 4,8	24,2 (5,7) 21,4—25,8 (3,7—6,4)	11,1 (2,4) 10,6—11,7 (1,5—2,9)	14,6—17,0 15,56 14,5—17,0

* В скобках приведена длина кисточек.

Рост и развитие птенцов. Пуховой наряд. В первые дни птенец (рис. 9, вклейка) покрыт сверху густым темно-серым, почти черным пухом, длиной от 5—7 мм в области бедер до 14 мм на спине. Надглазничная птерилия включает 15 пушинок, затылочная — 10, плечевая — 5, локтевая — 9, спинная — 2 ряда по 9, бедренная — 6. У однодневного птенца кожа розовато-желтая, клюв желтый, яйцевой зуб светлее, беловатый, ноздри прикрыты вздутыми желтыми кожистыми складками. Ротовая полость и язык оранжевые, на кончике языка — 1, у основания — 2 темно-красных, почти черных пятна, складки в углах рта по краям белые, оранжевые у основания. Когти светлые, сверху беловатые, с нижней стороны желтые. Всеми птенцовыми признаками *P. ocularis* сходна с другими видами подрода, включая *P. modularis* (Witherby et al., 1945; Нейфельдт, 1970; Ковшарь, 1974, 1979).

На 3-й день жизни у птенца (рис. 9, А, вклейка) открываются ушные отверстия, ротовая полость насыщенного оранжевого цвета, пятна на языке черные, на птерилиях сквозь кожу просвечивают зачатки перьев. При кормлении птенцы отчетливо пищат, а тихие отрывистые звуки они могут издавать уже в первый день жизни.

На 5-й день глаза в виде узких щелей, основания складок в углах рта приобретают малиновый оттенок, на всех птерилиях появились вершины пеньков, которые едва заметны на копчике, но достигают 3,5 мм в области первостепенных маховых и 1,5 мм на остальных птерилиях, потемнели кончик клюва и верхняя сторона когтей.

На 7-й день (рис. 9, Б, вклейка) глаза хорошо открыты, но полностью не округлились, пятно на кончике языка посветлело, на всех птерилиях пеньки, наиболее длинные среди маховых перьев, короткие на лбу, темени и копчике; первые кисточки опахал (не более 1,5 мм) появились на плечах, спине, пояснице, шее, груди, брюшке и над бедрами. Клюв, исключая конек, и когти темно-серые, яйцевой зуб желтоватый. Птенцы могут стоять, опираясь на всю цевку; преобразуется их пищевой сигнал: к писку добавляются более низкие резкие звуки.

На 8-й день появляются кисточки маховых, больших кроющих второстепенных маховых и средних кроющих, а также рулевых перьев; основания складок в углах рта малиново-красные, прикрывающие ноздри складки кожи розовые; потемнел конек клюва.

На 10-й день (рис. 9, В, вклейка) разворачиваются опахала всех перьев, за исключением области лба, уздечки и подбородка; птенец полностью прикрыт растущими перьями, кроме узкой полоски в центре груди, брюшка и областей над бедрами. На кончике языка остается лишь размытая буроватая точка. Птенец стоит, опираясь на лапы и может передвигаться прыжками; в руках издает сигнал бедствия — громкое верещание.

Два выводка покинули гнезда на 12-й день, когда у птенцов полностью завершился рост цевки, а крыло выросло лишь немногим более, чем наполовину (40—45 см).

Материалы, характеризующие рост птенцов во время их пребывания в гнезде, приведены в табл. 3. Снижение скорости роста массы тела происходит в начале второй недели. К десятому дню средняя масса увеличивается примерно в 9 раз по сравнению с начальной (1.6—1.8 г) и составляет около 80% от средней массы взрослых птиц (19.0 г). Она почти не отличается от массы 9-дневных птенцов черногорлой завирушки (Гаврилов, 1973), но небольшой объем выборки позволяет рассматривать эти данные только в качестве ориентировочных для более углубленных исследований процессов роста различных видов завирушек.

В выкармливании птенцов самец и самка принимали равное участие (14 ч наблюдений с 1-го по 10-й день), хотя самка обогревала их в утренние часы (8—11 ч) в 1-й день около половины времени (2—3 раза в час по 8—17 мин), на 3-й — около 30% (дважды в час), на 5-й — примерно 10% (один раз в час по 5—7 мин); с 6-го дня она, как и самец, не задерживалась в гнезде более, чем на 0.5—1 мин. Капсулы помета выносили обе птицы, выбрасывали их, отлетев на 20—50 м от гнезда, иногда после предварительной посадки на куст. В утреннее время (8—11 ч) 3 птенцов родители первые 3 дня кормили 4—6 раз в час, на 5-й день — 5—6, на 7-й — 8—10 раз. Естественные интервалы между их прилетами колебались от 0.5 до 32 мин, в среднем ($n=50$) — 8.6 мин. Наибольшая интенсивность кормления — 12 прилетов в час — отмечена на 7-й день после получасового перерыва, вызванного пребыванием отары близ гнезда. В середине дня (12—15 ч) птицы кормили почти вдвое реже: на 3-й день — 2—3, на 7-й — 4—6 раз в час; в вечерние часы специальных наблюдений не проводили, но после 16 ч активность птиц безусловно повышалась. Приведенные данные хорошо согласуются с результатами изучения дневного ритма кормления 3 птенцов перед вылетом, проведенного в конце июня в Аладаге (Gaston, 1968, fig. 2), за исключением вечерних часов, когда интенсивность кормления была там даже ниже полуденной.

За кормом одна пара летала преимущественно в северо-западном направлении от гнезда и большую его часть собирала на удалении 40—80 м; южный и восточный сектор участка она посещала редко и обычно в радиусе ближних 30 м. Такое использование территории было, видимо, связано, главным образом, с особенностями распределения доступной добычи, хотя следует отметить, что юго-восточные границы участка были смежными еще с 2 парами, самцы которых регулярно пели, а с северо-западной стороны конспецифичных соседей не было.

Прилетевшая с кормом птица иногда опускалась прямо под куст с гнездом, но чаще садилась в 7—15 м севернее и небольшими прыжками приближалась к его теневой стороне, откуда родители продолжали поиски корма и иногда ловили 1—2 насекомых с уже наполненным клювом. Покормившая птица примерно в 20%

случаев (19 из 92) спускалась на землю рядом с гнездом и начинала поиски в радиусе 25—30 м. Только в 7 случаях эти ближние поиски завершились через 4—7 мин кормлением птенцов; чаще завирушки продолжали их, перелетев на более удаленный, но, видимо, более кормный участок. Судя по наблюдениям за охотящимися фуражирами, они обычно приносили по несколько (3—7) небольших или 1—2 более крупных членистоногих; передавали их целиком, без какой-либо предварительной обработки одному из птенцов.

Специальных звуков кормления от взрослых птиц слышать не приходилось. Лишь однажды, на 9-й день, самец приблизился к гнезду и покормил птенцов с тихим щебетанием (свиристением). Подобные звуки он изредка издавал и ранее, когда встречал у гнезда самку. В этот же день впервые отмечен сигнал тревоги взрослых у гнезда, но особенно часто его издавали птицы, кормившие слетков.

Покинувшие гнездо молодые быстро передвигались по земле прыжками, но летать не могли и последующие 2—3 дня держались в радиусе 30—40 м от гнезда, преимущественно рядом с густыми можжевельниковыми кустами, в которых прятались, услышав тревожные голоса родителей. Взрослые находили проголодавшихся птенцов по регулярно издаваемому слетками дистантному пищевому сигналу, звучащему как резкое «цвит-цвит».

Способность к полету с небольшим набором высоты молодые приобрели в возрасте 2 недель, когда крыло одного из самцов достигло 60.3, хвост — 36.2, цевка — 21.6, клюв — 5.9, плечо — 20.3, предплечье — 22.2 мм, масса — 18.02 г (близка конечной). У такого слетка яйцевой зуб исчез; основания складок в углах рта розовые, и в этой области появилось по 4 вибриссы длиной до 3 мм; ноги светлые, розовато-серые; когти черные; на голове четко выделяется светлая, почти белая «бровь», окаймленная темно-бурыми перьями «шапочки», уздечки и кроющих уха. В возрасте 17—18 дней молодые уже хорошо летают, но родители продолжают кормить их еще более недели. Два вывода первого цикла регулярно встречали в радиусе до 80—100 м от покинутых гнезд на протяжении 2 недель. Молодые становятся самостоятельными к концу первого месяца жизни, когда завершается рост крупного оперения: у 2 самцов крыло — 75.2, 76.5 мм, хвост — 66.8, 67.3 мм; у самки — 74.8 и 64.3 мм.

Из 8 гнезд, судьба которых была известна, в 4 успешно вывелись птенцы, 2 незаконченные кладки брошены по вине наблюдателя, одна разорена зверьком, возможно, лаской, другую повредила корова; еще об одной кладке, которую разорили в конце мая 1985 г. сороки, сообщил В. В. Леонович. Овцы и козы, как правило, избегают плотных колючих кустов и непосредственно гнездам не угрожают, а их умеренный выпас способствует прореживанию травянистой растительности и улучшает условия кормления птиц.

Гнездовые паразиты. В гнездах завирушки проходит развитие *Protocalliphora azurea azurea* Fll., Calliphoridae (определение В. А. Рихтер): из гнезда, оставленного птенцами I VII, через 18 дней вывелось не менее 15 мух.

Послегнездовые кочевки

Взрослых и молодых завирушек, поднимающихся из субальпийского в альпийский пояс и кочующих там в окрестностях оз. Карагель или у восточных подножий южной вершины вулкана, встречали весь период наблюдений, от 1 до 4 птиц за экскурсию. Держались они обычно в одиночку, реже парами или разрозненными группами из 3—4 особей. Как уже отмечалось, самцы часто пели, особенно в утренние часы. Птицы не избегали многочисленных крупнообломочных осыпей и ловко передвигались среди лавовых глыб, но большую часть времени проводили на сырых лужайках, часто граничащих с тающими снежниками. Здесь они кормились обычно вместе с 2—4 альпийскими завирушками (*P. collaris montana*), 1—2 рогатыми жаворонками или стайками снежных вьюрков (*Montifringilla nivalis alpicola*); иногда к ним присоединялись несколько горных коноплянок и красношапочных вьюрков (*Serinus pusillus*). В составе этих, потравленных овцами низкорослых альпийским лугов преобладали злаки (*Poa alpina*, *P. araratica*, *Catabrozella variegata*, *Alopecurus dasianthus*, *Al. brevifolius*, *Koeleria* sp.) и осоки (*Carex oreophila*, *C. tristis*, *Cobrezia schoenoides*); к обычным участникам сообществ относились также *Astragalus incertus*, *Campanula tridentata*, *Chaetascidium acaule*, *Minuartia aizoides*, *Hedysarum caucasicum*. Завирушки собирали преимущественно прошлогодние семена трав, но однажды (11 VII, 13 ч 30 мин) взрослая и молодая птицы кормились прямо на снежнике, подбирая застывших насекомых, как это часто делают альпийские завирушки. В жаркие часы дня птицы пили и купались в ручьях.

Взрослый самец, добытый 20 VII на высоте 3200 м над ур. м., начал линьку (2-я стадия). Как показали наблюдения, проведенные на Арарате в августе (Сушкин, 1914), значительная часть птиц остается на линьку в местах гнездования и покидает их, вероятно, только зимой.

Линька

Кроме собственных сборов (17 экз.), для изучения линьки использованы коллекции Зоологического института АН СССР (37 экз.) и Института зоологии АН Армянской ССР (6 экз.), всего 60 шкурок, собранных в Армянской ССР, северо-восточной Турции и Эльбурсе с 2 VII по 23 IX.

В целом смена оперения протекает по схеме, общей для большинства воробьиных птиц: у взрослых послебрачная линька пол-

ная, у первогодков — частичная, не затрагивающая маховых, рулевых, больших кроющих маховых, средних верхних кроющих первостепенных маховых и крылышка. Индивидуальная продолжительность линьки точно не установлена. Ориентировочно ее можно оценить, используя сведения о близких видах. Методом повторных отловов и при содержании птиц в неволе установлено, что у черногорлой завирушки послебрачная линька продолжается около 50 дней, постювенальная — 40—50 дней (письменное сообщение Н. П. Иовченко), у сибирской завирушки — соответственно 50 и 35—45 дней (Рымкевич, Рыжановский, 1987); взрослые лесные завирушки линяют около 60 дней (Ginn, 1975). Таким образом, можно принять, что взрослые птицы линяют в среднем 55 ± 5 , первогодки — 40 ± 5 дней. Эти ориентировочные данные в целом согласуются с результатами изучения коллекционных материалов.

Среди 5 вполне доросших молодых пестрых завирушек, добытых 2—22 VII, начала линять (немногочисленные пеньки и перьевые кисточки по бокам груди и на плечах) только самка от 18 VII с Арагаца. Однако часть молодых из ранних выводков приступает к смене мелкого оперения не позднее начала июля или даже в конце июня, примерно в месячном возрасте, о чем свидетельствует завершивший линьку самец, добытый 11 VIII в Зангезурском хребте. Среди других молодых первого цикла размножения, добытых в августе, самец от 2 VIII перелинял наполовину; 3 экз. от 5—10 VIII только приступили к линьке; еще 3 птицы от 12—15 VIII завершают этот процесс (отдельные старые перья только на голове, особенно в ушном отделе; дорастают перья терминальных отделов брюшной и спинной птерилий) и 5 экз. от 21—24 VIII завершили линьку.

В то же время 6 молодых птиц второго цикла размножения, добытые 11—12 VIII, еще не линяют, у 2 из них даже не завершена линька дистальных первостепенных маховых и рулевых перьев (возраст около 25 дней), как и у особи от 24 VIII из Демавенда; и только 2 птицы от 21 и 23 VIII начали линьку, причем 2-я из них сменила примерно треть оперения. Таким образом, молодые из вторых выводков линяют преимущественно в сентябре, и некоторые из них, вылупившиеся в конце июля — начале августа, завершают линьку не ранее первой декады октября. В целом линька у первогодков продолжается более 3 месяцев, с начала июля до начала октября.

Среди 18 взрослых птиц, добытых в июле, начали линьку (2—3-я стадии) только 3 самца с Арагаца от 14, 18 и 20 VII. В августе 3 самки из Курдистана от 4 и 12 VIII еще в старом, очень обношенном оперении; у остальных 5 особей (4 самца и самка от 3—25 VIII) линька в разгаре (4—7-я стадии). Судя по оперению самца от 2 IX из Даралагеза, которое находится на 3-й стадии линьки, некоторые особи приступают к смене оперения лишь в конце августа и завершают ее, вероятно, не ранее второй декады октября. С другой стороны, перелинявший самец добыт на Арарате 23 IX,

а первые птицы в полном свежем оперении встречаются, очевидно, с начала этого месяца. Таким образом, сезон послебрачной линьки, как и постювенальной, длится около 100 дней, но протекает несколько позднее, с начала второй половины июля до 20-х чисел октября.

Питание

Пестрая завирушка, как и лесная, специализирована на собирании мелких семян и беспозвоночных, преимущественно насекомых, среди травянистой растительности. Она кормится в основном на земле, совершая неторопливые короткие (15—20 см) прыжки, при которых тело располагает горизонтально, но часто высоко вскидывает хвост или подрагивает им и крыльями. Во время регулярных остановок следуют отдельные клевки, реже серии быстрых клевательных движений с поверхности почвы, камней, растительности. При осмотре с земли нижнего яруса растительности птицы нередко принимали вертикальную позу, вытягиваясь на прямых ногах. Расположенную невысоко (до 40 см) добычу могли схватить в коротком вертикальном прыжке; потревоженных насекомых ловили «в угон», совершая горизонтальные броски на 1.5—2 м. Однако последний способ охоты использовали нечасто, поэтому в добыче доминируют малоподвижные животные (табл. 4). Их сбору и способствует основной способ

Таблица 4

Пища пестрой завирушки (анализ содержимого 17 желудков)

Объекты питания	Число	
	экз.	встреч. %
Arthropoda	303	100,0
Arachnida, Araneae	7	29,4
Insecta	296	100,0
Orthoptera	9	47,1
Tettigoniidae	1	5,9
Psocoptera	4	5,9
Homoptera	4	17,6
Cicadidae	1	5,9
Aphididae	2	11,8
Coccidae	1	5,9
Coleoptera	119	100,0
Carabidae	6	29,4
Amara sp.	3	11,8
Scarabaeidae	29	52,9
Aphodius sp.	1	5,9
Heptaulacus sp.	2	11,8
Homalopia (? adulta Reitt.)	21	23,5
Coccinellidae	4	17,6
Lithophilus sp.	2	5,9
Hyperaspis sp.	2	11,8
Mordellidae, Mordellistena sp.	2	11,8

Объекты питания	Число	
	экз.	встреч. %
Tenebrionidae	5	17,6
Chrysomelidae	34	82,3
Pachybrachys sp.	2	11,8
Chrysomela sp.	1	5,9
Chaetocnema aridula Gyll.	29	76,5
Dibolia sp.	2	5,9
Curculionidae	34	82,3
Otiorhynchus erevanensis Reitt.	11	52,9
Otiorhynchus sp.	6	23,5
Trachyploeus sp.	2	11,8
Eusomus pilosus Sch.	6	23,5
Sitona callosus Gyll.	2	11,8
Alophus sp.	1	5,9
Ceutorhynchus sp.	1	5,9
Baris subtilinae Reitt.	2	11,8
Tychius sp.	1	5,9
Apion sp.	1	5,9
Hymenoptera	136	100,0
Chrysididae	1	5,9
Ichneumonidae	14	52,9
Braconidae	1	5,9
Formicidae	98	70,6
Личинки	2	11,8
Diptera	6	23,5
Личинка	1	5,9
Bombyliidae	1	5,9
Tephritidae	1	5,9
Chloropidae	1	5,9
Muscidae	7	35,3
Lepidoptera	2	11,8
Noctuidae (гусеницы)	691	100,0
Семена		
Polygonaceae, Polygonum (P. aviculare L., P. monspeliense Thieb. et Pers., P. tiffliense Kom.)	13	41,2
Violaceae, Viola (? parvula Tineo)	12	29,4
Thymelaeaceae, Daphne glomerata Lam.	7	17,6
Rosaceae, Potentilla sp.	128	47,1
Fabaceae, Astragalus sp.	9	17,6
Santalaceae, Thesium brachyphyllum Boiss.	7	5,9
Lamiaceae	414	100,0
Ajuga orientalis L.	92	76,5
Ziziphora serpyllacea Bieb.	179	76,5
Cyperaceae, Carex sp.	22	41,2
Poaceae, Koeleria sp.	7	5,9

поиска добычи на земле с использованием замедленных плавных движений и частыми остановками. При выкармливании птенцов важным местом сбора корма служили веточки можжевельника и астрагалов, прыгая по которым, завирушки ловко, как пинцетом, вынимали клювом из хвои и колючек зеленых гусениц. Иногда они охотились также внутри кустов, на высоте до 1.2 м. Дважды за все время наблюдений птицы клевали что-то в поверхностном слое почвы на сырых лужках у ручья, оставляя ямки до 1.5 см

глубиной. Одна самка в 10 ч 30 мин подстерегала летающих насекомых (двукрылых, перепончатокрылых) на сухой вершине боярышника, с которой взлетала в воздух на высоту до 5 м.

В целом завирушки предпочитали кормиться на земле под прикрытием кустов или камней, хотя опасность с воздуха практически отсутствовала. Передвигались они при этом постоянно вперед, по прямой, и не повторяли пройденных маршрутов. В жаркие часы дня часто отдыхали в тени, особенно среди крупных глыб или в нишах скальных выступов, охотно пили и купались на мелководьях ручья. Одна из самок после купания чистила оперение и облучала на солнце копчиковую железу, лежа в ямке, вырытой в рыхлом грунте.

Анализ содержимого желудков 13 взрослых и 4 самостоятельных молодых птиц, добытых на местах гнездования во второй декаде июля (табл. 4), показал смешанный характер их питания: в 8 желудках по объему преобладали (60—95%) остатки семян, в 7 — насекомых, в 2 желудках объем растительной и животной пищи был примерно одинаков. Среди насекомых в количественном отношении преобладали перепончатокрылые, особенно мелкие муравьи, но по объему они уступали жесткокрылым, среди которых птицы часто поедали долгоносиков, листоедов и пластинчатых. Представители других отрядов насекомых (прямокрылых, равнокрылых, двукрылых и чешуекрылых) и пауки, по-видимому, составляют незначительную часть летнего рациона. В составе растительных кормов доминируют семена губоцветных (зизифора, живучка) и розоцветных (лапчатка); существенна также роль осковых, гречишных и фиалковых. В одном желудке встречали остатки 9—36 (в среднем — 17.4) членистоногих и 12—76 (38.4) семян. Длина измеренных животных ($n=259$) колебалась от 2 до 32 мм, причем объекты менее 5 мм составили 69.1% (179 экз.), а более 10 мм — всего 8.5% (22 экз.). Среди семян ($n=633$), размерами от 1.2 до 6 мм, также резко преобладают (90.2%) мелкие, до 3 мм длиной.

В качестве гастролитов в 16 желудках обнаружено от 2 до 27 песчинок (в среднем — 11.7).

В рационе гнездовых птенцов крупные объекты, особенно прямокрылые и гусеницы, встречаются значительно чаще, чем у взрослых. Они зарегистрированы в половине принесенных родителями порций корма ($n=32$), содержимое которых удалось рассмотреть. Кроме того, птенцы получали жуков, пауков, муравьев, двукрылых, трижды — небольших бабочек. Как было показано выше, роль гнездовой территории в обеспечении кормом пары и выводка велика.

В заключение, подчеркнем, что пестрая, бледная, черногорлая и сибирская завирушки образуют единую по происхождению группу близких видов, однако такие важные признаки как биотопическое распределение, особенности песни и гнездостроения, вместе с окраской оперения и размерами тела, свидетельствуют о более

близком родстве пестрой завирушки с бледной, а не черногорлой, как полагали некоторые исследователи (Magien, 1951; Козлова, 1966, 1975).

В связи с малочисленностью и ограниченным распространением вида в СССР следует обратить внимание на необходимость охраны его гнездовых стаций. В частности, практикуемое пастухами выжигание можжевельников на Арагаце может привести к обеднению уникального комплекса гнездящихся здесь птиц. В сохранении этих ландшафтов, наряду с зоологами, должны быть заинтересованы и ботаники.

ЛИТЕРАТУРА

- Бианки В. Л. Обзор форм семейства завирушек, *Accentoridae*, ord. *Passeriformes* // Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. 1905. Т. 9 (1904). С. 108—156.
- Бобринский Н. А. Результаты орнитологических экскурсий в Сурмалинский и Эчмиадзинский уезды Эриванской губернии летом 1911 и 1912 гг. // Изв. Кавказского музея. 1915. Т. 8, вып. 3—4. С. 171—250.
- Воробьев К. А. Птицы Якутии. — М., 1963. 336 с.
- Гаврилов Э. И. О биологии черногорлой завирушки в Заилийском Алатау (Тянь-Шань) // Тр. заповедников Казахстана. 1973. Т. 3. С. 59—70.
- Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. — Ашхабад, 1952. 547 с.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края // Матер. к познанию фауны и флоры Рос. империи. Отд. зоол. 1896. Вып. 2. С. 1—555.
- Ковшарь А. Ф. Описание пуховых птенцов некоторых горных воробьиных // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 1. С. 140—142.
- Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня. — Алма-Ата, 1979. 311 с.
- Козлова Е. В. Родственные отношения между видами завирушек семейства *Prunellidae* и возможная история их расселения // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 5. С. 706—716.
- Козлова Е. В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. — Л., 1975. 248 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Т. 59).
- Ляйстер А. Ф., Соснин Г. В. Материалы по орнитофауне Армянской ССР (*Ornis Armenica*). — Ереван, 1942. 402 с.
- Магакьян А. К. Растительность Армянской ССР. — М. — Л., 1941. 276 с.
- Мекленбургцев Р. Н. Семейство завирушковых *Prunellidae* // Птицы Советского Союза. М., 1954. Т. 6. С. 624—660.
- Нейфельдт И. А. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1970. Т. 47. С. 111—181.
- Нейфельдт И. А., Леонович В. В., Малышевский Р. И. Заметки о птицах окрестностей Большого Алмаатинского озера (Заилийский Алатау) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 63. С. 228—267.
- Радде Г. И. Орнитологическая фауна Кавказа (*Ornis Caucasica*). — Тифлис, 1884. 451 с.
- Рыжкович Т. А., Рыжановский В. Н. Линька воробьиных птиц на Полярном Урале // Орнитология. 1987. Вып. 22. С. 84—95.
- Сатунин К. А. Экскурсия в южное Закавказье // Орнитол. вестн. 1912. № 1. С. 1—15; № 2. С. 99—110.
- Степанян Л. С. Систематические связи и зоогеографический анализ распространения завирушки (*Prunella ocularis* Radde) // Изв. Акад. наук Арм. ССР. Биол. науки. 1961. Т. 14, № 2. С. 99—103.
- Степанян Л. С., Болд А. Пустынная завирушка (*Prunella kozlowi*) в Монголии // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 12. С. 1876—1878.
- Сушкин П. П. Заметки о кавказских птицах // Орнитол. вестн. 1914. № 1. С. 3—43. (Сушкин П. П.). *Sushkin P. P. Notes on systematics and distribution of certain*

Palearctic birds // Proc. Boston Soc. Natur. Hist. 1925. Vol. 38, N 1. P. 1—55.

- Яковлева М. В. К биологии лесной завирушки *Prunella modularis* (L.) на юго-восточном побережье Ладожского озера // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 52—57.
- Davies N. B., Lundberg A. Food distribution and a variable mating system in the dunnoek *Prunella modularis* // J. Anim. Ecol. 1984. Vol. 53, N 3. P. 895—912.
- Feeny P. P., Arnold R. W., Bailey R. S. Autumn migration in the south Caspian region // Ibis. 1968. Vol. 110, N 1. P. 35—86.
- Gaston A. The birds of the Ala Dagh Mountains, southern Turkey // Ibis. 1968. Vol. 110, N 1. P. 17—26.
- Ginn H. B. The timing and sequence of the complete annual moult in the dunnoek (*Prunella modularis*) in Britain over an eleven year period // J. Ornith. 1975. Jg. 116, H. 3. S. 263—280.
- Harrison C. J. O., Binfield F. G. Cloaca-pecking and copulation in the dunnoek // Bird Study. 1967. Vol. 14, N 3. P. 192—193.
- Hartert E. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Berlin, 1910. Bd. 1. H. 6. S. 641—817.
- Heinrich G. Elburs-Expedition 1927 // J. Ornith. 1928. Jg. 76, H. 2. S. 237—313.
- Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Leipzig-Radebeul, 1976. Bd. 2. 457 S.
- Marien D. Notes on the bird family Prunellidae in Southern Eurasia // Amer. Mus. Novitates. 1951. N 1482. P. 1—28.
- Meiklejohn M. F. M. Summer notes on birds of Teheran and the Alborz Mountains // Ibis. 1948. Vol. 90, N 1. P. 76—86.
- Meise W. Handbuch der Oologie. Berlin, 1971. Bd. 2, Lfg 19. S. 321—384.
- Norton W. J. E. Notes on birds in the Elburz Mountains of North Persia // Ibis. 1958. Vol. 100, N 2. P. 179—189.
- Portenko L. A., Stübs J. *Prunella ocularis* (Radde) // Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel. Berlin, 1977. Lfg 6.
- Snow B. K., Snow D. W. Territory and social organisation in a population of dunnoek *Prunella modularis* // J. Jamashina Inst. Ornith. 1982. Vol. 14, N 2—3. P. 281—292.
- Spitzenberger F. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vogelfauna des Cilo-Sat-Massivs (Vilayet Hakari, Türkei) // Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 1976. Bd. 80. S. 315—323.
- Stresemann E. Die Vögel der Elburs-Expedition 1927 // J. Ornith. 1928. Jg. 76, H. 2. S. 313—411.
- Tomek T. Nesting of Dunnoek *Prunella modularis* (Linnaeus, 1758) // Acta zool. Cracov. 1980. Vol. 24, N 13. P. 539—560.
- Vaurie Ch. Systematic notes on palearctic birds. N 16. Troglodytinae, Cinclidae and Prunellidae // Amer. Mus. Novitates. 1955. N 1751. P. 1—25.
- Witherby H. F. An ornithological journey in Fars, South-west Persia // Ibis. 1903. Vol. 3(8), N 12. P. 501—571.
- Witherby H. F. On a collection of birds from Western Persia and Armenia // Ibis. 1907. Vol. 1(9), N 1. P. 74—111.
- Witherby H. F. On a collection of birds from the South coast of the Caspian Sea and the Elburz Mountains // Ibis. 1910. Vol. 4(9), N 15. P. 491—517.
- Witherby H. F., Jourdain F. C. R., Ticehurst N. T., Tucker B. W. The handbook of British birds. Ed. 3. London, 1945. Vol. 2. XIII+352 p.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION AND LIFE HISTORY OF BROWN ACCENTOR (*PRUNELLA OCULARIS* RADDE)

V. M. Loskot

Summary

Altitudinal limits of the species' breeding range are defined (2250 to 2800 m above sea level) and the overall distribution pattern is specified. It was found that the brown accentor breeds exclusively in the xerophilous Subalpine shrub belt and ascends into the Alpine belt only during the period of postbreeding movements. On the basis of observations conducted from June 30 to July 24, 1984 on the Aragaz Mountain, habitat, population size, voice, breeding behaviour, moult and food of this little known species are described. Some peculiarities, especially main parameters of song, show *P. ocularis* to be more close related to *P. fulvescens* than to *P. atrogularis* or *P. montanella* though all four species undoubtedly share a common descent.

НОВЫЕ ПТИЦЫ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНА И УСЛОВИЯ НА МЕСТАХ ИХ ОБИТАНИЯ

Л. А. Несов

Ленинградский государственный университет

Кости древних птиц, живших после похолодания климата в олигоцене (поздний палеоген), несут ценную информацию о путях становления современных орнитокомплексов. Остатки птиц эоцена—палеоцена (средний — ранний палеоген), и особенно, мезозоя, важны для накопления сведений об основных этапах эволюции класса, многообразии и происхождения его крупных ветвей. При этом, однако, выявление филогенетической принадлежности мезозой-эоценовых птиц нередко бывает затруднено из-за обилия параллелизмов (маскирующих реальные генеалогические связи), по причине некоторой мозаичности эволюционных преобразований, а также в связи с наличием специфических препятствий в выявлении примитивных и продвинутых черт на фрагментарном материале по еще мало известным группам.

Остатки птиц мела—эоцена наиболее продуктивно искать в прибрежных осадках теплых, высокопродуктивных лиманных бассейнов, в водах которых было много растворенных фосфатов, поступавших из глубин моря за счет эстуариевого типа циркуляции (складывающегося при гумидных вариантах климата) или в связи с динамическим апвеллингом. Накопление ионов PO_4 в воде и осадках в ходе биогенной концентрации ограничивало растворение костей кислотами (образующимися в ходе разрушения органического вещества) но нередко вызывало отложение на костях прочных фосфатных пленок. Самые богатые комплексы остатков птиц формировались в этих условиях там, где непосредственно близ берегов водоемов росли леса и было слабо волнение у дна мелководий за счет ослабления бризовых ветров.

Древнейшей в СССР находкой, относимой к птице, является пероподобное образование *Praeornis sharovi* Raut. (Раутиан, 1978) из верхней юры (верхний келловей—кимеридж) хр. Каратау в Казахстане. Оно было отнесено предптице, не имевшей бородок II порядка и крючочков. В. Бок (Bock, 1986) посчитал, что эта находка более похожа на лист цикадового, чем на перо. Па-

леоботаник А. Т. Буракова (Ленинградский университет) и автор нашли в монографии по позднеюрской флоре Каратау /Долуденко, Орловская, 1976, табл. 58/ изображение остатка того же вида цикадового (*Cycadites saportae* Seward), по листу которого и был описан *Praeornis*. Такие остатки неоднократно обнаруживались А. Т. Бураковой в средней юре (байос) хребтов Туаркыр и Кугитанг. Нам искренне жаль расставаться с верой в предптицу.

Перья птиц (Kurochkin, 1985) найдены в нижнем мелу (неоком) на р. Витим в Забайкалье, в нижнемеловом янтаре в бассейне р. Хатанга. Они обнаружены и в Северо-Восточном Приаралье — в верхнем туроне — коньяке возвышенности Тюлькели в ур. Канказган (Шилин, 1977), в сантоне-?камpane Талдысая (Шилин, Романова, 1978). Известен отпечаток предположительно следа птицы из нижнего мела Крыма (Тете-Оба), сходный со следами пастушковых (Зерницкий, 1958).

Костные остатки птиц раннего и позднего мела известны теперь из верхнего альба (Несов, Боркин, 1983) и, в значительном числе, из коньяка Кызылкумов (Несов, 1982, 1984, 1986). Фрагменты костей позднемеловых птиц, живших в иные интервалы времени, встречены в Кызылкумах — в нижнем сеномане Шейхджейли, в сеномане-?нижнем туроне Челпыка, верхнем туроне Джаракудука, а также в Ферганской впадине (нижний сантон Кансая). Скорлупа (толщиной 0,15—0,2 мм) и относительно целое яйцо (Несов, Казнышкин, 1986, рис. 1 б) с размерами 23—27 мм на 48—55 мм найдены в кампане Ферганы близ Ташкумыра. Скорлупа и яйцо по микро- и макроструктуре обнаруживают сходство с птичьими, в частности, с яйцами небольших, способных к полету палеогнат *Gobipteryx* (? *Enantiornithes*) из кампана Монголии.

Древнейшие кайнозойские остатки птиц СССР происходят из дания-монса (палеоцен) окрестностей села Малая Ивановка Дубовского района Волгоградской области (находка в 1988 г. А. А. Ярковым из Волгоградского краеведческого музея двух ветвей нижней челюсти относительно крупной птицы, обладавшей узким, загнутым вниз симфизом) и из верхнего палеоцена Джилги в Приташкентских Чулях (Несов, 1982, 1986). Остатки журавлеобразных отмечены в верхах нижнего эоцена — низах среднего эоцена р. Калмакпай близ оз. Зайсан — *Progrus turanicus* Bend. (Бендукидзе, 1971; Kurochkin, 1976), в низах среднего эоцена местонахождения Андарак I в Фергане — *Eobaelearica tugarinovi* Gur. (Гуреев, 1949; Cracraft, 1973), в верхах среднего эоцена ур. Ташкура в Кызулкумах — *Asiavis phosphatica* Ness. (Несов, 1986). Фрагменты костей птиц обнаружены неподалеку от ур. Ташкура и на близком уровне в местонахождении Джерой I, а также в верхах среднего эоцена — низах верхнего эоцена близ пос. Майск около Ташкента (Несов, 1982, 1984), в верхнем эоцене близ пос. Андреевка на р. Чинжалы в Прибалхашье (Kurochkin, 1976). Недавно О. Р. Потапова и А. О. Аверьянов (Зоологический институт АН СССР) нашли остатки птиц в среднем эоцене место-

нахождения Андарак III в Фергане. В верхнем эоцене Туркмении найдены четырех- и трехпалые следы птиц (Горелов, 1974), оставленные не менее чем тремя видами.

Ниже отмечаются новые находки из верхнего мела (коньяк) Джаракудука в Кызылкумах (Несов, 1986), сантона-?кампана Байбише в Северо-Восточном Приаралье (бостобинская свита), палеоцена Джилги (Приташкентские Чули), а также из верхнего эоцена (кварцевые пески) нового местонахождения Джерой II восточнее гор Тамдытау в Центральных Кызылкумах, открытого и обследованного благодаря помощи Р. Н. Джамалетдинова и Н. В. Шабаниной. Автор благодарен также за разного рода помощь и советы Р. Л. Потапову, Е. Н. Курочкину, А. А. Карху, В. М. Лоскоту, Л. В. Фирсовой, Е. А. Шаповал, Н. В. Соловьевой, А. О. Аверьянову. Изученные остатки птиц хранятся в отделении орнитологии Зоологического института АН СССР (палеорнитологический раздел коллекции по остеологии).

ОТРЯД CHARADRIIFORMES

СЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHIDAE WETMORE, 1926

Род *Zhylgaia*, gen. nov.

Типовой вид — *Z. aestiflua*, sp. nov. (поздний палеоцен Казахстана), названный по местонахождению и от слова *aestifluus* (лат.) — омываемый морским прибоем.

Диагноз рода. Проксимальная головка плеча узкая, относительно слабо развернутая кзади. Пекторальный гребень очень длинный, дистально он резко уменьшается в высоту. Tuberculum ventrale отделен от головки относительно широкой incisura capitis. Понижение с fossa m. brachialis глубокое и широкое. Processus supracondylaris dorsalis узкий и невысокий. Condylus dorsalis узкий, condylus ventralis в относительно малой степени смещен к передней поверхности кости.

Сравнение. Отличается от палеогенового *Presbyornis* (Wetmore, 1926; Feduccia, 1976) большей длиной пекторального гребня, более прямым гребнем на задней стороне плечевой кости, более обширным понижением с ямкой для m. brachialis, более узким condylus dorsalis, от *Telmabates* (Howard, 1955; Feduccia, 1976) из эоцена Аргентины отличается большими размерами fossa m. brachialis, узкими condylus dorsalis и tuberculum supracondylare ventrale.

Видовой состав. Типовой вид.

Zhylgaia aestiflua, sp. nov.

Голотип — № РО 3468, плечевая кость; Джилга, пески лан-дена.

Описание (рис. 2, 1, 2, 4, вклейка). Ширина головки плеча (рис. 2, 1, 2) — 4,1 мм, наибольшая ширина дистального эпи-

физа — 11,5 мм. Птица была размером с чайку *Rissa* и являлась одной из самых обычных в орнитокомплексе.

Распространение. Побережья морей позднего палеоцена Казахстана.

ОТРЯД GRUIFORMES

ПОДОТРЯД RALLI (?)

СЕМЕЙСТВО LAORNITHIDAE CRACRAFT, 1973

Род *Zheroia*, gen. nov.

Типовой вид — *Z. kurochkini*, sp. nov. (верхний эоцен Узбекистана), названный по местонахождению и в честь палеорнитолога Е. Н. Курочкина.

Диагноз рода. Дистальная часть тибiotарзуса довольно короткая в передне-заднем направлении. Внутренний мышцелок вытянут вперед и книзу, плоскость его вращения практически не наклонена в медиальном направлении, среднее межсуставное углубление относительно неширокое и глубокое. Задняя межсуставная борозда, внутренний лигаментный выступ и бугорок в нижней части сухожильного мостика слабые. Латеральные края нижнего отверстия canalis extensorius плавно закруглены. Под этим отверстием, на расстоянии, равном его малому диаметру, располагается углубление, близкое по очертаниям к отмеченному отверстию.

Сравнение. Отличается от *Laornis* из верхов мела США (Cracraft, 1973) вытянутостью внутреннего мышцелка вперед и вниз, более слабым наклоном его плоскости в медиальном направлении, более глубокой задней межсуставной бороздой, более резким углублением под canalis extensorius.

Замечание. Новый род отличен от *Palaeogrus* (эоцен-миоцен) из примитивных Gruidae (Cracraft, 1973) короткой (спереди назад) дистальной частью тибiotарзуса, слабым отведением внутрь медиального мышцелка.

Видовой состав. Типовой вид.

Zheroia kurochkini, sp. nov.

Голотип — № РО 3469, тибiotарзус; Джерой II, пески верхнего эоцена, 1—2 м ниже кровли пачки песков и песчаников.

Описание (рис. 2.6). Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза 22,7 мм. Птица была размером с журавля средней величины.

Распространение. Приморские низменности позднего эоцена Узбекистана.

Род *Tshulia*, gen. nov.

Типовой вид — *T. litorea*, sp. nov. (поздний палеоцен Казахстана), названный по ландшафту (чуль) и от слова *litoreus* (лат.) — береговой.

Диагноз рода. Цевка относительно короткая. *Cotyla medialis* довольно сильно выступает в медиальном направлении. Гипотарзус слабый. *Fossa anterior* глубокая, длинная. *Cristae plantares* нешироко разведены. Суставы для II и III пальцев узкие, с приостренными краями и хорошо развитой бороздой. Сустав для II пальца сильно развитый, сдвинутый назад. *Incisura intertrochlearis medialis* относительно широкая и глубокая. *Canalis interosseus tendineus* относительно большой по диаметру.

Сравнение. Примитивность строения цевки и отсутствие выраженных черт уклонения, характерных для тех или иных ветвей эволюции, затрудняют определение филогенетической принадлежности рода. Сходен с *Palaeocrex* из олигоцена США, с сомнением относимого к пастушковым (Cracraft, 1973), слабым отведением сустава для II пальца назад, большой величиной *incisura intertrochlearis medialis*, удлинением сустава для III пальца, но отличается большей глубиной внутренней межсуставной вырезки, большей величиной дистального отверстия.

Видовой состав. Типовой вид.

Tshulia litorea, sp. nov.

Голотип — № РО 3470, цевка; Джилга, пески ландена.

Описание (рис. 1,12). Наименьшая поперечная ширина диафиза цевки 3,8 мм. Птица (молодая особь) была размером с камышницу.

Распространение. Берега морей позднего палеоцена Казахстана.

В коньяке Джаракудука (обнажение ЦБИ-14), кроме упоминавшихся ранее (Несов, 1986) эпистрофея (рис. 1,3) и предчелюстной кости (рис. 1,1) обнаружен также тибитарсус необычной мелкой птицы (*Enantiornithes?*), не имевшей на этой кости надсуставного мостика (рис. 1,2) и не относившейся к совам или ихтиорнисам. Из обнажения ЦБИ-4в (в 4—5 м ниже ЦБИ-14 и в 15 м ниже точки ЦБИ-5а с костью *Kizylkumavis cretacea* Ness.) известен верхний конец коракоида птицы размером с мелкого дрозда (с глубокой ямкой на контакте с лопаткой), амфицельные позвонки более крупных *Icthyornithiformes*. Формирование отмеченных локальных местонахождений с остатками птиц коньяка Джаракудука и ряда других локальных местонахождений с остатками позвоночных мела Средней Азии и Казахстана шло в связи с неширокими, но глубокими протоками, связывавшими мелководные лиманные бассейны с их более мелкими по размерам

заливами. Сгонно-нагонные ветровые явления определяли движение вод по этим протокам и их углубление, а также быстрое захоронение остатков позвоночных на дельтоподобных подводных шлейфах, формировавшихся у обоих концов проток, особенно на выходе в лиман. Обнаруженная ориентировка этих проток и шлейфов в Джаракудуке (с востока-северо-востока на запад-юго-запад) в несколько раз повысила эффективность проводимых нами поисков остатков редких позвоночных. По берегам отмеченных проток и заливов местами росли островные леса. На уровне корневых систем и почвы одного из сохранившихся уникальных участков такого леса и с трех сторон от него (в 20—30 м от деревьев) собраны десятки отпечатков листьев мелколистных *Platanus* cf. *pseudoquillelmae* Krass., кроме них, единично отмечаются *Laurophyllum* sp., *Viburnum* sp., cf. *Magnolia* sp. (определения Л. Б. Головневой. Ботанический институт). Мелколистность платанов может быть связана здесь с засоленностью почв. Большинство стволов леса было диаметром около 7—15 см, расстояния между центрами сотен стоящих вертикально стволов очень малы — 10—40 см. Дупла в таких деревьях должны были быть редкими, наземная среда вряд ли была в таких местах подходящей для гнездования птиц из-за нередких нагонов воды и значительного количества мелких хищных динозавров и млекопитающих. По-видимому, отмечаемые здесь разнообразные мелкие птицы размером со славку средней величины (см. Несов, 1984, табл. VIII, фиг. 5; Несов, 1986, рис. 1,4) и некрупного дрозда гнездились открыто в кронах густых прибрежных платановых лесов, или же устраивали гнезда на удалении от водоемов в разреженных лесах из крупных хвойных, нередко имевших многочисленные дупла, которые также обнаружены нами, но уже на горизонтально лежащих окремненных стволах. Разнообразие околоводных и лесных птиц этого времени должно было сужать жизненную зону молодежи гигантских птерозавров *Azhdarchoidea*, которые, судя по находкам их остатков, имели убежища для выведения молодежи на деревьях прилиманских лесов и уже при небольших размерах тела переходили к полету.

В сантоне-?камpane Байбише найдена сильно пневматизированная тонкостенная когтевая фаланга (рис. 1,5) мелкой птицы. Данные по комплексу позвоночных указывают на более низкие температуры среды, чем в коньяке, большую аридность климата, более сильные ветры над лиманным бассейном.

В палеоцене Джилги, кроме отмеченных остатков *Zhilgaia* и *Tshulia*, обнаружены очень узкие и длинные лопатки (рис. 1,15), части коракоидов птиц размером с гуся (рис. 1,9) и более мелких (рис. 1,6—8), фрагменты локтевых костей, в том числе, возможно, гусеобразных размером со свистуху (рис. 1,10). Найдена фаланга крупной совы, одной из трех древнейших в мире (рис. 1,13), не терминальная фаланга птицы размером с мелкого дрозда. О среде жизни птиц в палеоцене Джилги уже сообщалось (Несов, 1986).

В районе формирования местонахождения Джерой II обитали ракообразные, многочисленные и очень разнообразные акулы и скаты, химеры, костистые рыбы (*Enchodontidae*, cf. *Trichiuroides* sp., cf. *Centropomidae*, *Blochiidae*, *Ostraciidae*, *Diodontidae*, cf. *Labridae*), морские черепахи из архайчных *Eochelyinae* (в 1,5 раза более крупные, чем палеоценовые *Tasbacka aldabergeni* Ness.) и cf. *Syllomiiinae*, морские змеи (мелкий вид и гигантские, латерально сильно уплощенные *Palaeorheinae*), небольшие крокодилы. Климат здесь был близким к тропическому, соленость в заливе близка к океанской, берега и дно песчаные. Птица *Zheroia* могла быть на его берегах при пролете (на пути с северо-запада Азии вдоль Тургайского пролива на юг или юго-восток этого палеогенового материка) или на зимовке (климат здесь был близким к тропическому, вероятнее всего, семигумидного варианта). Кроме тибиятарзуса *Zheroia*, здесь найдены узкая и длинная лопатка, а также коракоид, эти кости птиц подобны некоторым, найденным в Джилге. Имеется определенное сходство фаун птиц палеоцена-эоцена Средней Азии и конца позднего мела /маастрихт/ Нью-Джерси, США /Olson, Parris, 1987/. Это может быть связано со сходством прибрежно-морских и лиманных местообитаний в районах формирования местонахождений с остатками птиц в Средней Азии и на востоке США, а также с малыми скоростями перестроек орнитокомплексов теплых заливов моря и приморских низменностей в интервале времени с конца маастрихта по эоцен.

Как известно, на поздний турон-сантон, а также поздний палеоцен-эоцен приходятся важные термические максимумы климата, определявшие сдвиг природных зон Азии, Америки и Европы к северу. Поиски и обследование местонахождений с остатками птиц этого возраста на широте Средней Азии и Казахстана приносят информацию об еще не известных особенностях орнитофаун относительно южных районов Азии в мелу-палеогене.

ЛИТЕРАТУРА

- Бендукидзе О. Г. Новый представитель семейства Geganoididae (Aves, Gruiformes) из эоценовых отложений Зайсана // Сообщения АН ГрузССР. 1971. Т. 63. № 3. С. 749—751.
- Долуденко М. П., Орловская Э. Р. Юрская флора Каратау // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1976. Вып. 284. С. 1—262.
- Горелов Ю. К. Следы птиц в верхнеэоценовых отложениях ю.-в. Туркмении // Материалы VI Всес. орнитол. конф. М. 1974. Ч. 1. С. 78—79.
- Гуреев А. А. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР // Докл. АН СССР. 1949. Т. 64. № 2. С. 242—251.
- Зерницкий Б. Ф. Загадочный отпечаток // Природа. 1958. № 4. С. 113.
- Несов Л. А. Новые находки остатков птиц мела и палеогена в СССР.— Палеонтология и биостратиграфия мезозоя Украины. Киев. 1982. С. 44—45.
- Несов Л. А. Птерозавры и птицы позднего мела Средней Азии // Палеонт. журн. 1984. № 1. С. 47—57.
- Несов Л. А. Первая находка поздне меловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 147. С. 31—38.

- Несов Л. А., Боркин Л. Я. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 116. С. 108—109.
- Несов Л. А., Казнышкин М. Н. Обнаружение в СССР толщи с остатками яиц раннемеловых и поздне меловых динозавров // Биологические науки. 1986. № 9. С. 35—49.
- Раутиан А. С. Уникальное перо из отложений юрского озера в хребте Каратау // Палеонт. журн. 1978. № 4. С. 106—114.
- Шилин П. В. Новая находка отпечатка пера меловой птицы в Казахстане // Тезисы докл. VII Всес. орнитол. конф. Черкассы. 1977. Ч. 1. С. 33.
- Шилин П. В., Романова Э. В. Сенонские флоры Казахстана.— Алма-Ата. 1978. 176 с.
- Bock W. J. The arboreal origin of avian flight // Mem. Calif. Acad. Sci. 1986. N 6. P. 57—72.
- Cracraft J. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1973. Vol. 151. Art. 1. P. 1—127.
- Feduccia A. Osteological evidence for shorebird affinities of the flamingos // The Auk. 1976. Vol. 93. N 3. P. 587—601.
- Howard H. A new wading bird from the Eocene of Patagonia // Amer. Mus. Nov. 1955. N 1710. P. 1—25.
- Kurochkin E. N. A survey of the Paleogene birds of Asia // Smithsonian Contr. Paleobiol. 1976. N 27. P. 75—87.
- Kurochkin E. N. A true carinatae bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of Early Cretaceous birds in Asia // Cretaceous Research. 1985. N 6. P. 271—278.
- Olson S. L., Parris D. C. The Cretaceous birds of New Jersey // Smithsonian Contr. Paleobiol. 1987. N 63. P. 1—22.
- Wetmore A. Fossil birds from the Green River deposits of eastern Utah // Ann. Carnegie Mus. 1926. Vol. 16. P. 391—403.

NEW CRETACEOUS AND PALEOGENE BIRDS OF SOVIET MIDDLE ASIA AND KAZACHSTAN AND ENVIRONMENTS

L. A. Nesson

Summary

Some new Cretaceous bird bones from Coniacian of Kizylkum Desert and Santonian-Campanian of north-eastern part of near-Aral Sea region are recorded and figured. Late Paleocene birds *Zhylgaia aestiflua*, gen. et. sp. nov. (Charadriiformes), *Tshulia litorea*, gen. et sp. nov. (Aves incertae sedis) and Late Eocene *Zheroia kurochkini*, gen. et. sp. nov. (Gruiformes) are described. Reconstructions of Cretaceous and Paleogene environments (of gulfs, estuaries and coastal plains) are proposed. Review of Cretaceous and Paleogene bird remains of the USSR is given.

О ВОЗРАСТНОЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ БОРОДАТОЙ КУРОПАТКИ
PERDIX DAUURICAE PALL.
НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Е. А. Павлова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Ареал бородатой куропатки довольно обширен и охватывает различные климатические зоны, но географическая изменчивость этого вида очень невелика. И, хотя бородатая куропатка достаточно многочисленна и вполне доступна для исследования в природе, а также представлена в коллекциях, до сих пор нет детальных описаний окраски подвидов, которых разные авторы выделяют 3 или 4 (Бутурлин, Дементьев, 1935; Карташев, 1952; Потапов, 1987; Степанян, 1975; Cheng Tso-hsin, 1976). Значительные коллекционные сборы бородатой куропатки с территории СССР, Монголии и Китая, в которых представлены все подвиды, позволили нам заполнить этот пробел и выяснить более подробно степень отличия подвидов в размерах и окраске друг от друга, а также проследить возрастные изменения окраски оперения. Последнее важно как для оценки объективности выделения подвидов на основе различий окраски, так и для оценки эволюционной значимости таких отличий.

Для описания брались птицы без резких отклонений в размерах и окраске, измерения проводились на куропатках с полностью выросшими неповрежденными перьями. Всего были изучены 204 экз. из коллекций ЗИН АН СССР, Зоологического музея МГУ и кафедры зоогеографии географического факультета МГУ. Измерения длины крыла и длины хвоста проводились при помощи гибкой металлической линейки, все остальные измерения были сделаны штангенциркулем. Кроме основных измерений, для каждого экземпляра был вычислен индекс вершины крыла (отношение расстояния от вершины крыла до конца второго второстепенного махового пера к общей длине крыла), что дало возможность сравнивать у подвидов относительную ширину крыльев. Для выяснения формы вершины крыла были вычислены относительные длины семи наружных первостепенных маховых перьев

(ПМП), если принять самое длинное из них за 100%. Нумерация ПМП идет от кистевого сгиба кнаружи. Было показано, что относительная ширина и форма крыла птицы зависит от степени оседлости (или дальности сезонных миграций) не только у разных видов, но также различается у различных популяций и подвигов в пределах одного вида. Форма вершины крыла также чутко реагирует на разницу в экологии подвидов и может служить достаточно четким диагностическим признаком (Павлова, 1987; Потапов, 1976). У серых куропаток размеры и, особенно, форма вершины крыла могут быть различны даже в пределах одного подвида у разных популяций (оседлые прибалтийские и широко кочующие популяции из Средней России *Perdix perdix lucidae*). По этим признакам можно различать птиц из оседлых и кочующих популяций в смешанных стаях в зимний сезон (Павлова, 1987). Аналогично и при рассмотрении географической изменчивости бородатой куропатки основное внимание было обращено, кроме особенностей окраски, именно на форму крыльев. Результаты измерений и вычислений сведены в табл. 1 и 2. Особенности окраски были выяснены у разных подвидов, у самцов и самок, у молодых и взрослых птиц. Более подробно описана окраска оперения номинативного подвида бородатой куропатки *Perdix dauuricae dauuricae* Pall., особенности окраски остальных подвидов даются в сравнении с номинативным.

Ареал бородатой куропатки охватывает большую часть пустынно-степных, степных и лесостепных зон внутренних областей Азии от Ферганы и Семиречья до устья Уссури на востоке, и от южных районов Красноярского края до верховьев Хуанхе и Янцзы в центральном Китае. Граница распространения этого вида более-менее точно известна только в пределах СССР. От границы с КНР ареал делает небольшой выступ на запад по северным склонам Алайского и Туркестанского хребтов. Затем по западным склонам Ферганского хребта граница поднимается на север к Тянь-Шаню, оконтуривает затем всю эту горную систему, а также Чу-Илийские горы, Джунгарский Алатау и хребты Барлык, Майли, Джаир, Саур и, возможно, Тарбагатай. Затем в ареале имеется небольшой перерыв, разделяющий его на западную и восточную части — это глубокие понижения Зайсанской котловины, долины Иртыша и Черного Иртыша. Далее северо-западная граница распространения вида идет по западным и северным предгорьям Алтая, по Минусинской и Тувинской котловине, захватывая южное Прибайкалье. Дальше северная граница известна недостаточно четко. Бородатая куропатка есть в Западных и Восточных Саянах, к северу доходя до Красноярска, населяет Прибайкалье вплоть до среднего течения Ангары, Забайкалье. Затем граница ареала подходит к государственной границе с МНР. Известно, что бородатая куропатка гнездится под Сретенском, в долинах рек Куенш и Шилка, на среднем Амуре. В Приморье бородатая куропатка найдена гнездящейся в лесостепных

Размеры подвидов бородатой куропатки, мм

Таблица 1

Подвид	Кол-во экз.	Длина крыла	Длина хвоста	Длина плюсны	Длина среднего пальца	Длина клюва	Ширина клюва
Самцы							
<i>P. d. dauuricae</i>	47	153,0 ± 3,4	78,9 ± 2,53	37,2 ± 1,18	27,8 ± 1,05	12,8 ± 0,53	8,85 ± 0,43
<i>P. d. turcomana</i>	32	153,6 ± 2,9	78,1 ± 2,22	38,9 ± 1,34	28,4 ± 1,13	12,7 ± 0,47	8,6 ± 0,42
<i>P. d. sushkini</i>	4	151,5 ± 2,35	79,5 ± 3,49	36,25 ± 1,9	27,7 ± 0,67	12,8 ± 0,99	8,6 ± 0,49
<i>P. d. przewalskii</i>	11	152,7 ± 4,7	78,1 ± 3,4	37,2 ± 1,75	27,5 ± 1,32	12,6 ± 0,47	8,7 ± 0,42
Самки							
<i>P. d. dauuricae</i>	35	148,8 ± 3,23	76,6 ± 2,22	36,0 ± 1,16	26,9 ± 0,94	12,4 ± 0,49	8,6 ± 0,44
<i>P. d. turcomana</i>	17	153,3 ± 4,5	76,4 ± 2,77	37,4 ± 1,75	29,7 ± 1,15	12,4 ± 0,47	8,32 ± 0,52
<i>P. d. sushkini</i>	3	148,5 ± 2,12	76,0 ± 0	34,7 ± 0,78	25,7 ± 1,63	12,7 ± 0,28	8,35 ± 0,71
<i>P. d. przewalskii</i>	5	151,5 ± 6,24	75,7 ± 3,21	36,7 ± 1,23	27,7 ± 1,11	12,0 ± 0,38	8,4 ± 0,49

Форма крыла у подвидов бородатой куропатки

Таблица 2

Подвид	Кол-во экз.	Индекс верхушки крыла	Относительная длина первостепенных маховых перьев, %							
			10	9	8	7	6	5	4	
Самцы										
<i>P. d. dauuricae</i>	47	35,4 ± 1,73	92,7	97,8	100	100	99,2	95,5	87,6	
<i>P. d. turcomana</i>	32	34,1 ± 1,21	91,4	97,0	100	100	99,2	96,0	88,3	
<i>P. d. sushkini</i>	4	34,9 ± 1,38	92,6	97,8	100	99,6	98,4	94,6	87,0	
<i>P. d. przewalskii</i>	11	32,1 ± 1,7	92,9	97,5	100	100	99,1	96,1	90,1	
Самки										
<i>P. d. dauuricae</i>	35	35,4 ± 1,19	92,0	97,6	99,7	100	99,3	95,7	88,4	
<i>P. d. turcomana</i>	17	34,1 ± 1,46	91,8	96,8	100	100	99,8	95,9	88,8	
<i>P. d. sushkini</i>	3	35,4 ± 0,71	93,4	97,7	98,7	100	98,7	95,0	87,2	
<i>P. d. przewalskii</i>	5	32,0 ± 0,8	91,7	98,9	99,7	99,5	98,6	96,0	90,1	

участках южнее оз. Ханка, зимой добывалась у Хабаровска (Кузьмина, 1962; Потапов, 1987). За пределами СССР ареал этого вида охватывает Монгольский Алтай до котловины Больших озер, далее Хангайский хребет и бассейн р. Орхон. Обитают эти птицы в горном массиве Большой Хинган, в горах Внутренней Монголии и Северного Китая к югу до северных районов провинций Шаньси и Шэньси. После перерыва в ареале, проходящего на пустыню Алашань, бородатая куропатка вновь появляется в горном массиве Нань-Шань в окрестностях оз. Куку-Нор, возможно, есть эти птицы и на северном Кунь-Луне (Бианки, 1907; Cheng Tso-hsin, 1976). Таким образом, ареал бородатой куропатки окружает неполным кольцом пустыни и высокогорья Центральной Азии, но в обозначенных границах он не является сплошным, а имеет весьма сложную структуру, связанную с наличием подходящих мест обитания (рисунок).

По окраске бородатая куропатка напоминает серую, но имеется ряд существенных отличий, у самцов заметных даже в полевых условиях. Взрослый самец номинативного подвида бородатой куропатки *Perdix dauuricae dauuricae* окрашен следующим образом.



Распространение бородатой куропатки
Ареалы подвидов: 1 — *Perdix dauuricae dauuricae*, 2 — *P. d. turcomana*, 3 — *P. d. sushkini*, 4 — *P. d. przewalskii*

Осенне-зимний наряд: Верх головы серовато-бурый с тонкими белесыми продольными штрихами и буровато-коричневыми пятнами, образующими «шапочку». Вокруг этого темного пятна почти нет серого окаймления, а сразу идут перья охристого цвета. Лоб, участок над глазом, щеки, подбородок и горло охристые (у серой куропатки эти участки рыжие). Ушные перья коричневые, узкая полоска под глазом темно-коричневая или бурая. По бокам горла под клювом с двух сторон по 10—15 узких жестких перьев, образующих «бороду». Эти перья окрашены одинаково с горлом или чуть темнее, у многих птиц стержни перьев «бороды» коричневые или светло-бурые. Зоб и передняя часть груди такого же цвета, как горло, примерно у половины птиц между этими охристыми участками есть соединяющая их перемычка. Бока шеи и зоба покрыты светло-серыми перьями с рисунком из тонких частых поперечных темно-бурых полос. Среднюю часть брюха занимает подковообразное или округлое пятно черного или реже черно-бурого цвета (у серой куропатки это пятно темно-коричневое, часто с каштановым оттенком). На боках туловища светлые желтовато-серые перья с тонким бурым крапом, собранным в нечеткие поперечные полосы, и широкой темно-коричневой полосой ближе к вершине. Подхвостье светлое желтовато-серое. Шея сзади серая с темной поперечной исчерченностью. Плечевые и кроющие перья крыла имеют сложную окраску, особенность которой у бородатой куропатки — это отсутствие рыжих и каштановых тонов. Основной фон составлен из тонких поперечных полос серого и бурого цветов, по нему идет светлая наствольная полоса и неширокая размытая предвершинная коричневая поперечная полоса. Сходно окрашены перья спины и поясницы, но на них предвершинные темно-коричневые полосы несколько уже. Маховые перья серовато-бурые с поперечными полосами светло-охристого цвета, наиболее выраженными на внешних опахалах. Рулевые перья светло-каштановые, кроме двух центральных пар, которые окрашены, как перья надхвостья — на буроватом фоне поперечный струйчатый рисунок из мелких нечетких светло-охристых пятен. На рулевых перьях иногда имеется темно-бурое предвершинное пятно или группа мелких пятнышек и светлое окаймление вершины. Как мы видим, у бородатой куропатки (по сравнению с серой) почти полностью отсутствуют рыжие, красноватые и каштановые тона в окраске. Взрослый самец в весенне-летнем наряде отличается более серой окраской, которая обусловлена изнашиванием светлых каемок и предвершинных коричневых полос на большинстве перьев спинной стороны. Спина становится более однотонной серо-бурой, как и «шапочка», на рулевых перьях истираются светлые каемки. На шее появляются новые, чуть более светлые перья, на брюхе и боках охристый налет становится почти незаметным.

Взрослая самка отличается от самца окраской «шапочки», на перьях которой на буром фоне выделяется светлое каплевидное

пятно, а не стержневая полоска. Ушные перья имеют более широкие и светлые стержни (Литун, 1982). Вся спинная сторона выглядит более пестрой за счет более четкого и темного поперечного рисунка на перьях шеи, спины и поясницы; более широких и темных коричневых полос на перьях передней части спины (Габузов, 1959), а также из-за отличия в окраске кроющих перьев крыла. Внутренние опахала этих перьев у самки бурые или темно-бурые с поперечными светлыми полосами (у самца поперечные полосы почти не выражены, а имеется довольно широкая светлая пристержневая полоса). Брюшная сторона у самки выглядит более светлой и серой, чем у самца, охристые участки заметно меньше и тусклее. Черное пятно отсутствует полностью примерно у 10% самок, у 15% оно имеется, но маленькое, у остальных 75% в центре брюха есть отдельные охристые перья с черно-бурыми вершинами. Молодые птицы, самцы и самки в возрасте до 14—15 месяцев отличаются от взрослых заостренными концами 10 и 9 (отчасти и 8) первостепенных маховых (Литун, 1982), окраска оперения разнится незначительно. В общем, оперение молодых птиц несколько светлее и тусклее, менее развиты, особенно у самцов, охристые и коричневые тона в окраске. Размеры охристых участков и черного пятна на брюхе в среднем несколько меньше. На «шапочке» сильнее заметны светлые наствольные пестрины, у молодых самцов она напоминает «шапочку» самок. Под глазом полоса коричневая с белыми пестринками, иногда овальное пестрое пятно, больших размеров, чем у взрослых. Бока тела и брюхо почти без охристого налета или имеют желтоватый, а не охристый оттенок. Серые перья по бокам зоба и шеи светлее, поперечный рисунок на них более редкий и четкий.

Птенец в ювенальном наряде очень похож на птенца серой куропатки, но в окраске оперения несколько меньше рыжих и охристых тонов. Общая окраска буровато-серая, на голове перья темно-бурые с белой наствольной полосой у самцов и с расширяющейся к вершине у самок. На шее перья тоже с продольными полосами, но значительно светлее по тону. Кроющие перья крыла светло-бурые с пристержневой белой полоской у самцов и более темные с неясными поперечными светлыми полосами у самок. Горло почти однотонное светло-бежевое или кремовое, зоб и грудь серовато-бежевые с светло-бурыми пятнами, бока и брюхо желтовато-серые. Маховые перья такие же, как у взрослых птиц, но значительно светлее по тону, рулевые перья светло-рыжие. Окраска пуховичка бородатой куропатки похожа на окраску птенца серой куропатки, только немного посрее. Голова, шея и спина светло-бурые, иногда с охристым налетом, с темно-бурыми продолговатыми пятнышками, на голове иногда образующими «шапочку», а на спине — нечеткие полосы. Бока головы светло-охристые с надглазничной и подглазничной темными полосами. Горло, грудь и брюшко светлые серовато-желтые. Даурская бородатая куропатка *P. d. dauuricae* имеет небольшие размеры,

но весьма длинный хвост и чуть более крупный клюв, чем остальные подвиды (см. табл. 1 и 2). Крылья у этого подвида наиболее узкие (индекс вершины самый высокий), но довольно закругленные, с вершиной у самцов, приходящейся на ПМП 8 и 7, у самок на ПМП 7. Ареал *P. d. dauuricae* охватывает северную часть области распространения вида от Алтая до Забайкалья и Северную Монголию. Судя по форме крыла, этот подвид ведет достаточно оседлый образ жизни и совершает лишь незначительные перемещения в осенне-зимний сезон, главным образом на севере ареала. Есть данные по Алтаю, свидетельствующие, что эти птицы перекочевывают на 80—45 км к югу и юго-востоку при глубоком снежном покрове и недостаточной кормовой базе в зимнее время (Гайдар, 1982).

К западу от номинативного подвида обитает туркестанская бородатая куропатка *Perdix dauuricae turcomana* Stolzmann, 1897. Основные признаки, по которым различаются эти подвиды по Бутурлину и Дементьеву (1936) — черно-бурое, а не черное пятно на брюхе, и охристая окраска груди отделена серой полосой от охристой окраски горла. По нашим данным примерно у половины просмотренных птиц из Тянь-Шаня, Семиречья и Алма-Атинской области охристые участки груди и горла более или менее плотно смыкаются, окраска брюшного пятна имеет большую или меньшую интенсивность даже в пределах одной популяции, у молодых и взрослых птиц. Точно так же окрашены куропатки из-под Минусинска, из Забайкалья, Северной Монголии и Красноярска. Между самками тоже нет отличий, черного пятна на брюхе у подавляющего большинства из них нет вообще, на горле имеется серый участок. Единственное отличие в окраске, которое можно заметить на достаточно больших сериях — это чуть более бурый или коричневатый оттенок оперения верха тела у *P. d. turcomana*. По размерам этот подвид немного крупнее номинативного, крыло имеет чуть более широкое и закругленное (индекс вершины меньше), с вершиной, приходящейся на ПМП 8 и 7. У этого подвида наиболее длинная плюсна и средний палец.

К востоку и юго-востоку от ареала номинативного подвида распространена манчжурская бородатая куропатка *Perdix dauuricae suschkini* Poljakov, 1915. Она населяет юг Уссурийского края, а за пределами СССР — Большой Хинган, горы Внутренней Монголии и Северный Китай вплоть до северных районов провинций Шаньси и Шэньси. Этот подвид отличается значительно более темной окраской и развитием каштановых и рыжих тонов. На всех перьях спинной стороны коричневый налет, коричневые поперечные полосы на перьях передней части спины шире, чем у остальных подвидов и имеют рыжеватый оттенок. Охристые участки на брюшной стороне намного ярче и не разделены серой полосой на горле, на боках и брюхе заметный охристый налет или охристые неясные пятна. Перья по бокам зоба имеют темно-серую окраску и мелкий, иногда диффузный поперечный струй-

чатый рисунок. У *P. d. suschkini* самое короткое, но относительно узкое крыло с наиболее заостренной вершиной, приходящейся на ПМП 8, и наиболее резко укорачивающимися остальными ПМП (от 7 к 4). Плюсна и средний палец более короткие, чем у остальных куропаток. Но, следует заметить, что среди всех подвидов описанных выше, можно найти почти идентичные экземпляры, особенно это относится к самкам.

Наиболее четко отличается от всех подвидов кукунорская бородатая куропатка *Perdix dauuricae przewalskii* Sushkin, 1926, значительно большим развитием светло-охристых и песчаных тонов. Общая окраска заметно светлее, на всей спинной стороне песчаный налет. Коричневые полосы на передней части спины относительно узкие, с рыжеватым оттенком. «Шапочка» менее темная, между окраской оперения головы и шеи плавный переход. Шея сзади бежево-серая, бока шеи и зоба светло-серые с довольно четким поперечным струйчатым рисунком. На зобе спереди и на груди большое светло-охристое пятно, более, чем у половины самцов, сливающееся с охристой окраской горла. У самцов на брюхе большое черное или черно-бурое пятно, у самок только отдельные черные или темно-бурые перья в середине брюха, охристые участки также меньше по размеру и разделяются серой полосой на горле. По размерам этот подвид чуть крупнее манчжурского и имеет относительно самое широкое крыло (см. табл. 1 и 2), вершина которого составлена 8 и 7 ПМП, остальные ПМП укорачиваются наименее резко. Кукунорская бородатая куропатка — настоящая горная птица, ее ареал охватывает высокогорные районы центрального Нань-Шаня, прилегающие к оз. Куку-Нор и, вероятно, северные отроги Кунь-Луны.

Рассмотрим результаты измерений и вычислений, представленные в табл. 1, 2, 3, 4. Для установления достоверности различий между молодыми и взрослыми птицами, а также между птицами разных подвидов мы применили коэффициент различия (CD), предложенный Майром (Майр, 1971). В соответствии с «правилом 75%» популяция признается самостоятельным подвигом, если 75% особей, ее составляющих, отличаются от всех особей другого подвида — при этом коэффициент различия должен быть не меньше 0,675. По этому показателю достоверных различий между взрослыми птицами и сеголетками в основных размерах и форме вершины крыла не наблюдается. Подобные сравнения были проведены для подвидов *P. d. dauuricae* и *P. d. turcomana*, относительно большое количество экземпляров которых дало возможность сделать такие выборки. Можно предположить, что и у подвидов *P. d. suschkini* и *P. d. przewalskii* будет наблюдаться то же самое. Но все же можно отметить, что молодые птицы в среднем немного мельче взрослых и имеют чуть более закругленное крыло. Что касается достоверности межподвидовых различий, то здесь картина следующая (см. табл. 4). Длина и ширина клюва, длина плюсны и среднего пальца у всех подвидов

Таблица 3
Основные параметры молодых и взрослых птиц у даурской и туркестанской бородатых куропаток
и степень различия между ними (коэффициент CD по Майру)

Подвид	Возраст	Длина крыла, мм	Длина хвоста, мм	Индекс вершины крыла	Относительная длина первостепенных маховых перьев, %							Длина клюва, мм	Ширина клюва, мм	Длина плюсны, мм	Длина среднего пальца мм
					10	9	8	7	6	5					
♂	adult	153,6± ±3,69	79,7± ±2,41	35,3± ±1,24	91,8± ±1,47	97,8± ±0,88	99,9± ±0,24	99,9± ±0,23	99,1± ±0,69	95,6± ±1,15	12,99± ±0,56	8,9± ±0,43	37,4± ±1,22	27,8± ±1,19	
	subad.	152,9± ±3,40	77,9± ±2,25	35,4± ±1,15	93,04± ±1,30	97,8± ±1,02	99,9± ±0,35	99,3± ±0,29	95,6± ±0,62	12,7± ±0,98	8,8± ±0,4	37,0± ±0,43	27,8± ±1,16	27,8± ±0,88	
	CD	0,09	0,37	0,05	0,43	0,03	0,08	0,02	0,19	0,01	0,35	0,05	0,16	0,02	
♀	adult	149,7± ±3,74	77,7± ±2,47	35,2± ±1,35	91,3± ±1,38	97,5± ±1,11	99,7± ±0,49	99,9± ±0,24	99,4± ±0,49	95,6± ±1,07	12,4± ±0,62	8,7± ±0,43	35,1± ±1,22	27,1± ±1,02	
	subad.	147,6± ±3,38	75,5± ±2,03	35,6± ±0,99	92,7± ±1,60	97,7± ±0,17	99,7± ±0,51	100± ±0,57	99,3± ±0,57	95,9± ±1,18	12,3± ±0,3	8,6± ±0,47	35,8± ±1,39	26,8± ±0,85	
	CD	0,29	0,39	0,19	0,47	0,02	0,04	0,04	0,06	0,15	0,11	0,12	0,11	0,14	
♂	adult	153,2± ±2,86	77,9± ±2,09	33,9± ±1,17	90,9± ±1,65	97,1± ±1,18	100	99,96± ±0,15	99,2± ±0,46	96,1± ±0,81	12,8± ±0,45	8,5± ±0,46	38,3± ±0,99	28,6± ±0,8	
	subad.	153,4± ±3,65	78,3± ±2,4	34,5± ±1,58	91,8± ±1,09	96,9± ±0,83	99,7± ±0,37	99,5± ±0,15	98,5± ±2,4	95,9± ±1,11	12,6± ±0,48	8,5± ±0,39	37,6± ±1,52	28,3± ±1,32	
	CD	0,03	0,06	0,2	0,38	0,12	0,28	0,04	0,26	0,11	0,18	0,02	0,27	0,15	
♀	adult	153,2± ±2,64	76,6± ±2,51	34,4± ±1,63	91,5± ±1,68	97,0± ±0,9	99,9± ±0,27	100	99,2± ±0,97	96,2± ±1,16	12,6± ±0,51	9,6± ±0,42	37,5± ±2,04	28,9± ±1,38	
	subad.	153,4± ±6,06	76,1± ±3,03	33,7± ±1,12	91,3± ±0,81	96,8± ±0,72	99,7± ±0,55	100	99,3± ±0,39	95,6± ±0,87	12,1± ±0,3	7,9± ±0,43	37,3± ±1,49	28,4± ±0,84	
	CD	0,03	0,08	0,25	0,09	0,31	0,6		0,19	0,27	0,59	0,79	0,03	0,27	

Таблица 4

Различия между подвидами бородатой куропатки (CD по Майру)

Подвид	Признак	Sushkini	Przewalsk.	Turcomana	Dauuricae
<i>Perdix dauuricae sushkini</i>	длина крыла		0,17	0,4	0,26
	длина хвоста		0,90	1,15	0,84
	индекс вершины крыла		0,91	0,31	0,19
	первостепенные маховые перья	10	0,08	0,32	0,02
		9	0,14	0,45	0,00
		8	0,00	0,00	0,00
		7	1,29	1,29	1,29
		6	0,57	0,72	0,65
		5	0,72	0,70	0,43
		4	0,94	0,38	0,11
<i>Perdix dauuricae przewalskii</i>	длина крыла	0,36		0,11	0,04
	длина хвоста	0,09		0,00	0,14
	индекс вершины крыла	1,56		0,68	1,14
	первостепенные маховые перья	10	0,85	0,63	0,07
		9	0,09	0,21	0,13
		8	1,83	0,00	0,00
		7	0,00	0,00	0,00
		6	0,04	0,08	0,07
		5	0,49	0,04	0,28
		4	0,88	0,62	0,92
<i>Perdix dauuricae turcomana</i>	длина крыла	0,72	0,17		0,09
	длина хвоста	0,14	0,12		0,17
	индекс вершины крыла	0,60	0,48		0,54
	первостепенные маховые перья	10	0,82	0,00	0,4
		9	0,73	0,45	0,4
		8	1,9	0,00	0,00
		7	0,00	0,00	0,00
		6	0,64	0,56	0,00
<i>Perdix dauuricae dauuricae</i>	длина крыла	0,06	0,29	0,58	
	длина хвоста	0,27	0,17	0,04	
	индекс вершины крыла	0,03	1,21	0,49	
	первостепенные маховые перья	10	0,56	0,11	0,07
		9	0,00	0,07	0,51
		8	1,04	1,00	1,00
		7	0,00	0,00	0,00
		6	0,39	0,36	0,40

Примечание. Над диагональю — самцы, под диагональю — самки.
Полужирный шрифт — различия существенные.

почти одинаковые, индивидуальная изменчивость по этим параметрам не меньше, а зачастую и больше подвиговой. Следует лишь отметить, что эти показатели у самцов всех подвидов несколько больше, чем у самок, что объяснимо, поскольку все самцы бородатых куропаток в среднем крупнее самок. По длине крыла, длине хвоста, относительной ширине крыла (индексу вершины) и форме вершины крыла между подвидами установлены достоверные различия, более заметные у самцов. Подвид *P. d. sushkini*,

занимающий восточную и юго-восточную части ареала, достоверно отличается от всех остальных подвидов прежде всего самым длинным хвостом и относительно узким заостренным крылом, причем наиболее велики отличия от соседствующей с ним куку-норской куропатки. Этот факт, очевидно, объясняется тем, что эти подвиды, хотя и близки географически, но обитают в разных экологических условиях, но точных данных по этим вопросам не имеется. *P. d. przewalskii* также хорошо отличима от других подвидов по относительно самым широким крыльям с наиболее закругленной вершиной, кроме того этот подвид, по-видимому, изолирован географически. Что касается двух оставшихся подвидов (*P. d. dauuricae* и *P. d. turcomana*), то, на наш взгляд, следует согласиться с Карташевым (Карташев, 1952), что туркестанскую и даурскую бородатых куропаток можно с большой долей уверенности считать одним подвидом. Как видно из табл. 5, метрические различия между самцами и самками этих двух подвидов недостоверны, и по окраске большинство исследованных экземпляров практически не отличается друг от друга. Некоторое потемнение окраски оперения спинной стороны не может само по себе служить диагностическим признаком для определения подвида. Можно говорить о тенденциях к становлению туркестанского подвида, поскольку изменение окраски уже наметилось, и вероятно полное отделение западной части ареала от восточной. Кроме того, очевидна разница климатических и ландшафтных условий в этих двух частях ареала и, как следствие этого различия в экологии западных и восточных популяций бородатой куропатки. Достоверные различия между подвидами касаются главным образом не абсолютных размеров, а формы крыла, и можно предположить, что это связано с разной степенью оседлости у подвидов, что, в свою очередь, зависит от особенностей зимней экологии. Судя по скудным литературным данным, образ жизни всех подвидов сходен. Характерные места обитания на территории СССР таковы. В западной части ареала на равнинах бородатые куропатки населяют заросли кустарников, опушки лесов; в степях — кустарниковую растительность по долинам рек, в лесостепи и полупустыне — луга и посевы. В предгорьях и горах обитает как на открытых щебнистых и каменистых склонах, так и среди разнообразной кустарниковой растительности (Кузьмина, 1962; Потапов, 1987), избегая селиться на крутых скалистых склонах и в сплошных зарослях. По остепненным склонам гор бородатые куропатки могут подниматься до высоты 2400 м над ур. м. (Абдусаламов, 1971). В Забайкалье в зимний период куропатки обитают на открытых склонах гор с редким кустарником, на склонах сопок, в более густом кустарнике по опушкам, на сухих пойменных лугах, на островах, поросших кустарниково-древесной растительностью, по окраинам полей зерновых культур (Боровицкая, 1965; Литун, 1983а). В западной и восточной частях ареала бородатая куропатка практически оседла, лишь

зимой стайки совершают незначительные кочевки — уходят в районы с меньшим снежным покровом и более доступным кормом (Карташев, 1952). Относительно манчжурской бородатой куропатки можно сделать предположение, что она более широко кочует, но этот вопрос еще не изучен. Сроки и характер линьки у подвидов *Perdix dauuricae* практически тоже не изучены, как, впрочем, и другие стороны биологии этого вида, поэтому сравнивать подвиды по этим характеристикам невозможно. Известно, что в западной части ареала величина кладок несколько больше, чем в восточной (Кузьмина, 1962; Литун, 1984) и весь репродуктивный период более растянут. Особенности питания известны только у *P. dauuricae* из Забайкалья. Здесь основу питания составляют семена сорных трав и культурных злаков, весной и летом используются зеленые части растений и насекомые, молодые птицы питаются преимущественно насекомыми (Литун, 1983б).

Подводя итог изложенному выше, можно с большой долей уверенности заключить, что реально можно выделить 3 подвида бородатой куропатки, достоверно отличающиеся друг от друга по размерам, форме крыла и особенностям окраски. Возможно ожидать дальнейшую дифференциацию туркестанских популяций до ранга подвида. Все остальные изученные подвиды относительно однородны, и говорить о возможности выделения каких-либо новых подвидов на нашем материале кажется невозможным. Возрастная изменчивость выражена слабо у всех подвидов и сводится главным образом к некоторому увеличению размеров птиц и изменению окраски оперения в сторону большей яркости и контрастности, что зачастую перекрывается индивидуальной изменчивостью. Границы ареалов подвидов кажутся относительно стабильными, возможно даже некоторое увеличение ареалов за счет появления подходящих биотопов (поля сельскохозяйственных культур). Некоторые популяции из горных районов Китая и Монголии могут оказаться изолированными в силу особенностей своего географического положения, и при достаточно долгой изоляции там возможно образование новых подвидов. Вполне возможно, что и в настоящее время имеются такие изолированные популяции бородатых куропаток подвидов *P. d. suschkini* и *P. d. przewalskii*, систематический статус которых может достигать подвидового уровня, поэтому необходимо дальнейшее изучение на возможно больших сериях географической изменчивости бородатых куропаток.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдусаламов И. А. Фауна Таджикской ССР: Птицы. // Душанбе, 1971, Т. 19, ч. I. 404 с.
Бианки В. Л. Материалы для авифауны Монголии и Восточного Тибета. — СПб., 1907. 251 с.

- Боровицкая Г. К. К зимней жизни даурской куропатки. — Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965. С. 43—45.
- Бутурлин С. А. Куриные // Бутурлин С. А., Дементьев Г. П. Полный определитель птиц СССР. М., 1935. Т. 2. 280 с.
- Габузов О. С. Признаки пола у бородатой куропатки // Тез. докл. 2-й Всесоюз. орнитол. конф. М., 1959. С. 17—18.
- Гайдар А. А. Бородатая куропатка *Perdix daurica* (Pall.) // Миграции птиц Вост. Европы и Сев. Азии / Хищные-журавлеобразные. М., 1982. С. 180—184.
- Карташев Н. Н. Род куропатки // Птицы Советского Союза. М., 1952в. Т. 4. С. 226—246.
- Кузьмина М. А. Отряд Galliformes — Куриные // Птицы Казахстана. 1962. Т. 2. С. 389—487.
- Литун В. И. Определение пола и возраста бородатой куропатки (*Perdix daurica* Pall.) // Экология. 1982. № 3. С. 69—70.
- Литун В. И. К экологии бородатой куропатки в южном Забайкалье // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983а, Т. 88. Вып. 4. С. 25—32.
- Литун В. И. Размножение бородатой куропатки в южном Забайкалье // Птицы Сибири. Тез. докл. 2-й сибирск. орнитол. конф. Горно-Алтайск, 1983б. С. 196—197.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир. 1971. 454 с.
- Павлова Е. А. О географической изменчивости серой куропатки *Perdix perdix* L. на территории СССР. // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л., 1987. С. 53—71. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Т. 163).
- Потапов Р. Л. Зависимость формы крыла птицы от дальности перелета // Миграция птиц Прибалтики. 1967. С. 218—230. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Т. 40).
- Потапов Р. Л. Род *Perdix* Brisson, 1760 // Птицы СССР: Курообразные. Журавлеобразные. Л., 1987. С. 24—46.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные. — М., 1975. 370 с.
- Cheng Tso-hsin. Distributional list of Chinese birds. — Peking, 1976. 1217 p.

ON A GEOGRAPHICAL AND AGE VARIABILITY OF THE DAURIAN PARTRIDGE *PERDIX DAURICA* PALL. WITHIN THE AREA OF THE USSR.

E. A. Pavlova

Summary

A detailed study of body size measurements, form of the wings and colour in the 4 subspecies of the daurian partridge made it possible to show the reality of 3 of them. Close description of hue peculiarities is given to the each subspecies, to the subadult and adult birds. The borders of areas *Perdix dauuricae* in a whole as well as in different subspecies are corrected.

О ПИТАНИИ ТУНДРЯНОЙ КУРОПАТКИ *LAGOPUS MUTUS PLESKEI* SSEREBR. ОРЕШКАМИ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА

Р. Л. Потапов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Наблюдения проводились в первой декаде декабря 1987 г. в верховьях р. Дукчи, в 25 км от Магадана, где северосибирская тундряная куропатка *Lagopus mutus pleskei* Ssserebr. является обычной птицей.

Во время наблюдений эти птицы держались небольшими группами по 3—10 особей у верхней границы леса. Здесь растут последние лиственничники и каменноберезники вперемежку с кустами кедрового стланика, а выше на окружающих склонах — кусты кедрового и ольхового стланика, причем последний занимает в основном прирусловые части у ручьев в верховьях распадков. Стайки тундряных куропаток кормились здесь обычным образом, передвигаясь всей группой в одном направлении от куста к кусту. Поверхность рыхлого снега была покрыта пересекающимися цепочками следов этих птиц различной степени давности. На кустах ольхи куропатки скусывали сережки, плотно прикрепленные к кончикам ветвей, а также свежие, данного года побеги на верхних участках крупных веток. Сережки прикреплены к веткам настолько плотно, что при скусывании птицей основание ее остается на месте. Куропатки как бы отламывают сережку у основания. По следам было видно, что птицы внимательно обследуют также и кусты кедрового стланика, которые к этому времени уже были прижаты снегом к земле и завалены им почти целиком. Дальнейшее изучение свежих следов и наблюдение за кормящимися птицами показали, что птицы разыскивают шишки кедрового стланика, расположение которых на ветвях удобно для расклевывания. Найдя такую удобно расположенную шишку, куропатка начинает ее расклевывать, отламывая чешуи начиная с верхушки и доставая орехи, которые проглатывает целиком. Обычно шишка не используется до конца и «разбирается» не более, чем на 2/3. Шишка, упавшая на снег, становится для куропатки недоступной, поскольку сама птица не может

жестко ее фиксировать, что необходимо для расклевывания. Кроме того, куропатки поедали сочные молодые побеги кедрового стланика, скусывая их у основания. Кое-где на местах кормежки на снегу валялась оброненная птицами с веток хвоя, что создавало впечатление, будто куропатки поедали и ее. Однако в экскрементах птиц, которые были собраны здесь же, в отличие от изобиловавших частиц ореховой скорлупы, остатков хвоинок не обнаружено.

До сих пор питание орехами кедровой сосны или кедрового стланика для тундряной куропатки известно не было. Наши наблюдения показывают, что при урожае этих орехов тундряные куропатки с успехом ими питаются. Следует заметить, что в месте наблюдения было большое количество кедровок, поползней и белок, также активно питавшихся орехами кедрового стланика, однако в основном они разыскивали шишки на кустах в пределах лиственничного или березового леса, тогда как тундряные куропатки кормились на кустах, расположенных на открытых участках распадков и окружающих склонах. Вполне возможно, что орехами кедрового стланика может кормиться белая куропатка, но она во время наших наблюдений уже не встречалась в этом поясе, концентрируясь в кустарниковой пойме Дукчи значительно ниже.

В местах наблюдения в верховьях р. Дукчи общая численность тундряных куропаток в каждом распадке составляла 10—15 птиц, что составляло примерно 8 птиц на 100 га. Это были, несомненно, местные птицы, регулярно кормившиеся в верховьях долин и на окружающих склонах вплоть до перевальных гребней. Одновременно нами были получены сведения о значительной концентрации тундряных куропаток в низовьях р. Яны, в 80 км к западу от места наших наблюдений. Местные охотники добывали в последних числах ноября до 50 особей в день на человека. Птицы явно спустились в эти низовья с окружающих гор и, по-видимому, двигались вдоль охотского побережья к юго-западу. По словам охотников такое обилие тундряных куропаток бывает редко, примерно, один раз в 10 лет.

В верховьях Дукчи 3—5 декабря при ясной солнечной погоде и небольшом, около 15° морозе по утрам можно было слышать типичный брачный позыв самцов «кыррр... крррррыу-крррррыу... ко-ко-ко-ко», а при подходе к кормящейся стайке, когда птицы уходили от человека, слышны были позывки типа «уть... уть... уть...» и особый пискливый звук, напоминающий мяуканье. Птицы были сравнительно доверчивы и подпускали на 8—10 м.

ON THE FEEDING OF PTARMIGANS LAGOPUS MUTUS PLESKEI SSEREBR. BY THE NUTS OF PINUS PUMILA

R. L. Potapov

Summary

The ptarmigans fed by nuts of *Pinus pumila* in the beginning of December 1987 in the mountains near Magadan, n. e. Siberia. The birds pecked the cones in the branches of *P. pumila* bushes. A lot of the pieces of the nutshell in excrements show the importance of such kind of food in this time.

ВЕЛИЧИНА КЛАДКИ, УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ ОСОБЕННОСТИ ГНЕЗДОВАНИЯ СОРОКОПУТА-ЖУЛАНА В ДВУХ РАЗЛИЧНЫХ БИОТОПАХ ПОЛТАВСКОЙ ОБЛАСТИ

А. П. Шаповал

Биологическая станция Зоологического института АН СССР

Сорокопут-жулан (*Lanius collurio*) — один из наиболее обычных гнездящихся видов в условиях лесостепи Украины, достигающий высокой плотности во всех подходящих биотопах. В условиях культурного ландшафта западной части Полтавской области полезащитные и придорожные (вдоль железных и шоссейных дорог) лесополосы, а также пойменные ольховники являются единственными биотопами, пригодными для гнездования жулана.

В 1979—1982 гг. в окрестностях с. Лазорки Оржицкого района было обследовано 12 лесополос и 3 участка ольхового пойменного леса, в которых найдено 78 гнезд сорокопута-жулана. Количество гнезд в разных биотопах и по отдельным годам приводится в табл. 1. Во всех случаях отмечалась древесная порода, на которой было устроено гнездо (табл. 2), высота (табл. 3) и способ расположения гнезда, величина кладки (табл. 4) и количество птенцов.

Величина полной кладки определялась по количеству отложенных яиц. Однако в некоторых случаях ее приходилось определять по количеству птенцов, так как мы располагали ограниченным периодом наблюдений. Возможно, что в некоторых случаях величина кладки занижена, потому что в ходе насиживания и выкармливания

Таблица 1

Ежегодное количество найденных гнезд сорокопута-жулана в разных биотопах Полтавской области

Годы	Сроки	Биотопы		Всего
		лесополосы	пойменный лес	
1979	6.7—24.7	8	—	8
1980	24.6—18.7	16	5	21
1981	19.6—15.7	18	22	40
1982	10.6—26.6	—	9	9

Таблица 2

Предпочитаемые сорокопутом-жуланом древесные породы для устройства гнезд в разных биотопах Полтавской области

Древесные породы	Биотопы		Всего
	лесополосы	пойменный лес	
Клен	24	3	27
Дуб	7	—	7
Тополь	7	—	7
Бузина	2	30	32
Груша	1	1	2
Граб	—	1	1
Ива	—	1	1
Шелковица	1	—	1
Всего	42	36	78

Таблица 3

Высота расположения гнезд сорокопута-жулана в двух разных биотопах Полтавской области

Высота, м	Биотопы				Всего
	лесополосы		пойменный лес		
	п	%	п	%	
0—0,5	7	17	7	19	14
0,6—1,0	10	24	5	14	15
1,1—1,5	5	12	6	17	11
1,6—2,0	7	17	6	17	13
2,1—3,0	6	15	10	27	16
3,1—4,0	3	7	1	3	4
7,1—8,0	1	3	1	3	2
Свыше 10	2	5	—	—	2
Всего	41	100	36	100	77

Таблица 4

Величина кладки сорокопута-жулана в разных биотопах Полтавской области

Биотопы	Количество яиц в кладке						п	$\bar{x} \pm SE$
	3	4	5	6	7	8		
Лесополосы	2	2	13	1	—	—	18	$4,72 \pm 0,18$
Пойменный лес	—	5	5	9	3	1	23	$5,57 \pm 0,23$

ливания отмечается исчезновение отдельных яиц и птенцов в гнездах.

Успешность гнездования определялась общепринятым методом по отношению вылетевших птенцов к общему количеству отложенных яиц (табл. 5), однако в ряде случаев мы не имели возможности (по указанным выше временным причинам) выяснить первоначальное количество отложенных яиц в кладке и проследить судьбу

Таблица 5

Успешность размножения сорокопута-жулана
в разных биотопах Полтавской области

Показатели	Биотопы	
	лесополосы	пойменный лес
Всего гнезд	42	36
Всего разоренных и брошенных гнезд	28 (66,7%)	9 (26,5%)
Всего гнезд, из которых вылетели птенцы	14 (33,3%)	25 (73,5%)
Отложено яиц	81	115
Вылупилось птенцов	32 (35,5%)	100 (87,0%)
Вылетело птенцов	32	97
Общая успешность размножения	35,5%	84,3%

гнезд до вылета из них птенцов. В таких случаях за успешное принималось гнездование, когда птенцы достигали «возраста кольцевания» (т. е. 6—8 дн.), хотя до момента вылета (11—13 дн.) существует угроза либо исчезновения отдельных птенцов из гнезда, либо полного его разорения.

Таким образом, общая успешность размножения будет несколько завышена, а средняя величина кладки — занижена, однако мы считаем, что полученные нами данные в целом верно характеризуют эти показатели исследуемой популяции сорокопута-жулана в данном районе.

Предпочитаемые древесные породы

Многие авторы, изучающие экологию сорокопута-жулана отмечают его предпочтение устраивать гнезда в кустарниках (и особенно колючих) по сравнению с деревьями (Харченко, 1979а; Schreurs, 1941; Havlin, 1959; Sonnabend, Poltz, 1979). Однако другие указывают, что жулан не столь разборчив в выборе древесных пород и для устройства гнезд выбирает как раз преобладающие, самые распространенные в данной местности виды деревьев и кустарников (Гаврин, Дацкевич, 1958; Schreurs, 1941; Matousek, 1956; Havlin, 1959). Наши данные (см. табл. 2) также подтверждают это мнение.

Поскольку лесополосы представляют собой сравнительно молодые насаждения с преобладанием 1—2 пород деревьев, и в них почти отсутствуют кустарники, а второй ярус лишь изредка образует молодая поросль этих же древесных пород, большинство гнезд (72%) располагается на деревьях, причем доминирующее положение занимает клен ясенелистый (57%). На кустарниках же было устроено всего 3% гнезд. 21% гнезд устроено либо в молодой поросли древесных пород в 30—40-летних посадках (клен, тополь), либо в молодых лесополосах (10-летнего возраста) исключительно на низких кустистых деревцах дуба.

На участках пойменных ольховников распределение гнезд оказалось совершенно иным (см. табл. 2). Благодаря наличию значительных зарослей кустарников, на них было устроено большинство гнезд (92%), причем на черной бузине 83%, так как она преобладает среди кустарников. На деревьях же найдено всего 8% гнезд. Несмотря на то, что пойменный лес состоит почти исключительно из черной ольхи, на ней сорокопут гнезд совершенно не устраивает, и все 3 гнезда, устроенные на деревьях, были найдены на других породах (2 на клене и 1 на грабе).

Высота и способ расположения гнезд

Для сорокопута-жулана характерно сравнительно низкое расположение гнезд. По многочисленным литературным данным высота расположения 0,5—5 м, большинство в пределах 1—2 м (Гаврин, Дацкевич, 1958; Харченко, 1979а; Schreurs, 1936, 1941; Matousek, 1956; Havlin, 1959; Sonnabend, Poltz, 1979).

Распределение по высоте расположения гнезд жулана в двух биотопах представлено в табл. 3. Около 70% гнезд как в лесополосах, так и пойменном лесу располагается не выше 2 м. Средняя высота расположения гнезд в лесополосах 2.16 ± 0.36 м ($n=41$) несколько выше, чем в пойменных ольховниках — 1.76 ± 0.21 м ($n=36$), однако различие недостоверно ($t=0.95$; $p=0.683$). Несколько большая высота расположения гнезд в лесополосах объясняется структурой древесных насаждений. Относительно много птиц устраивает свои гнезда на минимальных высотах (на молодых кустистых деревьях в маловозрастных посадках или в молодой поросли, и в поросли, отходящей от основного ствола дерева, в более старых насаждениях). Однако такие возможности значительно ограничены ввиду довольно частой вырубki подроста и нижних веток деревьев. В этом случае сорокопуты устраивают свои гнезда на значительных высотах — до 8 и даже выше 10 м.

Благодаря наличию значительных зарослей кустов черной бузины в пойменных ольховниках, в них создаются более благоприятные условия для гнездования сорокопута-жулана, и в особенности для постройки гнезд относительно низко над землей. Однако довольно большое число гнезд устраивается на высоте 2—3 м (27%), больше, чем в лесополосах (15%). Это можно объяснить тем, что на сравнительно низких и отдельных кустистых бузины гнезда устраиваются в их основании на минимальной высоте 0,3—0,5 м, а в относительно крупных кустах, образующих целые заросли, сплетения веток начинаются не ниже 2 м, где обычно и располагают свои гнезда сорокопуты.

По способу расположения гнезда в лесополосах распределились следующим образом ($n=33$): у ствола — 18, на боковой ветке — 5, в молодой поросли — 3, на низких деревцах — 4, в развилке — 2, на вершине дерева — 1. Остальные гнезда на кустарниках как в лесополосах, так и в ольховниках, устраиваются либо в основании небольших кустиков, либо в сплетении веток.

Величина кладки варьирует у сорокопута-жулана в зависимости от района исследования (Niethammer, 1937) и колеблется в пределах от 1 до 7 яиц (Гаврин, Дацкевич, 1958; Левин, 1979; Харченко, 1979а; Schreurs, 1941; Matousek, 1956; Havlin, 1959; Sonnabend, Poltz, 1979). Имеется лишь одно упоминание о находке кладки из 8 яиц (Niethammer, 1937).

Наши данные, собранные за 1979—1982 гг. в условиях лесостепи Полтавской области, представлены в табл. 4. Количество яиц в кладке варьирует от 3 до 8. Средняя величина кладки в лесополосах меньше, чем в пойменном лесу, причем различие достоверно ($t=3.7$; $p=0.998$). Однако необходимо оговорить следующее: поскольку период исследований (см. табл. 1) был сравнительно короткий и в относительно позднее время, то в расчет величины кладки в лесополосах могли попасть повторные кладки, так как большинство гнезд (как будет указано ниже) в этом биотопе разоряется. Но, поскольку сроки обследования как лесополос, так и ольховников практически не отличались, можно допустить, что более благоприятные биотопы (пойменный лес) занимают птицы в более ранние сроки (а, как известно, величина кладки уменьшается в зависимости от сроков размножения — Niethammer, 1937; Schreurs, 1941; Havlin, 1959), и в лесополосы вытесняются птицы, не нашедшие места для гнездования в лесу и гнездящиеся в более позднее время.

Успешность размножения

Данных об успешности размножения сорокопута-жулана относительно немного. Большинство авторов отмечает значительные потери у этого вида при гнездовании (Гаврин, Дацкевич, 1958; Харченко, 1979б; Havlin, 1959; Sonnabend, Poltz, 1979).

Данные об успешности размножения по отдельным биотопам представлены в табл. 5. В условиях Полтавской области в пойменных лесах разоряется значительно меньше гнезд (26.5%), чем в лесополосах (66.7%). Общая успешность размножения в лесополосах (35.5%) в 2 раза ниже, чем в пойменном лесу (84.3%). Такое значительное различие, по-видимому, можно объяснить более благоприятными условиями для гнездования. Данный биотоп является, вероятно, исходным для гнездования, так как в нем и величина кладки и успешность размножения высокие. Относительно молодые, искусственно созданные лесополосы (и к тому же подвергающиеся большему антропогенному воздействию) сорокопут-жулан заселил сравнительно недавно и поэтому менее адаптирован к гнездовым условиям, которые к тому же характеризуются менее благоприятным набором древесно-кустарниковых пород, большим антропогенным воздействием и, возможно, большим прессом со стороны хищников.

- Гаврин В. Ф., Дацкевич В. А. Экология жулана в Беловежской Пуще // Зоол. ж.— 1958. № 37, вып. 7.— С. 1082—1090.
- Левин А. С. О величине кладок лесных воробьиных птиц в пойме реки Урал // Экол. гнезд. птиц и методы ее изучения.— Самарканд, 1979.— С. 129—130.
- Харченко Л. П. К вопросу экологии сорокопута-жулана // Новые проблемы зоол. науки и их отраж. в вузов. преподав.— Ставрополь, 1979а.— Ч. 2.— С. 352—353.
- Харченко Л. П. К вопросу о гибели кладок сорокопута-жулана и певчего дрозда в Харьковской области // Экол. гнезд. птиц и методы ее изуч.— Самарканд, 1979б.— С. 224—226.
- Havlin J. K ekologiji tunyka obecneho (*Lanius collurio*) // Zool. listy.— 1959, vol. 8 (22), N 1.— S. 63—93.
- Matousek B. Prispěvek k oologii slovenskej avifauny // Biol. práce SAV.— 1956.— zv. 2, zosil 7.
- Niethammer G. Handbuch der deutschen Vogelkunde // — 1937.— Bd. 1.
- Schreurs T. *Lanius collurio* und *Lanius senator*, ein Beitrag zur Biologie zweier Würgerarten // J. Ornithol.— 1936.— 84, H 3.
- Schreurs T. Zur Brut und Ernährungsbiologie des Neuntöters (*Lanius collurio*) // J. Ornithol.— 1941.— 89.— S. 182—203.
- Sonnabend H., Poltz W. Daten zur Brutbiologie des Neuntöters am nordwestlichen Bodensee // J. Ornithol.— 1979.— 120, H 3.— S. 316—321.

CLUTCH SIZE, NESTING SUCCESS AND SOME OTHER CHARACTERISTICS OF THE RED-BACKED SHRIKE IN TWO DIFFERENT OF THE POLTAVA REGION

A. P. Shapoval

Summary

Breeding biology of the Red-backed shrike was studied from 1979 to 1982 under condition of a cultural landscape in the Poltava Region. In two different biotopes of a windbreak and flood plain forests 78 nests have been found. Height and arrangement of nests, size of clutch and nesting success of the Red-backed shrike have been examined. The difference in the average nest height in the windbreak and flood plain forests is not significant (2.16 ± 0.36 m, $n=41$ and 1.76 ± 0.21 m, $n=36$, accordingly). Significant differences have been found in clutch size (4.72 ± 0.18 , $n=18$ and 5.57 ± 0.23 , $n=23$, accordingly) and in breeding success (35.5% and 84.3% accordingly) of the Red-backed shrike in the habitats.

СОДЕРЖАНИЕ

Бардин А. В. Территориальное распределение синиц и поползней: экспериментальное исследование методом перемещаемой кормушки . . .	5
Бардин А. В., Высоцкий В. Г., Пацерица Е. Е. Уменьшение массы яиц в периоды откладки и насиживания у мухоловки-пеструшки (<i>Ficedula hypoleuca</i>) . . .	20
Барышников Г. Ф., Потапова О. Р. Птицы среднего палеолита Крыма . . .	30
Высоцкий В. Г. Эмбриональная смертность у мухоловки-пеструшки (<i>Ficedula hypoleuca</i>) . . .	64
Ильяшенко В. Ю., Калякин М. В., Соколов Е. П., Соколов А. М. Некоторые материалы орнитологических исследований на Кунашире и Шикотане . . .	70
Лоскот В. М. Новые данные о распространении и образе жизни пестрой завирушки (<i>Prunella ocularis</i> Radde) . . .	89
Несов Л. А. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания . . .	116
Павлова Е. А. О возрастной и географической изменчивости бородатой куропатки <i>Perdix dauuricae</i> Pall. на территории СССР . . .	124
Потапов Р. Л. О питании тундряной куропатки <i>Lagopus mutus pleskei</i> Sserebr. орешками кедрового стланника . . .	137
Шаповал А. П. Величина кладки, успешность размножения и некоторые другие особенности гнездования сорокопута-жулана в двух различных биотопах Полтавской области . . .	140
Рефераты	149

CONTENTS

Introduction	5
Bardin A. V. Territorial distribution of tits and nuthatches: experimental study by the moving feeder method . . .	20
Bardin A. V., Vysotsky V. G., Patzerina E. E. Weight loss by eggs during laying and incubation in the Pied Flycatcher (<i>Ficedula hypoleuca</i>) . . .	30
Baryshnikov G. F., Potapova O. R. The Crimean birds of the Middle Paleolithic . . .	64
Vysotsky V. G. Hatching failure in the Pied Flycatcher (<i>Ficedula hypoleuca</i>) . . .	70
Ilyashenko V. Y., Kalyakin M. V., Sokolov E. P., Sokolov A. M. Some results of ornithological investigations on Kunashir and Shikotan islands . . .	89
Loskot V. M. New data on the distribution and life history of the Brown Accentor (<i>Prunella ocularis</i> Radde) . . .	116
Nessov L. A. New Cretaceous and Paleogene birds of Soviet Middle Asia and Kazakhstan and environments . . .	124
Pavlova E. A. On a geographical and age variability of the daurian partridge <i>Perdix dauuricae</i> Pall. within the area of the USSR . . .	137
Potapov R. L. On the feeding of ptarmigans <i>Lagopus mutus pleskei</i> Sserebr. by the nuts of <i>Pinus pumila</i> . . .	140
Shapoval A. P. Clutch size, nesting success and some other characteristics of the Red-backed Shrike in two different biotopes of the Poltava region . . .	149
Referats	

**ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ, ФАУНИСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ
ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ**

Труды Зоологического института АН СССР

Том 182

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1988 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник С. Е. Станкевич
Технический редактор Г. С. Гененрайх

Подписано к печати 08.08.88. М-38305. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная.
Гарнитура литературная. Бумага тип. Печ. л. 9,5+0,5 вкл. Уч.-изд. л. 9,0.
Тираж 600 экз. Заказ № 1713. Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55

РЕФЕРАТЫ

УДК 598.2/90—15

Территориальное распределение синиц и поползней: экспериментальное исследование методом перемещаемой кормушки. Бардин А. В.— В кн.: Вопросы экологии, фаунистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 5—19. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

Эксперименты с перемещением кормушек проведены в окрестностях г. Печоры Псковской области. Из участвовавших в них 281 особи 6 видов ни одна птица не следовала за кормушкой на всем протяжении ее пути. Средняя длина следования составила для поползня 379 м, для большой синицы 252 м, для хохлатой 272 м и для пухляка 277 м. Все дальние (более 600 м) перемещения птиц за кормушкой происходили при смене участка обитания, связанной с занятием молодыми птицами вакансий территориальных особей на соседних участках. В целом все виды синиц и поползень показали сильную привязанность к своим постоянным участкам обитания. В одной точке наблюдали от 4 до 24 птиц, медиана 12 птиц. У поползня, болотной гаички, москочки и большой синицы медианное количество особей в одном пункте составило 2 особи, у пухляка и хохлатой синицы — 4 особи. У двух последних видов в состав групп чаще всего входили пара взрослых и пара молодых птиц.

Ил. 4, табл. 3, библ. 31 назв.

УДК: 598.813:591.465.11

Уменьшение массы яиц в периоды откладки и насиживания у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Бардин А. В., Высоцкий В. Г., Пацерна Е. Е.— В кн.: Вопросы экологии, фаунистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 20—29. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

58 яиц из 11 гнезд ежедневно взвешивали со дня откладки до вылупления. Скорость уменьшения массы яиц, обусловленная практически полностью потерями воды, возрастала в течение периодов откладки и насиживания. В период откладки потери варьировали от 1,9 до 24,4 мг/сут, медиана 10,0 мг/сут. В период насиживания потери варьировали от 8,6 до 57,1 мг/сут, среднее 19,2 мг/сут. Рост ежедневных потерь в период насиживания описывается уравнением: $Y = 12,88 + 1,05X$, где Y — потери массы (мг/сут), X — время с откладки последнего яйца (сут.). Общие потери воды за период насиживания варьировали от 9 до 31% от начальной массы яйца, медиана составила 14,8%. Продукция метаболической воды в период эмбриогенеза оценена в 31,7% от общих потерь воды и 4,7% от начальной массы содержимого яйца. В обычных условиях инкубации содержание воды в яйцах перед вылуплением соответствует начальному. В среднем общие потери воды таковы, что уравнивают увеличение относительного содержания воды в яйце в результате уменьшения количества сухого вещества и образования метаболической воды.

Ил. 3, табл. 3, библ. 27 назв.

УДК 568.2 (477.75)

Птицы среднего палеолита Крыма. Барышников Г. Ф., Потапова О. Р.— В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 30—63. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

На основе нового материала по костным остаткам птиц из гротов Пролом 2, Заскальные V, VI, а также коллекций из пещер Чокурча и Аджи-Коба рассматривается палеорнитофауна Крыма эпохи мустье. Кратко дается обзор видов всех палеолитических стоянок этого времени. Авифауна Крыма в среднем палеолите включала 36 видов, из них впервые определены 10 видов: *Casarca ferruginea*, *Columba rupestris*, *Columba palumbus*, *Nyctea scandiaca*, *Melanocorypha yeltoniensis*, *Galerida cristata*, *Delichon urbica*, *Luscinia* sp., *Chloris chloris*, *Corvus corax*. Дается краткое морфологическое описание и промеры ископаемых остатков. Анализ мустьерских орнитокомплексов позволил предварительно выделить 2 климатических фазы. В статье приводятся сравнения с орнитофауной позднего палеолита (93 вида) и современным составом птиц Крыма, а также с современными и плейстоценовыми авифаунами Западной Европы и Кавказа.

Ил. 7, табл. 9, библи. 40 назв.

УДК: 598.813:591.465.11+312.2

Эмбриональная смертность у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Высоцкий В. Г.— В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 64—69. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

В 312 сохранившихся до вылупления кладках мухоловки-пеструшки на Куршской косе Балтийского моря в 1984—87 гг. эмбриональная смертность составила 8,1% от числа отложенных яиц. Не обнаружено значимой связи между размером кладки и величиной эмбриональной смертности. Наблюдается закономерное возрастание частот встречаемости кладок со случаями эмбриональной смертности по мере увеличения размера кладки. Наличие неоплодотворенных яиц обуславливает 2/3 эмбриональной смертности, а мертвые эмбрионы и гибель при вылуплении — 1/3.

Гибель во время вылупления из-за того, что на тупой конец яйца наделась половинка скорлупы от одного из вылупившихся ранее яиц, составляет 25% от всех погибших эмбрионов.

Табл. 4, библи. 11 назв.

УДК 598.2 (571.64)

Некоторые материалы орнитологических исследований на Кунашире и Шикотане. Ильяшенко В. Ю., Калякин М. В., Соколов Е. П., Соколов А. М.— В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 70—88. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

Излагаются результаты авифаунистических наблюдений и сборов в южной части о. Кунашир (с 15.V по 23.VII.1986 и с 15.VI по 19.VII.1987) и на Шикотане (с 21 по 30.VII.1987). Для 71 вида птиц приводятся данные по экологии, размещению, срокам гнездования, уточняющие или дополняющие имеющиеся в литературе сведения. Детализировано описание пуховых птенцов некоторых видов.

Библи. 8 назв.

УДК 598.842:591.5

Новые данные о распространении и образе жизни пестрой завирушки (*Prunella ocularis* Radde). Лоскот В. М.— В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 89—115. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

Определены высотные границы области гнездования вида (2250—2800 м над ур. м.) и уточнены общие представления об ареале. Установлено, что размножение протекает исключительно в поясе разреженных ксерофитных субальпийских кустарников, преимущественно можжевельников, а в альпийском поясе пестрая завирушка бывает только в период послегнездовых кочевков. На основании изучения поселения птиц на Арагаце 30 VI—24 VII 1984 г. детально описаны места обитания, численность, сроки размножения (у части птиц 2 кладки за сезон), звуковые сигналы, гнезда, кладки, птенцы, их рост и развитие, поведение птиц во время гнездования и летних кочевков, линька и питание (места и способы сбора корма, его состав по анализу содержимого 17 желудков и наблюдениям в поле). Некоторые признаки, в особенности основные характеристики песни, подтверждают вывод о более близком родстве пестрой завирушки с бледной, чем черногорлой и сибирской, хотя общность происхождения всех 4 видов не вызывает сомнений.

Ил. 9, табл. 4, библи. 45 назв.

УДК 568.2/8:56(116.3+118.1)

Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания. Несов Л. А.— В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 116—123. (Труды Зоол. ин-та, АН СССР, т. 182).

Приводится обзор находок остатков птиц (костей, перьев), а также их следов в мелу и палеоцене-эоцене СССР. Пероподобное образование *Praeorthis sharovi* Raut. из верхней юры Каратау (Казахстан), к сожалению, как оказалось, описано по листу циклового *Cycadites saportae* Seward. Отмечены новые находки костей птиц в меловых отложениях. Описано ржанкообразное *Zhylgala aestiflua*, gen. et sp. nov. (Presbyornithidae), птица *Tshulia litorea*, gen. et sp. nov. (*Aves incertae sedis*) позднего палеоцена Приташкентских Чулей (Казахстан) и журавлеобразное *Zheroia kurochkini*, gen. et sp. nov. позднего эоцена Центральных Кызылкумов (Узбекистан). Птицы погибали на границе приморских низменностей (с климатом, близким к тропическому) и теплых заливов моря с высокой биологической продуктивностью.

Ил. 2, библи. 20.

УДК 598.617.1:591.153

О возрастной и географической изменчивости бородатой куропатки *Perdix dauuricae* (Pall.) на территории СССР. Павлова Е. А.— В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 124—136. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

На основании подробного исследования размеров, формы крыла и окраски оперения 4 подвигов бородатой куропатки подтверждается реальное существование 3 из них. Дано детальное описание окраски для всех подвигов и для молодых и взрослых птиц. Уточнены границы ареалов подвигов бородатой куропатки.

Ил. 1. Табл. 4, библи. 17 назв.

УДК 598.619:591.13

О питании тундряной куропатки *Lagopus mutus pleskei* Sserebr. орешками кедрового стланика. Потапов Р. Л. — В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР. 1988, с. 137—139. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

Сообщаются сведения о питании тундряной куропатки орешками кедрового стланика, которые птицы сами выклеывают из шишек. Данные приведены для популяций, обитающих в горах у г. Магадан. Время — декабрь 1987 г. Сведения подобного рода публикуются впервые.

УДК 598.815.1:591.465.15

Величина кладки, успешность размножения и некоторые другие особенности гнездования сорокопута-жулана в двух различных биотопах полтавской области. Шаповал А. П. — В кн.: Вопросы экологии, фауистики и систематики птиц Палеарктики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988, с. 140—145. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 182).

Исследованы некоторые особенности гнездования сорокопута-жулана в разных биотопах в условиях лесостепи Украины (Полтавская обл.) в 1979—1982 гг. Обнаружены различия в предпочтении древесно-кустарниковых пород для устройства гнезд, в высоте расположения гнезд, которые обусловлены структурой древесной растительности, а также достоверные различия в величине кладки и успешности размножения в лесополосах и пойменном ольховом лесу.

Табл. 5, библ. 10.

ИЛЛЮСТРАЦИИ

К статье В. М. Лоскота, стр. 89—115.



Рис. 1. Самец пестрой завирушки, Арагац, 2300 м над ур. м., 7 VII 1984 г.



Рис. 3. Места гнездования пестрой завирушки на юго-восточном склоне Арагаца в поясе стелющегося можжевельника

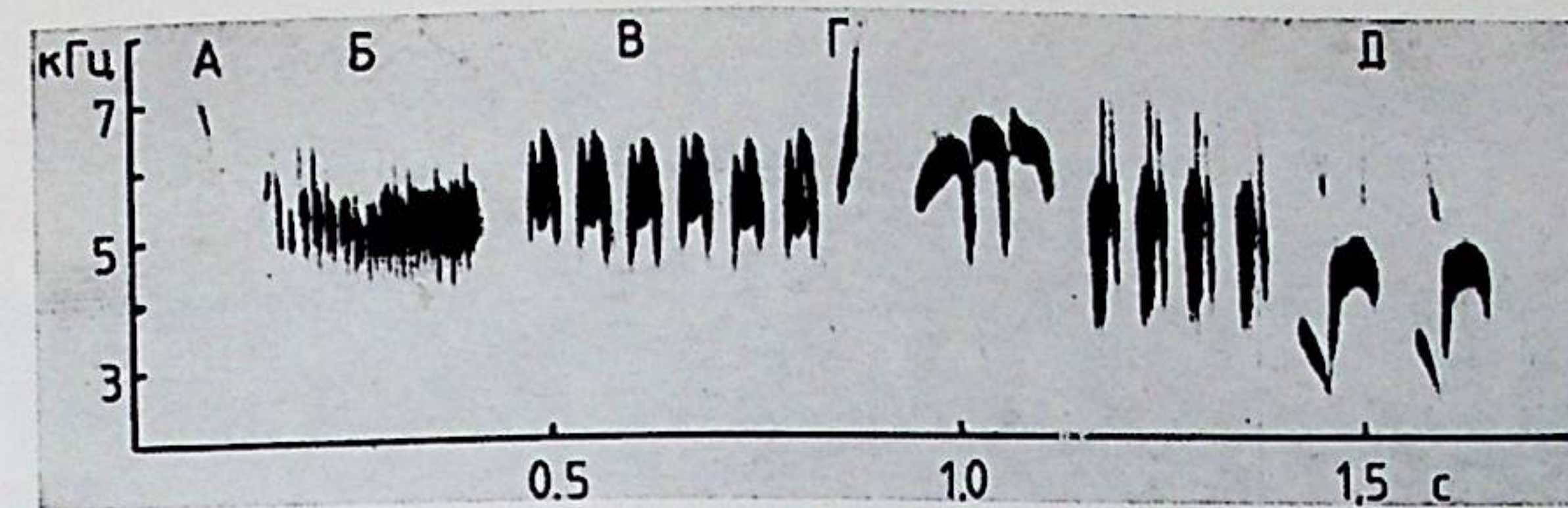


Рис. 4. Сонограммы песни первого типа

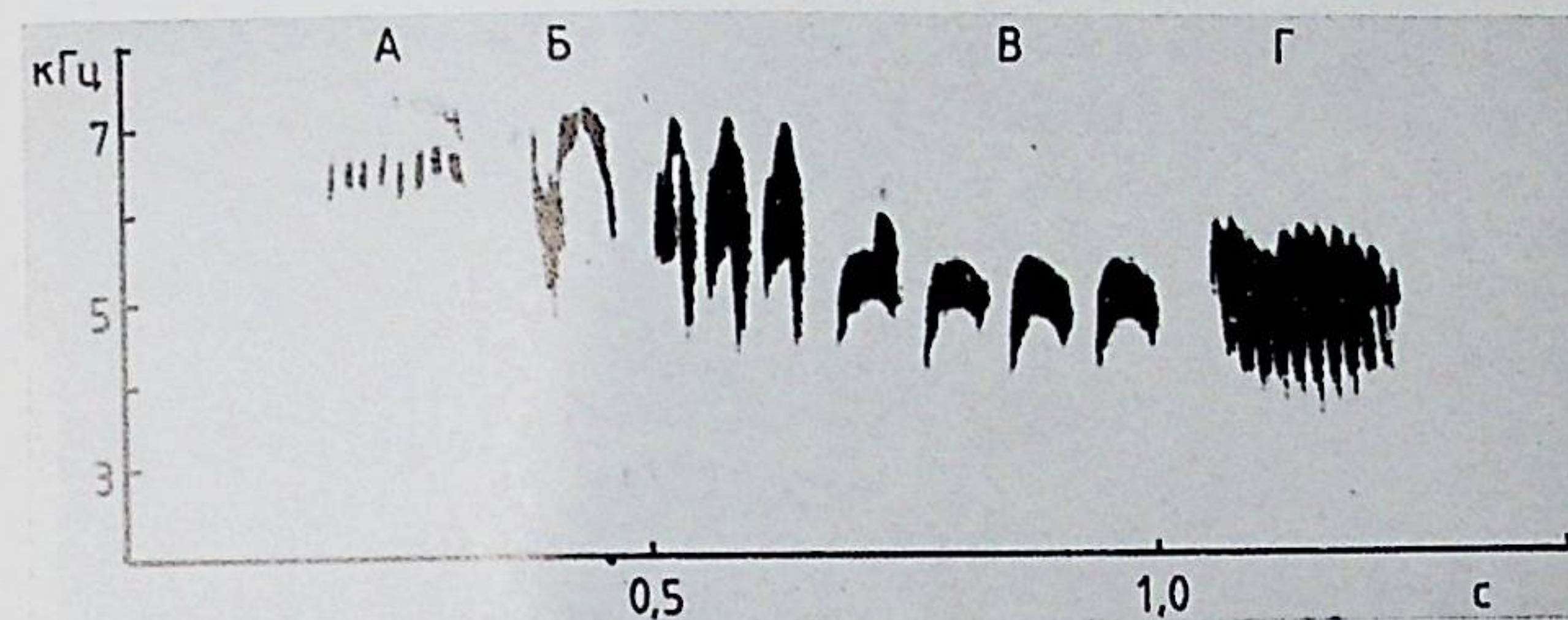


Рис. 5. Сонограмма песни второго типа

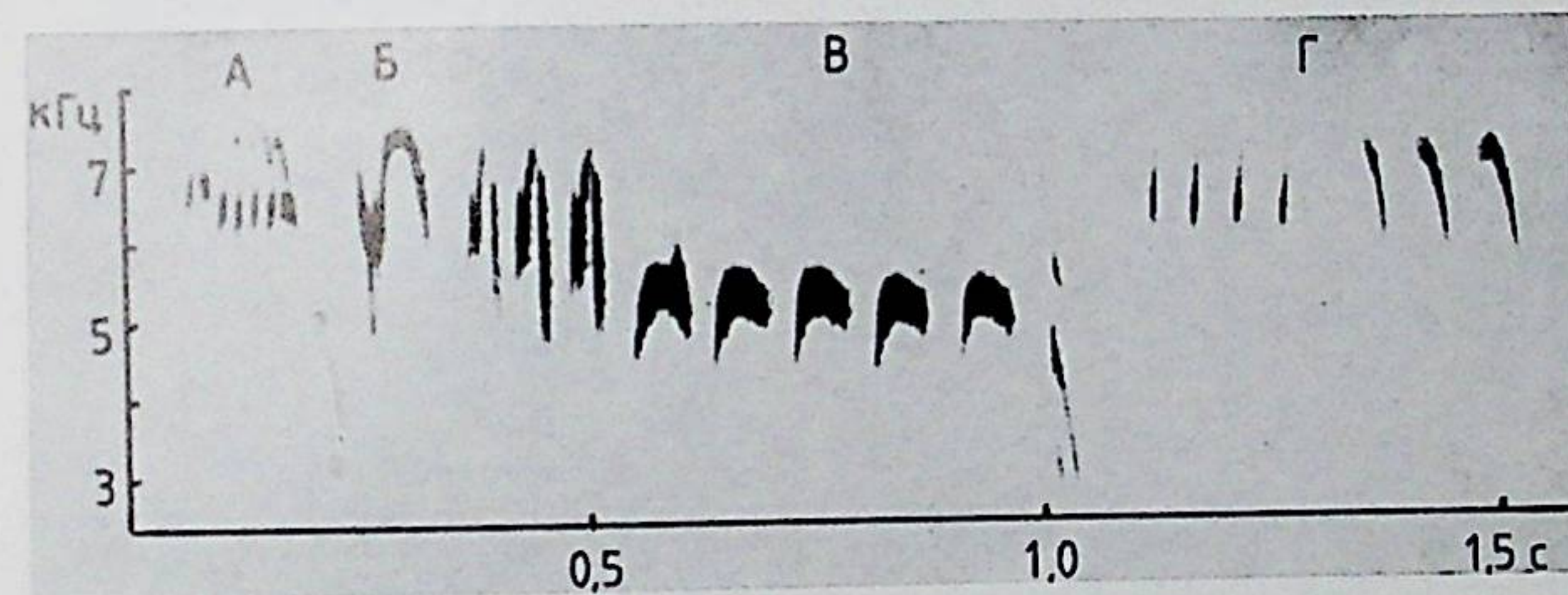


Рис. 6. Сонограмма песни второго типа с необычным окончанием

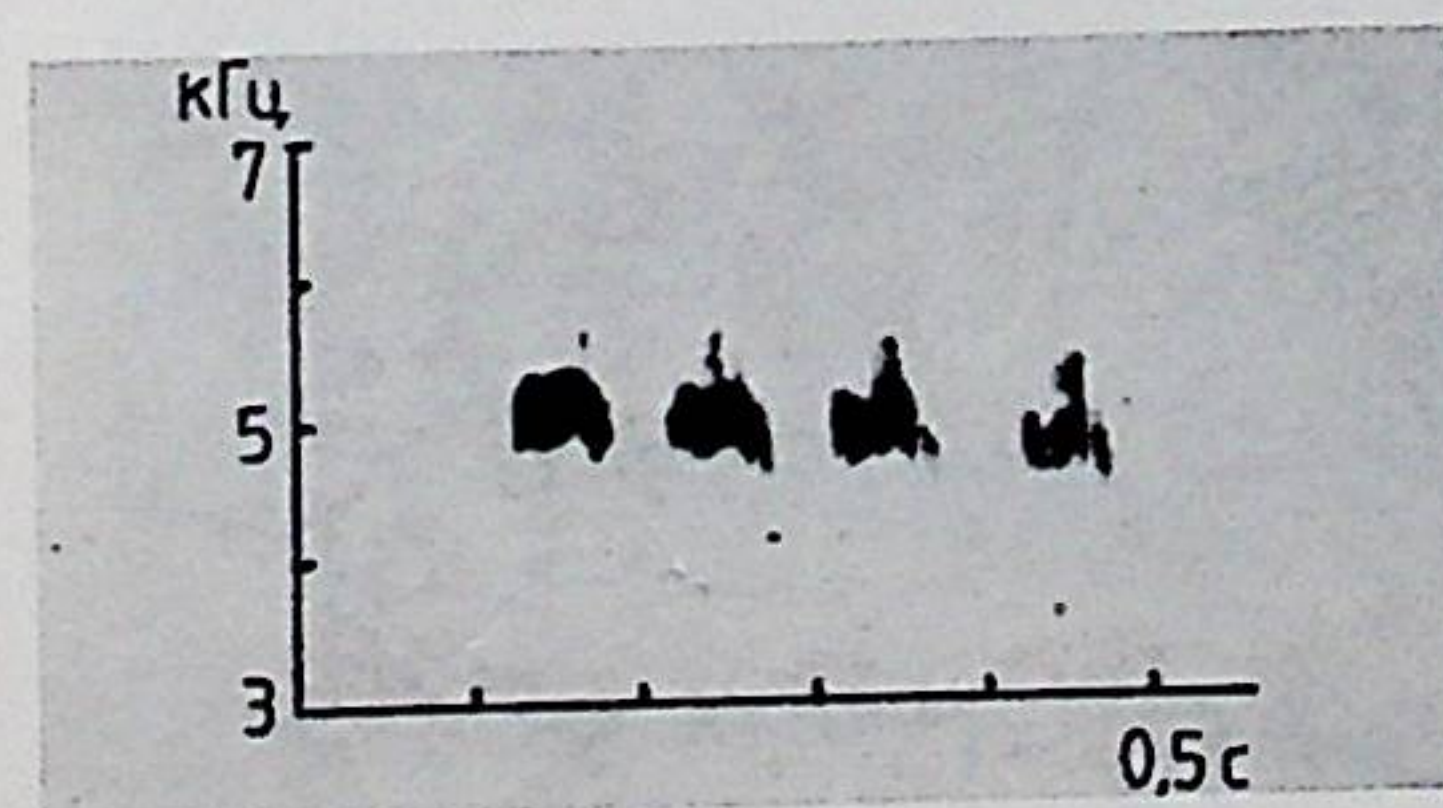


Рис. 7. Сонограмма основного позыва



Рис. 8. Конструкция гнезда и его расположение в кроне можжевельника

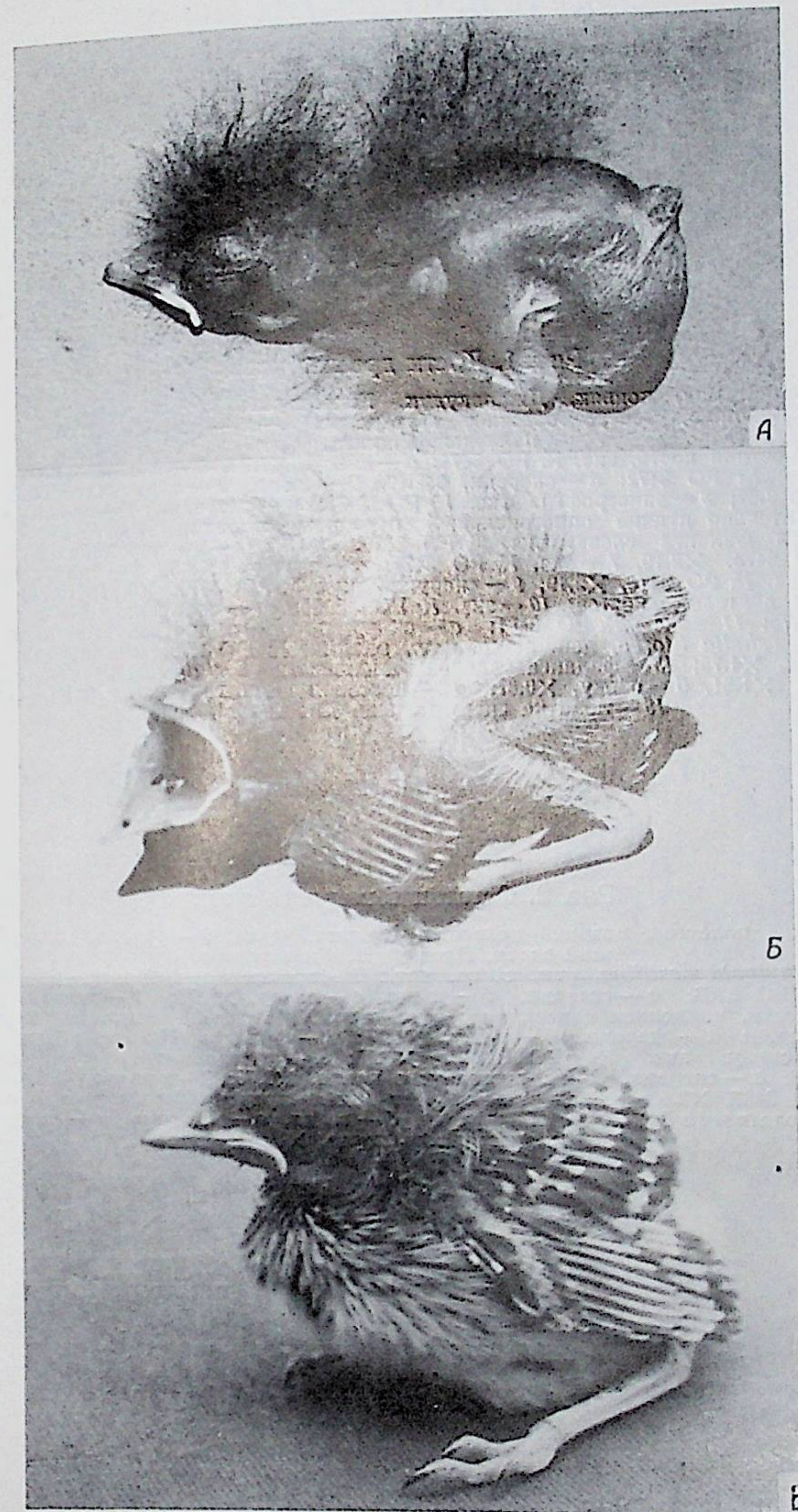


Рис. 9. Птенцы пестрой завирушки в возрасте 2 (А), 6 (Б) и 9 (В) дней

Рис. 1. Кости древних птиц:

1—4 — поздний мел, коньяк, Джаракудук, Кызылкумы, 5 — поздний мел, сантон — ?кампан, Байбище, Северо-Восточное Приаралье, 6—15 — ранний палеоген, поздний палеоген, Джилга, Чули
1 — предчелюстная кость, экз. № РО 3471: а — снизу, $\times 1.75$, б — слева, $\times 1.31$; 2 — тибготарсус, экз. № РО 3472: а — спереди, $\times 2.19$, б — сзади, в — с дистального конца, г — снаружи, $\times 2.62$; 3 — эпистрофей, экз. № РО 3473: а — спереди, б — слева, $\times 1.75$; 4 — предположительно птичий опистоцельный позвонок спереди, экз. № РО 3474, $\times 1.31$; 5 — когтевая фаланга слева, экз. № РО 3475, $\times 4.37$; 6—9 — коракоиды: 6 — сверху, экз. № РО 3476, $\times 2.19$, 7 — экз. № РО 3477: а — сверху, $\times 3.5$, б — снизу, $\times 2.62$; 8 — изнутри, экз. № РО 3478, $\times 2.19$; 9 — снаружи, экз. № РО 3479, $\times 0.87$; 10, 11 — дистальные концы локтевых костей: 10 — экз. № РО 3480: а — снаружи, б — с дистального конца, $\times 1.75$; 11 — экз. № РО 3481: а — снаружи, б — с дистального конца, $\times 2.62$; 12 — цевка *Tshulia litorea*, gen. et sp. nov., голотип № РО 3470: а — спереди, б — сзади, в — изнутри, $\times 1.75$; 13 — фаланга задней конечности *Strigiformes*, экз. № РО 3482: а — сверху, $\times 1.31$, б — сбоку, $\times 0.87$; 14 — когтевая фаланга, экз. № РО 3483, $\times 2.62$; 15 — лопатка снаружи, экз. № РО 3484, $\times 0.87$

Рис. 2. Остатки вымерших птиц:

1—5 — ранний палеоген, поздний палеоген, Джилга, Чули, 6 — средний палеоген, верхний эоцен, Джерой II, Кызылкумы
1, 2, 4 — *Zhygala aestiflua*, gen. et sp. nov.: 1 — проксимальная часть плечевой кости, голотип № РО 3468: а — спереди, б — сзади, в — снизу, $\times 1.75$; 2 — дистальная часть плечевой кости, найденная совместно с голотипом № РО 3468, возможно, принадлежит той же особи: а — спереди, б — снизу, $\times 1.75$; 3 — фаланга II пальца передней конечности снизу, экз. № РО 3486, $\times 1.75$; 4 — дистальная часть плеча, экз. № РО 3485: а — спереди, б — с дистального конца, $\times 1.75$; 5 — когтевая фаланга сбоку, экз. № РО 3487, $\times 2.62$; 6 — дистальная часть тибготарсуса *Zheroia kurochkini*, gen. et sp. nov., голотип № РО 3469: а — спереди, б — сзади, в — изнутри, г — снаружи, д — с дистального конца, $\times 0.87$

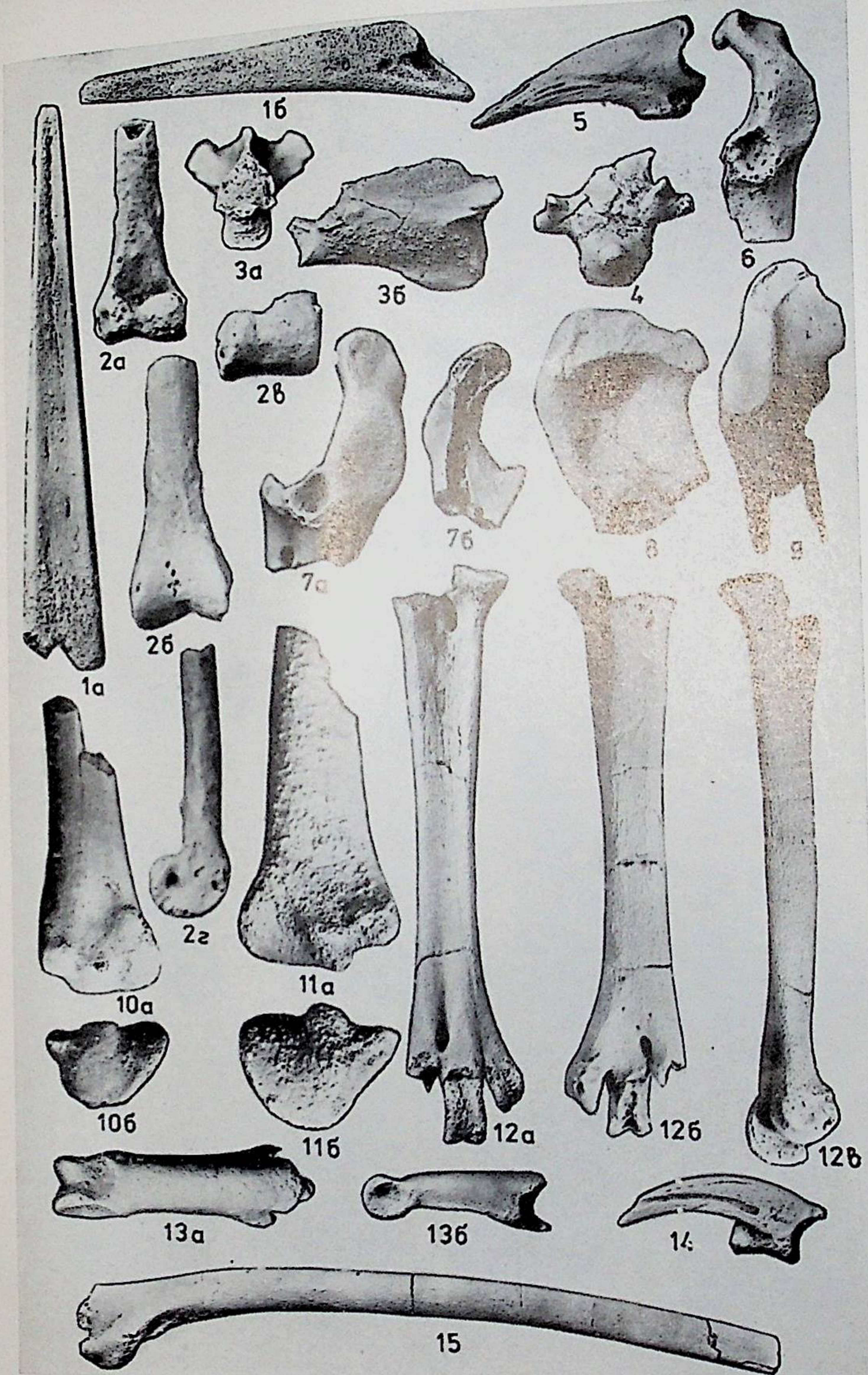


Рис. 1

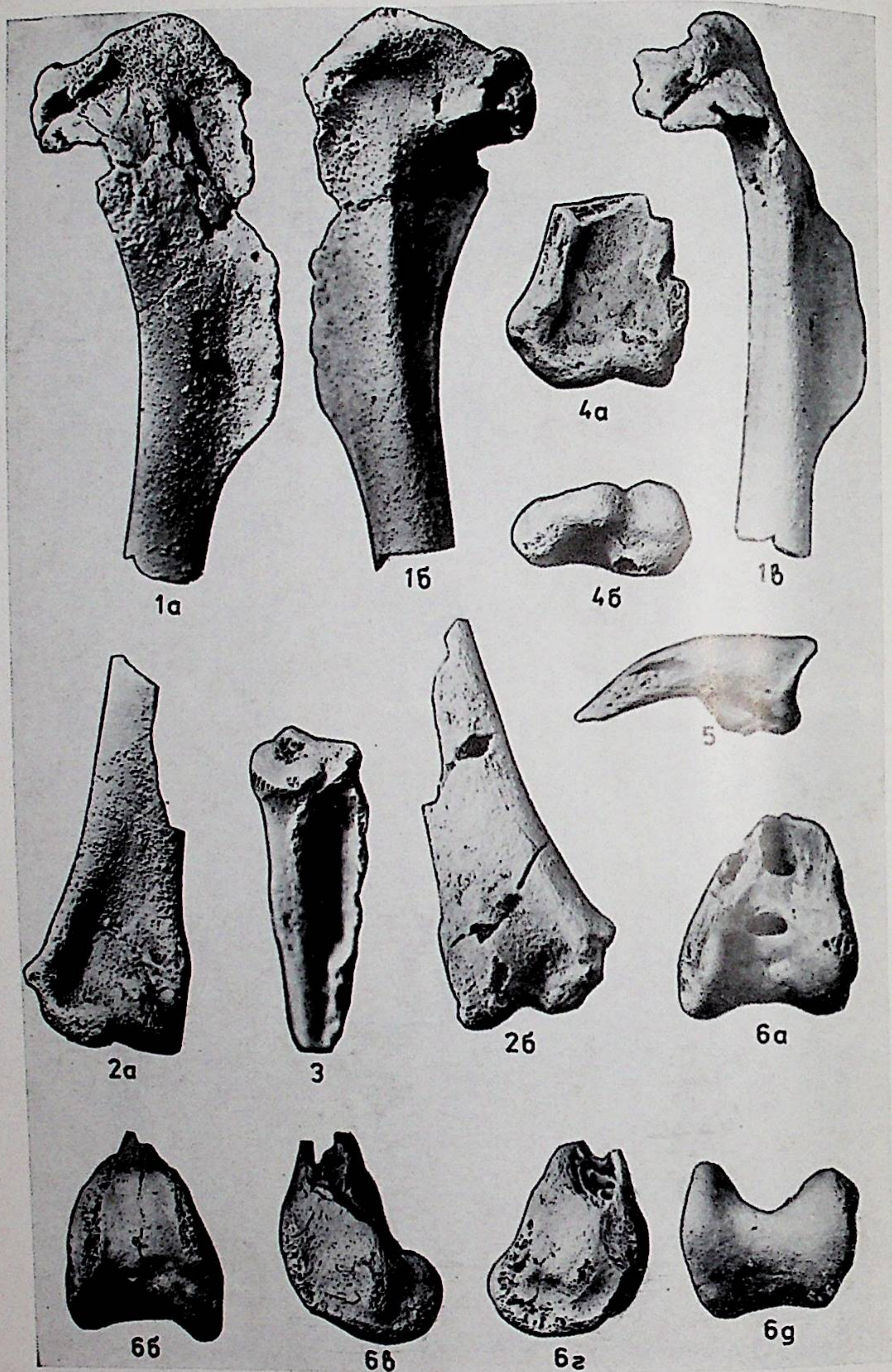


Рис. 2