

ПЛОДОВИТОСТЬ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES) ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ И ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

© 2019 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: ryzhanovskiy@ya.ru

**e-mail: riabits@ya.ru

Поступила в редакцию 04.12.2017 г.

После доработки 06.10.2018 г.

Принята к публикации 07.11.2018 г.

Рассматривается величина кладки воробьиных птиц 39 видов в 3797 гнездах. Обсуждаются зависимость числа яиц в гнездах северных воробьиных птиц от характера распространения в пределах тундровой зоны, размеров ареалов, связь тренда изменчивости величины кладки видов, имеющих разный характер освоения Субарктики. Анализируются различия величины кладки у видов, гнездящихся в разных географических зонах и на разных широтах в пределах от Приобской лесотундры до Северного Ямала. Описана динамика величины кладки в течение гнездового сезона, а также в первых, повторных (взамен погибших) и нормальных вторых кладках. В отношении тундровых воробьиных птиц проведена верификация правила, известного для птиц умеренных широт: “чем раньше начинается размножение, тем больше кладка”.

Ключевые слова: Субарктика, воробьиные птицы, величина кладки

DOI: 10.1134/S0367059719030119

Число яиц в кладке является важной характеристикой вида. По Д. Лэку [1], величина кладки определяется числом птенцов, которых родители в состоянии выкормить. Эта гипотеза нашла подтверждение в последующих исследованиях [2–6]. Обнаружена также связь плодовитости с природной зональностью [7, 8], причем А.Н. Пославский [8] сформулировал правило “оптимума зональной изменчивости плодовитости”, в соответствии с которым размер кладки уменьшается в направлении пессимальной части ареала или к его границам. Выявлена зависимость плодовитости от высоты местности [9]. Считается, что величина кладки закономерно возрастает от экватора к полюсам [7, 10–12] и с запада на восток [11].

При анализе плодовитости основных групп птиц Северной Америки и Европы К. Беннинг-Гроссе с соавт. [13] выделили четыре значимых для величины кладки параметра: величина тела, тип эмбрионального развития, миграционное поведение и широта. В.А. Паевский [14] отмечал, что в пределах умеренного и субарктического поясов вариации размера кладки у воробьиных птиц в меньшей степени определяются географическими координатами местности и в большей — другими факторами, в частности зональными и биотопическими условиями. В монографии В.Б. Зимина [15] на основе сведений о гнездах,

найденных в Карелии, рассматривается также биотопическая, возрастная, сезонная, годовая изменчивость числа яиц в гнезде, связь плодовитости с плотностью гнездования, обеспеченностью пищей и климатическими условиями сезона. Достаточно большие выборки размеров кладок некоторых видов в Волжско-Уральском регионе, южнее района исследований, приводятся в работах [16–18], но без обсуждения географической изменчивости.

Для субарктической части территории Западной Сибири, где авторы работали продолжительное время, объединение всех материалов по плодовитости воробьиных не проводилось, но наличие в картотеке лаборатории данных о 3708 полных кладках 39 видов давало веский повод проделать эту работу. Имеются публикации по отдельным видам с указанием величины кладки [19 и др.]. Частично они рассматриваются и в настоящем тексте.

В нашу задачу входило обобщение сведений о числе яиц в контрольных гнездах птиц Приобской лесотундры и полуострова Ямал в качестве справочного материала по воробьиным птицам региона, анализ географической, сезонной, годовой изменчивости величины кладки у массовых видов, обсуждение факторов, влияющих на плодовитость воробьиных в условиях Субарктики.



Рис. 1. Район исследований: 1–6 – многолетние стационары: 1 – Харп, 2 – Октябрьский, 3 – Хадыта, 4 – Ласточкин берег, 5 – Хановэй, 6 – Яйбари; буквами обозначены сезонные стационары: П – Порсыяха, Я – Ясавэй, Б – Бованенково, Х – Харасавэй, Т – Тамбей; штриховые линии – границы подзон.

Под Субарктикой мы традиционно, вслед за А.А. Григорьевым [1946, цит. по: 20], понимаем территории зон тундры и лесотундры, которые в иностранной литературе, и все чаще – в отечественной, называют Арктикой. Подразделение видов по характеру освоения ими Субарктики мы принимаем по Н.Н. Данилову [20]: 1) настоящие субаркты, становление которых связано с развитием ландшафта этой территории; 2) освоившие всю Субарктику виды с очень широким или космополитическим распространением; 3) освоившие южную Субарктику, преимущественно лесные виды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гнезда птиц целенаправленно отыскивали с начала наших орнитологических исследований

(1970 г.) и по настоящее время. Расположение полевых стационаров и годы их функционирования показаны на рис. 1. Много гнезд было найдено и при маршрутных экспедициях в разные районы п-ова Ямал в 1971–1995, 2006 гг.

На полевых стационарах закладывали учетные площадки, часть гнезд находили при обследовании площадок и целенаправленном поиске, часть – случайно. Найденные гнезда регулярно посещали, результаты осмотра заносили на стандартную гнездовую карточку. На стационарах активно применяли индивидуальное мечение взрослых птиц цветными кольцами. Гнезда, найденные с неполной кладкой и разоренные хищниками до ее завершения или брошенные самками до окончания кладки, в расчет не принимали. Из гнезд, найденных на маршрутах, в обработку брали только явно полные кладки, со следами насиженности, которую выявляли методом флотации или рассматривая яйца на просвет.

Поскольку во всех отечественных и зарубежных работах, где анализируется плодовитость, традиционно приводятся средние значения величины кладки и их ошибки, мы также используем подобные величины для сравнительного анализа. Поэтому для определения достоверности различий между изученными выборками применяли *t*-критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $P \leq 0.05$. Взаимосвязь плодовитости со сроками начала яйцекладки и плотностью гнездования изучали методами регрессионного анализа. Обработка данных проведена с использованием программ Statistica v. 6.0 (StatSoft Inc., 1984–2003) и Microsoft Excel 2003.

Названия птиц мы приводим по сводке Л.С. Степаняна [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Величина кладки. Минимальные по числу яиц кладки были у щура *Pinicola enucleator* – не более 4 яиц. У рогатого жаворонка, или рюма *Eremophila alpestris* и обыкновенной чечевички *Carpodacus erythrinus* преобладали гнезда с 4 яйцами (табл. 1). Кладки из 2–3 яиц чаще всего были поздними, вторыми или повторными, кладки из 5–6 яиц были наиболее обычны. В сдвоенной кладке овсянки-крошки *Emberiza pusilla* было 11 яиц, в предположительно сдвоенной кладке сероголовой гаички *Parus cinctus* – 12. Они в табл. 1 не включены. По 9 яиц было в 2 гнездах сороки *Pica pica*, в гнезде сероголовой гаички, теньковки *Phylloscopus collybita* и овсянки-крошки. Возможно, последняя кладка также была сдвоенной. Кладки из 8 яиц достаточно обычны у сорок, кладки из 7 яиц найдены более чем у половины северных видов, но они нигде не доминируют.

Сопоставление кладок субарктических видов с систематически близкими широко распространенными и освоившими Субарктику видами не выявило достоверных отличий субаркта краснозобого конька *Anthus cervinus* от освоившего южную Субарктику лугового конька *A. pratensis*. У субаркта чечетки *Acanthis flammea* кладка достоверно меньше, чем у юрка *Fringilla montifringilla*. В гнездах субаркта подорожника *Calcarius lapponicus* количество яиц было достоверно меньше, чем у овсянки-крошки, но в гнездах субаркта пуночки *Plectrophenax nivalis* яиц было не меньше, чем в гнездах овсянки-крошки, и больше, чем у подорожника. Таким образом, нельзя говорить о едином тренде изменчивости величины кладки видов, связанных происхождением с Субарктикой.

Пространственная изменчивость величины кладки. В соответствии с правилом А. Гопкинса [22], размер кладки должен увеличиваться в направлении к северу и востоку [1], а по правилу Р. Гессе (Hesse, 1922, цит. по: [19]) – к северу в связи с воздействием удлиненного дня на функционирование гонад или [14] в связи с увеличением продолжительности кормового дня. В. Джетс с соавт. [23] на очень большом материале (5290 видов птиц по всему миру) также показали рост размеров кладки в северном полушарии от экватора к высоким широтам, однако А. Ярвинен [24] при анализе плодовитости 15 видов воробьеобразных в пределах Скандинавии обнаружил увеличение кладки к северу только у лугового конька. У других видов, в числе которых варакушка, рябинник *Turdus pilaris*, белобровик *T. iliacus*, весничка, юрок, чечетка, тростниковая овсянка, роста размеров кладки на пространстве от Южной Скандинавии до Северной Лапландии не выявлено. В.Б. Зимин [15] после обработки собственных материалов и литературных данных по массовым видам воробьиных не обнаружил четкой широтной изменчивости в пределах Восточной Европы – наблюдается лишь локальная изменчивость средней величины. Н.Н. Данилов [20] не обнаружил изменения кладки при продвижении от Среднего Урала к Полярному у белой трясогузки, рябинника, белобровика. Постоянство величины кладки отмечено у рябинника на трансекте Камское Предуралье – Большеземельская тундра [25].

Для сравнения размеров кладки широко распространенных видов (табл. 1) с кладкой этих птиц из более южных и западных районов (табл. 2) мы использовали литературные материалы с достаточно большими выборками по птицам поймы р. Урал [26], Поволжья [16, 18], Среднего Урала [17], Карелии [15] и Северной Лапландии [24].

На трансекте юг–север достоверное уменьшение числа яиц в гнезде к северу найдено у желтой трясогузки и рябинника, увеличение – у варакушки. Достоверные отличия размера кладки

птиц Приобья и Ямала от птиц Карелии (на трансекте восток–запад) обнаружены у белобровика (к западу кладка уменьшается), веснички, варакушки и чечетки (кладка увеличивается к западу). Достоверно больше кладка белой трясогузки в Карелии по сравнению с поймой р. Урал, но в Приобье кладка не больше, чем на р. Урал.

Поскольку территория, на которой мы отыскивали гнезда, вытянута с юга на север более чем на 500 км, были сопоставлены размеры кладок на разных широтах Ямала (табл. 3). При этом объединены материалы по лесотундре и южной тундре с интразональными лесами – стационары Харп, Октябрьский, Хадьга и Ласточкин берег, по кустарниковым (Порсыяха, Хановой), мохово-лишайниковым (Бованенково, Ясавэйяха), по арктическим (Харасавэй, Тамбей, Яйбари) тундрам.

В пределах рассматриваемой территории наблюдается достоверное уменьшение размера кладки к северу у ряма и овсянки-крошки, недостоверное – у белой трясогузки, белобровика. Достоверное увеличение размера кладки выявлено у лугового и краснозобого коньков, варакушки, подорожника. Как уже говорилось, увеличение кладки с юга на север в Скандинавии у лугового конька выявил и А. Ярвинен [24]. У краснозобого конька рост размера кладки связан с большей долей гнезд с 7 яйцами: в лесотундре – 1 кладка из 209 (0.4%), в кустарниковых тундрах – 18 из 370 (7.9%), в мохово-лишайниковых и арктических тундрах – 7 из 45 (15.5%). У варакушек в лесотундре было 6 кладок по 7 яиц из 149 (4%), в кустарниковых тундрах – 30 кладок из 170 (17.9%). У подорожников в лесотундре кладок с 7 яйцами не найдено, в кустарниковых и арктических тундрах доля гнезд с 7 яйцами была 4.54 и 4.06% соответственно. Отсутствуют достоверные отличия в размерах кладки в лесотундре и кустарниковых тундрах у веснички, теньковки и чечетки. Сокращение величины кладки в тундровой зоне у теньковок по сравнению с лесотундрой недостоверно; кладка из 9 яиц, возможно, была сдвоенной, но 12 гнезд (52%) в лесотундре содержали по 7 яиц при отсутствии таких кладок в кустарниковых тундрах.

Сезонная изменчивость величины кладки. В.А. Паевский [14] сводит эту изменчивость к трем группам: уменьшение плодовитости от начала к концу сезона, увеличение – от начала к концу сезона, увеличение – в середине сезона. У некоторых видов (весничка на Куршской косе) наблюдается отсутствие изменчивости в течение сезона [27]. На рис. 2 представлены сведения об изменчивости средней за пятидневку величины кладки видов с достаточно большим количеством гнезд. Поскольку сроки начала сезона размножения отличались по годам и стационарам (к северу смещались на более поздние даты), мы для каж-

Таблица 1. Величина кладки воробьиных птиц в Приобской лесотундре и на п-ове Ямал

Вид	Число кладок	Число яиц в кладке									$M \pm m$	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9		
<i>Riparia riparia</i>	11				5	6						4.54 ± 0.1
<i>Eremophila alpestris</i>	98		3	15	52	33						4.12 ± 0.06
<i>Anthus pratensis</i>	101		1	5	4	35	51	5				5.41 ± 0.09
<i>A. cervinus</i>	561		1	7	26	220	281	26				5.52 ± 0.05
<i>A. gustavi</i>	3					3						5.0
<i>Motacilla flava</i>	51			2	10	21	15	3				5.13 ± 0.12
<i>M. citreola</i>	11				3	4	4					5.09 ± 0.19
<i>M. alba</i>	108		1	3	5	35	55	9				5.55 ± 0.09
<i>Lanius excubitor</i>	3					2	1					5.33
<i>Pica pica</i>	20			2	1	4	4	3	4	2		6.25 ± 0.35
<i>Corvus cornix</i>	25			2	6	10	7					4.88 ± 0.14
<i>Prunella montanella</i>	17			1	1	5	8	2				5.52 ± 0.27
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	12				1	2	8	1				5.75 ± 0.26
<i>Sylvia curruca</i>	2				1		1					5.0
<i>Phylloscopus trochilus</i>	298		2	4	11	65	137	76	2			5.95 ± 0.06
<i>Ph. collybita</i>	84			1	5	29	42	6		1		5.61 ± 0.11
<i>Ph. borealis</i>	48			1	2	2	30	12	1			6.10 ± 0.15
<i>Ph. inornatus</i>	4				2			2				5.5
<i>Saxicola torquata</i>	4				1	2		1				5.0
<i>Oenanthe oenanthe</i>	31				5	7	12	7				5.68 ± 0.12
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	4				1	2		1				5.0
<i>Tarsiger cyanurus</i>	5					4		1				5.20 ± 0.38
<i>Luscinia svecica</i>	327			4	14	80	192	37				5.74 ± 0.05
<i>Turdus pilaris</i>	114			1	4	40	59	1				5.38 ± 0.09
<i>T. atrogularis</i>	2					1	1					5.5
<i>T. iliacus</i>	81			2	4	31	40	2				5.45 ± 0.11
<i>T. philomelos</i>	1					1						5.0
<i>Parus cinctus</i>	6				1	1	1	1	1	1		6.5
<i>Passer montanus</i>	6				2	4	1					5.66
<i>Fringilla montifringilla</i>	68		1	1	6	27	28	5				5.40 ± 0.12
<i>Acanthis flammea</i> (+hornemanni)	757		7	24	146	522	58					4.79 ± 0.02
<i>Pinicola enucleator</i>	19		2	5	11							3.31 ± 0.12
<i>Carpodacus erythrinus</i>	16			1	9	5	1					4.43 ± 0.21
<i>Emberiza schoeniclus</i>	23				4	12	7					5.13 ± 0.15
<i>E. pusilla</i>	554		2	18	63	217	242	11		1		5.34 ± 0.04
<i>E. pallasi</i>	7			1	2	4						4.43 ± 0.32
<i>Calcarius lapponicus</i>	292		2	18	46	139	74	13				5.04 ± 0.06
<i>Plectrophenax nivalis</i>	19				5	4	6	4				5.42 ± 0.18

Таблица 2. Величина кладки некоторых широко распространенных видов воробьиных к югу и западу от п-ова Ямал

Вид	Юг		Приобье, п-ов Ямал	Запад	
	пойма р. Урал	Поволжье и Средний Урал		Карелия	Лапландия
<i>M. flava</i>		5.62 ± 0.12 <i>n</i> = 35**	5.13 ± 0.12 <i>n</i> = 51		
<i>M. alba</i>	5.35 ± 0.07 <i>n</i> = 65	5.48 ± 0.13 <i>n</i> = 29**	5.55 ± 0.09 <i>n</i> = 108	5.71 ± 0.09 <i>n</i> = 51	
<i>P. pica</i>		6.48 ± 0.11 <i>n</i> = 120*	6.25 ± 0.35 <i>n</i> = 20	6.62 ± 0.12 <i>n</i> = 48	
<i>C. cornix</i>		4.77 ± 0.07 <i>n</i> = 151*	4.88 ± 0.14 <i>n</i> = 25	4.86 ± 0.12 <i>n</i> = 42	
<i>Ph. trochilus</i>			5.95 ± 0.06 <i>n</i> = 298	6.12 ± 0.02 <i>n</i> = 795	6.06 ± 0.24 <i>n</i> = 18
<i>Ph. collybita</i>			5.61 ± 0.11 <i>n</i> = 84	5.83 ± 0.12 <i>n</i> = 57	
<i>L. svecica</i>	5.35 ± 0.07 <i>n</i> = 65	4.77 ± 0.05 <i>n</i> = 318**	5.74 ± 0.05 <i>n</i> = 327		6.01 ± 0.06 <i>n</i> = 116
<i>T. pilaris</i>	5.74 ± 0.07 <i>n</i> = 104	5.63 ± 0.11 <i>n</i> = 62*	5.38 ± 0.09 <i>n</i> = 114	5.50 ± 0.04 <i>n</i> = 222	5.21 ± 0.12 <i>n</i> = 34
<i>T. iliacus</i>	5.48 ± 0.18 <i>n</i> = 25		5.45 ± 0.11 <i>n</i> = 81	5.00 ± 0.05 <i>n</i> = 718	5.30 ± 0.14 <i>n</i> = 43
<i>C. erythrinus</i>	4.72 ± 0.06 <i>n</i> = 112	4.71 ± 0.16 <i>n</i> = 14*	4.43 ± 0.21 <i>n</i> = 16	4.64 ± 0.05 <i>n</i> = 141	
<i>F. montifringilla</i>			5.40 ± 0.12 <i>n</i> = 88		5.59 ± 0.19 <i>n</i> = 22
<i>A. flammea</i>			4.79 ± 0.02 <i>n</i> = 757		4.98 ± 0.08 <i>n</i> = 59
<i>E. schoeniclus</i>			5.13 ± 0.15 <i>n</i> = 23	5.04 ± 0.14 <i>n</i> = 27	5.33 ± 0.3 <i>n</i> = 12

Примечание: * Средний Урал; ** Поволжье.

дого года за начало сезона принимали наиболее раннюю дату появления первого яйца. Только у чечетки величина кладки оставалась постоянной в течение месяца. Кладки, начатые в июле, содержали 4–5 яиц, как и в июне. Кладки чечетки с 2–3 яйцами эпизодически встречались в течение всего сезона. У других видов размер кладки начинает сокращаться уже в третьей пятидневке, видимо, в связи с появлением повторных кладок. В наблюдениях и экспериментах с индивидуально мечеными птицами после разорения гнезд в первой половине периода инкубации повторное гнездование наблюдали у всех массовых северных воробьиных, кроме чечетки. Последние улетали с контрольного участка после разорения гнезда. После разорения гнезд на ранних стадиях насиживания в повторных кладках контрольных пар

было столько же яиц, сколько в первых, но в более поздних гнездах – на 1–2 яйца меньше [28].

Вторые кладки (бициклия) на Ямале найдены у рогатого жаворонка, полевого воробья, чечетки и подорожника. Относительно обычна она у первого вида. Во вторых гнездах меченых жаворонков было 3.44 ± 0.11 ($n = 9$) яйца при средней величине для первых гнезд 4.12 ± 0.06 . Сокращение достоверно. У пары полевых воробьев было по 5 яиц в обеих кладках, у двух пар подорожников во вторых кладках было по 3 яйца при 6 в первых кладках. Во вторых кладках чечеток было 4, 4 и 3 яйца; в третьей (августовской) кладке – 3 яйца при средней кладке для нашего региона 4.79 ± 0.02 .

Причины изменчивости величины кладки. Среднесезонный размер кладки зависит от множества факторов. На ежегодную величину кладки могут влиять кормовые условия [4, 7], изменение воз-

Таблица 3. Величина кладки в лесотундре и тундрах Ямала

Вид	Лесотундра	Кустарниковые тундры	Мохово-лишайниковые тундры	Арктические тундры
<i>E. alpestris</i>		4.72 ± 0.12* n = 45		3.96 ± 0.09 n = 33
<i>A. pratensis</i>	5.41 ± 0.09 n = 101	5.88 ± 0.06 n = 58		
<i>A. cervinus</i>	5.34 ± 0.06 n = 209	5.61 ± 0.06 n = 307	5.6 ± 0.19 n = 5	5.66 ± 0.14 n = 40
<i>M. alba</i>	5.61 ± 0.15 n = 34	5.57 ± 0.15 n = 54	5.33 ± 0.48 n = 6	5.35 ± 0.31 n = 14
<i>Ph. trochilus</i>	5.82 ± 0.07 n = 202	6.04 ± 0.09 n = 155		
<i>Ph. collybita</i>	5.08 ± 0.20 n = 23	5.4 ± 0.08 n = 61		
<i>L. svecica</i>	5.57 ± 0.06 n = 149	5.9 ± 0.2 n = 170	5.2 ± 0.38 n = 5	6.0 n = 3
<i>T. iliacus</i>	5.51 ± 0.09 n = 51	5.35 ± 0.19 n = 28	6.5 n = 2	
<i>A. flammea</i>	4.63 ± 0.04 n = 228	4.82 ± 0.03 n = 525		
<i>E. pusilla</i>	5.42 ± 0.06 n = 388	4.91 ± 0.09 n = 166		
<i>C. lapponicus</i>	4.65 ± 0.14 n = 29	4.94 ± 0.11 n = 66	5.6 ± 0.09 n = 25	5.06 ± 0.07 n = 172

* Полу жирным выделено достоверное увеличение или сокращение числа яиц в гнезде вида из пары “север–юг”.

растной структуры населения [29], плотность гнездования [30–32], климатические условия и сроки размножения [15]. Влияет также число повторных и вторых кладок в выборке. Совокупность факторов не должна оставлять возможности для выявления только одного фактора, т.е. среднесезонная величина должна хаотично колебаться в пределах видовых многолетних лимитов. Тем не менее, как видно на рис. 3, имеет место некоторая синхронность изменений средних размеров кладки. В частности, 1984, 1985 и 1991 гг. отличаются повышением размера кладок у массовых видов Среднего Ямала, 1983, 1988 и 1989 гг. – уменьшением их размера. Вероятно, основная причина таких изменений связана с погодой в период массового прилета и начала гнездования, но прямой связи с типом весны нет. Поздняя весна с массовым прилетом воробьиных птиц во второй декаде июня была в 1983, 1986, 1987, 1992 гг., ранняя весна с прилетом в первой декаде июня – в 1982, 1985, 1988–1991 гг. В годы с ранней весной раньше начинается откладка яиц, что, как будет показано ниже, влияет на величину кладки.

В Субарктике весна короткая, быстро наступает лето. Даты установления положительных температур, при которых у тундровых воробьиных начинается откладка яиц, варьируют по годам, соответственно отличаются сроки начала откладки яиц. В частности, для кустарниковых тундр Ямала разница в сроках откладки первого яйца в период 1982–1994 гг. составляла у веснички 8 сут, у овсянки-крошки – 14, у краснозобого конька – 15, у подорожника – 16, у варакушки и чечетки – по 20. Проверка правила, согласно которому чем раньше начинается гнездование местных особей, тем больше величина кладки [15], показала его распространение и на тундровых птиц. На рис. 4 представлены линии трендов связи сезона начала откладывания яиц в разные годы с величиной кладки массовых видов. Во всех случаях установлена недостоверная отрицательная корреляция между этими переменными (табл. 4), т.е. правило в целом подтверждается. Скорее всего, в связи с теплой весной и ранним гнездованием возрастает доля больших кладок. В частности, для подорожников Среднего Ямала показано [33], что ранней весной и теплым летом 1985 г. плодовитость са-

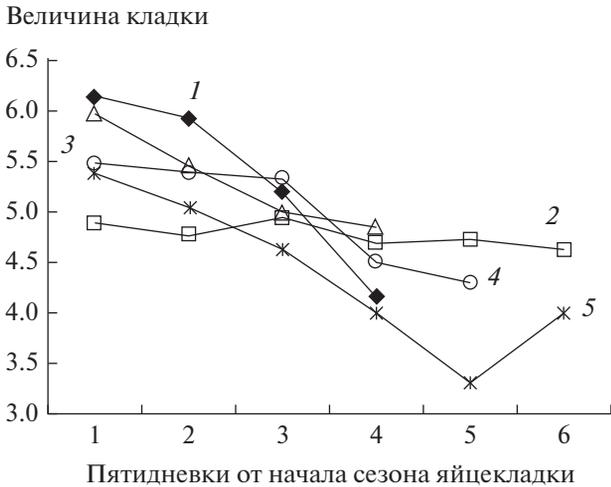


Рис. 2. Сезонная изменчивость величины кладки: 1 – *Ph. trochilus*, 2 – *A. flammea*, 3 – *L. svecica*, 4 – *E. pusilla*, 5 – *C. lapponicus*.



Рис. 3. Динамика величины кладки ряда видов в кустарниковых тундрах Среднего Ямала: 1 – *L. svecica*, 2 – *A. flammea*, 3 – *C. lapponicus*, 4 – *Ph. trochilus*, 5 – *E. pusilla*, 6 – *A. cervinus*.

мок была достоверно выше, чем в другие годы. Самой низкой она была холодным летом 1986 г. В 1986 и 1987 гг., когда суммарная плодовитость была ниже, чем в другие годы, меньше были кладки у конкретных меченых птиц. Характерно, что 1985 г. отличался увеличением размеров кладки и у других видов, а 1986 г. – ее снижением (см. рис. 3).

В комплексе факторов, воздействующих на величину кладки, определенное место отводится плотности гнездования [30–32]. Экспериментальное удвоение числа дуплянок большой синицы на участке привело к сокращению величины кладки на 2 яйца. Это объясняется увеличением плотности за счет первогодков, откладывающих меньше яиц [34]. Однако в Приладожье не найдено связи изменения величины кладки у веснички с плотностью [15]. Для птиц кустарниковых тундр Ямала отмечены положительные недостоверные тренды связи размера кладки с плотностью гнездования (рис. 5), причем у краснозобого конька, веснички, чечетки, подорожника корреляция достаточно высокая (см. табл. 4). Вероятная причина связи плотности с плодовитостью лежит в стимулирующем воздействии массы поющих самцов на самок или в однонаправленном влиянии условий среды на плотность и плодовитость. Подобные недостоверные зависимости кладки от сроков и плотности с соблюдением знака распространяются и на лесотундру. В нашей работе они не приводятся в связи с более короткими и прерывистыми рядами.

Влияние на кладку биомассы беспозвоночных как основного корма северных воробьиных мы не анализируем в связи с тем, что не предпринимали специальных исследований. Но у кустарниковых

видов (веснички, варакушки, овсянки-крошки) величина кладки на плакоре лесотундры, где биомасса беспозвоночных существенно меньше, чем в пойменном лесу [35], не отличалась от кладок в пойме, если такое влияние имеет место, то оно незначительно. Число яиц в гнездах маркированных самок (это были птицы в возрасте старше 2 лет, т.е. 2+, 3+, 4+) весничек, таловок, подорожников, единично вернувшихся в последую-

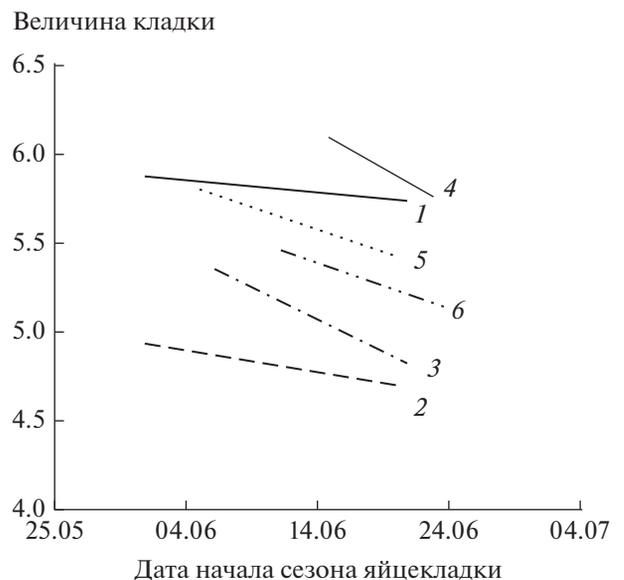


Рис. 4. Зависимость величины кладки от даты начала гнездового сезона в 1982–1993 гг. у варакушки (1), чечетки (2), подорожника (3), веснички (4), овсянки-крошки (5), краснозобого конька (6) в тундрах Среднего Ямала.

Таблица 4. Связь величины кладки с началом сезона размножения и плотностью гнездования (в числителе – уравнения линий тренда, в знаменателе – коэффициенты корреляции)

Вид	<i>N</i>	Кладка/сезон	Кладка/плотность
<i>A. cervinus</i>	11	$y = -0.029x + 108.1$ $r = 0.53 \pm 0.28$	$y = 8.91x - 28.6$ $r = 0.46 \pm 0.29$
<i>Ph. trochilus</i>	6	$y = -0.043x + 1853.4$ $r = 0.76 \pm 0.32$	$y = 1.95x - 5.32$ $r = 0.33 \pm 0.47$
<i>L. svecica</i>	11	$y = -0.014x + 600.9$ $r = 0.3 \pm 0.31$	$y = 0.31x + 6.17$ $r = 0.03 \pm 0.33$
<i>A. flammea</i>	10	$y = -0.012x + 524.6$ $r = 0.48 \pm 0.29$	$y = 11.76x - 46.4$ $r = 0.35 \pm 0.31$
<i>E. pusilla</i>	11	$y = -0.014x + 623.7$ $r = 0.24 \pm 0.32$	$y = 1.33x + 0.67$ $r = 0.16 \pm 0.32$
<i>C. lapponicus</i>	7	$y = -0.035x + 1510.6$ $r = 0.65 \pm 0.34$	$y = 12.12x - 31.28$ $r = 0.46 \pm 0.38$

щие годы на контрольный участок, не выявило отличий 2+ от 3+ и 4+. Первогодки могли иметь меньшую кладку, но такой зависимости не обнаружено.

Большинство гнездящихся в субарктической части Западной Сибири певчих птиц прилетают на широту полярного круга во второй половине мая – первой половине июня в условия полярного дня. Дальнейшее продвижение птиц на север происходит при незаходящем солнце. Влияние фотопериодических условий на функционирование гонад в соответствии с правилом Р. Гессе [19] возможно, но, по нашим материалам, тренды имеют разные знаки. В частности, у лугового и

краснозобого коньков, варакушки и подорожника размер кладки к северу увеличивается, у ряма, белой трясогузки, белобровика и овсянки-крошки – уменьшается. Выкармливание птенцов на всех широтах Субарктики осуществляется при полярном дне, поэтому влияние продолжительности кормового дня на размер кладки в пределах высоких широт маловероятно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Число яиц в гнездах северных воробьиных птиц различается, и общего фактора, определяющего величину кладки, кроме наследственности, видимо, нет. У части видов с большими ареалами, гнездящимися и в Субарктике, кладка больше на севере, у части – меньше. Нельзя говорить о едином тренде изменчивости величины кладки видов, связанных происхождением с Субарктикой. На пространстве от Нижнего Приобья до Северного Ямала наблюдается как сокращение к северу числа яиц в гнездах одного вида, так и увеличение, причем последнее происходит за счет роста числа максимально крупных кладок. В течение гнездового сезона размер кладки сокращается к концу второй декады с начала яйцекладки, у чечетки – в четвертой декаде. Ранние повторные кладки содержали не меньше яиц, чем первые, но поздние повторные и вторые нормальные кладки были меньше. Правило для птиц умеренных широт, согласно которому чем раньше начинается размножение, тем больше кладка, распространяется и на тундровых воробьиных птиц. Влияние плотности гнездования на размер кладки, вероятно, также имеет место, а влияния других факторов не установлено.

В полевых исследованиях в разные годы участвовали Н.С. Алексеева, Ю.А. Тюлькин, Э.А. По-

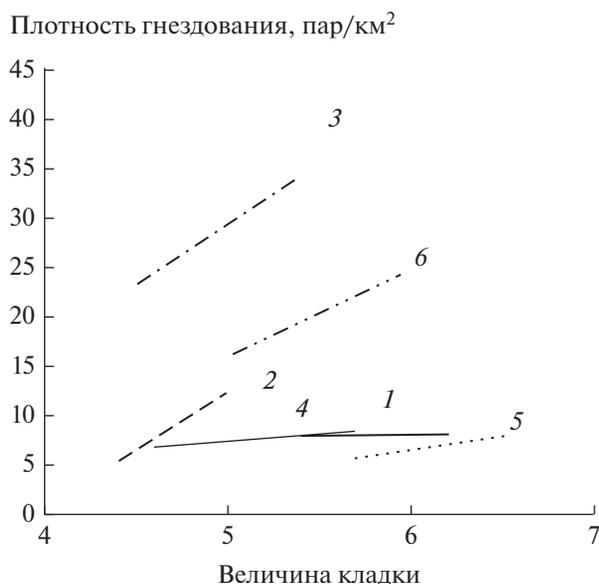


Рис. 5. Зависимость величины кладки от плотности гнездования в 1982–1993 гг. в тундрах Среднего Ямала. Обозначения см. на рис. 4.

ленц, С.В. Шутов, В.В. Тарасов, М.Г. Головатин, Ю.М. Малафеев, Г.Н. Бачурин, В.А. Соколов, студенты нескольких российских университетов. Выражаем коллегам искреннюю благодарность. Успешное проведение полевых работ было бы невозможно без содействия и бескорыстной помощи работников ямальских нефтегазовых экспедиций, авиаторов и местного населения. Полевые исследования проводили по программам и на средства Академии наук СССР и Российской академии наук. Обработка собранных материалов проводилась в рамках проекта УРО РАН № 18-9-4-22.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лэж Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957. 404 с.
2. Ricklefs R.E. An analysis of nesting mortality in birds // Smith. Contr. Zool. 1969. V. 9. P. 1–48.
3. Hessel D.J. Factors affecting clutch size in Arctic passerines // Ecol. Monogr. 1972. V. 42. № 4. P. 317–364.
4. Hessel D.J. Clutch size, day length and seasonality of resources: comments on Ashmole's hypothesis // Auk. 1985. V. 102. № 3. P. 632–634.
5. Bryant D.N. Environmental influences on growth and survival nestling House Martins *Delichon urbica* // Ibis. 1978. № 3. P. 271–273.
6. Askenmo C. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Ardea. 1982. V. 70. № 2. P. 189–196.
7. Lack D. Ecological adaptation for breeding in birds. London, Methuen, 1968. 409 p.
8. Пославский А.Н. Зональная изменчивость плодовитости некоторых широко распространенных видов птиц, населяющих северные пустыни Евразии // Тез. докл. 7-й Всесоюз. орнитол. конф: Киев, 1977. Т. 1. С. 303–304.
9. Ковшарь А.Ф. Полициклия и гипсоморфный эффект в размножении горных птиц // Тез. докл. 8-го Междунар. орнитол. конгр. М., 1982. С. 27–28.
10. Klomp H. The determination of clutch-size in birds. A review // Ardea. 1970. V. 58. № 1–2 P. 1–124.
11. Berndt R., Winkel W. Die Gelegengrosse des Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter // Vogelwelt. 1967. Bd 88. Ht 4/5. S. 97–136.
12. Griebler E.M., Caprano T., Böhning-Gaese K. Evolution of clutch size along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter? // J. of Evolutionary Biology. V. 2010. 23. P. 888–901. doi 10/1111/j.1420-9101.2010.01958.x
13. Böhning-Gaese K., Halbe B., Lemoine N., Oberrath R. Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds // Evol. Ecol. Res. 2000. № 2. P. 823–839.
14. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 265 с.
15. Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
16. Попов В.А. (ред.) Птицы Волжско-Камского края. М.: Наука, 1978. 245 с.
17. Коровин В.А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 504 с.
18. Немченко Л.М., Батова О.Н. Пространственная структура популяции и репродуктивный успех варакушки (*Luscinia svecica*, Turdidae, Aves) в южной части Саратовского Заволжья // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 12. С. 1441–1448.
19. Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
20. Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы // Тр. Ин-та биологии. Свердловск, 1966. Вып. 56. 157 с.
21. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига, 2003. 808 с.
22. Hopkins A.D. Bioclimatics: a science of life and climate relations // U.S. Depart. Agr., Misc., Publ., 1938. 280 p.
23. Jetz W., Sekercioglu G., Böhning-Gaese K. The World-wide Variation in Avian Clutch Size across Species and Space // PLoSBiol. 2008.6 (12): e303. doi 10.1371/journal.pbio.0060303
24. Jarvinen A. Clutch size of passerines in harsh environment // Oikos. 1986. № 46. P. 365–371.
25. Шураков А.И. Экологические аспекты изменчивости величины кладки некоторых колониальных птиц // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1979. С. 12–19.
26. Левин А.С., Губин Б.М. Биология птиц интразонального леса (на примере воробьиных в пойме р. Урал). Алма-Ата: Наука, 1985. 248 с.
27. Паевский В.А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб.; М.: Тов. научн. изд. КМК, 2008. 235 с.
28. Рябицев В.К. Повторные кладки и бициклия у птиц Ямала // Экология. 1987. № 2. С. 63–68.
29. Анорова Н.С. Фактор возраста и плодовитости диких и домашних птиц // Орнитология. М., 1979. Вып. 14. С. 150–157.
30. Kluijver H.M. The population ecology of the great tit, *Parus maior* L. // Ardea. 1951. V. 39. № 1. P. 1–135.
31. Perrins C.M. Population fluctuation and clutch size in the Great Tit *Parus major* // J. Anim. Ecol. 1965. V. 34. № 3. P. 601–647.
32. Krebs J.R. Regulation of numbers in Great Tit (*Aves*, Passeriformes) // J. Zool. London, 1970. V. 162. № 3. P. 317–333.
33. Алексеева Н.С., Полениц 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.
34. Lack D. Population studies of birds. Oxford, 1966. 331 p.
35. Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 103 с.