

УДК 598.2:591.16

ШИРОТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ УСПЕШНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES) ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ И ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

© 2022 г. В. Н. Рыжановский^a, В. К. Рябицев^a *, А. В. Гилев^a

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: riabits@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.09.2021 г.

После доработки 11.10.2021 г.

Принята к публикации 15.10.2021 г.

Проанализирована успешность насиживания яиц и выкармливания птенцов 18 видов воробьиных птиц по результатам наблюдений за выживаемостью 12610 яиц в 2083 гнездах, найденных в Приобской лесотундре, на Южном, Среднем и Северном Ямале. Повышение успешности размножения к северу в одних случаях наблюдается (от Южного Урала и Казахстана к Ямалу), в других (от Балтийского моря к Ямалу) – нет. На пространстве лесотундра–субарктические тундры обнаружено как повышение успешности размножения к северу (у чечетки, лапландского подорожника, теньковки), так и ее снижение (у рюма, краснозобого конька, варакушки, веснички).

Ключевые слова: Субарктика, воробьиобразные птицы, успешность размножения, кладка, выводок

DOI: 10.31857/S036705972202007X

После публикации материалов по величине кладки певчих птиц Нижнего Приобья и Ямала [1] мы сочли необходимым обсудить дальнейшую выживаемость найденных гнезд, сопоставить показатели успешности гнездования птиц в высоких и умеренных широтах общих видов на пространстве от широты Полярного круга до юга арктических тундр (66.5° – 71.5° с.ш.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гнезда птиц целенаправленно отыскивали с начала наших исследований в 1971 г. на полевых стационарах в Приобской лесотундре и на п-ове Ямал. Расположение стационаров описано в предыдущей работе [1]. Успешность размножения оценивали традиционным методом – как процент слетков от числа отложенных яиц и по методу Г. Мэйфилда [2], модифицированного В.А. Паевским [3]. Гнезд, прослеженных от яице-кладки, было 1315 с 6497 яйцами. Метод Мэйфилда–Паевского позволяет проводить вычисления успешности по максимально большому числу контрольных гнезд при наличии записей о нескольких осмотрах гнезда. Недостатки этого метода рассмотрены Д.А. Шитиковым [4] и было предложено вычислять суточную сохраняемость гнезд методом оценки успешности размножения птиц, реализованном в программном модуле “Nest survival” в свободно распространяемой про-

грамме MARK [5]. К сожалению, в литературе величин успешности размножения общих для умеренных и высоких широт видов, вычисленных в модуле “Nest survival”, не обнаружено при значительном числе данных, полученных предыдущими методами. Поскольку одной из задач наших исследований было сопоставление широтных данных, мы ограничились традиционным методом и методом Мэйфилда–Паевского.

В расчеты включены данные по 2083 гнездам с 12624 яйцами. Для определения достоверности различий между показателями применяли *t*-критерий разности долей. Обработка данных проведена с использованием программ Statistica v. 6.0 (StatSoft Inc., 1984–2003) и Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Успешность гнездования воробьиобразных птиц в лесотундре и тундрах чаще находится на уровне 63–89% [6–8], но в отдельные годы в тундровой зоне из гнезд подорожников, например, вылетали 9–10% слетков [7]. В умеренных широтах из открытых гнезд вылетает 20–65% [9–11], иногда меньше. Для сравнения успешности гнездования птиц в лесотундрово-тундровой зоне (Субарктика) и умеренных широтах (южная тайга и широколиственные леса) мы использовали наши материалы и данные для Куршской косы [3], Южного Урала [10], Северного Казахстана [11].

Из работы В.А. Паевского [3] выбраны величины, вычисленные обоими методами, из остальных – традиционным методом.

Общих для умеренных и высоких широт видов немного: белая трясогузка *Motacilla alba*, варакушка *Luscinia svecica*, рябинник *Turdus pilaris*, белобровик *T. iliacus*, весничка *Phylloscopus trochilus*, чечевица *Carpodacus erythrinus*. Поэтому набор видов умеренных широт несколько расширен за счет систематически близких видов со сходным типом гнездования: варакушка/соловей *Luscinia luscinia*; юрок *Fringilla montifringilla*/зяблик *Fringilla coelebs* [3].

Успешность гнездования певчих птиц, вычислена разными методами в Приобской лесотундре, на Ямале и в умеренных широтах, приведена в табл. 1. Успешность размножения, определенная традиционным методом, была всегда выше, чем рассчитанная методом Мэйфилда-Паевского. Подобное превышение показателей успешности размножения, рассчитанных традиционным способом, по сравнению с показателями модифицированного метода отмечал и В.А. Паевский [3]. Он считал, что причина расхождений – в недооценке гибели птенцов в последние дни нахождения в гнезде, что вполне возможно в связи с активным кормлением слетков родителями, привлекающим хищников.

Как следует из табл. 1, у северных птиц из отложенных яиц из гнезд вылетает свыше половины слетков (исключение – юрок) при традиционном методе вычисления. При втором методе успешность размножения выше 30% найдена у юрка, выше 40% – у рюма *Eremophila alpestris*, желтой *M. flava* и желтоголовой *M. citreola* трясогузок, веснички, чечевицы, выше 50% – у остальных видов. Средняя успешность размножения у северных птиц по традиционному методу – 64.0%, по методу Мэйфилда-Паевского – 52.6%.

В умеренных широтах Прибалтики (Куршская коса) успешность размножения достоверно выше, чем в Субарктике, у белой трясогузки и веснички при вычислении обоими методами, равной – по традиционному методу у белобровика, ниже – у варакушки, теньковки *Ph. collybita*, рябинника по традиционному методу вычисления. Зяблики по сравнению с северными юрками (сходный тип гнездования) размножались успешнее, соловьи – менее успешно, чем северные варакушки. Средняя успешность по традиционному методу – 58.9%, по методу Мэйфилда-Паевского – 54.2%.

Для Южного Урала и Казахстана характерен большой разброс показателей успешности размножения [10, 11], но практически во всех случаях успешность общих видов на юге была существенно ниже, чем на Ямале. Несомненно, это связано с обилием и видовым разнообразием хищных животных – птиц и млекопитающих. Однако на

Куршской косе успешность размножения одних и тех же видов была выше, чем на Ямале. Куршская коса расположена практически на той же широте, что и Ильменский заповедник, но отличается более благоприятными (морскими) климатическими характеристиками.

В пределах Приобской лесотунды и Ямала единого широтного тренда изменения успешности размножения также не обнаружено (табл. 2). Успешность достоверно снижается к северу: от кустарниковых тундр к арктическим – у рюма, от лесотундр к кустарниковым – у краснозобого конька *Anthus cervinus*, варакушки, веснички, овсянки-крошки *Emberiza pusilla*. Обратный (положительный) тренд роста успешности от лесотундр к тундре характерен для чечетки *Acanthis flammea* (достоверно), лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* (достоверно) и теньковки (недостоверно).

Птиц из табл. 2 по способам освоения северных широт можно разделить на две группы: субаркты (рюм, краснозобый конек, чечетка, подорожник) и широко распространенные виды (весничка, теньковка, варакушка, овсянка-крошка). Эти группы включают виды как с положительными, так и отрицательными трендами, т.е. на севере Субарктики по сравнению с ее югом успешность размножения может быть и выше, и ниже независимо от типа ее освоения видами.

По В.А. Паевскому [3], на успешность размножения влияют факторы внешней среды (погодные условия, хищничество, ресурсы пищи, сроки размножения, паразитизм) и внутрипопуляционные (эмбриональная смертность, возраст родителей и постоянство пар, плотность популяции, полигамия и ряд других причин). Действие этих факторов можно распространить на все широты, но для каждой есть свои особенности.

На успешность гнездования птиц в Субарктике и Арктике особое влияние оказывают погодные условия. Резкое ухудшение погоды в тундровой зоне выражается в летних снегопадах – гибнут эмбрионы или самки бросают гнезда, особенно с неполными кладками; в сильных ветрах, сдувающих гнезда чечеток с кустов и ветвей деревьев в лесотундре и кустарниковых тундрах; в длительных дождях, заливающих кладки и выводки повсеместно по Заполярью. Хотя это и существенные факторы гнездовой смертности птиц в Субарктике [6, 7, 15], но действуют они локально и в некоторые годы. На Среднем и Северном Ямале от дождей погибли все птенцы в 19 гнездах из 1650 контрольных (1.15%), в лесотундре – в 5 гнездах из 433 (1.15%). В дождь самки северных птиц обычно плотно сидят на яйцах и птенцах младшего возраста, а слетки чаще не закрываются наседкой и замокают.

Таблица 1. Успешность гнездования, вычисленная традиционным методом (Т.М.), методом Мэйфилда-Паевского (М.М-П.) в Субарктике и умеренных широтах

Вид	Субарктика		Умеренные широты	Достоверность различий*, t
	Т.М.	М.М-П	Т.М М.М-П	Т.М М.М-П
	Успешность, % Число яиц/гнезд	Успешность, % Число яиц/гнезд		
<i>Eremophila alpestris</i>	<u>63.35 ± 3.80</u> 162/42	<u>43.29 ± 1.61</u> 220/85	—	—
<i>Anthus pratensis</i>	<u>60.90 ± 6.10</u> 64/12	<u>59.63 ± 1.80</u> 258/48	<u>73.7 ± 3.8**</u> <u>44.9 ± 2.0**</u>	<u>1.5</u> <u>5.4</u>
<i>Anthus cervinus</i>	<u>67.75 ± 1.76</u> 704/126	<u>52.06 ± 0.79</u> 1454/260	—	—
<i>Motacilla flava</i>	<u>88.80 ± 5.26</u> 36/6	<u>35.30 ± 2.42</u> 167/32	—	—
<i>Motacilla citreola</i>	<u>54.5 ± 15.0</u> 23/6	<u>44.18 ± 6.41</u> 60/23	—	—
<i>Motacilla alba</i>	<u>73.70 ± 4.05</u> 118/21	<u>70.30 ± 2.22</u> 218/39	<u>91.3 ± 2.2**</u> <u>88.4 ± 0.6**</u>	<u>4.4</u> <u>2.89</u>
<i>Phylloscopus trochilus</i>	<u>59.26 ± 2.05</u> 572/184	<u>47.90 ± 0.92</u> 1011/184	<u>80.7 ± 2.2**</u> <u>61.9 ± 1.0**</u>	<u>3.4</u> <u>6.36</u>
<i>Phylloscopus collybita</i>	<u>58.04 ± 5.45</u> 205/37	<u>51.34 ± 1.45</u> 397/67	<u>42.9****</u> —	—
<i>Phylloscopus borealis</i>	<u>75.70 ± 3.22</u> 177/30	<u>69.09 ± 1.50</u> 250/41	—	—
<i>Oenanthe oenanthe</i>	<u>68.20 ± 5.87</u> 63/11	<u>61.82 ± 2.41</u> 107/18	—	—
<i>Luscinia svecica</i>	<u>58.44 ± 2.29</u> 462/81	<u>52.94 ± 0.80</u> 1383/283	<u>27.4 ± 4.3***</u> <u>43.0 ± 1.6**</u>	<u>4.9</u> <u>5.5</u>
<i>Turdus pilaris</i>	<u>70.04 ± 3.18</u> 462/81	<u>63.81 ± 1.24</u> 506/98	<u>36.5 ± 9.5***</u> —	<u>3.35</u> —
<i>Turdus iliacus</i>	<u>60.70 ± 4.52</u> 117/22	<u>51.00 ± 1.98</u> 238/43	<u>60.4****</u> —	—
<i>Fringilla montifringilla</i>	<u>49.70 ± 3.87</u> 167/33	<u>34.24 ± 1.92</u> 204/42	<u>55.3 ± 0.6**</u> <u>41.0 ± 0.2**</u>	0.9 3.7
<i>Acanthis flammea</i>	<u>68.20 ± 1.36</u> 1164/244	<u>66.69 ± 0.51</u> 2590/508	— —	—
<i>Carpodacus erythrinus</i>	<u>57.77 ± 7.36</u> 45/10	<u>47.81 ± 3.33</u> 57/13	<u>60.6 ± 2.3**</u> <u>36.6 ± 0.8**</u>	0.3 1.0
<i>Emberiza pusilla</i>	<u>68.0 ± 1.90</u> 600/89	<u>53.22 ± 0.79</u> 1624/314	—	—
<i>Calcarius lapponicus</i>	<u>61.30 ± 3.25</u> 1634/327	<u>53.3 ± 7.7</u> 1975/370	—	—

* Жирным шрифтом выделены достоверные различия ($p < 0.05$).

** Куршская коса [3]: курсив – лесной конек, соловей, зяблик.

*** Казахстан [11].

**** Южный Урал [10].

Таблица 2. Широтная изменчивость успешности размножения на пространстве Приобской лесотундры и Ямала (в числителе – традиционный метод, в знаменателе – метод Мейфилда-Паевского)

Вид	Лесотундра (66.5° с.ш.)		Кустарниковые тундры (69° с.ш.)		Арктические тундры (72° с.ш.)		Достоверность различий*, t	
	Кол-во яиц	M ± m, %	Кол-во яиц	M ± m, %	Кол-во яиц	M ± m, %	Лесотундр – тундра	Тундра – аркт. тундра
<i>Eremophila alpestris</i>	–	–	92 220	63.90 ± 4.58 53.23 ± 2.03	69 133	46.60 ± 6.02 30.99 ± 2.49		2.21 4.25
<i>Anthus cervinus</i>	169 363	84.24 ± 2.80 77.11 ± 1.23	521 1011	63.14 ± 2.11 46.39 ± 0.96	– 80	– 22.78 ± 3.12	6.01 11.34	4.77
<i>Philloscopus trochilus</i>	266 579	56.0 ± 3.04 51.56 ± 1.25	306 422	62.09 ± 2.77 44.19 ± 1.35	– –	– –	1.48 2.31	
<i>Ph. collybita</i>	38 128	44.73 ± 8.07 45.63 ± 2.82	167 264	61.07 ± 3.77 53.57 ± 1.69	– –	– –	1.84 1.48	
<i>Luscinia svecica</i>	67 484	74.6 ± 5.32 65.0 ± 1.32	377 881	54.11 ± 2.57 47.54 ± 0.98	– –	– –	3.47 6.36	
<i>Acanthis flammea</i>	153 323	49.0 ± 4.04 52.74 ± 1.25	1011 2231	71.1 ± 1.43 68.65 ± 0.53	– –	– –	5.16 5.40	
<i>Emberiza pusilla</i>	375 1252	64.26 ± 2.47 58.02 ± 0.91	225 432	58.2 ± 0.91 42.01 ± 1.53	– –	– –	3.39 5.78	
<i>Calcarius lapponicus</i>	32 52	40.62 ± 8.68 31.33 ± 3.77	1377 1457	58.0 ± 9.20 53.7 ± 7.70	225 516	61.33 ± 3.25 48.88 ± 1.38	1.96 3.41	0.91 1.91

* Жирным шрифтом выделены достоверные различия ($p < 0.05$).

В умеренных широтах существенным фактором гибели яиц и птенцов – до 80% от общего числа потерь, являются хищники: врановые птицы, лесная куница, ласка, белка, дикий кот [3, 11]. В Приобской лесотундре разорителем гнезд в пойме Оби является серая ворона (*Corvus cornix*), сорока (*Pica pica*) – вокруг поселков, а также полевки (Arvicolinae), ласка (*Mustella nivalis*), горностай (*M. erminea*). В тундрах Ямала основным разорителем гнезд считаются песцы (*Alopex lagopus*), особенно в годы высокой их численности при депрессии численности грызунов. На Среднем Ямале массовое разорение песцами гнезд наблюдалось в 1974, 1986, 1989 гг. [7, 14]. В меньшей мере, но регулярно яйца и птенцы гибнут от горностаев, полевок, поморников (Sturnoraridae). Из 3176 погибших яиц и птенцов на долю хищников в лесотундре приходится 20.7%, в кустарниковых тундрах – 26.8%, в арктических тундрах – 36.3%.

Меньшая гибель яиц и птенцов в лесотундре частично связана с почти полным отсутствием песцов и колониальным гнездованием в пойменных лесах рябинников. Дрозды активно и чаще успешно защищают гнезда от сорок и серых ворон – из 10 небольших колоний была разорена одна. В колониях дроздов регулярно гнездились чечетки. Суммарно при гнездовании в колониях дроздов погибли 21.4% гнезд чечеток, при одиночном гнездовании вороны и сороки разорили

46.2% гнезд [14]. Наблюдается более высокая, но незначимая выживаемость гнезд других видов на территориях колоний рябинников.

Эмбриональная смертность у открыто гнездящихся птиц, под которой понимаются доля яиц с погибшими эмбрионами (так называемые “задохики”) и неоплодотворенные яйца (“болтуны”), в лесотундре и тундрах была не выше, чем у птиц умеренных широт: из 12624 яиц “болтунов” было 1009 (7.99%) по сравнению с 5.0–22.9, в среднем 12.7% на Куршской косе [3]. Минимальное число “болтунов” и “задохликов” было у рюмов (1 яйцо из 153, 0.6%), максимальное – у чечеток (274 яиц из 2590 отложенных, 10.58%). Преобладали гнезда с одним “болтуном”, но были полные кладки с погибшими или неоплодотворенными яйцами. Для подорожников Среднего Ямала [7] обнаружена тенденция увеличения числа гнезд с неоплодотворенными яйцами у молодых птиц (45%, $n = 42$) по сравнению со старыми (24%, $n = 21$). В некоторые годы на эмбриональную смертность влияют также низкие температуры в период откладывания яиц, особенно у видов, начинающих плотное насиживание с середины–конца кладки.

В заключение следует отметить, что численность популяции определяется соотношением плодовитости и смертности. При этом плотность гнездования как отражение численности сохра-

няется чаще всего относительно постоянной. Площади гнездовых ареалов видов в обозримые временные периоды также чаще всего не изменяются. Поэтому отдельные части видовых популяций (микропопуляции) не должны иметь ежегодного прироста первогодков значительно выше или ниже доли погибших птиц. Поскольку к северу число кладок в сезон снижается, для поддержания численности необходимо повышение успешности размножения к северу, что в одних случаях наблюдается (от Южного Урала и Казахстана к Ямалу), в других (от Балтийского моря к Ямалу) – нет. На пространстве лесотундра – субарктические тундры найдено как повышение успешности к северу (чететка, подорожник, теньковка), так и снижение (рюм, краснозобый конек, варакушка, весничка). Факторы смертности – климат и хищники – в Субарктике нестабильны и трудно прогнозируемы, но эмбриональная смертность не значительна и постоянна.

Авторы выражают глубокую благодарность коллегам Н.С. Алексеевой, Ю.А. Тюлькину, Э.А. Поленцу, В.В. Тарасову и другим, принимавшим участие в полевых исследованиях на стационарах в лесотундре и тундре. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., Гилев А.В. Плодовитость воробькообразных птиц (Passeriformes) Приобской лесотундры и полуострова Ямал // Экология. 2019. № 3. С. 217–225.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719030119>
2. Mayfield H.F. Suggestions for calculating nests success // Wilson Bull. 1975. V. 87. № 4. P. 456–466. <http://www.jstor.org/stable/4160682>
3. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 265 с.
4. Шитиков Д.А. Успешность размножения открыто гнездящихся воробышных птиц: межвидовые отличия, временная изменчивость и влияние погодных условий // Зоол. журн. 2019. Т. 98. Вып 12. С. 1408–1419.
<https://doi.org/10.1134/S0044513419120122>
5. Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. Advanced techniques for modeling avian nest survival // Ecology. 2002. V. 83. № 12. P. 3476–3488.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3476:ATFMAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3476:ATFMAN]2.0.CO;2)
6. Капитонов В.И., Черняховский Ф.Б. Воробышные птицы низовьев Лены // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1960. Вып. 3. С. 80–97.
7. Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Рябицев В.К. К популяционной экологии лапландского подорожника на Среднем Ямале. I. Плотность гнездования, плодовитость, успешность размножения, полигиния // Экология. 1992. № 3. С. 50–58.
8. Ricklefs R.E. An analysis of nesting mortality in birds // Smiths Contr. Zool. 1969. V. 9. 119 p.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>
9. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит. 1957. 404 с.
10. Зубцовский Н.Е. Эффективность размножения птиц в Ильменском заповеднике // Экология. 1981. № 2. С. 94–96.
11. Левин А.С., Губин Б.М. Биология птиц интразонального леса. (На примере воробышных в пойме Урала.) Алма-Ата: Наука, 1985. 248 с.
12. Дунаева Т.А., Кучерук В.В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Новая серия. Отд. зоол. 1941. Вып. 4 (19). С. 5–80.
13. Jehl J.R., Hussell D.J. Effects of weather on reproductive success of birds at Churchill, Manitoba // Arctic. 1966. V. 69. P. 185–191.
<https://doi.org/10.14430/arctic3424>
14. Рябицев В.К., Рыжановский В.Н., Шутов С.В. Влияние хищников на эффективность размножения птиц на Ямале при депрессии грызунов // Экология. 1976. № 4. С. 103–104.
15. Рыжановский В.Н. Взаимоотношение чечеток *Acanthis flammea* и дроздов-рябинников *Turdus philomelos* в Нижнем Приобье // Русский. орнитологич. журн. 1999. Экспресс-выпуск 58. С. 9–14.