

Поповкина Анастасия Борисовна

**Поведение семейных групп огаря
(*Tadorna ferruginea* Pall.)
в естественных и интродуцированных популяциях**

03.00.08 — зоология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва – 2005

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
А. Б. Керимов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Е. В. Сыроечковский
доктор биологических наук
З. А. Зорина

Ведущая организация:

Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы

Защита состоится 26 декабря 2005 г. в 15 час. 30 мин.
на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу:
119992, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Автореферат диссертации разослан 25 ноября 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л И Барсова

2006-4
28460

2 254897

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В большей части своего ареала, охватывающего практически всю южную часть Евразии, огарь достаточно обычен и во многих обширных регионах является массовым видом. При этом до недавнего времени практически не проводилось специальных исследований, посвященных его изучению. Осуществление проекта Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии (РГГ) по изучению динамики численности и изменению ареала огаря, выполняемого под руководством автора настоящей работы (Поповкина, 1999), стимулировало появление большого количества публикаций, освещающих многолетнюю динамику популяций в разных регионах, однако работы по поведению птиц этого вида до сих пор не проводились. Репертуар локомоторных и акустических реакций вида описан весьма поверхностно и лишь в сводках общего характера (Heinroth, 1911; Lorenz, 1941; Johnsgard, 1965; Bergmann, Helb, 1982); в отечественной литературе он до настоящего времени описан не был. Между тем, изучение поведения огаря представляет несомненный интерес. Прежде всего, это обусловлено таксономическим статусом р. *Tadorna*: принадлежность к трибе Tadornini определяет его промежуточное положение между гусями трибы Anserini и утками шести триб п/сем. Anatinae. Кроме того, по ряду как морфологических, так и поведенческих черт именно огари считаются «генерализованной формой» среди всех видов р. *Tadorna* (Johnsgard, 1965).

С другой стороны, огарь – чрезвычайно пластичный вид, легко адаптирующийся к новым местам и условиям гнездования. Доказательством этому служит длительное существование двух крупных популяций огаря: искусственно созданной в Аскании-Нова (Украина) и возникшей в г. Москве в результате непреднамеренной интродукции. В последние десятилетия также заметно увеличилось количество регистраций огаря в странах западной и северной Европы, где быстрыми темпами растёт не только их численность вне периода размножения, но и количество гнездящихся пар (Vinicombe, Naftor, 1999; Popovkina, 2004). Такая пластичность должна быть в первую очередь обусловлена лабильностью поведения огарей, способного меняться за относительно небольшие промежутки времени, в отличие от морфологических признаков и физиологических реакций. Несомненный теоретический и практический интерес представляет то, какие именно изменения претерпевает при этом временная структура поведения птиц и характер использования ими пространства.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы было изучение временной структуры активности взрослых огарей и их птенцов в период вождения выводков и её изменений в зависимости от воздействия различных факторов и принадлежности к популяциям.

РОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР

БИБЛИОТЕКА

С.Петербург

09 100 ак

1036

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи

- 1 Описать структуру бюджетов времени самцов, самок и птенцов и выявить их различия.
- 2 Сравнить структуры бюджетов времени огаря и других представителей сем. Anatidae.
- 3 Оценить степень влияния разных факторов (возраста птенцов, размера выводка, характера местообитаний и др) на поведенческие проявления взрослых птиц и птенцов.
- 4 Выявить особенности пространственно-этологической структуры территориальных группировок огаря в период вождения выводков
5. Оценить различия в поведении огарей из естественных популяций и популяций, созданных искусственным путём в пределах ареала вида и за его границами, и выявить причины этих различий.

Научная новизна работы. Современные представления о распространении и динамике численности огаря, приводимые в работе, основаны на анализе автором данных, полученных в ходе осуществляемого под его руководством многолетнего проекта РГГ. В работе впервые детально описан поведенческий репертуар (локомоторные и акустические реакции) огаря. До сих пор ни отечественными, ни зарубежными исследователями не проводилась оценка временной структуры активности огарей и её изменчивости под влиянием определённых факторов, сделанная автором работы. Впервые предпринята попытка анализа положения вида в ряду других гусеобразных на основании сравнения временной структуры их поведения в период вождения выводков.

Практическое значение работы. Оценка связей между изменениями бюджета времени птиц и определёнными факторами, особенно в период вождения выводков – ключевой для достижения репродуктивного успеха период годового цикла, важна для более глубокого понимания биологии вида. Оно, в свою очередь, необходимо для разработки стратегии управления численностью и плотностью популяций. Для такого вида, как огарь, это особенно актуально, т.к. в некоторых частях ареала его численность стремительно снижается и неопределённость причин такой динамики требует особо тщательного подхода к разработке мероприятий по охране вида. С другой стороны, по мнению некоторых экспертов, продолжение роста численности огаря в западной Европе может в скором будущем вызвать необходимость её сдерживания. Поскольку именно лабильность поведения играет решающую роль в быстрой адаптации вида к меняющимся условиям среды, знание его особенностей необходимо для избежания непродуманных шагов как в том, так и в другом направлении. Использование разработанной автором методики определения возраста птенцов огаря в полевых условиях поможет сделать сравнимыми результаты исследований разных авторов

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на 10-й Всесоюзной орнитологической конференции (Витебск, 1991 г.), 5-ом конгрессе Европейского Общества Эволюционной Биологии (Эдинбург, 1995 г.), 22-ом и 23-ем Международных Орнитологических Конгрессах (Дурбан, 1998 г.; Пекин, 2002 г.); 2-ой, 3-й и 4-й конференциях Европейского Союза Орнитологов (Гданьск, 1999 г.; Гронинген, 2001 г., Кемниц, 2003 г.); 15-ой и 16-й конференциях Европейского Совета по Учетам Птиц (Найреджхаза, 2001 г.; Кайсери, 2004 г.); 2-ой научно-практической конференции «Животные в городе» (Москва, 2003 г.); 3-ем Международном симпозиуме «Гусеобразные Северной Евразии» (Санкт-Петербург, 2005 г.). Работа обсуждалась на семинарах лаборатории орнитологии Биологического факультета МГУ, Московского Общества Испытателей Природы и Рабочей Группы по Гусеобразным Северной Евразии.

Публикации. По материалам исследований опубликованы 33 научные работы.

Объём и структура работы. Диссертация изложена на 236 стр. машинописного текста и состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 326 работ, из них 183 на иностранных языках. Работа содержит 8 таблиц и 43 рисунка.

Благодарности. Я выражаю свою признательность О. Г. Орленевой, много лет назад вдохновившей меня на начало работ по поведению огаря; Р. Л. Бёме и Г. Н. Симкину – за полученные профессиональные знания; М. Ю. Соловьёву и К. Е. Литвину – за помощь в освоении методов обработки данных. Я благодарна также В. Н. Зубко, Т. О. Барабашину, О. В. Бородину и С. Л. Смирновой за помощь при работе в поле; К. В. Авиловой, Л. И. Барсовой, И. Р. Бёме, Е. Н. Гуртовой, Т. А. Ильиной, И. В. Володину, Л. П. Корзуну, Н. Д. Пояркову, Н. А. Формозову – за долгие часы обсуждений планов и результатов; А. Е. Краеву – за предоставленные записи акустических сигналов огарей и М. Н. Дементьеву – за прекрасно выполненные иллюстрации. Огромное спасибо моему научному руководителю А. Б. Керимову за ценные советы, критику и поддержку, а также В. В. Иваницкому, взявшему на себя труд рецензирования первого варианта рукописи. Мне было бы гораздо труднее работать без постоянного искреннего участия друзей и коллег по кафедре и Рабочей группе по гусеобразным Северной Евразии

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Краткий очерк биологии огаря.

На основании данных литературы и материалов автора в главе изложена информация о современном распространении, численности и популяционных трендах вида. Описаны особенности экологии, годового цикла и репродуктивной биологии огаря.

Глава 2. История и современное состояние исследуемых популяций огаря.

2.1. Среднее Поволжье. Сведения о том, что огарь населяет южные районы Среднего и север Нижнего Поволжья, существуют на протяжении как минимум двух столетий. За это время численность популяции в регионе была подвержена многолетним колебаниям с чередованием периодов депрессий и подъёма. Причины как роста, так и спада численности могут быть разнообразны и однозначно не определены. В настоящее время как общая численность, так и количество гнездящихся пар в Поволжье растёт. При этом численность и плотность популяции в этом регионе всегда была и остаётся низкой, в настоящее время в Ульяновской области гнездится несколько десятков пар огарей (Бородин и др., 2001), в Саратовской – немного более сотни пар, в основном на востоке области (Завьялов и др., 2004).

2.2. Заповедник Аскания-Нова. В XIX веке огарь был обычным видом на Украине. К началу XX в. численность вида там значительно сократилась, а к его середине на большей площади региона огари исчезли полностью. В Аскании-Нова огарей содержали в зоопарке Э. Ф. Фальц-Фейна с 1885 г. С 1893 г. часть молодых птиц стали оставлять лётными; численность огарей стала расти и к 1920 г. превысила 200 особей. С конца 1970-х гг. в Аскании-Нова проводятся специальные биотехнические мероприятия, благодаря чему там была создана частично оседлая популяция, насчитывающая сейчас до 800 особей. Ежегодно на территории площадью менее 20 га (в основном на островах и по берегам прудов зоопарка) гнездится до 65 пар, т.е. более 3 пар/га (Зубко и др., 2003). Вместе с огарями на прудах обитают водоплавающие других видов; их плотность тоже очень велика. Огари гнездятся в деревянных домиках, частично врытых в землю, а также в дуплах деревьев и в дуплянках. Большая часть асканийской популяции огаря является осёдлой; зимой на одном из прудов постоянно поддерживается незамерзающая полынья и численность огарей в это время увеличивается до 2000 особей за счёт иммигрантов неизвестного происхождения. В зоопарке птицы круглогодично получают дополнительную подкормку.

2.3. Город Москва. Популяция огаря в г. Москве существует уже более 50 лет и берет начало от нескольких птиц, содержавшихся в конце 1940-х гг. в Московском зоопарке (Кудрявцев, 1967). В 1956 г. огари впервые загнездились за пределами зоопарка. Численность популяции стала постепенно расти, особенно стремительный рост отмечен в последние годы. Если в 1997 г. в Москве было 50 огарей, то в 1998 – уже более 100, в 1999 – 140, а к 2005 г. их численность достигла 370–390 особей. Все огари московской популяции зимуют на прудах зоопарка, а гнездятся на чердаках многоэтажных домов и выращивают птенцов на городских прудах. С ростом численности огарей увеличивается и количество гнездящихся птиц, однако они очень медленно

осваивают новые места гнездования и выводковые станции, предпочитая гнездиться в уже «известных» местах, что приводит к локальному увеличению плотности семей. Зимой птицы получают подкормку в зоопарке, а в другое время года – и от жителей города.

Глава 3. Материалы и методы.

Семейные группы огарей наблюдали на двух прудах в зоологическом парке заповедника «Аскания-Нова» в 1987, 1988 и 1991–1993 гг., на 4 прудах в центральной части г. Москвы в 1995, 1998 и 2000 гг. и на двух прудах в Среднем Поволжье (в Ульяновской и Саратовской областях) в 1999 г. Дополнительные наблюдения, данные которых статистически не обрабатывались, проводили в 1989 г. в Аскании-Нова, в 1996 и 1997 гг. в г. Москве и в 2003 г. Поволжье.

Сроки наблюдений – с конца мая до конца июля. Продолжительность периодов непрерывных наблюдений – от 1 до 6 часов. Общее время наблюдений за 23-мя семьями, каждая из которых включала самца, самку и птенцов, составило 930,4 часа, из них 547 (196 920 регистраций) в Аскании-Нова, 266,2 (95 814 регистраций) в Москве и 117,2 (42 192 регистрации) в Среднем Поволжье. Наблюдения обычно проводили в светлое время суток (с 6 ч. 20 мин. до 23 ч. 30 мин.); отсутствие выраженной суточной динамики распределения типов активности взрослых птиц и птенцов (см. ниже) позволило не учитывать время суток, в которое проводили наблюдения, при обработке материала.

Мечения птиц не проводили; при обитании на водоёме нескольких семей их различали по количеству птенцов и/или по рисунку оперения на голове у самок. Для оценки возраста птенцов мы использовали разработанную нами систему определения их возраста по степени развития оперения (Поповкина, Герасимов, 2000), выделяя пять возрастных классов [BK].

Для регистрации активности огарей пользовались стандартными методами (Altmann, 1974), основным был метод временных срезов. С интервалом в 30 сек. регистрировали следующие типы активности [ТА]: кормёжка, перемещение, отдых и комфортное поведение; у взрослых птиц выделяли ещё три ТА, относящиеся к категории социальных взаимодействий (угрозы, атаки и участие в «демонстрации единства»), а также состояние настороженности («дозор»). Критерием для определения ТА служили определённые позы птиц; наиболее характерные позы и демонстрации огарей описаны разделе 4.1. Типом активности птенцов считали тот, который в момент регистрации проявляло большинство членов выводка.

Акустические сигналы птиц записывали на магнитофон «Reporter-6» с микрофоном МКЭ-2 и Panasonic RQ-A300 с направленным микрофоном Panasonic STEREO MIC RQ A-300. Спектральный анализ производили на сонографе “Kay Electric Company” 7026 A и с использованием компьютерных программ Avisoft-SASLab Light и Syrinx.

Нами были выделены следующие факторы и условия, потенциально влия-

ющие на поведение огарей: (1) регион обитания; (2) характер местообитаний: (а) местообитания «открытого» типа – водоёмы с берегами, частично или полностью лишёнными прибрежной растительности и с обширными открытыми пространствами вокруг них и (б) местообитания «закрытого» типа – водоёмы с относительно густой прибрежной растительностью; (3) возраст птенцов сравнивали или пять ВК, или две возрастные категории – младших (I и II ВК) и старших (III-V ВК) птенцов; (4) размер выводка маленький – меньше 10 птенцов, и большой – 10 птенцов и больше. В некоторых случаях выделяли три размерные категории выводков: маленькие – до 9 птенцов, средние – от 10 до 20 птенцов и очень большие – более 20 птенцов; (5) «социальное окружение»: (а) одна семья огарей на водоёме; (б) больше одной семьи на водоёме.

Анализируя использование семьями пространства, мы оперировали следующими показателями: (1) площадь участка обитания семьи; (2) доля площади участка обитания семьи в общей площади, занятой в данный период времени участками всех семейных групп; (3) доля площади зоны перекрыwania участка обитания семьи с участками других семей в общей площади семейного участка; (4) расположение и количество центров активности огарей (мест, где взрослые птицы и птенцы проводили как минимум 10 % времени наблюдений) на территории участка обитания семьи.

Участком обитания семьи считали совокупность всех точек, в которых за время наблюдений были отмечены взрослые птицы и птенцы. Охраняемые территории объединяли те точки, в которых взрослые огари проявляли агрессивное поведение. У подавляющего большинства семей охраняемые территории совпадали с участками обитания, поэтому при анализе пространственных отношений семей мы оперировали только понятием «участок обитания».

Для составления и обработки картосхем пользовались пакетом программ MapInfo Professional 6.5.

Распределение большинства величин, по которым производили расчёты, не являлось нормальным (для оценки типа распределения использовали W-тест Шапиро–Вилка). Поэтому для обработки данных в основном использовали непараметрические методы: критерий χ^2 , коэффициент ранговой корреляции Спирмена и тест Краскал–Уоллиса (нижними индексами при показателе N обозначены число градаций фактора минус 1 и размер выборки). Из-за неприменимости к нашим данным параметрических методов многофакторного анализа основная процедура оценки воздействия того или иного фактора на определённые ТА была основана на учёте (контролировании) величины других переменных, потенциально влияющих на поведение. Для оценки степени синхронизации поведения партнёров, а также родителей и птенцов пользовались модифицированной формулой Жаккара (Галанин и др., 1986).

Предварительную обработку и подготовку данных для статистического анализа осуществляли в СУБД Paradox, их статистическую обработку проводили с использованием программы STATISTICA 6.0.

Глава 4. Результаты.

4.1. Поведенческий репертуар огаря. Несмотря на то, что практически между любыми двумя типами как визуальных, так и акустических сигналов огаря, как и других птиц, наверняка можно обнаружить целый континуум переходных форм (Панов, 1978), мы сочли возможным и необходимым выделить некоторый набор поз и демонстраций огарей, играющих существенную роль в видовой коммуникации и свидетельствующих об определенном мотивационном состоянии птиц, а акустическую коммуникацию рассматривали как процесс обмена дискретными сигналами, вызывающими быстрый специфический ответ. Большинство звуков, издаваемых огарями, достаточно хорошо различаются на слух и многие практически однозначно свидетельствуют об определенном состоянии птицы.

4.1.1. Основные позы и демонстрации огарей. В разделе детально описаны «прямая» поза, поза угрозы на воде и на суше, поза «подчинения», а также предполетная демонстрация и «демонстрация единства» (рис. 1).

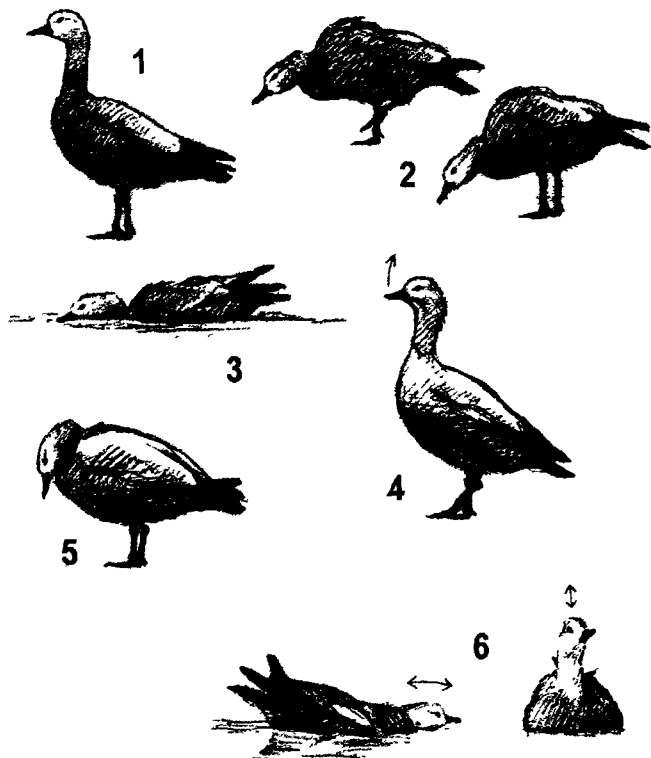


Рис 1. Позы и демонстрации огарей.

1 – «прямая» поза; 2 – поза угрозы на суше; 3 – поза угрозы на воде; 4 – предполетная демонстрация; 5 – поза «подчинения», 6 – демонстрация единства.

4.1.2. Акустический репертуар. Вокальный репертуар огарей достаточно своеобразен; издаваемые ими звуки существенно отличаются от акустических сигналов как уток, так и гусей. В разделе приведены основные физические характеристики сигналов, издаваемых взрослыми огарями и их птенцами, и рассмотрена их ситуативная приуроченность (сигналы тревоги, угрозы, контактные сигналы; звуки, издаваемые в полёте, в позе «покорности», во время предполётной демонстрации и «демонстрации единства», сигналы насиживающей кладку самки).

4.2. Структура бюджетов времени огарей.

Основной вклад в бюджет времени взрослых птиц вносили затраты времени на дозор, кормление, комфортное поведение, отдых и перемещения. Доля каждого из этих ТА в бюджете составляла не менее 10 %. Проявления остальных ТА (атаки, угрозы, участие в «демонстрации единства») были более редкими. Достаточно равномерное распределение времени, затрачиваемого на основные ТА, одинаково характерно как для самцов, так и для самок. Исключение составляет дозор, доля которого у самцов в 1,6 раза больше, чем у самок ($\chi^2 = 887,16$, $P < 0,001$). Кроме этого, самцы несколько агрессивнее самок ($\chi^2 = 19,97$, $P < 0,001$ для относительного количества атак и $\chi^2 = 40,88$, $P < 0,001$ – угроз).

В бюджете времени птенцов 9 % занимало комфортное поведение, а оставшееся время было равномерно поделено между кормлением (29,7 %), перемещениями (33,9 %) и отдыхом (27,9 %). Кормились птенцы почти в три раза больше времени, чем их родители, и лишь ненамного больше их перемещались и отдыхали.

Структура бюджета времени огарей, несколько менялась в зависимости от действия рассматриваемых нами факторов, оставаясь при этом достаточно стабильной.

4.3. Согласованность поведения членов семьи.

Поведение самцов и самок сильно скоррелировано: все ТА самцов положительно коррелируют с аналогичными ТА самок при высоком уровне значимости коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. У обоих родителей существуют положительные корреляции между такими одноимёнными ТА взрослых птиц и птенцов, как кормление и перемещения, а также отрицательная корреляция между перемещениями взрослых птиц и отдыхом птенцов. Поведение самки сильнее, чем самца, скоррелировано с поведением птенцов. При этом оценка синхронизации поведения членов семьи с применением модифицированной формулы Жаккара продемонстрировала наличие статистически значимой положительной сопряжённости (при $P < 0,05$) только между следующими одноимёнными ТА: перемещениями и «демонстрацией единства» у самцов и самок, перемещениями обоих родителей и птенцов и отдыхом птенцов и самки. Сопряжённость между всеми остальными ТА у партнёров и у птенцов и их родителей отрицательная.

4.4. Зависимость поведения от времени суток. Нами не было выявлено никаких общих закономерностей в изменении относительного количества времени, затрачиваемого на определенные ТА, ни для объединённой выборки, ни при сопоставлении выборок по отдельным парам, в том числе с учётом возраста птенцов

4.5. Зависимость поведения огарей от разных факторов.

4.5.1. Изменение затрат времени на основные ТА в зависимости от разных факторов. От региона обитания семей зависели все основные ТА огарей. Время дозора самцов в разных регионах не различалось; самки же в Среднем Поволжье уделяли этому ТА значительно больше времени, чем в Москве и Аскании-Нова (тест Краскала-Уоллиса: $H_{2,58} = 7,04$, $p < 0,05$). Больше всего времени на кормёжку огари тратили в Москве, несколько меньше – в Аскании-Нова, и существенно меньше – в Среднем Поволжье ($H_{2,58} = 6,45$, $p < 0,05$ для самцов; $H_{2,28} = 6,41$, $p < 0,05$ для самок с птенцами младшего возраста). Относительное время перемещения у самцов в Поволжье было существенно большим, чем в Аскании-Нова и Москве ($H_{2,58} = 6,10$, $p < 0,05$). Самки во всех регионах перемещались примерно одинаковое количество времени. Самцы достоверно больше отдыхали в Среднем Поволжье, чем в Аскании-Нова и Москве ($H_{2,58} = 9,64$, $p < 0,01$). Относительное количество времени, затрачиваемого на отдых самками в разных регионах, было больше в Аскании-Нова, чем в Москве, только у птиц с птенцами старшего возраста ($H_{1,30} = 6,22$, $p < 0,05$) и с большими выводками ($H_{1,14} = 4,50$, $p < 0,05$). На комфортное поведение в Поволжье огари тратили относительно меньше времени, чем птицы из Аскании-Нова и Москвы ($H_{2,58} = 7,41$, $p < 0,05$ для самок; $p < 0,1$ для самцов). Характер местообитаний птиц оказывал влияние только на время кормёжки: в местообитаниях «закрытого» типа огари кормились достоверно меньше, чем в «открытых» местообитаниях. Условия «социального окружения» влияли только на время перемещений птиц из семей, обитавших в Москве: они больше перемещались в тех случаях, когда на водосмсе обитало больше одной семьи ($H_{1,23} = 6,47$, $p < 0,05$ для самок; $H_{1,23} = 4,19$, $p < 0,05$ для самцов). От возраста птенцов зависели следующие ТА: время дозора, перемещений и отдыха. Доля дозора в бюджете времени у самцов с птенцами младшего возраста была больше, чем у отцов более старших птенцов ($H_{4,58} = 9,74$, $p < 0,05$). У самок такие различия выражены слабее. И самцы, и самки больше перемещались, когда их птенцы были маленькими ($H_{1,58} = 3,90$, $p < 0,05$ для самцов, $H_{1,58} = 10,08$, $p < 0,01$ для самок). На время отдыха самцов возраст птенцов практически не оказывал влияния; самки больше отдыхали с птенцами старшего возраста в Аскании-Нова ($H_{1,32} = 8,64$, $p < 0,01$) и в семьях, имевших территориальных соседей ($H_{1,40} = 9,70$, $p < 0,05$). От размера выводка зависело время кормёжки: чем больше птенцов было в выводке, тем больше родители кормились ($H_{2,58} = 8,83$, $p < 0,05$ для самцов, $H_{2,58} = 9,46$, $p < 0,01$ для самок). Огари много отдыхали в тех случаях, когда выводки были среднего

размера и мало – при маленьких и больших выводках ($H_{1,58} = 11,36$, $p < 0,01$ для самцов; $H_{2,58} = 6,71$, $p < 0,05$ для самок).

В большинстве случаев поведение птенцов зависело от разных факторов так же, как поведение их родителей: птенцы младшего возраста перемещались больше, чем старшего ($H_{4,58} = 11,61$, $p < 0,05$); комфортному поведению они уделяли больше всего времени в Москве и меньше всего – в Среднем Поволжье ($H_{2,58} = 10,02$, $p < 0,01$), больше времени на кормёжку тратили в местообитаниях «открытого» типа ($H_{1,58} = 4,48$, $p < 0,05$) и в больших выводках ($H_{2,58} = 14,56$, $p < 0,001$), больше перемещались тогда, когда на водоеме обитало больше одной семьи ($H_{1,25} = 4,71$, $p < 0,05$). В то же время, зависимость некоторых ТА от рассматриваемых факторов, в первую очередь, от региона обитания, отличалась у взрослых птиц и птенцов: птенцы относительно больше кормились в Москве и меньше всего – в Аскании-Нова ($H_{2,58} = 18,90$, $p < 0,001$), а отдыхали больше всего в Аскании-Нова и примерно одинаковое время – в Москве и Поволжье ($H_{2,58} = 7,13$, $p < 0,05$).

4.5.2. Изменение затрат времени на редкие ТА в зависимости от разных факторов. Наиболее сильно по уровню агрессивности различались взрослые огари из разных регионов: больше всего атак и угроз демонстрировали взрослые огари в Аскании-Нова, меньше всего – в Поволжье (атаки: $H_{2,58} = 21,90$, $P < 0,001$ у самцов и $H_{2,58} = 20,69$, $P < 0,001$ у самок); угроз в Поволжье не наблюдали ни разу. Однако эти различия проявлялись при рассмотрении агрессии, направленной на огарей без выводков и птиц других видов, но не на соседние территориальные пары. Агрессивность огарей практически никак не была связана с типом местообитаний. Условия «социального окружения» оказывали заметное влияние на агрессивность: огари из семей, обитавших на водоемах вместе с другими парами с выводками, были более агрессивны, чем тогда, когда на водоеме обитала только одна семья (атаки: $H_{1,58} = 5,05$, $P < 0,05$ у самцов; $H_{1,58} = 13,02$, $P < 0,001$ у самок; угрозы: $H_{1,58} = 6,33$, $P < 0,05$ у самок; $H_{1,30} = 8,77$, $P < 0,01$ у самцов с птенцами старшего возраста и $H_{1,14} = 5,52$, $P < 0,05$ у самцов в Москве). Влияние возраста птенцов на относительное количество атак и угроз у самцов и самок несколько различалось. У самцов атак было больше, когда их птенцы были маленькими ($H_{4,58} = 10,44$, $P < 0,05$), однако, это касается только атак по отношению к птицам других видов ($H_{4,58} = 10,92$, $P < 0,05$). Количество атак на огарей – как с выводками, так и без них – не зависело от возраста птенцов. Относительное количество угроз было примерно одинаковым у самцов с птенцами разного возраста. Самки с птенцами разного возраста почти не различались по относительному количеству времени, затрачиваемому на атаки и угрозы. От размера выводка зависела только агрессивность самцов по отношению к птицам других видов: таких птиц чаще атаковали отцы маленьких выводков ($H_{1,58} = 4,49$, $P < 0,05$).

Больше всего влиянию разных факторов была подвержена агрессия по отношению к огарям без выводков, меньше всего – к птицам других видов

Относительное количество времени, которое огари тратили на участие в «демонстрации единства», зависело от размера выводка и, при учёте дополнительных условий (региона обитания и «социального окружения»), от возраста птенцов. Наибольшее количество времени на этот тип активности тратили птицы с выводками среднего размера ($H_{2,58} = 7,37$, $P < 0,05$ для самцов; $H_{2,58} = 6,42$, $P < 0,05$ для самок). Участие в «демонстрации единства» как у самцов, так и у самок было сильно скоррелировано с участием в конфликтах с территориальными огарями, имевшими выводки (r_s от 0,50 до 0,56, $P < 0,001$). В то же время, ни у одного из партнёров не обнаружено корреляций между участием в «демонстрации единства» и агрессивными действиями по отношению к огарям без выводков и птицам других видов.

4.6. Зависимость частоты смен ТА от разных факторов. В Москве смена ТА (параметр, рассчитанный как среднее количество переходов от одного ТА к другому в течение часа) у огарей происходила гораздо чаще, чем в Аскании-Нова и в Поволжье ($H_{2,263} = 36,67$ для самцов; $H_{2,263} = 40,06$ для самок; $H_{2,263} = 70,80$ для птенцов; $P < 0,001$), что подтвердилось при учёте действия всех остальных факторов. В «открытых» местообитаниях огари чаще меняли ТА, чем в местообитаниях «закрытого» типа ($P < 0,1$ для самцов, $H_{1,263} = 13,39$, $P < 0,001$ для самок; $H_{1,263} = 10,26$, $P < 0,01$ для птенцов). От возраста птенцов частота смен ТА их родителей не зависела; сами птенцы в младшем возрасте меняли ТА чаще, чем в старшем ($H_{4,263} = 31,09$, $N = 263$, $P < 0,001$). У самцов частота смен ТА не зависела от размера выводка, а у самок она происходила чаще, когда их выводки были большими ($H_{2,263} = 16,42$, $P < 0,001$).

4.7. Зависимость времени отсутствия взрослых птиц на водоёме от разных факторов. Почти во всех семьях огарей родители иногда на некоторое время оставляли своих птенцов. Оба родителя больше всего времени отсутствовали на тех водоёмах, где находились их птенцы, в Среднем Поволжье ($H_{2,58} = 6,35$, $P < 0,05$ для самцов; $H_{2,58} = 7,37$, $P < 0,05$ для самок). В местообитаниях «закрытого» типа они оставляли птенцов на большее время, чем в «открытых» местообитаниях ($H_{1,58} = 6,41$, $P < 0,05$ для самцов; $H_{1,58} = 11,86$, $P < 0,001$ для самок). Время отсутствия взрослых огарей на водоёме не зависело от возраста их птенцов, размера выводка и «социального окружения».

4.8. Использование пространства семьями огарей и их территориальные взаимоотношения. По мере роста птенцов площади участков обитания семей и зон их перекрывания увеличивались ($H_{1,21} = 5,75$, $P < 0,05$). У птиц из разных семей могло быть от 1 до 6 центров активности, их было больше, когда на водоёмах обитало несколько семей ($H_{1,48} = 8,77$, $P < 0,01$ для самок; $H_{1,30} = 5,92$, $P < 0,05$ для птенцов).

Чем больше был участок, тем больше взрослые огари отдыхали ($r_s = 0,664$, $P < 0,01$ для самцов; $r_s = 0,492$, $P < 0,05$ для самок) и тем меньше времени тратили на атаки ($P < 0,1$ для самцов; $r_s = -0,678$, $P < 0,01$ для самок). Чем больше была доля зоны перекрывания с другими участками от общей площади участ-

тка семьи. тем большее количество времени обе взрослые птицы затрачивали на угрозы, особенно по отношению к соседним семьям ($r_s = 0,631$, $P < 0,01$ для самцов; $r_s = 0,692$, $P < 0,001$ для самок). Агрессивность по отношению к огарям без выводков и к птицам других видов не коррелировала ни с какими пространственными факторами. Поведение птенцов также не было связано ни с одним из них.

4.9. Объединение и смешивание выводков. Из 23 выводков как минимум 7 были полностью или частично объединенными, т.е. состояли из птенцов разных родителей. Самый крупный объединённый выводок (48 птенцов) был отмечен в Москве в 2003 г. В разделе подробно описаны обстоятельства пяти случаев временного и постоянного объединения выводков, различия в поведении родителей объединённых и необъединённых выводков, а также родителей – «доноров» и «реципиентов» птенцов.

4.10. Реакция огарей на факторы беспокойства и источники потенциальной опасности. Для оценки реакции птиц на эти раздражители мы использовали такой показатель, как среднее количество издаваемых ими сигналов тревоги в час. В подавляющем большинстве случаев огари во всех регионах подавали такой сигнал при появлении человека. В Москве сигналы тревоги можно было услышать существенно чаще, чем в других регионах ($H_{2,53} = 23,39$, $P < 0,001$ для самцов; $H_{2,51} = 31,03$, $P < 0,001$ для самок). Ни от каких других факторов, кроме регионального, частота подачи сигналов тревоги огарями не зависела. Расстояние, на которое птицы подпускали человека, не подавая сигнала тревоги, было максимальным в Поволжье и минимальным (до 1 м) в Москве.

Глава 5. Обсуждение.

5.1. Структура бюджетов времени огарей. Временная структура распределения активности огарей в период вождения выводков отличается от таковой у гусей и уток (рис. 2). Основным отличием является более равномерное распределение долей времени, затрачиваемых на основные ТА.

От других водоплавающих птиц взрослых огарей отличает также заметно меньшее количество времени, затрачиваемое на кормёжку (не более 10,5 %), что может быть связано с особенностями распределения энергозатрат в годовом цикле огарей из исследованных популяций. Непродолжительное время кормления у огарей в период вождения выводков может также определяться, с одной стороны, большей калорийностью потребляемых ими кормов (по сравнению с гусями), с другой – более низким уровнем энергетических затрат на кормодобычу (по сравнению с нырковыми утками). Одинаковое время кормежки у самцов и самок огарей в рассматриваемый период может свидетельствовать о том, что физическое состояние самок к концу насиживания не хуже, чем самцов. Большую долю комфортного поведения в бюджете взрослых огарей можно объяснить тем, что они приступают к линьке сразу после

вылупления птенцов. Кроме этого, у гусей из Аскании-Нова частая чистка оперения, отчасти являясь проявлением «смещенного» поведения при конфликтах, могла быть следствием высокой частоты агонистических контактов.

В отличие от гусей и казарок, у которых в выращивании птенцов также принимают участие оба родителя, различия между распределением разных ТА у самцов и самок огаря минимальны. Самцы огарей, так же как и гусаки, проводили в дозоре несколько больше времени, чем самки; уменьшение доли дозора в бюджете самок возникло не за счет существенного увеличения доли какого-либо одного ТА, а при незначительном увеличении долей нескольких ТА, т.е. самкам не приходилось сокращать время дозора за счёт увеличения времени кормления, как это происходит у гусей (Williams et al., 1994; Sedinger et al., 1995).

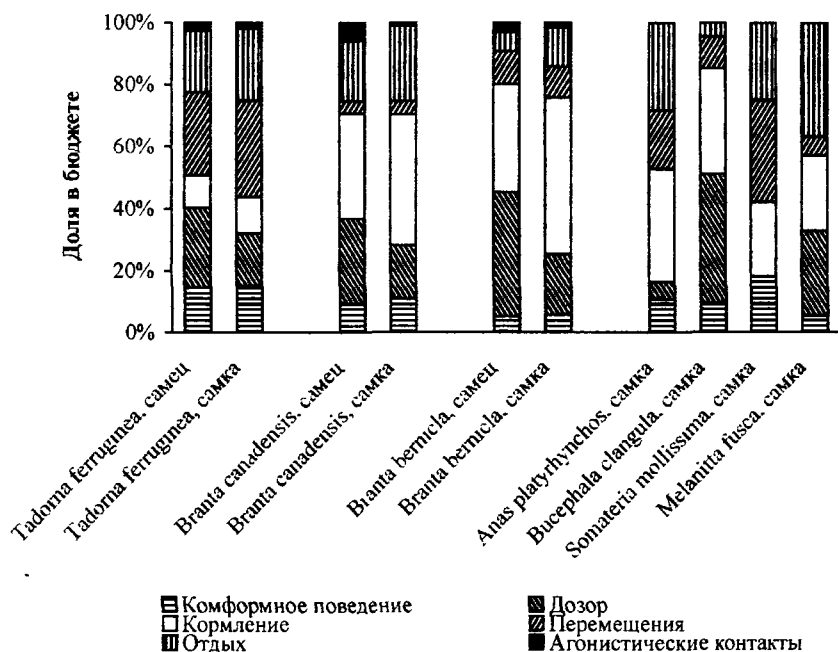


Рис. 2 Структура бюджетов времени некоторых представителей отряда гусеобразных в период вождения выводков

Источники: Sedinger, Raveling, 1990 (*Branta canadensis*); Sedinger et al., 1995 (*B. bernicla*); Pietz, Buhl, 1999 (*Anas platyrhynchos*); Бианки и др., 1976 (*Somateria mollissima*); Курилович, Тарханова, 1986 (*Bucephala clangula*, *Melanitta fusca*).

У птенцов огаря бюджет времени также наиболее «сбалансирован» по сравнению с бюджетами времени птенцов других гусеобразных птиц (гусята гораздо больше кормятся, меньше перемещаются и отдыхают и совсем мало времени тратят на комфортное поведение; птенцы большинства видов уток много времени уделяют комфортному поведению, много перемещаются и кормятся)

Птенцы арктических гусей, употребляя менее калорийные корма, чем огарята (Кондратьев, 2002), должны много кормиться, чтобы в краткие сроки достичь физической формы, необходимой для осенней миграции на значительное расстояние (Eberhardt et al, 1989). Большое время перемещений у утят может быть связано с тем, что им приходится больше времени затрачивать на поиск корма, особенно птенцам тех видов, которые питаются неравномерно распределёнными животными кормами. Добывание корма – более энергоёмкий ТА, чем отдых (Wooley, Owen, 1978), поэтому энергетический бюджет огарят представляется менее напряжённым, чем у птенцов других видов гусеобразных. Огарята много времени проводят в воде; видимо, поэтому они уделяют заметное количество времени чистке оперения – столько же, сколько и птенцы некоторых видов уток, и значительно больше, чем гусята.

5.2. Зависимость поведения от времени суток. Динамика активности водоплавающих и многих других птиц на протяжении суток прежде всего определяется кормовым поведением и во многом зависит от доступности и качества кормов (Fox, Madsen, 1981; Desnouches et al, 2003). Спектр кормов огарей весьма широк: и взрослые птицы, и птенцы используют корма как растительного, так и животного происхождения. При столь разнообразной кормовой базе, которая в местах наших наблюдений была и достаточно богатой, суточная активность огарей не должна была зависеть от доступности кормов. Высокий уровень энергетических затрат, в том числе на ростовые процессы, определяет необходимость частого кормления птенцов и, соответственно, более или менее равномерное распределение времени, затрачиваемого на кормёжку, в течение дня

5.3. Причины временного отсутствия взрослых птиц на водоёме. В естественных местообитаниях кормовые станции взрослых огарей и выводковые станции могут быть пространственно разобщены из-за различий в пищевых потребностях птенцов и их родителей и, соответственно, недостаточной кормовой ёмкости выводковых стадий для взрослых птиц. В Среднем Поволжье огари лишены дополнительной подкормки, имеющей большое значение для птиц в Аскании-Нова и Москве и, вероятно, именно поэтому там родители покидали свои выводки чаще и на более длительное время, летая кормиться на сельскохозяйственные поля. Различия во времени отсутствия взрослых огарей в разных местообитаниях также могут свидетельствовать о недостаточном количестве и качестве кормовых ресурсов в местообитаниях «закрытого» типа. Покидая на некоторое время птенцов, огари могут также искать

более подходящие места для выращивания выводков. для птиц этого вида, местообитаниями которых в период размножения часто являются временные степные водоёмы, такое поведение может быть вполне оправдано.

5.4. *Согласованность поведения членов семьи.* Несмотря на то, что поведение партнёров сильно скоррелировано, только их перемещения синхронизированы больше, чем в 50 % случаев проявления этого ТА каждым из них. Все остальные ТА чаще проявлялись у них не синхронно. Активность самок больше, чем самцов, была синхронизирована с активностью птенцов. Это, как и некоторое превышение доли времени, проводимого в состоянии настороженности самцами, по сравнению с самками, за счёт уменьшения времени, затрачиваемого ими на перемещения, указывает на тенденцию к разделению ролей родителей: самцы больший вклад вносили в охрану выводка и территории, в то время как самки чаще сопровождали птенцов.

5.5. *Зависимость поведения огарей от возраста птенцов.* Распределение времени между разными ТА у птенцов прежде всего определяется их пищевыми потребностями (Maxson, Pace, 1992). У пуховых птенцов размер пищеварительного тракта меньше и удельный уровень метаболизма выше, чем у птенцов более старшего возраста, поэтому они быстрее насыщаются, но должны кормиться чаще (Ringelman, Flake, 1980). С этим, вероятно, связано то, что младшие птенцы меняли ТА чаще, чем старшие. Увеличение времени кормления птенцов в старшем возрасте могло быть обусловлено тем, что у них по мере нарастания массы тела и роста оперения увеличивавшиеся затраты на метаболизм (в абсолютном выражении) превышали уменьшавшиеся затраты на рост и терморегуляцию в условиях умеренных и южных широт. Большее время перемещений младших птенцов, по сравнению со старшими, может быть связано с более узким спектром кормов у птенцов младшего возраста и необходимостью их поиска, а также с разными способами кормодобывания в разном возрасте. Аналогичные различия у родителей птенцов разного возраста вызваны тем, маленьких птенцов взрослые птицы сопровождают больше, чем старших. Кроме этого, перемещения взрослых синхронизированы с таким же ТА птенцов, а с возрастом сами птенцы начинают меньше перемещаться. В основном за счёт сокращения времени перемещений (но не кормления) старшие птенцы имели возможность отдыхать больше, чем младшие. Время, уделяемое комфортному поведению, у птенцов старшего возраста увеличивается из-за того, что у них происходит смена пухового наряда на ювенильное оперение. Время, проводимое взрослыми огарями в состоянии настороженности, с возрастом птенцов уменьшалось. с одной стороны, старшие птенцы менее уязвимы для хищников; с другой. высокий уровень настороженности родителей в начале выводкового периода может быть связан со становлением территориальных взаимоотношений. Поведение самок по мере роста их птенцов менялось сильнее, чем поведение самцов, что соответствует большей синхронизации активности самок и птенцов

5.6. Зависимость поведения огарей от размера выводка. Незначительные изменения в поведении взрослых огарей, имевших выводки разного размера и, прежде всего, независимость от этого фактора количества времени, проводимом ими в состоянии настороженности, подтверждают гипотезу «неделимости» родительского вклада у водоплавающих птиц (Lazarus, Inglis, 1986). Поскольку большое количество птенцов в выводке не ограничивает время кормления как взрослых птиц, так и птенцов, то можно утверждать, что большой размер выводка не является для огарей инадаптивным. Подтверждением этому может быть и образование у огарей очень крупных объединённых выводков, выращиваемых одной парой родителей. Вероятно, размер кладки у огарей скорее ограничен возможностями насиживающей самки, нежели адаптирован к прессу отбора, действующему после вылупления птенцов, как полагают сторонники гипотезы «делимого родительского вклада» у гусеобразных птиц (Schindler, Lamprecht, 1987).

5.7. Зависимость поведения огарей от «социального окружения». Огари, обитавшие в разных условиях «социального окружения», различались главным образом по времени, затрачиваемому на перемещения: члены семей, не имевшие территориальных соседей, перемещались меньше. Когда на водоёме обитает только одна семья, время перемещений её членов определяется главным образом их собственными потребностями, а в тех случаях, когда территория водоёма поделена между несколькими парами, птицы вынуждены постоянно оптимизировать своё положение в пространстве относительно членов соседних семей, поскольку территориальные отношения у них построены в основном по принципу избегания контактов, а не инициации конфликтов. При обитании на одном водоёме нескольких семей взрослые птицы были несколько более агрессивны, однако эти различия касались только относительного количества угроз – основной формы выражения агрессии по отношению к соседним парам с выводками. Учитывая сравнительно высокий уровень энергетических затрат на перемещения и угрозы (Dwyer, 1975), можно предположить, что расходы энергии огарей из семей, обитающих в условиях территориального соседства с другими семьями, превышают эти показатели у птиц из одиночных семей. Однако предположение о негативном влиянии на огарей высокой плотности размножающихся птиц требует подтверждения результатами гораздо более детальных популяционно-демографических исследований.

5.8. Зависимость поведения огарей от типа местообитаний. Характер местообитаний оказывал минимальное влияние на структуру активности огарей. Меньшее время кормёжки птиц в местообитаниях «закрытого» типа, по сравнению с «открытыми» местообитаниями, может быть связано с различиями в их кормовой ёмкости, что подтверждается и большим временем отсутствия взрослых огарей из семей, использовавших «закрытые» местообитания. Вероятно, такие местообитания не были оптимальными и для птенцов: в них

птенцы существенно больше перемещались, чем в «открытых» местообитаниях, а их перемещения в основном определяются необходимостью поиска корма, и меньше времени тратили на собственно кормление

5.9. Зависимость поведения огарей от региона. Этот фактор оказывал наиболее существенное влияние на поведение огарей: от него зависела степень проявления всех без исключения ТА птиц. Детальный анализ направленности влияния всех остальных выделенных нами факторов и их воздействия на структуру активности огарей в разных регионах показал, что региональные различия в поведении ни в одном из случаев не объясняются действием каких-либо из них. Вероятно, региональные различия в поведении огарей определяются какими-то специфическими условиями, причём их влияние настолько сильно, что перекрывает действие других факторов.

Огари из Москвы и Аскании-Нова по поведению отличаются друг от друга значительно меньше, чем вместе и по отдельности от птиц из Поволжья. Наиболее заметная отличительная черта условий обитания птиц в Аскании-Нова и Москве – очень высокая плотность выводков в выводковых стациях. Повышенная агрессивность взрослых огарей в Аскании-Нова и Москве по сравнению с птицами, обитающими в Поволжье, была вызвана, в первую очередь, напряжёнными территориальными отношениями. Спецификой условий обитания огарей в Москве является постоянный высокий уровень беспокойства. Именно этим были вызваны относительно высокая частота смен ТА как птенцов, так и их родителей, и подачи сигналов тревоги взрослыми огарями. При этом городские птицы продемонстрировали очевидное привыкание к постоянному «антропогенному фону», на котором проходит их жизнь: порог реакции как на приближение человека, так и на сигналы тревоги партнёров и родителей у них существенно выше, чем у птиц, обитающих в заповеднике и в естественных условиях. Возможно, более спокойным отношением взрослых птиц к факторам беспокойства было вызвано и то, что в Москве и Аскании-Нова доли дозора в их бюджетах времени были существенно меньше, чем в Поволжье. Одно из наиболее ярких различий в структуре активности огарей из разных регионов – по времени кормёжки – может быть вызвано тем, что в Поволжье существенную часть этого времени птицы проводили за пределами мест наблюдений. Таким образом, некоторые различия в поведении огарей из разных регионов можно объяснить, проанализировав различия в условиях их обитания. Остальные могли возникнуть либо благодаря специфике каждого из регионов по комплексному воздействию рассматриваемых нами факторов, либо из-за действия каких-то иных факторов и условий.

5.10. Территориальные отношения и агонистические взаимодействия. По классификации уровней территориальности, разработанной Ж. Готье (Gauthier, 1989), среди представителей п/сем. Anatinae огари, наряду с другими видами р. Tadorna, обладают самой жесткой территориальностью. Считается, что у гусеобразных птиц территориальное поведение самцов

связано в первую очередь с охраной самки (Ryder, 1975; Owen, Wells, 1979; McKinney et al., 1983 и др.). Вероятно, у огарей охрана участка вокруг самки эволюционировала в охрану территории *per se*. Наличие строго охраняемых территорий у огарей позволяет им, в первую очередь, обеспечить кормовыми и другими ресурсами птенцов. Самцы огарей несколько более агрессивны, чем самки, однако последние часто приближаются к ним по уровню агрессивности, особенно в отношении соседних территориальных пар. Механизм поддержания границ участков обитания семей приводится в действие главным образом за счёт ритуализованных, а не прямых контактов, что может быть выгодно для огарей благодаря уменьшению энергетических затрат и снижению риска физических увечий.

Если на водоёме выращивали птенцов несколько семей, их участки в большинстве случаев перекрывались, но активность птиц была в основном приурочена к определенным местам – центрам активности. Таких центров было больше в тех случаях, когда пары с птенцами соседствовали с другими территориальными семьями, т.е. одна из особенностей территориального поведения огарей при высокой плотности выводков – «структурирование» пространства, позволяющее минимизировать количество конфликтов. Большая агрессивность по отношению к огарям без выводков в Аскании-Нова объясняется очень высокой плотностью там таких птиц, что повышает вероятность контактов с ними. Межвидовая агрессия у огарей может быть связана с защитой птенцов от хищников, а также вызвана конкуренцией за ограниченные ресурсы. Кроме этого, она может представлять собой переадресованную реакцию на объекты, не имеющие специфических релизеров, или служит для того, чтобы растратить излишки энергии (Дольник, 1982).

5.11. Объединение выводков. В Среднем Поволжье, где плотность размножающихся огарей очень низка, объединение выводков происходит крайне редко – в отличие от Москвы и Аскании-Нова, где выводки объединяются часто. Мы не обнаружили таких отличий в поведении взрослых огарей, имевших выводки большого размера, которые могли бы свидетельствовать о том, что увеличение количества птенцов вызывает дополнительные затраты на их выращивание у родителей. Это позволяет нам утверждать, что объединение выводков не сказывается отрицательно на взрослых птицах. Отсутствие различий в поведении птенцов из объединённых и необъединённых выводков может свидетельствовать о том, что объединение выводков у огарей вряд ли является негативным явлением для птенцов. Никаких очевидных выгод объединения мы тоже не обнаружили и, соответственно, считаем, что у огарей объединение выводков является подтверждением гипотезы «нейтрального воздействия» (Eadie et al., 1988), выдвинутой для объяснения этого явления у гусеобразных. Огари принимают чужих птенцов даже тогда, когда уже хорошо отличают их от своих, и это может служить ещё одним подтверждением

тому, что их затраты на выращивание приёмных птенцов не настолько велики, чтобы стремиться избавиться от «лишних» детей

То, что объединение выводков у огарей не приносит взрослым птицам ни дополнительных затрат, ни выгод, подтверждает и механизм перехода птенцов из одного выводка в другой. Мы ни разу не наблюдали, чтобы родители сознательно бросали своих птенцов, оставляя их на попечение других самок, или чтобы одни взрослые огари «отбирали» птенцов у других. По нашим наблюдениям, объединение выводков у огарей происходит случайно, но при этом ему способствуют особенности их территориального поведения и поведения птенцов. Птенцы чаще взрослых лидируют при перемещениях, что повышает для них вероятность оказаться в пределах участка обитания чужой семьи; определённую роль может играть взаимная привлекательность птенцов и их стремление следовать за птенцами из другого выводка, если расстояние до них невелико. Объединению может способствовать также фактор беспокойства.

В Москве объединение выводков часто происходит в тех случаях, когда на пруды приводят свои выводки пары, не имеющие охраняемых территорий. Такие семьи подвергаются агрессии со стороны резидентов, взрослые птицы изгоняются, а их птенцы присоединяются к выводкам хозяев территории. В Москве «подбрасывание» своих птенцов в чужие семьи парами, лишёнными возможности обладания собственными охраняемыми территориями из-за высокой локальной плотности, может со временем стать элементом поведенческой стратегии размножения.

5.12. Реакция на факторы беспокойства и источники потенциальной опасности. Основной фактор беспокойства для огарей всех изученных нами популяций – присутствие человека. То, что в городе огари подпускали человека гораздо ближе, чем в других регионах, не издавая сигналов тревоги, свидетельствует о значительном повышении порога реакции на этот раздражитель. Конфликт между отношением к человеку как к потенциальному источнику опасности и, одновременно, источнику корма выражается у городских огарей в том, что они, кормясь в непосредственной близости от людей, продолжают постоянно подавать сигналы тревоги

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашей работы продемонстрировали, что в период вождения выводков временная структура активности огарей при разных условиях остаётся достаточно стабильной. «Сбалансированность» бюджетов времени у огарей (отсутствие выраженной асимметрии в проявлении основных типов активности) – характерная черта, присущая именно данному виду и отличающая его от изученных в этом отношении других видов гусеобразных птиц. Поведение партнёров, выращивающих птенцов, в общих чертах очень сход-

но Наиболее заметные различия в их поведении свидетельствуют о распределении ролей родителей в семье: самцы вносят несколько больший вклад в охрану выводка и территории, а самки больше времени проводят с птенцами

Не претерпевая принципиальных перестроек, временная структура активности огарей может меняться в зависимости от разных факторов, действие которых проявляется в любых популяциях; кроме этого, поведение птиц обнаруживает связь с принадлежностью их к определённой популяции.

Меньше всего поведение огарей зависело от типа занимаемых ими местообитаний; весьма существенное влияние на него оказывал такой фактор, как возраст птенцов. Наиболее ярко было выражено воздействие регионального фактора сильнее всего различались бюджеты времени птиц из естественной и интродуцированных популяций. Направленность этих различий в большинстве случаев невозможно объяснить преимущественным воздействием каких-либо из выделенных нами факторов в каждой из них. Характер некоторых различий становится достаточно очевиден при сравнении свойств популяций (плотности птиц, кормовых условий, уровня беспокойства); часть из них, однако, не поддаётся логическому объяснению и, вероятно, своим существованием обязана либо специфическому комплексному действию рассматриваемых факторов, либо влиянию каких-либо других, не учтённых нами, условий.

Изменения в поведении огарей, связанные с воздействием каких бы то ни было факторов, не оказывали выраженного отрицательного влияния на их существование. Факторы, считающиеся многими исследователями негативными — большой размер выводка, высокая плотность семей в выводковых стациях и даже высокий уровень беспокойства — не приводили к таким изменениям в поведении огарей, которые бы указывали на неблагоприятное состояние птиц. К действию большинства факторов птицы, очевидно, приспосабливались, изменяя своё поведение, т.е. именно его лабильность позволяет им нормально существовать в разных условиях и осваивать новые местообитания. С другой стороны, попадая в разные условия, огари сохраняют присущий им «рисунок» поведения. То, что он не претерпевает глубоких изменений ни в одной из популяций, также свидетельствует о благополучном состоянии птиц в каждой из них.

ВЫВОДЫ

- 1 Во всех изученных популяциях распределение разных типов активности (дозор, кормёжка, перемещения, отдых, комфортное поведение и т.д.) по статьям бюджета времени у взрослых огарей и их птенцов более равномерно, чем у других изученных в этом отношении видов гусеобразных
- 2 В период вождения выводков у огарей поведение самца и самки очень сходно, это выражается в почти одинаковых затратах времени на одинаковые типы активности.

- 3 Половые различия в структуре бюджетов времени (большее время дозора у самцов и перемещений у самок) обуславливаются спецификой распределения ролей родителей в семье. Временная структура активности самок более вариабельна, чем самцов; их поведение более подвержено комплексному воздействию различных факторов и сильнее скоррелировано с активностью птенцов.
- 4 Проявление таких типов активности, как дозор (пребывание в состоянии настороженности) и участие в «демонстрациях единства» меньше всего зависит от изученных факторов (возраст птенцов, размер выводка, тип местообитаний и т.д.), которые в наибольшей степени влияют на время кормёжки взрослых огарей и птенцов.
5. В популяции, интродуцированной в городе, порог реакции огарей на факторы беспокойства значительно выше, чем птиц, обитающих в естественных для них условиях и в заповеднике.
- 6 Принадлежность к конкретной локальной популяции является наиболее важным фактором, влияющим на поведение взрослых огарей и птенцов, по сравнению с другими изученными факторами (см. выше). При этом направленность межпопуляционных различий не объясняется действием других факторов.
- 7 Ведущая функция территориального поведения огарей – охрана участка обитания выводка. Территориальные отношения между семьями носят ритуализованный характер. Перекрывание территорий семей при высокой плотности огарей в выводковых стациях приводит к их структурированию – пространственному разобщению центров активности семей.
8. Объединение выводков у огарей, будучи широко распространённым явлением, не даёт видимых преимуществ птенцам и не приводит к значительным изменениям в поведении взрослых птиц, выращивающих объединённые выводки.

Список публикаций по теме диссертации:

1. Поповкина А.Б., Орленева О.Г. 1991. Акустическая и визуальная коммуникация обыкновенного огаря (*Tadorna ferruginea* Pall.) в период вождения выводков – Матлы 10-й Всес. Орнит. Конф. (г. Витебск, 17-20 сентября 1991 г.). Ч. 2, кн. 2. 53–54.
2. Popovkina A. B. 1995. Behavioral changes in Ruddy Shelducks (*Tadorna ferruginea* Pall.) of the Askania-Nova population – Trans. of the 5th Congress of the European Society for Evolutionary Biology (Edinburgh, Scotland, 4-8 September, 1995) 285.
3. Popovkina A. B. 1998. Territoriality and aggressive behaviour of Ruddy Shelducks (*Tadorna ferruginea*) breeding in Askania-Nova Nature Reserve (Ukraine) – Adams, N. J. & Slotow, R. H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban – Ostrich 69: 264.
4. Зубко В.Н., Поповкина А.Б., Гавриленко В.С., Семенов Н.Н. 1998. Популяция огаря в заповеднике Аскания-Нова: история формирования и современное состояние – Казарка 4: 231–244.

- 5 Поповкина А.Б. 1999 История формирования и современное состояние популяции обыкновенного огаря в Москве – Казарка 5 240–246
- 6 Поповкина А.Б. 1999 Проект по изучению динамики численности обыкновенного огаря и изменения границ его ареала в XX веке – Ключевые орнитологические территории России. № 9: 7–8
- 7 Zubko V.N., Popovkina A.B. 1999 The Ruddy Shelduck (*Tadorna ferruginea*) in Askania-Nova (Ukraine): Population history, current status, and prospects – Duck Specialist Group Bulletin. N 2 44–47
8. Zubko V.N., Popovkina A.B. 1999 Ruddy Shelduck (*Tadorna ferruginea*) in «Askania-Nova» Nature Reserve (Ukraine) – Abstr. of the 2nd Meeting of the European Ornithologists Union and 3rd International Shrike Symposium – The Ring. 21 (1). 114
9. Поповкина А.Б. 2000 Изучение динамики численности обыкновенного огаря и изменения границ его ареала в XX веке – Казарка. 6: 181–186.
- 10 Поповкина А.Б., Герасимов К.Б. 2000 Определение возраста птенцов обыкновенного огаря по степени развития оперения. – Казарка, 6: 181–186.
- 11 Popovkina A.B. 2001 GSSG project “Changes in numbers and range of Ruddy Shelduck *Tadorna ferruginea* in the 20th century: The first steps” – Bird Numbers: Monitoring for nature conservation (Abstr. of the 15th International Conference of EBCC. 26–31 March 2001, Nyregyhaza, Hungary): 49
12. Popovkina A.B. 2001 Ruddy Shelducks in Moscow: History and current status of urban population. – The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle – Abstr. of the 3rd EOU Conference 21–25 August 2001. Haren/Groningen. The Netherlands: 91
13. Popovkina A.B. 2002. Aggressive interactions and brood amalgamation in Ruddy Shelducks: cause and effect or vice versa? – 23 Int. Ornithol. Congress Abstract Volume. (Beijing, China, August 11–17, 2002). 234–235.
- 14 Popovkina A.B. 2002. Global population processes in Ruddy Shelduck *Tadorna ferruginea*: steps toward understanding. – 23 Int. Ornithol. Congress Abstract Volume. (Beijing, China, August 11–17, 2002): 161–162.
- 15 Popovkina A. 2002 Geschichte und gegenwärtiger Status der Rostgänse in Moskau. – Ornithologische Mitteilungen (Monatsschrift für Vogelbeobachtung und Feldornithologie). 5 156–159.
- 16 Поповкина А.Б. 2003. Рост численности обыкновенного огаря в Москве: полувековая история популяции. – Животные в городе: Мат-лы Второй науч.-практ. конф. Москва. ИПЭЭ РАН 66–68
- 17 Popovkina A. B. 2003 The past and present of the unique urban population of Ruddy Shelducks in Moscow. – Die Vogelwarte. B. 42. Heft 1–2 (Abstract Volume, 4th Conference of the European Ornithologists' Union Chemnitz, Germany 16–21 August 2003). 14.
- 18 Авилова К.В., Поповкина А.Б., Еремкин Г.С. 2003 Динамика численности и распределения водоплавающих птиц Москвы 1998–2001 гг. – Животные в городе: Мат-лы Второй науч.-практ. конф. Москва. ИПЭЭ РАН 64–66

19. Авилова К В Поповкина А Б . Еремкин Г С 2003 Учет водоплавающих птиц в городе Методическое пособие по проведению учетов водоплавающих птиц в городе М . Союз охраны птиц России 1–16.
20. Avilova K V Popovkina A.B., Eremkin G S 2003 The development of urban wildfowl populations in Moscow, Russia – Abstr Volume, 4th Conference of the European Ornithologists' Union, Chemnitz, Germany, 16–21 August 2003 – Die Vogelwarte. 42 (1–2) 11.
21. Авилова К В . Еремкин Г С . Поповкина А Б 2003 Современное состояние городских группировок гусеобразных в Москве. – Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии Тезисы докл Междунар симпозиума (23–28 апреля 2003 г. г Олонец. Республика Карелия. Россия). Петрозаводск 5–6
22. Avilova K V. Eremkin G.S., Popovkina A.B 2003. Current status of urban wildfowl populations in Moscow. – Abstr Volume, 4th Conference of the European Ornithologists' Union. Chemnitz. Germany 16–21 August 2003. – Die Vogelwarte, 42 (1–2): 11–12
23. Зубко В.Н Мезинов А С . Поповкина А Б 2003 Особенности гнездования огаря в заповеднике «Аскания-Нова» – Казарка, 9: 183–213
24. Popovkina A B 2004 Opposite trends in Ruddy Shelduck populations A myth or reality? – Waterbirds Around the World A global review of the conservation, management and research of the world's major flyways (3–8 April 2004, Edinburgh, UK): Abstract book Wetlands International, Wageningen, The Netherlands: 259
25. Popovkina A B 2004 Current status of Ruddy Shelduck *Tadorna ferruginea* in Europe – Bird Numbers 2004 Monitoring in a Changing Europe. Abstr of the 16th International Conference of European Bird Census Council, 6–11 September 2004, Kayseri, Turkey: 15.
26. Popovkina A.B. 2004. Ruddy shelduck populations in Asia and Europe. current trends. – Abstr. of the International Conference on Bird and Environment, 21–24 November 2004, Haridwar, India: 137.
27. Поповкина А.Б., Краев А.В. 2004 Акустический репертуар обыкновенного огаря описание и ситуативный анализ сигналов – Казарка, 10. 253–279.
28. Поповкина А.Б . Бородин О В., Барабашин Т.О., Смирнова С.Л. 2004. Встречи огаря в Среднем и Нижнем Поволжье в сезон размножения 2003 г. – Казарка, 10 297–302
29. Авилова К В . Поповкина А Б 2004 Многолетняя динамика численности зимующих в Москве водоплавающих птиц 1985–2004 – Облік птахів підходи, методики, результати (Збірник наукових статей другої міжнародної науково-практичної конференції, 26–30 квітня 2004 р.) Житомир Мін-во аграрної політики України. Державний агроекологічний університет: 67–70
30. Поповкина А Б 2005 Популяция огаря в Москве: динамика и перспективы роста – Доклады МОИП Том 36 (ред А П Садчиков) – М Изд-во ООО «Графикон-принт» 110–112
31. Popovkina A B 2005 Behavioural changes in brood-rearing Ruddy Shelducks in the

habitats with different rates of anthropogenic transformation – 5th Conference of European Ornithologists' Union 20–23 August 2005, Strasbourg, France Abstract volume. – *Alauda*. 73 (3) 248

- 32 Поповкина А Б . Зарубина Т А 2005 Особенности размножения огаря (*Tadorna ferruginea*) в г Москве и возможные пути изменения репродуктивной стратегии птиц интродуцированной популяции. – Гусеобразные птицы Северной Евразии: Тезисы докладов Третьего международного симпозиума (6-10 октября 2005 г, Санкт-Петербург, Россия) Санкт-Петербург Картофабрика ВСЕГЕИ 214–215.
- 33 Avilova K V, Zarubina T A, Popovkina A B 2005 Different life strategies of two waterfowl species introduced in Moscow – 5th Conference of European Ornithologists' Union 20–23 August 2005, Strasbourg, France Abstract volume – *Alauda*. 73 (3) 282

Принято к исполнению 23/11/2005
Исполнено 24/11/2005

Заказ № 1363
Тираж 100 экз

ООО «11-й ФОРМАТ» ИНН 7726330900
Москва, Варшавское ш , 36
(095) 975-78-56
(095) 747-64-70
www.autoreferat.ru

№ 25891

РНБ Русский фонд

2006-4

28460