

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им.М.В.ЛОМОНОСОВА

Специализированный Совет Д.053.05.34

На правах рукописи

КОВШАРЬ АНАТОЛИЙ ФЕДОРОВИЧ

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЦИКЛЫ ПЕВЧИХ ПТИЦ
В СУБВЫСОКОГОРЬЕ ТЯНЬ-ШАНЯ

(Специальность 03.00.08-Зоология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва. 1979

Работа выполнена в Институте зоологии Академии наук Казахской ССР

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор А.В.Михеев

Доктор биологических наук, профессор В.Е.Флинт

Доктор биологических наук, ст.н.сотрудник Р.Л.Бёме

Ведущее учреждение – Институт эволюционной морфологии и экологии
животных имени А.Н.Северцова АН СССР.

Защита диссертации состоится "14" *марта* 1980 г.
в _____ часов на заседании Специализированного Совета Д.053.05.34
по присуждению ученой степени доктора биологических наук при
Московском государственном университете им. М.В.Ломоносова. отзы-
вы на автореферат просьба направлять по адресу: П17234, Москва
В-234, Ленинские горы, Биологический факультет МГУ, секретарю
Ученого Совета.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического
факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломо-
носова.

Автореферат разослан "24" *марта* 1980 г.

Ученый секретарь Совета

профессор Е.Х.Золотарев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение адаптаций организмов к неблагоприятным условиям среды – одна из наиболее актуальных общебиологических проблем, интерес к которой особенно возрос в наше время интенсивного освоения ранее недоступных территорий нашей планеты. Большое значение для выяснения направлений адаптивного процесса имеет исследование образа жизни животных в районах, где факторы среды постоянно выходят за пределы оптимальных значений – например, в высоких широтах, на аридных территориях или в высокогорьях.

Особо следует подчеркнуть, что полученные при этом знания представляют не только большой теоретический интерес, но и имеют несомненное практическое значение так как дают ключ к освоению высокогорий человеком. О возрастающих масштабах этого освоения в наше время свидетельствуют, в частности, доклады специального полевого собрания XXIII Международного географического конгресса, посвященные изучению верхней границы горных лесов (сборник "Высокогорная геозкология", М., 1976). Есть все основания полагать, что вопросы направленного изменения численности животных в субвысокогорье – дело не столь уж далекого будущего. Между тем горы с их феноменом высотной поясности, являясь резерватом ценнейшего генофонда многих специфических жизненных форм растений и животных, которые в будущем могут быть преадаптированы к новым экологическим условиям, – очень чувствительны к тотальным неблагоприятным воздействиям человека тип ландшафтных и экологических систем. Поэтому горные сообщества требуют особо тщательной, научно обоснованной охраны.

В нашей стране в течение длительного времени изучались в основном физиологические приспособления живых организмов к высокогорным условиям, тогда как поведенческие реакции, которые являются наиболее универсальным механизмом адаптаций на популяционном уровне (Шиллов, 1973) и служат первым этапом приспособления животных (Калабухов, 1950), до сих пор остаются наименее исследованными, особенно у птиц. Этому до самого последнего времени мешала чрезвычайно слабая изученность аутоэкологии птиц в горных условиях. И если анализ основных закономерностей размножения и постэмбрионального развития воробьиных птиц в условиях лесной зоны европейской части СССР был сделан еще 20 лет назад (Мальчевский, 1959), то по горным птицам даже попыток такого анализа в нашей стране до сих пор не предпринималось.

Цель исследования - изучение на массовом, систематически и по обширной программе собранном материале различных сторон биологии размножения птиц в горных условиях, выявление эколого-этологических адаптаций их к размножению в условиях короткого и своеобразного по климату горного лета. Объектом исследования были избраны певчие птицы (отряд Passeriformes, подотряд Oscines), составлявшие основу авифауны гор как по числу видов так и по количеству особей; именно у них приспособления к выращиванию потомства достигли наибольшего совершенства и разнообразия.

Научная новизна работы. Впервые детально, на массовом материале изучена биология размножения многих горных видов птиц, причем для некоторых из них сделаны первые научные описания гнезд, яиц и пуховых птенцов. Применение новейших, в значительной мере оригинальных методик позволило получить качественно новые сведения о размножении птиц в горах. Таковы данные по гнездовому консерватизму и дисперсии, по интенсивности пения, по взаимоотношениям полов, о совмещении процессов линьки и размножения, сведения о выкармливании чужих птенцов и др.

Впервые установлена полицикличность размножения в условиях субвысокогорья и вскрыт ее этологический механизм; показано, что у верхней границы горного леса певчие птицы могут иметь не только два, но даже три успешных репродуктивных цикла в течение одного лета. Анализ индивидуальной и географической изменчивости экологических показателей позволил установить, что в биологии размножения автохтонов субвысокогорья имеется ряд общих черт, отличающих их от более низкогорных или равнинных обитателей. На примере птиц разработана разносторонняя характеристика адаптивности экологических процессов горных экосистем, показаны условия развития и сохранения животного мира и природы горных ландшафтов.

На основании результатов данной работы полоса субвысокогорья (термин предложен автором), характеризующаяся сравнительно мягкой экологической обстановкой и достаточно высокой эффективностью размножения птиц, выделена из состава настоящего высокогорья с его экстремальными условиями.

Практическая значимость. Материалы диссертации могут быть положены в основу мероприятий по охране горной авифауны, а данные о влиянии фактора беспокойства на эффективность гнездования птиц должны учитываться при организации туризма и зон отдыха трудящихся в ок-

рестностях крупных городов и в первую очередь — столицы Казахстана, расположенной в предгорьях Заилийского Алатау. Кроме того, материалы данной работы могут быть использованы в практике преподавания зоологии в вузе и школе.

Внедрение. Грактическое применение материалы настоящей работы нашли в использовании их при написании региональной сводки "Птицы Казахстана", в Ш, IV и V томах которой ряд очерков написан преимущественно по материалам автора. Материалы данной работы составляют основу очерков по райской мухоловке и синей птице в "Красной книге Казахской ССР" (Алма-Ата, 1978), а расписная синичка включена в эту книгу по нашей рекомендации (Ковшарь, 1977е).

Материалы диссертации в течение ряда лет используются автором при чтении спецкурса "Орнитология" в Казахском государственном университете им. С.М.Кирова, а по предложенной нами программе и методике аутоэкологических исследований проходят производственную и преддипломную практику студенты биологических факультетов Казахского и Карагандинского университетов. Решением кафедры зоологии Казахского государственного университета книга "Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня" (1979) включена в состав учебных пособий для прохождения практики студентов II-IV курсов. Та же книга рекомендована Казахским филиалом НИИ содержания и методов обучения АН СССР как пособие для проведения уроков по теме "Класс птицы" а также для внеклассной работы учителям биологии средних школ, расположенных в предгорной зоне Тянь-Шаня.

Разработанная нами система методических приемов прижизненного изучения биологии размножения певчих птиц ряд лет используется в заповедниках Казахстана, она одобрена Всесоюзным совещанием-семинаром "Экология гнездования птиц и методы ее изучения" (Самарканд, май 1979 г.) и рекомендована к широкому внедрению в практику полевых орнитологических исследований (резюльция совещания, п.2).

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на Ш, IV, V, VI и VII Всесоюзных орнитологических конференциях (Львов, 1962; Алма-Ата, 1965; Ашхабад, 1969; Москва, 1974; Черкассы, 1977) и на Второй всесоюзной конференции по миграциям птиц (Алма-Ата, 1978).

Основные положения диссертации доложены на Вторых чтениях памяти акад. М.А.Мензбира (Ленинград, январь 1979 г.) и на Всесоюзном совещании-семинаре "Экология гнездования птиц и методы ее изучения" (Самарканд, май 1979 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 69 работ общим объемом 80,2 п.л., в том числе две монографии: Птицы Таласского Алатау (объем 35,6 п.л.) и Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (объем 19,8 п.л.).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 10 глав и выводов. Объем ее - 404 страницы машинописи, в том числе: текстовая часть - 239, иллюстрация (40) - 35, таблицы (71) - 83, список литературы (578 названий, в том числе 199 на иностранных языках) - 47 страниц. Приложение, объемом 618 страниц машинописи, содержит очерки 46 видов с 52 иллюстрациями и 162 таблицами.

Материал и методика. Работа проводилась стационарно в трех хребтах Тянь-Шаня: Таласском Алатау (1959-1966 гг.), Кунгей-Алатау (1968 г.) и Заилийском Алатау (1967, 1971-1978 гг.). В Таласском Алатау наблюдения проводили с мая по август, в Кунгей-Алатау - с 10 июня по 7 июля 1968 г., в Заилийском Алатау - ежегодно с начала апреля до сентября, а также периодически с сентября по март.

Основная часть материалов собрана в Заилийском Алатау, где найдено и описано свыше 2500 гнезд 38 видов певчих птиц, проведено около 3000 часов наблюдений за деятельностью птиц на разных фазах репродуктивного цикла, получено более 2500 проб пищи птенцов, окольцовано на гнездах свыше 5000 птиц, в том числе помечено цветными метками около 3700. В Таласском Алатау осмотрено около 800 гнезд, в Кунгей-Алатау - около 50. Все эти сведения получены лично автором с помощниками: А.С.Левиним, В.В.Лопатыным, Б.П.Жуйко, Р.Г.Пфейфером, О.В.Беляловым и др. Кроме того, Э.И.Гаврилов, М.А.Кузьмина и Э.Ф.Родионов сообщили сведения о 625 гнездах, обнаруженных в Заилийском Алатау в 1964-1967 гг., а А.А.Ивашенко и Б.М.Губян - сведения о 348 гнездах, осмотренных в Таласском Алатау в 1967-1973 гг.

Наиболее характерная черта применяемых методов - прижизненное изучение объектов. Использованы в основном общепринятые методики полевых зоологических исследований (Новиков, 1953), часть из которых была несколько изменена, а некоторые разработаны заново. Основными требованиями к наблюдениям были достоверность и многократность, без которых невозможно установить типичность того или иного явления.

Регулярные наблюдения у гнезд проводились обычно с 6 до 10 час, в необходимых случаях также с рассвета до заката, обычно с 5 до 21 часа (учетчики сменялись через каждые 4 часа). Для определения времени пробуждения птиц в 1975 г. раз в 15 дней делались ночные дежур-

ства одновременно в 4-5 точках. Частота посещений жилых гнезд зависела от целей и определялась для каждого случая индивидуально, с учетом двух противоположных требований: получение максимальной информации от каждого гнезда и сведение к минимуму фактора беспокойства. Для количественной характеристики пения птиц предложена оригинальная методика выявления двух показателей - вокальной активности и интенсивности пения (Ковшарь, 1977в). При установлении последнего показателя за основу взят принцип подсчета числа песен в единицу времени (Новиков, 1949), но подсчет велся не суммарно, а индивидуально для каждого поющего самца.

Впервые на Тянь-Шане было широко применено индивидуальное мечение птиц при помощи ножных меток из цветного целлулоида. Была разработана оригинальная система изготовления и применения этих меток, позволяющая до рассмотрения цветowych компонентов метки различать птиц по полу и возрасту (Ковшарь, 1976в). В некоторых случаях птиц окрашивали спиртовым раствором родамина и пикриновой кислоты (Рахилин, 1960). Описание пухового наряда птенцов производили по общепринятой схеме (Нейфельдт, 1970). Пробы пищи брали по методу л татур (Мальчевский, Кадочников, 1953), а у зерноядных - по упрощенному способу, без перевязок (Ковшарь, 1962). Для накладывания лигатур применялась мягкая проволочка в полихлорвиниловой изоляции сечением 0,5-1 мм, гораздо более удобная в обращении, чем нитка. Гнезда взвешивались по фракциям на весах ВЛТК-500 в воздушно-сухом состоянии. Основной документацией являлась гнездовая карточка, форма которой разработана проф. И.А. Долгушиным в 1964 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Условия гнездования птиц

Наиболее характерной особенностью горных территорий является высотная поясность. На северных склонах Заилийского Алатау она выражена настолько ярко, что может быть использована в качестве классического примера. Безлесные, в значительной степени освоенные предгорья на высоте 1100-1200 м над уровнем моря уступают место лиственному лесу, который с 1400-1600 м сменяют еловые леса, простиравшиеся до 2700-2800; выше расположен пояс арчового стланика и субальпийских лугов, переходящих на высоте около 3000-3100 м в лужайки и скалы альпийского пояса, которые выше снеговой линии венча-

от фирновых поля и ледники. Несмотря на кажущуюся четкость, границы высотных поясов очень извилисты, постепенны и могут составлять переходную полосу шириной до 300-400 м. Особенно нерезка верхняя граница леса, где наблюдается довольно глубокое взаимопроникновение основных элементов двух соседних поясов - елового леса и арчового стланика.

Этот постепенный переход от леса к настоящему высокогорью, лишенному какой бы то ни было древесно-кустарниковой растительности, занимает не только весь субальпийский пояс, но и верхнюю часть лесного - с той высоты, до которой в него проникает арча и связанные с ней растения и животные. Для обозначения данной переходной полосы предложен термин "субвысокогорье" (Ковшарь, 1977а), который наиболее близок к схеме высотной ярусности гор: "предгорье - среднегорье - высокогорье" (Исаченко, 1965). Основу ландшафта в субвысокогорье Северного и многих хребтов Центрального и Внутреннего Тянь-Шаня представляет смесь еловых редколесий с зарослями кустарниковой арчи, а также луговые и каменистые участки. В Западном Тянь-Шане субвысокогорье представлено ксерофитными арчовыми редколесьями с обилием листовенных кустарников, зарослями стелющейся арчи, остепненными субальпийскими лугами и чисто-степными участками с каменистыми обнажениями.

Весна и лето в субвысокогорье характеризуются прежде всего поздними сроками: переход через 0° средней суточной температуры воздуха здесь происходит примерно на месяц позже, чем в предгорьях (но на две-три недели раньше, чем в альпийском поясе). На уровне Большого Алматинского озера (Заилийский Алатау, 2500 м над ур.м.) средняя температура июня (9,1°) ниже, чем средняя температура апреля (10,5°) на уровне г.Алма-Аты (848 м над ур.м.). В то же время у верхней границы леса довольно мягкий температурный режим, здесь наименьшие на всем вертикальном профиле суточные колебания температур. Осадков в субвысокогорье выпадает почти вдвое больше, чем в предгорьях, кроме того дожди и даже снегопады в горах захватывают не только весну, но и значительную часть лета. В период гнездования птиц, с апреля по август, более половины дней (в среднем 59,1%) бывает с осадками. В целом метеорологические условия периода гнездования птиц у верхней границы леса, несмотря на все их своеобразие, нельзя назвать экстремальными. Предложенный термин "субвысокогорье" подчеркивает самостоятельность и своеобразие этой высотной полосы.

Летний комплекс певчих птиц, его формирование и распад

В высотных пределах субвысокогорья отмечено на гнездовье 74 вида

или более половины всех видов гнездящихся в Тянь-Шане певчих птиц. Наиболее богато представлены лесные и кустарниковые птицы (36 видов, или 49,9%), луговые и околоводные составляют 17,2%, столько же - обитатели каменистых обнажений; пустынно-степные виды (15%) характерны в основном для безлесных хребтов. В субвысокогорье хребтов с хорошо выраженными ельниками древесно-кустарниковые птицы вместе с луговыми составляют 63,4-72,7%, тогда как обитатели каменистых обнажений и пустынно-степные - всего 15,9-26,9%. Иные соотношения лесо-луговых видов и птиц сухих открытых пространств в хребтах Западного Тянь-Шаня: в Таласском Алатау 50% : 40%, в Чаткальском хребте 43,9% : 43,9%. Кроме того, в самом смешанном древесно-кустарниковом комплексе преобладают уже не лесные, а кустарниковые птицы. Это в полной мере отражает кустарниково-парковый характер высокоствольных арчевников.

Комплекс певчих птиц субвысокогорья гетерогенный не только в экологическом, но и в историческом плане. Для целей сравнительного анализа мы делим его на три группы, которые условно называем высокогорной, субвысокогорной и низкогорной; последняя делится на две подгруппы - собственно низкогорная и равнинная. Из обитателей высокогорья в вертикальных пределах субвысокогорья постоянно гнездятся всего два вида - горный конек и гималайская завирушка, оба не ниже 2800 м. К собственно субвысокогорным видам, составляющим ядро комплекса, относится 9 видов: бледная завирушка, черногрудая краснотелка, красноспинная горихвостка, расписная синичка, индийская пеночка, красношапочный и гималайский вьюрки, арчовый дубонос и арчовая чечевица. К низкогорным мы отнесли птиц, находящихся в субвысокогорье верхнюю границу своего высотного распространения. Часть из них - настоящие горные птицы (подгруппа III-а: синяя птица, бурая и обыкновенная оляпка, горная трясогузка и др.), остальные - широко распространенные виды, обитающие также далеко за пределами гор (подгруппа III-б: лесной конек, крапирник, деряба, черный дрозд, пищуха и др.). Существенно, что большинство равнинных видов (подгруппа III-б) образует в Тянь-Шане местные подвиды, что свидетельствует об относительной давности проникновения их в горные районы.

Формирование летнего орнитологического комплекса в субвысокогорье длится 70-80 дней, со второй декады марта до конца мая. Примерно столько же времени длится обратный процесс - с начала августа до конца второй декады октября. Основной пролет птиц и весной и осенью проходит на фоне почти полного гнездового комплекса: весной

- после прилета основной части гнездящихся видов, осенью - до их отлета. Летний аспект авифауны существует всего два месяца - с начала июня до первых чисел августа. Занимая 16% годового цикла, он значительно короче не только зимнего (40%), но и весеннего и осеннего миграционных (по 22%). Однако период размножения певчих птиц длится около 130 дней, т.е. по крайней мере вдвое дольше времени существования летнего аспекта фауны. Размножение начинается с середины периода весенних миграций, а заканчивается, когда осенний пролет идет уже полным ходом. Подобное наложение двух процессов - размножения и миграций - свойственно не только для гор, но в субвысокогорье это явление выражено особенно резко и имеет большое значение в условиях короткого горного лета.

Пение и образование пар

Наши наблюдения подтверждают верность мультифункциональной концепции пения птиц (Симкин, 1972а) при условии, что ведущей функцией песни является привлечение самки, информации о готовности данного самца вступить в размножение. Отмечена значительная вариативность песен у большинства видов, наличие определенного репертуара у каждого самца, причем частота использования тех или иных вариантов времени от времени меняется.

Регулярное пение птиц длится в субвысокогорье 4-5 месяцев, начиная с середины марта. Большинство видов прекращает петь в первой половине июля, и только обыкновенная чечевичка, пеночки и завирушки заканчивают пение во второй половине августа. Суточная продолжительность вокальной активности - около 16 час, что на 1-2 часа меньше, чем в лесной зоне европейской части СССР (Промптов, 1940; Новиков, 1949; Мальчевский, 1959 и др.).

Максимальная интенсивность пения в ряде случаев не ниже, чем у тех же видов в равнинной части их ареала: у лесного конька - 453 песни в час, у обыкновенной горихвостки - до 535. Интенсивность пения тесно связана с фазой репродуктивного цикла (Ковшарь, 1977в) и может являться ее показателем. Несмотря на имеющиеся индивидуальные различия, у каждого вида свой сезонный ритм изменений интенсивности пения, что необходимо иметь в виду при проведении количественных учетов птиц по голосам.

Взаимоотношения полов оказались гораздо сложнее, чем принято считать. Различные представители одного вида, в зависимости от об-

стоятельств, показывают примеры то удивительной привязанности членов пары, то не менее удивительного непостоянства. Сохранение пары на следующий год наблюдали у 7 видов: обыкновенной и бурой оляпок, бледной завирушки, зарнички, джунгарской гайтки, москочки и арчового дубоноса. Как правило, пара сохраняется в течение сезона при всех повторных гнездованиях, но нередки случаи замены партнера уже после первого гнездования, особенно неудачного. У бледной завирушки и обыкновенной горихвостки отмечена полигиния.

Некоторые черты гнездовой биологии

Гнездовой консерватизм и дисперсия. Наблюдениями за 3707 помеченными птицами 25 видов (746 взрослых самцов, 628 самок и 2333 птенца) установлено, что явление гнездового консерватизма почти в одинаковой мере свойственно оседлым и перелетным видам. Среди первых в наибольшей степени оно выражено у бледной завирушки (48,4% взрослых особей и 8,2% молодых), арчовой чечевицы (47,3% взрослых и менее чем 0,1% молодых), арчового дубоноса (37,5% и 7,5%); среди перелетных - у мас: дровяной трясогузки (62,5 и 8,0%), горной трясогузки (40,0 и 1,3%) и зарнички (28 и 6%). Молодняк возвращается на места своего рождения в среднем в 5-6 раз реже, чем взрослые птицы - на места прошлогоднего гнездования.

Среди взрослых птиц у большинства видов самцы возвращаются гораздо чаще, чем самки. Особенно показательны в этом отношении горная и маскированная трясогузки, лесной конек, обыкновенная горихвостка, арчовый дубонос. У большинства исследованных видов взрослые птицы гнездятся не далее 100-200 м от своих прошлогодних гнезд. (75% случаев) тогда как возвратившийся молодняк чаще всего (83,5% случаев) поселяется в 300-1000 м от места рождения. При этом нередко происходят значительные смещения по вертикали, что способствует генному обмену между сообществами на разных высотах. Есть все основания полагать, что установление территориальных связей молодых птиц происходит во время послегнездовых кочевок, поскольку масштабы этих кочевок совпадают с мерой дисперсности при первом гнездовании.

Расположение гнезд. Анализ сведений о 2540 гнездах 38 видов певчих птиц из субвысокогорья Зайлийского Алатау показал, что на древесно-кустарниковой растительности обнаружено 1102 (43,4%) гнезд 21 вида, чуть больше гнезд - 1227 (48,3%) - располагалось на земле, где гнездится половина всех населяющих субвысокогорье видов птиц. На ска-

лах и в камнях найдено 3,5% гнезд (10 видов), в сооружениях человека - 4,5% (11 видов) и всего 6 гнезд двух видов птиц помещались на травянистых растениях. На ели тьянь-шаньской располагалось 756 из 760 гнезд, найденных на деревьях (99,7%), причем 66,7% из них помещались на старых деревьях, тогда как в таежных лесах севера европейской части СССР преобладает гнездование на еловом подрасте (Мальчевский, 1959; Зимин, 1974). Подавляющее большинство гнездящихся на земле птиц помещает свои гнезда под прикрытием, которым чаще всего служат камни. Наземное гнездование древесно-кустарниковых птиц для субвысокогорья не характерно.

Важным моментом в распределении гнезд является экспозиция склона, влияние которой может быть как прямым (степень освещенности и обогрева самого гнезда) так и косвенным (различия в растительности). В субвысокогорье Заилийского Алатау певчие птицы предпочитают для устройства гнезд склоны, ориентированные на восточную часть горизонта, что прослеживается как на кустарниковых так и на наземногнездящихся видах. Наиболее заметно это при раннем гнездовании. Та же тенденция наблюдается и в ориентировке самого гнезда или входа в него.

Как показали наблюдения за мечеными птицами, пластичность гнездовых инстинктов присуща не только популяции, но и отдельной особи: одна самка способна воспроизвести все способы устройства гнезда, известные для данной популяции. Так, самка бледной завирушки за три сезона 4 раза гнездилась под крышей дома, 5 раз - на елях и по одному разу - в камнях и на кусте арчи.

Изучая старые гнезда после вылета или гибели выводка, мы отметили 63 случая повторного гнездования в 47 местах представителей 17 видов певчих птиц. Подобные факты обычно приводят в качестве примеров гнездового консерватизма, но в действительности они свидетельствуют не столько о консерватизме, сколько о совпадении требований к месту гнездования у разных птиц: только в 21% случаев на старом месте загнездилась та же пара, еще в 16% случаев один из партнеров был прежний. В 30% случаев оба партнера были новыми, а в 21% прошлогоднее место занимали представители другого вида: после бледной завирушки - черногорлая, после зеленой пеночки - седоголовая горихвостка и т.д. Приведенные факты свидетельствуют о большой пластичности гнездостроительных инстинктов у певчих птиц в субвысокогорье.

Материал гнезд. Анализ материала 700 гнезд 25 видов певчих птиц из субвысокогорья Зайлийского Алатау показал, что наиболее постоянными их компонентами являются травянистые растения и в первую очередь стебли и листья злаков, встреченные почти во всех гнездах; затем следуют: разнотравье, мох, веточки деревьев и кустарников, корешки, полосы луба и коры деревьев и кустарников. Очень варьирует встречаемость утепляющих материалов - шерсти, волоса, пуха и перьев. Наиболее утеплены гнезда, расположенные либо в кронах деревьев и кустарников, либо в дуплах и пустотах под крышами домов; слабо утеплены наземные гнезда. Эта тенденция достаточно хорошо прослеживается даже в пределах одного вида - бледной завирушки, устраивающей гнезда наиболее разнообразно: под крышами домов в них в среднем по II,2 г шерсти в лотке, на елях - 7,5, на арче - 6,2, на земле - 4,1 г. По-видимому, это связано с более мягким температурным режимом у поверхности земли.

Принято считать, что гнезда ранних кладок утеплены гораздо больше, чем поздних. В действительности наблюдается лишь слабая тенденция к уменьшению теплой выстилки и общего веса поздних гнезд. По-видимому, утепление гнезда имеет намного меньшее функциональное значение, чем режим пребывания на гнезде самки, насиживающей кладку или обогревающей птенцов.

Количественная и качественная характеристика кормов гнездовых птенцов. Общее количество получаемого птенцами корма зависит от частоты приноса его родителями и от величины разовой порции. Для выяснения частоты кормления птенцов проведены наблюдения в течение 213 часов у 184 гнезд 38 видов певчих птиц. Подтвердились принципиальные различия в частоте кормления птенцов у насекомоядных и зерноядных птиц. Если первые приносят сравнительно небольшие порции корма, которые отдают одному-двум, редко - большому числу птенцов, то растительноядные приносят, как правило, помногу корма, который распределяется между всеми птенцами. При этом нередко одного приноса корма хватает на несколько кормлений, что и делает обогревающая птенцов самка в отсутствие самца, собирающего в это время новый запас корма. Поэтому корм приносится редко - один раз в час, а то и в полтора, независимо от количества птенцов в выводке и их возраста. Особенно заметно это у видов, имеющих подъязычные мешки для переноса большого количества мелких семян - гималайского вьюрка, краснокрылого чече-

вичника и др. (Ковшарь, Некрасов, 1965), у которых количество приносимой пищи регулируется степенью наполнения этих мешков.

У насекомоядных птиц частота прилетов с кормом является показателем интенсивности кормления птенцов. Она зависит от многих причин: количества птенцов в выводке, их возраста, величины разовой порции, погодных условий. Повторные наблюдения над одними и теми же птенцами показали, что наиболее заметный подъем интенсивности кормления происходит в первую неделю, а за все время пребывания птенцов в гнезде она увеличивается в среднем в полтора-два раза. Налицо обратная зависимость частоты прилетов от величины разовой порции корма. Так, зарничка, которая выкармливает птенцов мелкими объектами (тли, двукрылые), прилетает к гнезду до 791 раза в день, тогда как близкий вид - зеленая пеночка, имеющая примерно тот же спектр питания, но приносящая большие порции, кормит птенцов реже.

Гораздо меньше на частоту кормления влияет величина выводка. Несмотря на то, что здесь наблюдается прямая зависимость, рост интенсивности кормления, как правило, отстает от увеличения выводка и в результате в больших выводках на долю каждого птенца приходится в среднем меньше корма, чем в маленьких. Это свидетельствует об ограниченных возможностях увеличения выводка в субвысокогорье.

Суточная продолжительность выкармливания птенцов - около 16 часов. В этой краткости периода суточной активности и состоит важнейшее отличие Тянь-Шаня и других южных гор от северных аналогов высокогорья и субвысокогорья - тундры, лесотундры и таежных районов - где суточная активность птиц гораздо продолжительнее (Новиков, 1949; Касаткин, 1963; Данилов, 1966 и др.). Характернейшей особенностью дневного режима кормления птенцов является его равномерность, что может быть сопоставлено с плавным ходом температуры в течение дня в субвысокогорье. Погодные условия влияют не столько на общее число кормлений, сколько на распределение их в течение дня.

Качественный состав пищи гнездовых птенцов в условиях субвысокогорья весьма разнообразен, но основу его у насекомоядных птиц составляют представители 6 отрядов насекомых: двукрылые (Diptera), чешуекрылые (Lepidoptera), равнокрылые хоботные (Homoptera), перепончатокрылые (Hymenoptera), жуки (Coleoptera) и клопы (Heteroptera) - все вместе 83,7%. Из них наиболее важны двукрылые, чешуекрылые и равнокрылые хоботные. Среди представителей 31 семейства двукрылых более четверти по количеству экземпляров составляют ко-

марь-долгоножки (*Tipulidae*), отмеченные в питании почти всех насекомоядных птиц. Чешуекрылые на 40% представлены гусеницами пядениц, на втором месте - совки (*Noctuidae* - 26,9%, в основном имаго), на третьем - гусеницы коконопрядов (*Nymphalidae* - 12,6%), на четвертом - белянки (*Pieridae* - 9,9%); на долю представителей остальных 14 семейств приходится всего 10,6%. Равнокрылые хоботные представлены в основном тлями (*Aphididae*). Это чрезвычайно характерный компонент пищи птенцов двух видов завирушек (бледной и черногорлой) и двух видов пеночек (зеленой и зарнички), у которых они составляют соответственно 34,4-56,1% и 30,6-46,7% пищевых объектов.

Различия в составе корма отдельных видов обусловлены в основном тремя причинами: разной экологической обстановкой, способами добывания корма и календарными сроками гнездования.

Продолжительность репродуктивного цикла и его фаз

Репродуктивный цикл пары птиц начинается с постройки гнезда и заканчивается переходом молодняка к самостоятельному добыванию корма. Он включает следующие фазы: строительство гнезда, период между окончанием постройки и началом откладки яиц, откладку яиц, насиживание яиц, выкармливание птенцов в гнезде и подкормку вылетевшего выводка. Первые пять фаз принято называть гнездовым периодом.

Появление первого яйца, на наш взгляд, делит гнездовой период на две неравнозначные части, которые можно назвать подготовительной и основной. В сущности, только с появлением в гнезде содержимого оно становится жильем в полном смысле этого слова, а сам процесс размножения становится непрерывным, строго регламентированным во времени.

Наши наблюдения показали, что продолжительность подготовительной части гнездового периода и непосредственно связанного с ней выбора места для гнезда зависит от календарных сроков размножения: при позднем гнездовании она заметно сокращается. Так, если в апреле и начале мая трясогузки, горихвостки или завирушки на выбор места для гнезда тратят недели, то в июне-июле - считанные дни, а иногда - даже часы. Есть основания полагать, что некоторые полициклично размножающиеся птицы перед первым гнездованием выбирают удобные для гнезд места на весь предстоящий сезон.

У большинства видов с растянутым периодом размножения второе гнездо строится в полтора-два раза быстрее, чем первое (данные по

115 гнездам 20 видов птиц). Одной из причин растянутости строительства ранних гнезд могут быть плохие погодные условия в этот период (похолодания, дожди, снегопады), но главной причиной является, на наш взгляд, слабая эндогенная стимуляция самок, о чем свидетельствует прямая связь между продолжительностью постройки и длительностью паузы перед началом кладки. Резкое сокращение продолжительности строительства и полное исчезновение паузы перед откладкой первого яйца при позднем гнездовании (нередко яйца откладываются даже в недостроенные гнезда) практически не зависят от погодных условий, что свидетельствует о превалировании эндогенной стимуляции над экзогенной.

Общая продолжительность гнездового периода, установленная у 121 пары птиц, относящихся к 22 видам, колеблется от одного до полутора месяцев, причем при раннем гнездовании величина ее гораздо больше, чем при позднем. Послегнездовая фаза репродуктивного цикла у большинства видов занимает около двух недель и только у некоторых растительноядных видов стенофагов (например, арчовый дубонос) — около двух месяцев. Весь репродуктивный цикл продолжается около полутора-двух месяцев. При такой большой длительности его в условиях короткого лета любое сокращение гнездового периода при повторном гнездовании имеет несомненное адаптивное значение.

Сроки размножения и число репродуктивных циклов

Анализ сведений о 2565 гнездах 38 видов певчих птиц в Заилийском Алатау и 1959 гнездах 56 видов в Таласском Алатау подтвердил наше предварительное заключение о закономерном запаздывании сроков гнездования с абсолютной высотой в пределах одного хребта (Ковшарь, 1966а, 1974г). В субвысокогорье Заилийского Алатау начало кладки растянуто с середины апреля (черная ворона, дрозды) до первой декады сентября (клест-еловик, арчовый дубонос), но основная масса птиц, как и в Таласском Алатау, начинает гнездиться в мае и июне. Наблюдения, проведенные в 1976 г. одновременно у верхней и нижней границ пояса елового леса (Большое Алматинское ущелье, 1500 и 2500 м над ур.м.), показали, что размножение началось внизу на 20 дней раньше, и основная масса пар приступила к откладке яиц в мае, тогда как в субвысокогорье — в июне.

Зависимость сроков гнездования от экспозиции склона достаточно

хорошо выражена у гнездящихся на земле лесного конька и красноспинной горихвостки, но совсем не прослеживается у черногрудой красншейки, зарнички и гималайского вьюрка.

Погодные условия данного сезона неодинаково влияют на сроки гнездования даже систематически близких видов птиц. Так, красноспинная горихвостка, бледная завирушка и пеночка-зарничка очень резко изменили сроки гнездования в жаркие и засушливые 1973 и 1974 годы, а седоголовая горихвостка, черногорлая завирушка и зеленая пеночка - почти не изменили. Можно полагать, что первые три вида как более высокогорные полнее использовали возможности указанных лет для полициклического размножения.

Как известно, в течение последних 20 лет в нашей литературе господствовало мнение о невозможности двух репродуктивных циклов у певчих птиц в горных условиях. Первые документальные подтверждения двух репродуктивных циклов у певчих птиц в Тянь-Шане были получены в конце 60-х гг. (Гаврилов, Ковшарь, 1968; Родюнов, 1968), когда удалось установить наличие двух кладок у крапивника, черногрудой красншейки, маскированной и горной трясогузок в Заливском Алатау на высоте 2500-2700 м над ур.м. В 1971-1975 гг. мы наблюдали 51 случай двух репродуктивных циклов у меченных пар 10 видов певчих птиц, причем для арчового дубоноса, бледной завирушки, зарнички, красноспинной и седоголовой горихвосток двухкратное гнездование было установлено впервые (Ковшарь, 1977д). Судя по довольно большому числу зарегистрированных случаев, двухкратное гнездование - обычное явление у населяющих субвысокогорье певчих птиц, это свойственно по крайней мере половине обитающих здесь видов.

На высоте 2500 м над ур.м. возможны даже три успешных цикла размножения в один сезон (Ковшарь, 1975), что наблюдали мы у бледной завирушки и красноспинной горихвостки, причем самка бледной завирушки в 1973 и 1974 гг. возобновляла неудачный третий цикл (первый раз - на стадии кладки, второй - после гибели полуоперенных птенцов) и успешно выводила птенцов третьего выводка. По времени с 27 апреля по 5 сентября 1974 г. эта самка вполне уложилась в четыре репродуктивных цикла (птенцы третьей кладки погибли уже полуоперенными, а именно при таком их возрасте завирушки начинают строить гнездо под третью кладку). Тот факт, что все самки, имевшие по три репродуктивных цикла, начинали первое гнездование в те же сроки, что и другие особи данного вида, свидетельствует о нор-

мальности трех репродуктивных циклов у бледной завирушки в благоприятные годы.

Некоторые эколого-этологические адаптации
к размножению в условиях короткого лета

Разделение функций между самцом и самкой на разных фазах репродуктивного цикла. Как показали наблюдения в Зайлиском Алатау, экономия времени при полициклическом размножении осуществляется по двум основным направлениям: сокращение продолжительности подготовительной части нового гнездового периода и наложение ее на послегнездовую фазу предыдущего репродуктивного цикла. Так, самка бледной завирушки начинает строить гнездо для второй кладки уже через день-два после вылета птенцов первого выводка, которых еще минимум две недели кормит самец; гнездо для третьей кладки самка начинает строить при полуоперенных птенцах, в день вылета которых она уже сносит первое яйцо третьей кладки. Еще показательнее совмещение двух циклов у арчового дубоноса, у которого самец кормит одновременно летающих молодых первого выводка, только что вылупившихся птенцов второго и обогревающую их самку. Без такого совмещения два репродуктивных цикла у этого вида со столь длительным периодом докармливания молодняка были бы невозможны.

Наши наблюдения показывают, что на разных фазах репродуктивного цикла функции партнеров неодинаковы. Так, самцы, как правило, проявляют большую активность в осмотре подходящего места для гнезда, но право окончательного выбора обычно принадлежит самкам. В период строительства основная функция самца - охрана работающей самки, при насиживании - охрана гнезда и его ближайшего окружения, а сразу же после вылупления птенцов - их кормление (а у ряда видов самцы кормят и обогревающих птенцов самок). Наиболее высокая активность (до 84-86% прилетов за день у отдельных видов) свойственна самцам при выкармливании пуховых птенцов в первые 5 дней их жизни; впоследствии, вплоть до вылета птенцов, средняя доля участия самцов в их кормлении равна примерно 43%. Вылетевших птенцов первого выводка у полициклических видов выкармливает в основном или исключительно самец, что освобождает самку для следующего репродуктивного цикла.

Все это позволяет несколько по-новому взглянуть на роль самцов в воспитании потомства: на последнем этапе гнездования инстинкт

кормления птенцов развит у них в общем сильнее, чем у самок, у которых он обусловлен потребностью строить новое гнездо и откладывать следующую кладку. В пользу этого свидетельствует и кормление самцами ряда видов чужих птенцов (Ковшарь, 1979б).

Частичное совмещение сроков размножения и линьки. В Заилийском Алатау мы наблюдали 42 случая линьки взрослых птиц при выкармливании гнездовых птенцов у 7 видов певчих птиц: горной трясогузки, красноспинной горихвостки, седоголовой горихвостки, зарнички, зеленой пеночки и арчового дубоноса (Ковшарь, 1977г). В 30 случаях линяли самцы и в 12 — самки, которые начинают смену оперения обычно позже самцов. В Таласском Алатау аналогичные факты отмечены у горного конька и горихвостки-чернушки (Губин, Губина, 1976; Губин, Немков, 1976). Само явление совмещения линьки с окончанием репродуктивного цикла можно рассматривать как адаптацию к короткому лету, по аналогии с такой же адаптацией у субарктических певчих птиц (Блументаль, Зимин, 1966; Наукиоја, 1971).

Потенциальная и реальная плодовитость

Анализ сведений о 1250 гнездах с полными кладками и 839 гнездах с птенцами из пределов субвысокогорья Заилийского Алатау подтвердил наличие гипсоморфного эффекта в размножении некоторых широко распространённых видов насекомоядных птиц (Степанян, 1959, 1970; Ковшарь, 1971), о чем несколько подробнее сказано в следующей главе. Здесь уместно лишь напомнить, что при сравнении данных по Тянь-Шаню и северным районам европейской части СССР причиной наблюдающихся различий служит не только абсолютная высота, но и географическая широта, непосредственно связанная с длиной светового дня.

Принято считать, что у воробьиных птиц наиболее ранняя кладка является и самой крупной. Особенно утвердилось такое представление в фаунистических сводках, где чаще всего небольшие кладки относят к повторным, взамен утраченных. Лишь сравнительно недавно появилось указание (Perrins, 1970), что у полициклических видов наиболее продуктивна середина гнездового периода. В субвысокогорье лишь у некоторых, в основном поздно гнездящихся видов (пеночек, чечевич), а из рано гнездящихся — у трясогузковых и черногрудой красншейки средняя величина кладки наибольшая в начале сезона размножения. У дроздов, завирушек, горихвосток и некоторых других птиц первые кладки явно меньше отложенных в середине сезона размножения, причем

только у дерабы это увеличение происходит в мае, у остальных - в июне. В связи с этим у ряда видов вторая и повторная кладки бывают больше первой, что подтверждают и наблюдения над помеченными самками: из 49 случаев вторых репродуктивных циклов величина второй кладки уменьшилась по сравнению с первой только в 15 (30,6%), в остальных 34 случаях она либо равнялась первой (36,8%) либо была больше ее (32,6%). Аналогичные результаты получены при сравнении первых и возобновленных кладок: в 7 случаях из 23 (30,4%) вновь отложенная кладка оказалась большей, чем утраченная, в 12 случаях (52,2%) - равной ей и только в четырех (17,4%) - меньшей. Очевидно для перечисленных видов оптимальным временем откладки яиц является июнь, а то, что все они начинают гнездиться гораздо раньше (в начале мая и даже в конце апреля), следует рассматривать как приспособление к максимальному использованию летнего времени.

Количество яиц, которое откладывает одна самка, характеризует потенциальную плодовитость. Реальную плодовитость правильнее всего было бы выразить количеством половозрелых молодых особей, выращенных одной парой. Однако поскольку получение точных данных о смертности птенцов после вылета их из гнезда пока невозможно, принято вычислять показатель успешности гнездования, который выражается отношением количества покинувших гнездо птенцов к общему количеству отложенных яиц. В Заилийском Алатау в 1094 гнездах было снесено 4916 яиц, из которых вылупилось 3625 (73,7%), а покинули гнезда 2708 (56,1%) птенцов. Как видно, общий показатель такой же, как в условиях лесной зоны европейской части СССР (Мальчевский, 1959; Мешков, Урядова, 1967). Наиболее высока успешность гнездования у крапивника, маскированной трясогузки и гималайского вьюрка (у всех этих видов гнезда надежно запрятаны), наименьшая - у льюрковых и особенно у клеста-еловика, у которого только 16% отложенных яиц дает слетков.

Общий показатель эмбриональной смертности (неоплодотворенные яйца и с погибшими эмбрионами) примерно такой же, как в европейской части СССР - 4,6% (в 1207 гнездах было 5355 птенцов и 257 яиц, из которых птенцы не вылупились). Зависимости его от погодных условий года, величины кладки и сроков гнездования не обнаружено. Эмбриональная смертность составляет всего 16% общего отхода яиц, остальное приходится на разорение гнезд хищниками. Именно гибель гнезд, т.е. кладок и выводков целиком, а не отдельных яиц или птенцов, оказывает решающее влияние на общий успех размноже-

ния. Хищники уничтожают содержимое 29,3% жилых гнезд, или 75,7% от числа всех погибших. Отмечена некоторая тенденция к уменьшению процента гибели гнезд в середине сезона размножения, что вместе с увеличением кладки в июне может свидетельствовать об оптимальности сроков второго репродуктивного цикла.

Особо следует отметить роль фактора беспокойства в условиях субвысокогорья. Она не ограничивается только наводкой на цель хищника, хотя это один из наиболее существенных итогов действия данного фактора. Время обогрева самкой кладки или птенцов в условиях низких температур и постоянных осадков точно сбалансировано с этими неблагоприятными условиями, здесь нет никаких допусков: стоит нарушить этот баланс и кладка или птенцы погибнут (в работе рассматриваются конкретные примеры). Поэтому в субвысокогорье фактор беспокойства играет гораздо большую отрицательную роль, чем при более мягком климате, например, в лесах европейской части СССР.

В целом эффективность гнездования певчих птиц в условиях субвысокогорья не намного ниже, чем у равнинных популяций лесных певчих птиц, и гораздо выше, чем в экстремальных условиях высокогорья. Это еще раз подтверждает необходимость выделения субвысокогорной полосы из состава высокогорья.

Изменчивость и видовая специфичность биологии размножения

Индивидуальная изменчивость. Обнаружена значительная индивидуальная изменчивость большинства показателей. Например, осмотр 1006 пуховых птенцов 31 вида певчих птиц в Заилийском Алатау показал, что пуховые птерилии можно разделить на две группы: основные (надглазничные, затылочная, спинная, плечевые и локтевые), которые либо свойственны всем птенцам данного вида либо нацело отсутствуют, и второстепенные (остальные 9 птерилий), которые могут быть обнаружены лишь у части птенцов. Среди второстепенных птерилий наиболее вариабельно опушение на бедренных, брюшных и голенных птерилиях; очень варьирует опушенность век и копчика, где пух чаще всего бывает рудиментарным. Среди видов наиболее вариабельной оказалась опушенность птенцов у горной трясогузки (пух непостоянен на 5 птерилиях) и арчовой чечевицы (на 4 птерилиях).

Большая индивидуальная изменчивость отмечена также в расположении гнезд, их материале, в составе птенцового корма у разных пар, в степени участия родителей в выкармливании птенцов, в продолжительности отдельных фаз репродуктивного цикла, календарных сроках гнездования и в величине кладки. Существует даже изменчивость более высокого порядка, чем индивидуальная - назовем ее временной изменчивостью реакции индивидуума. Причина ее - в невозможности абсолютной стандартизации поведенческих актов живого существа. Например, одна и та же самка не может построить несколько абсолютно одинаковых гнезд или совершенно одинаково реагировать каждый раз на многократно повторяющуюся опасность у гнезда. В последнем случае различия в ее первоначальной и последующих реакциях могут быть гораздо большими, чем различия в реакциях двух разных особей при первоначальном проявлении. Особенно яркие примеры временной изменчивости реакции индивидуума получены по пению меченных самцов, по способам устройства гнезд и величине кладки меченных самок. Следует подчеркнуть большое методическое значение выяснения размаха индивидуальной изменчивости признаков (не только морфологических, но и эколого-этологических), для чего совершенно необходимо серийное накопление большого числа достоверных фактов по каждому вопросу.

Географическая внутривидовая изменчивость. Вопросам внутривидовой географической изменчивости морфологических признаков посвящена огромная литература, в том числе и по среднеазиатским певчим птицам. Изменчивость экологических показателей практически не рассматривалась в силу отсутствия необходимых сведений. Настоящая глава - попытка провести анализ географической изменчивости некоторых показателей размножения на двух уровнях: популяционном (в пределах гор Средней Азии) и подвидовом (сравнение горных и равнинных подвидов некоторых широко распространенных видов певчих птиц).

а). Популяционный уровень. Основные трудности при проведении этого анализа - колоссальная неравномерность изученности отдельных хребтов: 77% всех известных для Тянь-Шаня гнезд обитателей субвысокогорья найдены в Заилийском Алатау, 11,8% - в Таласском Алатау, 4,2% - в Терской-Алатау и всего лишь доли процента - по каждому из остальных хребтов. При таком уровне знаний никакого анализа географической изменчивости (да еще с учетом индивидуальных вариаций) сделать невозможно, для этого нужны многолетние стационарные исследования в хребтах Внутреннего и Южного Тянь-Шаня.

Поэтому мы сравнивали в основном сведения по Заилийскому и Таласскому Алатау.

Географическая изменчивость мест гнездования и материала гнезд певчих птиц в пределах гор Средней Азии наиболее выражена у широкораспространенных, равнинных по своему происхождению видов, наименее — у высокогорных и субвысокогорных птиц. Первопричиной этой изменчивости является смена экологических условий, о чем, в частности, свидетельствует и основное направление ее — с северо-востока на юго-запад, что совпадает с общим направлением смены основных ландшафтов (сибирских на центральноазиатские).

Анализ сведений по частоте кормления птенцов в Заилийском, Таласском и Кунгей-Алатау показал отсутствие четко выраженной изменчивости этого показателя в пределах отдельных хребтов Тянь-Шаня. Состав птенцового корма обнаруживает явную географическую изменчивость только у дятла — типичного представителя широкораспространенных лесных видов, тогда как для субвысокогорных представителей более характерно постоянство этого показателя.

Календарные сроки размножения имеют сравнительно небольшие масштабы географической изменчивости, что свидетельствует в пользу высказанной ранее (Ковшарь, 1966а) точки зрения: в пределах Тянь-Шаня и других гор Средней Азии географическая изменчивость сроков гнездования гораздо меньше, чем различия по высоте в пределах одного хребта. Тем не менее она прослеживается во всех группах птиц — от высокогорных до широкораспространенных видов — и выражается в том, что на юге и западе птицы гнездятся в среднем на декаду раньше, чем на севере и востоке. Число репродуктивных циклов наоборот, не подвержено географической изменчивости. Иными словами полицикличность размножения свойственна певчим птицам не только в Заилийском и Таласском Алатау, но и в других хребтах Тянь-Шаня. Точно так же не обнаруживает географической изменчивости величина кладки: сведения со всех хребтов Тянь-Шаня вполне укладываются в пределы индивидуальной изменчивости этого показателя в Заилийском Алатау. Теоретически мы допускаем наличие слабой изменчивости, но, во-первых, на территориях, гораздо больших, чем Тянь-Шань, во-вторых, для выявления ее нужны серии вполне сравнимых данных, собранных с учетом абсолютной высоты, календарных сроков и погодных особенностей года.

б). Подвидовой уровень. Морфологическая изменчивость гнездя-

щихся в субвысокогорье равнинных по своему происхождению видов (группа Ш-С) выражена достаточно хорошо, о чем свидетельствует то, что большинство из них представлены в Тянь-Шане особыми подвидами, пять из которых населяет, помимо Тянь-Шаня, другие горные системы (деряба и зарничка - горы Южной Сибири; лесной конек, черный дрозд и обыкновенная чечевичка - горы Памиро-Алая), а 6 подвидов - сугубо тянь-шаньские, имеющие изолированный ареал в области Тянь-Шаня: крапивник, желтоголовый королек, московка, пищуха, клест-еловик, кедровка. Только два типично равнинных вида - обыкновенная горихвостка и зеленая пеночка - представлены в Тянь-Шане теми же подвидами, что и в европейской части СССР; из них первый вид появился на гнездовье в Тянь-Шане всего два десятилетия назад и известен пока только из одного уцелья.

Календарные сроки начала пения у многих птиц (например: лесной конек, крапивник, обыкновенная чечевичка, московка, пищуха, королек) в субвысокогорье Тянь-Шаня примерно такие же, как на широте Москвы и Ленинграда, но обыкновенная горихвостка, прилетающая на месяц позднее, соответственно и петь начинает на месяц позже, а зимующие поблизости дрозды (деряба и черный) запевает на месяц-полтора раньше. Заметно больше общая продолжительность пения у обыкновенной чечевички, зеленой пеночки, московки. Очень разнообразна изменчивость сроков откладки яиц. Лесной конек, обыкновенная чечевичка, московка, обыкновенная горихвостка и обыкновенная пищуха гнездятся в субвысокогорье на I-3 декады позже, чем в средней полосе европейской части СССР (и даже позже, чем в Ленинградской области). У крапивника, дерябы и зеленой пеночки сроки начала кладки у горных и равнинных подвигов и популяций совпадают. В целом для гнездящихся в субвысокогорье равнинных птиц характерны более поздние сроки гнездования, а для ряда видов (обыкновенная горихвостка, московка, обыкновенная пищуха) - и связанная с этим утрата второго репродуктивного цикла.

Достаточно хорошо выражена географическая изменчивость способов устройства гнезд. Основными предпосылками ее в субвысокогорье Тянь-Шаня являются: состав основных древесных пород, фрагментарность леса, а для наземно гнездящихся птиц - в первую очередь рельеф, наличие склонов. Так, среднеазиатский подвид лесного конька в отличие от номинального, гнездящегося почти всегда в лесу и располагающего свои гнезда под прикрытием, которым чаще всего слу-

жат старые пни, горни и стволы деревьев, лежащие на земле ветки (Нейфельдт, 1956; Мальчевский, 1959; Михеев, 1957, 1975), в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня нередко располагает гнезда на совершенно безлесных склонах, и укрытием для них служат обычно только стебли сухой прошлогодней травы, свисающей с верхней части склона над гнездом. Состав гнездового материала как экологический признак довольно консервативен, особенно у видов с узкой биотопической приуроченностью (клевст, королек, пищуха). Заметно меняется он только при резкой смене биотопа. Так, гнезда двух разных подвидов дятла - сибирского и европейского - из ельников Заилийского Алатау и Подмосквья, имеющие наружный слой из еловых веточек, гораздо более сходны между собой, чем гнезда представителей одного подвида из ельников Заилийского Алатау и арчового леса Таласского Алатау, где основу наружного слоя составляют широкие полосы арчовой коры.

Продолжительность суточной активности у тянь-шаньских подвидов сокращена на час-полтора по сравнению с Московской и почти на два часа - по сравнению с Ленинградской областью. Наблюдается некоторая тенденция к увеличению интенсивности кормления птенцов в субвысокогорье у лесного конька и обыкновенной горихвостки, а у тянь-шаньской москвитки она выражена отчетливо.

Географическая изменчивость состава кормов обнаруживается в весьма ограниченных пределах. Она выражается в соотношении основных групп кормов в пределах видовой специфичности.

Продолжительность отдельных фаз репродуктивного цикла обнаруживает явную, хотя и очень слабую тенденцию к удлинению в условиях субвысокогорья, причем эта тенденция затрагивает не только подготовительную часть гнездового периода, но и основную. Причину этого явления (если оно подтвердится на более обширном материале) следует искать в специфике экологических условий в субвысокогорье. Можно предположить, что определенную роль в этом играет прямое и косвенное влияние низких температур в период инкубации яиц и выкармливания птенцов. В целом же продолжительность фаз репродуктивного цикла - достаточно постоянный, видоспецифичный экологический показатель, и наличие даже столь небольшой его изменчивости должно свидетельствовать о значительных различиях в экологии равнинных и горных популяций и подвидов птиц.

Географическая изменчивость величины кладки выражена очень четко: у горных подвидов величина кладки меньше, как средняя так и максимальная. Важным моментом, указывающим на давность этих отли-

чий, является то, что изменчивость экологического признака совпадает с морфологической изменчивостью, т.е. обнаруженные различия являются подвидовыми. Успешность гнездования очень близка к таковой в лесостепной зоне (Мальчевский, 1959). Прослеживается некоторое снижение этого показателя в субвысокогорье - далеко не столь явное, как снижение величины кладки.

Видовая специфика биологии размножения. Сравнение экологических показателей размножения трех видов горихвосток (обыкновенной, седоголовой и красноспинной), трех видов завирушек (гималайской, бледной и черногорлой), двух видов пеночек (зеленой и зарнички) и двух видов чечевиц (обыкновенной и арчовой) в одних и тех же условиях субвысокогорья Заилийского Алатау показало ряд характерных черт, общих для его автохтонов. Во-первых, для них характерно более продолжительное, чем у ближайших родственников, пребывание в субвысокогорье: они либо оседлы либо раньше прилетают и позже улетают. С этим связана вторая характерная черта - растянутость сроков гнездования и полицикличность размножения, тогда как низкогорные виды имеют меньшую склонность к полициклии, а то и вовсе одну кладку. Третья черта: субвысокогорные представители относительно слабые певцы, песни их обычно короче и тише, а многие характерные виды (арчовый дубонос, арчовая чечевичка, расписная синичка) практически не поют. Наконец, плодовитость настоящих субвысокогорных видов всегда выше, чем у обитающих вместе с ними более низкогорных. Существенно, что все эти (и некоторые иные) отличия выражены настолько, что вместе с морфологическими признаками могут служить основанием для выделения этих видов в ранг подрода: лесные и горные завирушки (*Prunella* и *Laiscopus*), ширококлювые и узкоклювые пеночки (*Acanthopneuste* и *Reguloides*), обычные и наземные горихвостки, красные и розовые чечевички; для горихвосток и чечевичек такое разделение предлагается впервые.

ВЫВОДЫ

I. Основные механизмы эволюции, поддерживающие видовую целостность, в горных условиях обнаруживают те же закономерности, что и на равнинных территориях. Ведущей функцией песни остается сексуально-привлекательная, т.е. информация о готовности данного самца вступить в размножение. Интенсивность пения тесно связана с фазами репродуктивного цикла, причем у каждого вида свой ритм изменений интенсивности пения, что необходимо иметь в виду при проведении ко-

личественных учетов птиц по голосам. Взаимоотношения полов гораздо сложнее, чем принято считать для воробьиных птиц; результаты полигинии у бледной завирушки свидетельствуют о низкой эффективности этого типа брачных отношений как средства интенсификации размножения. В территориальных связях певчих птиц субвысокогорья в достаточной степени проявляются обе противоположные тенденции - гнездовой консерватизм старых особей и стремление к расселению (дисперсия) молодых птиц. Специфической чертой дисперсии в горных условиях является генный обмен между разными высотными уровнями.

2. Суточная активность птиц в условиях субвысокогорья имеет свои особые черты: сокращенность времени дневной активности и более плавный ход ее изменений. Первая черта обусловлена влиянием географической широты, вторая - абсолютной высоты и вызванной ею специфика погодных условий. Сезонная активность закономерно запаздывает с абсолютной высотой: у верхней границы леса певчие птицы начинают гнездиться в среднем на 20 дней позже, чем у нижней. В целом сезон размножения в субвысокогорье сильно сокращен.

3. Несмотря на короткий вегетационный период для субвысокогорья характерна полицикличность в размножении певчих птиц. Основной принцип всех эколого-этологических адаптаций, направленных на достижение полициклики - максимальная экономия времени, что достигается сокращением и наложением отдельных этапов и циклов. Некоторую экономию времени дает частичное совмещение размножения с линькой и миграциями, но наибольшее значение имеет сокращение подготовительной части гнездового периода и наложение ее на послегнездовую фазу предыдущего репродуктивного цикла, что возможно только благодаря четкому разделению функций между партнерами: самец полностью принимает на себя заботу о выводке, а самка переключается на новое гнездование.

4. Потенциальная плодовитость обнаруживает отчетливую тенденцию к уменьшению у равнинных по своему происхождению видов, но успешность размножения примерно равна в горах и на равнине. Большую отрицательную роль в субвысокогорье играет фактор беспокойства.

5. Сравнительно высокая эффективность и полицикличность размножения певчих птиц в сочетании с разнообразием экологической обстановки и сравнительной мягкостью климатических условий (небольшие суточные амплитуды температур) позволяют выделить субвысокогорную высотную полосу из состава настоящего высокогорья с его экстремальными условиями.

6. Обнаружена большая индивидуальная изменчивость практически всех экологических показателей как проявление пластичности гнездовых инстинктов и поведения, указывающей на широту нормы реакции вида, далеко не у всех видов одинаковую. Размах этой изменчивости говорит о необходимости большого, серийного накопления фактов по любому вопросу размножения птиц.

7. Географическая изменчивость экологических показателей на популяционном уровне развита слабо, а у таких показателей как частота кормления птенцов, продолжительность отдельных фаз и число репродуктивных циклов вообще не выражена. Основное направление изменчивости - с северо-востока на юго-запад, что совпадает с направлением общей смены ландшафтов.

На подвидовом уровне изменчивость выражена гораздо лучше. При сравнении горных и равнинных подвидов выявлены наиболее четкие различия в сроках пения и гнездования, в местах устройства гнезд, в суточной активности и величине кладки. Более стабильными оказались: материал гнезд и состав кормов, частота кормления птенцов, продолжительность отдельных фаз репродуктивного цикла и успешность гнездования.

Наибольшие различия обнаружены на видовом уровне. Биология размножения автохтонов субвысокогорья имеет ряд важных отличий от близких, но низкогорных или равнинных по происхождению видов: более продолжительное пребывание в субвысокогорье, растянутость сроков гнездования и полицикличность размножения, более высокая плодовитость. Названные различия вместе с известными морфологическими признаками могут служить основанием для выделения этих видов в ранг подрода.

В целом изменчивость экологических показателей параллельна изменчивости морфологических признаков. Формирование тьянь-шаньских подвидов птиц проходило под действием двух не всегда одинаково действовавших факторов: абсолютной высоты, влияющей на окружающую экологическую обстановку, и географической широты местности, обуславливающей короткий период суточной активности в сезон размножения. Гипсоморфный эффект размножения птиц - также результат этого двойного воздействия, причем влияние абсолютной высоты в значительной мере нивелируется наблюдающейся дисперсией молодняка по вертикали, что свидетельствует об отсутствии генетической изоляции населения птиц на разных высотных уровнях.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. К экологии райской мухоловки (Таласский Алатау).- В кн.: Орнитология, вып.4, М., изд-во МГУ, 1962а, с.234-236.
2. Опыт изучения питания птенцов некоторых представителей авифауны высокогорья Западного Тянь-Шаня.- В кн.: Вопросы экологии, т.4 (по материалам IV экологической конференции). Киев, 1962б, с.119-121.
3. К экологии птиц высокогорных поясов Западного Тянь-Шаня.- В кн.: Материалы III Всесоюзной орнитологической конференции, кн.2. Львов, 1962в, с.30-31.
4. Осенний пролет птиц в заповеднике Аксу-Джабаглы.- В кн.: Орнитология, вып.6, М., изд-во МГУ, 1963, с.360-363.
5. Птицы высокогорья западной части Таласского Алатау (Тянь-Шань).- "Труды Ин-та зоол. АН КазССР", 1964а, т.24, с.121-141.
6. О раннем гнездовании полевого жаворонка в Таласском Алатау.- Там же, 1964б, с.215-216.
7. Дополнения к фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Западный Тянь-Шань).- Сборник рефератов научных работ КазПИ, вып.12. Алма-Ата, 1964в, с.225-226.
8. Дополнения к фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы.- "Труды заповедника Аксу-Джабаглы", Алма-Ата, 1965а, вып.2, с.237-246.
9. К биологии размножения славков в Западном Тянь-Шане.- Там же, 1965б, с.246-254.
10. К биологии размножения белобрыхой оляпки в Западном Тянь-Шане.- Там же, 1965в, с.254-257.
11. Влияние весенних похолоданий на птиц предгорий Таласского Алатау.- В кн.: Орнитология, вып.7, М., изд-во МГУ, 1965г, с.474-476.
12. О зимующих птицах западной части Таласского Алатау.- В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965д, с.176-177.
13. О подъязычных мешках у вьюрковых птиц.- Там же, с.178-179 (в соавторстве с Б.В.Некрасовым).
14. Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата, 1966а, с.1-436.
15. Авифаунистические особенности крайнего северо-запада Тянь-Шаня.- В кн.: Четвертая междуузловская зоогеографическая конференция. Одесса, 1966б, с.130-131.
16. Расселение семян арчи птицами.- В кн.: Охрана и рациональное использование ресурсов дикой живой природы. Алма-Ата, 1966в, с.199-200.

17. Синяя птица в Западном Тянь-Шане.- В кн.: Орнитология, вып.8, М., изд-во МГУ, 1967а, с.236-244.
18. О гнездовании рыжеющей синицы в Западном Тянь-Шане. - Там же, 1967б, с.359-360.
19. О подъязычных мешках вьюрковых птиц.- Там же, с.320-326 (в соавторстве с Б.В.Некрасовым).
20. Первое нахождение гнезда красного вьюрка.- "Вестник АН КазССР", 1967, № 9, с.78-79 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым).
21. О биологии скальной чечевицы.- "Труды Ин-та зоологии АН КазССР", 1968, т.29, с.42-50 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым).
22. Биология размножения певчей славки в Западном Тянь-Шане.- Там же, с.58-63 (в соавторстве с А.К.Гукиной).
23. Опыты по привлечению синиц на гнездование в арчовые леса Западного Тянь-Шаня.- В кн.: Материалы первой научной конференции молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата, 1968, с.351.
24. О двукратном гнездовании птиц в высокогорье Тянь-Шаня.- Там же, с.306-307 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым).
25. О размножении красноспинной горихвостки.- В кн.: Орнитология в СССР, кн.2. Ашхабад, 1969, с.159-161 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым).
26. Гнездостроение у желчной овсянки.- Там же, с.252-256 (в соавторстве с А.А.Иващенко).
27. Об изученности гнездовой жизни воробьиных птиц Тянь-Шаня.- Там же, с.296-301.
28. О гнездовой биологии ястребиной славки в Западном Тянь-Шане.- В кн.: Материалы второй научной конференции молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата, 1970а, с.372-374.
29. Семейство мухоловковые.- В кн.: Птицы Казахстана, т.III, Алма-Ата, 1970б, с.424-452.
30. Род синяя птица.- Там же, 1970в, с.497-505.
31. О величине кладки у воробьиных птиц в Тянь-Шане.- "Зоол. журнал", 1971, № 4, с.553-560.
32. Материалы по гнездованию птиц в Кунгей-Алатау.- В кн.: Орнитология, вып.10, М., изд-во МГУ, 1972а, с.343-345.
33. О биологии размножения красноспинной горихвостки.- Там же, с.234-241 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым).
34. Новое нахождение гнезд краснокрылого чечевичника.- Там же, с.333-334 (в соавторстве с А.А.Иващенко).

35. Об эффективности размножения горных воробьиных. - "Экология" 1972б, № 4, с.53-57.
36. Род пеночка.- В кн.: Птицы Казахстана, т.IV, Алма-Ата, 1972в, с.14-48.
37. Род бурая пеночка.- Там же, 1972г, с.48-57.
38. Роды: камышевка, тонкоклювая камышевка и сверчок.- Там же, 1972д, с.75-146.
39. Биология размножения сибирского дрозда-дерябы в Тянь-Шане. - "Труды заповедников Казахстана", 1973, т.3, с.41-59 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым).
40. Описание пуховых птенцов некоторых горных воробьиных. - "Зоол.журнал", 1974а, № 1, с.140-142.
41. Род клест.- В кн.: Птицы Казахстана, т.V, Алма-Ата, 1974б, с.320-331.
42. Род горный выюрок.- Там же, 1974в, с.344-362.
43. Сроки гнездования воробьиных птиц в Западном Тянь-Шане.- В кн.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции, ч.2. М., 1974г, с.67-68.
44. О биологии тусклой зарнички.- В кн.: Орнитология, вып.II. М., изд-во МГУ, 1974, с.253-268 (в соавторстве с Э.И.Гавриловым и Э.Ф.Родионовым).
45. Очерк экологии гнездового периода седоголовой горихвостки.- "Бюлл.МОИП.Отд.биол.", 1975, № 5, с.48-57 (в соавторстве с А.С.Левинным).
46. Трехкратное гнездование бледной завирушки (*Prunella fulvescens* Sev.) в высокогорье Тянь-Шаня.- "Зоол.журнал", 1975, № II, с.1737-1739.
47. Об экологии джунгарской гайчки (*Parus songarus* Sev.). - "Вестник зоологии", 1976а, № 3, с.34-39.
48. Летне-осеннее гнездование клестов на Тянь-Шане как пример приспособления вида-стенофита к условиям существования.- "Экология" 1976б, № 3, с.94-97.
49. Индивидуальное цветное мечение как перспективный метод изучения биологии птиц.- В кн.: Миграции птиц в Азии. Алма-Ата, 1976в, с.227-232.
50. Материалы по экологии горной славки в Таласском Алатау. - В кн.: Заповеднику Аксу-Джабаглы 50 лет. Алма-Ата, 1976, с.139-151, (в соавторстве с А.А.Ивашенко и Б.М.Губиным).
51. Субвысокогорье Тянь-Шаня как переходная полоса от лесных

орнитокомплексов к высокогорным.- "Вестник АН КазССР", 1977а, № 9, с.62-69.

52. О двух репродуктивных циклах у арчового дубоноса.- "Известия АН КазССР. Серия биологическая", 1977б, № 2, с.25-29.

53. Интенсивность пения птиц в субвысокогорье Тянь-Шаня и ее связь с фазами репродуктивного цикла.- В кн.: УП Всесоюзная орнитологическая конференция, кн. I. Киев, 1977в, с.19-22.

54. Совмещение сроков размножения и линьки у певчих птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня.- Там же, 1977г, с.258-259.

55. Полицикличность размножения певчих птиц в условиях субвысокогорья Тянь-Шаня.- "Зоол. журнал", 1977д, № 7, с.1071-1076.

56. О некоторых редких птицах казахстанской части Тянь-Шаня.- В кн.: Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата, 1977е, с.190-193.

57. Большой пестрый дятел в Заилийском Алатау.- В кн.: Орнитология, вып.13. М., изд-во МГУ, 1977ж, с.190.

58. Смена сезонных аспектов авифауны у верхней границы леса в Заилийском Алатау (Тянь-Шань).- В кн.: Вторая всесоюзная конференция по миграциям птиц, ч. I. Алма-Ата, 1978а, с.34-37.

59. О вертикальных перемещениях птиц в горах.- Там же, 1978б, с.124-127.

60. Саксаульная сойка, синяя птица и райская мухоловка.- В кн.: Красная книга Казахской ССР, ч. I. Позвоночные животные. Алма-Ата, 1978в, с.157-166.

61. Биология размножения зеленой пеночки в Заилийском Алатау (Тянь-Шань).- "Труды Ин-та зоол. АН КазССР", 1978, т.38, с.7-19 (в соавторстве с С.М. Мальцевой).

62. Некоторые орнитологические находки в Заилийском Алатау.- Там же, с.115-119 (в соавторстве с Б.П. Жуйко, Р.Г. Пфеффером и О.В. Беляловым).

63. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (черты летней жизни фоновых видов). Алма-Ата, 1979а, с.1-291.

64. Кормление чужих птенцов у певчих птиц.- В кн.: Всесоюзная конференция "Экология гнездования птиц и методы ее изучения". Самарканд, 1979б, с.105-106.

65. О трех уровнях изучения экологии гнездования птиц.- Там же, 1979в, с.106-107.

66. Der Rotflugelige Karmingimpel.-"Der Falke", 1966, Heft 2, 48-53.

67. Zur Biologie des Blutfinken.-"Der Falke", 1969, Heft 11, 364-369(mit E.I.Gavrilov).

68. Breeding biology of the Himalayan Rubythroat, *Erithacus pectoralis* Sev., in the Tien-Shan.-"Journ.of the Bombay Nat.Hist. Soc.", 1970, v.67 (1), 14-24 (and E.I.Gavrilov).

69. On the biology of the Olivaceous Leaf Warbler of the Tien Shan Mountain.-"Journ.Bombay Nat.Hist.Soc.", v.71 (3), 1976, 367-375 (and E.I.Gavrilov).

