

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

© 2022 г. В. Н. Рыжановский^а, В. К. Рябицев^{а, *}, А. В. Гилев^а

^аИнститут 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, воробьеобразные 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 яйцекладки, 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 Ink., 1984–2003) и Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

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

* 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*, <i>t</i>	
	Кол-во яиц	$M \pm m, \%$	Кол-во яиц	$M \pm m, \%$	Кол-во яиц	$M \pm m, \%$	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>Philoscopus 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*), горноста́й (*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 наблюдали в 1974, 1986, 1989 гг. [7, 14]. В меньшей мере, но регулярно яйца и птенцы гибнут от горностаев, полевок, поморников (Stercorariidae). 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 “задохлики”) 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 яйца 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 первородков 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 (чечетка, подорожник, теньковка), так и снижение (рюм, краснозобый конек, варакушка, весничка). Факторы смертности — климат и хищники — в Субарктике нестабильны и трудно прогнозируемы, но эмбриональная смертность незначительна 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 воробьеобразных 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 // Willson Bull. 1975. V. 87. № 4. P. 456–466. <http://www.jstor.org/stable/4160682>
3. Пяевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 265 с.
4. Шитиков Д.А. Успешность размножения открыто гнездящихся воробьиных 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. Воробьиные 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. 1. 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 воробьиных 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., Шутков 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 pilaris* в Нижнем Приобье // Русский. орнитол. журн. 1999. Экспресс-выпуск 58. С. 9–14.