



УДК 598.3/5 : 591.524

## Изменчивость реакции надстройки гнезда при повышении уровня воды у околоводных и водоплавающих птиц Прибайкалья

Ю. И. Мельников

Байкальский музей ИИЦ СО РАН, п. Листвянка

E-mail: [yumel48@mail.ru](mailto:yumel48@mail.ru)

**Аннотация.** На основе исследований 1968–2000 гг. анализируются особенности использования околоводными и водоплавающими птицами специальной адаптации – надстройки гнезда по мере подъёма уровня воды. Показано, что на основе особенностей реакции уверенно выделяется восемь уровней этой адаптации, а все виды птиц делятся на восемь кластеров. Внутри каждого вида характерна очень широкая норма реакции особей на воздействующий фактор с высокой долей ответов низкого уровня. Порядок разделения разных видов на кластеры отражает постепенное увеличение доли реакции высоких уровней, обусловленное ростом частоты гнездования в нестабильных биотопах. Наиболее совершенные и энергетически экономные уровни реакции отмечены у видов, гнездящихся в крайне изменчивых местообитаниях, постоянно испытывающих воздействие колебаний уровня воды.

**Ключевые слова:** околоводные и водоплавающие птицы, нестабильный гидрологический режим, затопление гнёзд, надстройка гнёзд.

### Введение

Надстройка гнезда по мере подъёма уровня воды является давно известной, но малоизученной адаптацией околоводных и водоплавающих птиц [5; 6; 7; 27], и до сих пор заметный прогресс в её изучении отсутствует [6; 7; 28; 29; 30]. В настоящее время установлено, что гнезда при их подтоплении достраивают практически все виды птиц, населяющих водно-болотные экосистемы [7; 13; 19]. Однако изменчивость и степень совершенства этой реакции у разных видов птиц также остаются практически не исследованными. В представленной работе обсуждаются материалы специального изучения этого вопроса.

### Материалы и методика

Данное сообщение основывается на материалах многолетних (1968–2000 гг.) исследований, проведённых на стационарах, расположенных в трёх различных регионах Прибайкалья: пойме р. Оки, дельте р. Селенги и устье р. Иркут (не менее пяти лет на каждом). Эти районы отличаются сложным составом и динамикой природных и антропогенных факторов. Детальная их характеристика приведена в нескольких работах [7; 11; 13; 14; 20; 23; 25; 26] и в данной статье не рассматривается. В то же время, мы считаем необходимым подчеркнуть некоторые

природно-климатические особенности этих регионов Восточной Сибири, важные для понимания сущности рассматриваемых вопросов.

Прежде всего, это участки с горнопойменным водным режимом, для которых очень характерны кратковременные, но сильные весенние паводки и несколько (от 2 до 7) летних подъёмов уровня воды из-за таяния снегов в горах, обложных (не менее 3–4 дней) и ливневых дождей, а также сгонно-нагонных ветров [14]. Основными местообитаниями птиц являются прибрежные мелководья, острова, внутрикалтусные озёра, межозёрные калтусы и влажные луга дельты р. Селенги, а также высокопойменные озёра и заболоченные луга устья р. Иркут и поймы р. Оки.

В дельте р. Селенги очень сильные наводнения наблюдаются раз в 10–12 лет (малый внутривековой климатический цикл), а в устье р. Иркут и долине р. Оки вода выходит на высокую пойму раз в 30–45 лет (большой внутривековой климатический цикл), что связано с особенностями орографии долин. Дельта Селенги отличается равнинным относительно низким и заболоченным рельефом, что приводит к её затоплению даже при небольших повышениях уровня воды. В двух других рассмотренных территориях водно-болотные экосистемы расположены на высоких участках

поймы и заливаются водой только в начале больших внутривековых климатических циклов [12; 17; 18; 20; 25; 26].

Все местообитания пойменных лугов постоянно страдают от подтопления во время обложных и ливневых дождей, очень типичных для южных районов Восточной Сибири, когда за 2–3-е суток выпадает месячная, а иногда и 2–3-месячная норма осадков. В таких случаях участки, расположенные на более низких гипсометрических уровнях, по небольшим ложбинам стока заливаются водой. Уровень её на лугах кратковременно (от 3–4 до 8 часов) поднимается на 10–15 см, при этом заливаются все пониженные участки. Необходимо отметить, что интенсивность кратковременного подтопления лугов сильно зависит от уровня грунтовых вод. Высокий уровень их стояния сопряжён с более сильным заливанием лугов во время затяжных и ливневых дождей.

Для птиц подъёмы уровня воды на лугах имеют очень большое значение. Полное затопление кладок даже на 1,5–2,0 часа чаще всего приводит к их гибели [13; 14; 15], поскольку птицы в таких случаях прекращают насиживание яиц.

Интенсивный сток выпавших осадков происходит в ближайшие болота и озёра. Поскольку их площадь достаточно велика (от 0,2 га и больше), уровень воды здесь поднимается только на 1,0–2,0 см. Основной скат воды проходит в течение суток и в связи со скоростью не фиксируется при последующих исследованиях. Именно поэтому данная особенность изменения водного режима на пойменных лугах до сих пор остается практически не изученной [14; 20].

Для описываемых районов Восточной Сибири характерен высокий уровень антропогенных воздействий (сенокосение, выпас скота и присутствие пастушеских собак, весеннее выжигание растительности, распашка и высокая рекреационная нагрузка). В то же время плотность гнездования птиц здесь очень высока и соответствует этому показателю для лучших водно-болотных экосистем региона. Это привлекает сюда как пернатых, так и наземных хищников. Основной урон гнездящимся птицам наносят неспециализированные (факультативные) хищники (серебристая *Larus argentatus* и сизая *L. canus* чайки, чёрная ворона *Corvus corone*, серая крыса *Rattus norvegicus*, собака *Canis familiaris*) (9,0–51,7 % от количества отложенных яиц). Воздействие специализированных хищников (болотный лунь *Circus aeruginosus*, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*, сапсан *Falco peregrinus*) на

основную часть видов незначительно (0,3–5,0 %) [10; 11; 12; 15–18, 23; 25; 26].

В связи с этим для дельты р. Селенги и устья р. Иркут характерен высокий отход яиц и птенцов, а общая успешность размножения птиц, в зависимости от уровня воздействия различных факторов, существенно меняется по сезонам [6; 7; 12; 15; 23; 25; 26]. В пойме р. Оки плотность населения птиц значительно ниже, а воздействие как пернатых, так и наземных хищников невелико. Общая успешность размножения околоводных и водоплавающих птиц здесь обычно выше: 70,0 %.

За время работ нами собраны материалы по особенностям надстройки гнёзд у 29 видов птиц. Под наблюдением находились 7 108 гнёзд (табл. 1). Большой объём выборки обусловлен, прежде всего, высокой долей постоянно наблюдаемых гнёзд колониальных видов. Кроме того, в условиях дельты р. Селенги и устья р. Иркут многие неколониальные виды птиц формируют крупные локальные гнездовые агрегации (от нескольких десятков до сотен гнёзд) [8; 20], что значительно облегчает сбор массового полевого материала [19].

Ежегодно на специально заложенных площадках (не менее 1,0 га каждая), охватывающих все основные местообитания (пропорционально их соотношению в угодьях), в течение всего гнездового сезона проводился поиск гнёзд околоводных и водоплавающих птиц. Все найденные гнёзда метились пронумерованными кольшками, которые устанавливались в 3–4 м от гнезда, с наклоном в его сторону. Яйца метились несмывающейся краской (КЦ-52) полосками на узком его конце, количество которых соответствовало порядку их откладки, последний определялся флотационным методом [31].

В процессе подъёма уровня воды, на основе регулярного контроля гнёзд (через 1–3 дня, лишь в ненастье интервал изредка увеличивался до 4–5 дней), описывалась реакция птиц на их затопление (табл. 2). Мы считаем важным указать, что при анализе материала использовались только гнёзда, расположенные в стациях, заливаемых водой как в результате колебаний её уровня в основном водоёме, так и при затяжных и ливневых дождях. При изучении колоний, как правило, имеющих сложную вертикальную пространственную структуру, рассматривалась реакция птиц, гнездящихся в подтопленной их части. Это позволяло определять действительное значение данной адаптации, используемой птицами для спасения кладок при гнездовании в очень динамичных водно-болотных экосистемах.

Таблица 1

Объём собранных материалов по реакции надстройки гнезда у околородных и водоплавающих птиц Прибайкалья

№ п/п	Вид	Кол-во гнезд	№ п/п	Вид	Кол-во гнезд
1	Серая цапля <i>Ardea cinerea</i>	260	16	Лесной дупель <i>Gallinago megala</i>	54
2	Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	152	17	Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	150
3	Шилохвость <i>Anas acuta</i>	173	18	Азиатский бекасовидный веретенник <i>Limnodromus semipalmatus</i>	621
4	Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	45	19	Малая чайка <i>Larus minutus</i>	210
5	Серая утка <i>Anas strepera</i>	108	20	Озёрная чайка <i>Larus ridibundus</i>	306
6	Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>	84	21	Серебристая чайка <i>Larus argentatus</i>	221
7	Широконоска <i>Anas clypeata</i>	187	22	Сизая чайка <i>Larus canus</i>	297
8	Красноголовая чернеть <i>Aythya ferina</i>	211	23	Чёрная крачка <i>Chlidonias niger</i>	21
9	Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	260	24	Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i>	580
10	Погоныш-крошка <i>Porzana pusilla</i>	30	25	Белощёкая крачка <i>Chlidonias hybrida</i>	300
11	Лысуха <i>Fulica atra</i>	330	26	Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	152
12	Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	167	27	Чергава <i>Hydroprogne caspia</i>	411
13	Поручейник <i>Tringa stagnatilis</i>	232	28	Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i>	41
14	Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	58	29	Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	68
15	Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	110	Всего 7 108 гнезд		

Таблица 2

Особенности реакции околородных и водоплавающих птиц Прибайкалья на подтопление гнезда

Уровень совершенства реакции	Описание поведенческой реакции птиц разных видов на подтопление гнезда
1	Подновление дна лотка
2	Слабая надстройка стенок гнезда (на 0,5–1,0 см)
3	Выраженная надстройка стенок гнезда (они поднимаются над уровнем воды на 2–3 см и более), в то время как его лоток с кладкой остаются глубоко под водой
4	Одновременная надстройка стенок гнезда и дна лотка
5	Выраженная надстройка дна лотка (он поднимается выше уровня воды, а боковые стенки только удерживают яйца от скатывания в воду)
6	Замуровывание одного или нескольких яиц в дно лотка (это позволяет быстро поднять дно лотка над уровнем воды)
7	Замуровывание одного или нескольких яиц в дно лотка вертикально (позволяет быстрее поднять дно лотка над уровнем воды)
8	Перенос всей кладки на более высокое место – от 3 до 5–6 м (с постройкой нового гнезда)

Дополнительно определялись скорость достройки гнезда и её качество (использование реакции определенного уровня) (см. табл. 2). Описывался видовой состав растительности вокруг гнезда и виды растений, используемых для его достройки. Путём непосредственных визуальных наблюдений из укрытий и при случайных встречах в природе определялось расстояние, с которого птицы могут достав-

лять к гнезду строительный материал. Гнёзда каждого вида птиц, резко выделяющиеся по скорости достройки и размерам, после их оставления в результате полного затопления или вылупления, а у воробьиных птиц и выращивания птенцов, полностью разбирались. Такой контроль позволял точно выяснять частоту замуровывания птицами части яиц своей кладки в дно лотка.

Анализ собранных материалов проведён с использованием стандартных статистических методов [2; 3]. Классификация видов птиц по использованию разных уровней реакции надстройки гнезда при его затоплении и определение степени сходства разных видов по этому признаку проведены на основе индекса Мориситы – Хорна [21]. Высокая чувствительность данного индекса к наиболее обильному классу наблюдений даёт возможность более полно выявлять сходство разных видов по изучаемому признаку и правильно выделять основные их группы, одинаково реагирующие на воздействующий фактор. Для выделения таких групп использован метод экстенсивной количественной классификации с построением дендрограммы методом «ближнего соседа» [22].

### Результаты

Надстройка гнезда хорошо выражена у большинства видов птиц водно-болотных экосистем. Для достройки птицы в первую очередь собирают старую растительную ветошь вокруг гнезда (в радиусе 1,0–1,5 м), обладающую большим запасом плавучести (хвощи, вейники и манники). Только после полного использования ветоши они начинают вырывать зелёную растительность в районе кладки. В таких случаях явное предпочтение отдаётся хвощам, которые легко разделяются на отдельные фрагменты. После использования растительности у гнезда птицы предпринимают попытки её сбора в стороне от кладки. Однако нам не приходилось наблюдать птиц, за исключением отдельных видов, собирающих её далее нескольких десятков метров от гнезда в условиях совершенно открытой местности [6; 7; 11–15; 17–20; 28–30]. Обычно после сбора всей растительности у гнезда скорость его достройки резко снижается, и в таких случаях оно обречено на гибель.

Болотные и речные крачки, все виды мелких чаек, большой и азиатский бекасовидный веретенники часто гнездятся в местообитаниях, лишённых растительности (мелководья, грязевые и песчаные отмели, острова и косы). Поэтому они приносят к гнезду строительный материал, собранный на значительном расстоянии от него – до 500 и более метров. Несмотря на большие затраты времени на сбор и доставку материала, надстройка гнезда у них осуществляется заметно быстрее, чем у других видов птиц. Это, несомненно, связано с тем, что используется материал, обладающий максимальной плавучестью [6; 7; 11; 14; 19; 20]. Особой виртуозностью в его сборе отличается

белошёртая крачка, обрывающая зелёные соцветия (метёлки) камышей [11].

Несмотря на неодинаковую степень совершенства, надстройка гнезда у птиц разных видов является в разной степени выраженной одной и той же реакцией, направленной на спасение кладки. В связи с этим мы, по сравнению с прежними описаниями [7; 20; 27], усложнили классификацию данной реакции, введя новое понятие – *уровень совершенства реакции*, выраженный в баллах (см. табл. 2). Реализуемые каждой особью (или парой) уровни реакции показывают, по сути, степень её соответствия сложившейся ситуации. Задача у всех особей любого вида одна – спасти кладку от подтопления. Однако наблюдаемые уровни реакции у них существенно различаются. Отдельные особи, пытаясь решить эту задачу, реагируют не адекватно сложившейся ситуации. К такому поведению относятся три первых уровня реакции. Осознавая опасность затопления кладки водой, птицы с трудом пытаются решить задачу по её спасению, используя наименее эффективные уровни реакции.

Суть проблемы заключается в том, чтобы быстро поднять дно лотка над уровнем воды. Вместо этого птицы надстраивают стенки гнезда, пытаясь установить преграду между водой и яйцами кладки. При этом они явно не осознают проницаемость создаваемой преграды для воды. Однако уже с четвёртого уровня реакция приобретает хорошо выраженный экологический смысл – птицы одновременно надстраивают в высоту всё гнездо, стремясь при этом поднять дно лотка над уровнем воды. Скорость надстройки гнезда в таком случае явно меньше, чем при реализации пятого уровня, когда птицы быстро надстраивают гнездо в высоту, практически не наращивая его стенки (см. табл. 2).

Быстрый подъём уровня воды (более 10 см в сутки) значительно усложняет ситуацию. Обычно птицы (за исключением отдельных пар) не успевают надстраивать гнездо до необходимого уровня во время резких и быстрых подъёмов уровня воды (17–20 см за 3–6 часов при сгонно-нагонных ветрах или за сутки). Однако часть особей способна решать задачу быстрой надстройки гнезда, замуровывая в дно лотка 1–3 яйца собственной кладки, поверх которых устраивается новый лоток. Данная задача может быть решена ещё эффективнее, если замуровывать в дно лотка яйца, поставленные вертикально. Однако на такую реакцию способны только немногие особи различных видов.

Наиболее совершенный уровень реакции связан с переносом всей кладки на новое более высокое место (см. табл. 2). С этой задачей справляются только отдельные особи у видов, в целом отличающихся использованием наиболее совершенных уровней реакции достройки гнезда. За все годы исследований нами установлено существование такой реакции у двух видов птиц: сизой чайки и красноголовой чернети. При этом наблюдения указывают на вполне осмысленные действия птиц, когда по мере подъема уровня воды обычная реакция надстройки гнезда не позволяла спасти кладку.

Во всех случаях старые брошенные гнёзда имели надстроенные дно лотка и боковые стенки гнезда. Однако быстрый подъем воды, а в ряде случаев и недостаток растительности в непосредственной близости от гнезда (в радиусе одного метра), не позволяли его спасти. В таких случаях птицы переносили всю кладку на новое более высокое место, расположенное неподалеку (до 4–5 м) от места расположения гнезда. При этом на новое место сначала переносились яйца, а затем строилось гнездо. В двух случаях это были рядом расположенные крупные кочки, а в остальных – более высокие участки рельефа. Ошибка наблюдений была исключена, поскольку яйца подконтрольных кладок были измерены и помечены.

Достройка одного и того же гнезда в высоту может производиться несколько раз за сезон. Это связано с частой повторяемостью летних паводков, сгонно-нагонных ветров, а также затяжных и ливневых дождей. В таких случаях птицы вынуждены возобновлять процесс спасения кладки. Особенно хорошо это прослеживается у водоплавающих птиц. Как известно, эти виды, заканчивая строительство гнезда, выстилают его край пухом, которым закрывают кладку при кратковременных отлучках на кормежку и выполнение комфортных движений.

Каждая последующая надстройка гнезда связана с повторением процесса постройки, завершающегося обкладкой края гнезда пухом. Разумеется, количество пуха в каждом последующем акте достройки заметно сокращается. Это было подмечено ещё первыми исследователями биологии водоплавающих птиц в Восточной Сибири [1; 24]. В результате частого схода самок с гнезда на кормежку, а также многократного переворачивания насиживаемых яиц, пух перемешивается с его подстилкой. Это позволяет разделять неоднократно достраиваемое гнездо на несколько слоёв, кратных числу надстроек.

Внимательный разбор гнезда позволяет выделить несколько слоев гнездовой подстилки практически у всех видов. Такие гнёзда легко разделяются на слои из-за более плотной конструкции лотка в его середине. Поднятое гнездо нередко разваливается по слоям его надстройки. Эти сведения могут быть использованы для выяснения количества случаев достройки одного гнезда при неоднократных колебаниях уровня воды в течение сезона размножения птиц.

Снижение уровня воды сильно демаскирует достроенные гнезда. Они начинают резко выделяться на окружающем фоне, особенно среди вырванной и разреженной растительности, использованной для его достройки. Во многих случаях, при неоднократной достройке, гнёзда имеют вид высокой кочки (обычно 25–30 см) среди совершенно открытой местности. Только интенсивная вегетация топяного хвоща *Equisetum fluviatile*, начинающаяся в середине июня, спасает такие гнёзда от неминуемой гибели.

Использование специальных методов статистики [22] позволило выделить среди изученных видов восемь кластеров, хорошо отличающихся друг от друга (рис. 1). Первый кластер включает только один вид – чеграву. В обычных условиях её гнездо представляет гнездовую ямку в песке или илистом грунте, сцементированную пометом и лишенную растительной выстилки. В отдельных случаях такая ямка может обкладываться ракушками. Однако в дельте р. Селенги часть гнёзд чегравы имеет выстланный лоток и даже небольшие бортики у гнёзд, сделанные из растительности (редст пронзённолистный *Potamogeton perfoliatus*), скапливающейся в прибойной полосе среди выбросов мусора [10].

Второй кластер включает виды с большой долей реакции низких (1–3) уровней (см. рис. 1, табл. 2). В то же время от вида к виду внутри него наблюдается увеличение доли реакции четвертого уровня и появление более высоких уровней (5–6), обеспечивающих сохранение кладок при медленном подъеме уровня воды. В третьем кластере вместе с ростом доли реакции четвертого уровня наблюдается сокращение, вплоть до полного исчезновения, реакции первого уровня. У серебристой чайки – вида с наименьшим сходством с остальными членами данного кластера, доли более высоких и низких уровней реакции надстройки гнезда (относительно четвертого уровня) примерно одинаковы (рис. 2).

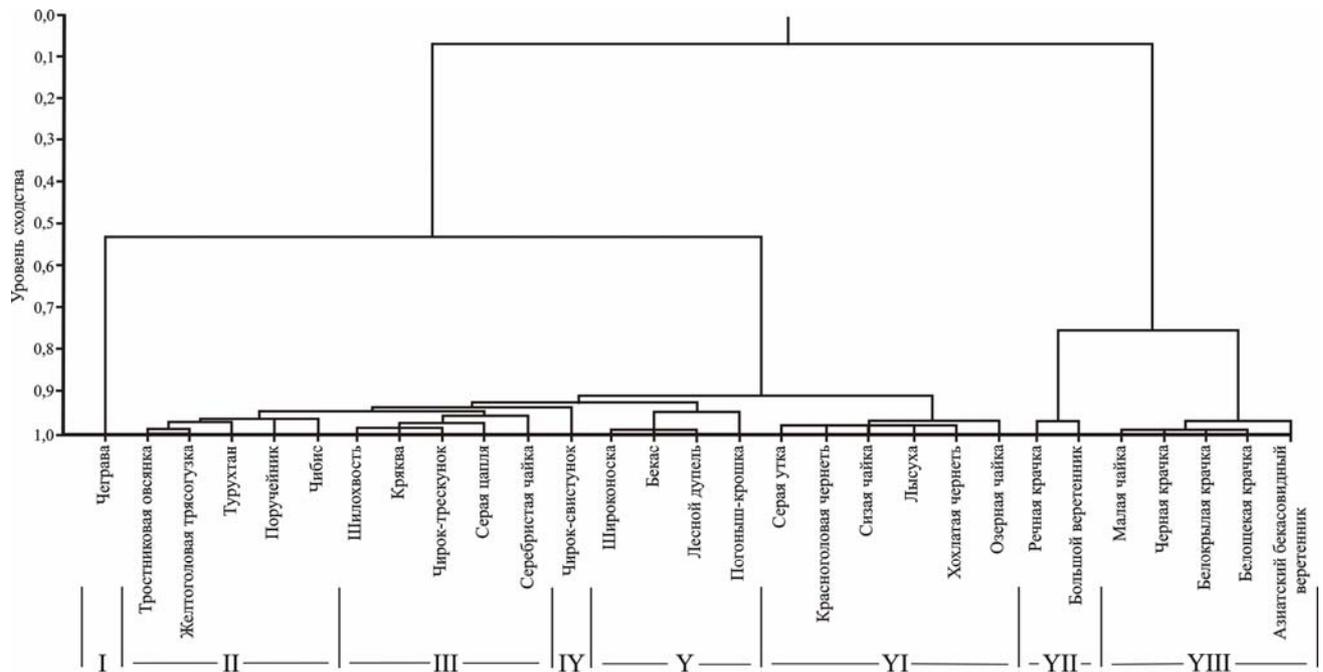


Рис. 1. Сходство разных видов околоводных и водоплавающих птиц по использованию реакции надстройки гнезда различных уровней в зависимости от частоты колебаний уровня воды

Необходимо иметь в виду, что значительная часть гнёзд у видов, входящих в эти кластеры, была затоплена в момент достройки гнёзд и брошена. Не исключено, что они способны использовать реакцию более высоких уровней, но надстройка гнёзд у них часто осуществляется медленнее скорости подъёма уровня воды. На это указывает присутствие значительной доли реакции высоких уровней (от пятого и выше), не отмеченных только у двух видов: жёлтоголовой трясогузки и тростниковой овсянки. Более медленная надстройка гнезда может определяться как поведением отдельных особей, так и недостатком растительности в ближайшем его окружении. Определенную роль могут иметь и особенности расположения гнёзд. В понижениях рельефа они быстро заливаются водой даже при относительно небольшом росте уровня – на 10–15 см. Данное замечание правомерно и для видов из остальных кластеров, имеющих меньшую, но заметную долю реакции низких уровней (от первого до третьего) (рис. 2–4).

Четвёртый кластер представлен одним видом – чирком-свистунком (см. рис. 1). Он гнездится преимущественно на лесных озёрах, небольших речках, ручьях и болотах, обычно устраивая гнёзда в кустарниках и ивниках,

произрастающих на более высоких участках поймы. Поэтому, по сравнению с другими видами околоводных и водоплавающих птиц, его гнёзда реже заливаются водой. Для чирка-свистунка характерна высокая доля реакций низких уровней (при полном отсутствии первого уровня), но всё же достаточно существенна и доля более эффективных реакций надстройки гнезда 4–6-го уровней (см. рис. 2).

В пятом кластере существенно увеличивается доля реакций четвёртого уровня. Несовершенные реакции у птиц, входящих в этот кластер, могут составлять почти половину от всех уровней, а средняя доля реакций высоких уровней (более 4) невелика – до 9,7% (см. рис. 3).

Разнообразие видов в шестом кластере заметно увеличивается (см. рис. 3). Наблюдается сокращение доли реакций низких уровней (первый уровень у большинства видов отсутствует) при увеличении доли реакций высоких уровней (особенно пятого). В этом кластере находятся виды, у которых отмечен перенос всей кладки на более высокое место. В нём же отмечена наибольшая доля реакции шестого и седьмого уровней. В состав этого кластера входят много видов с большим размером кладки. Все они часто устраивают гнёзда на высоких кочках с хорошо развитой растительностью.

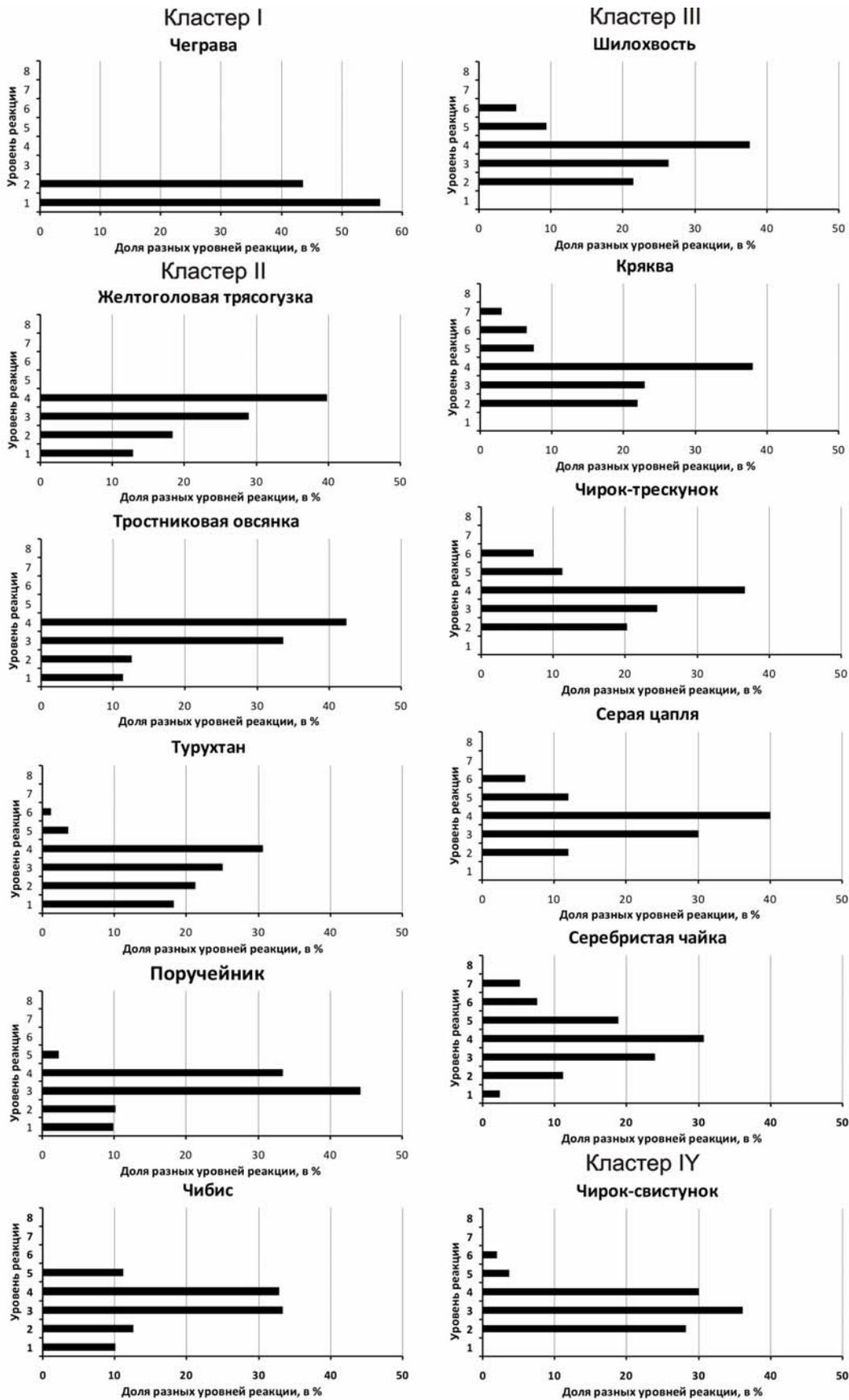


Рис. 2. Изменчивость реакции надстройки гнезда по мере подъема уровня воды у околоводных и водоплавающих видов птиц в I и IV кластерах

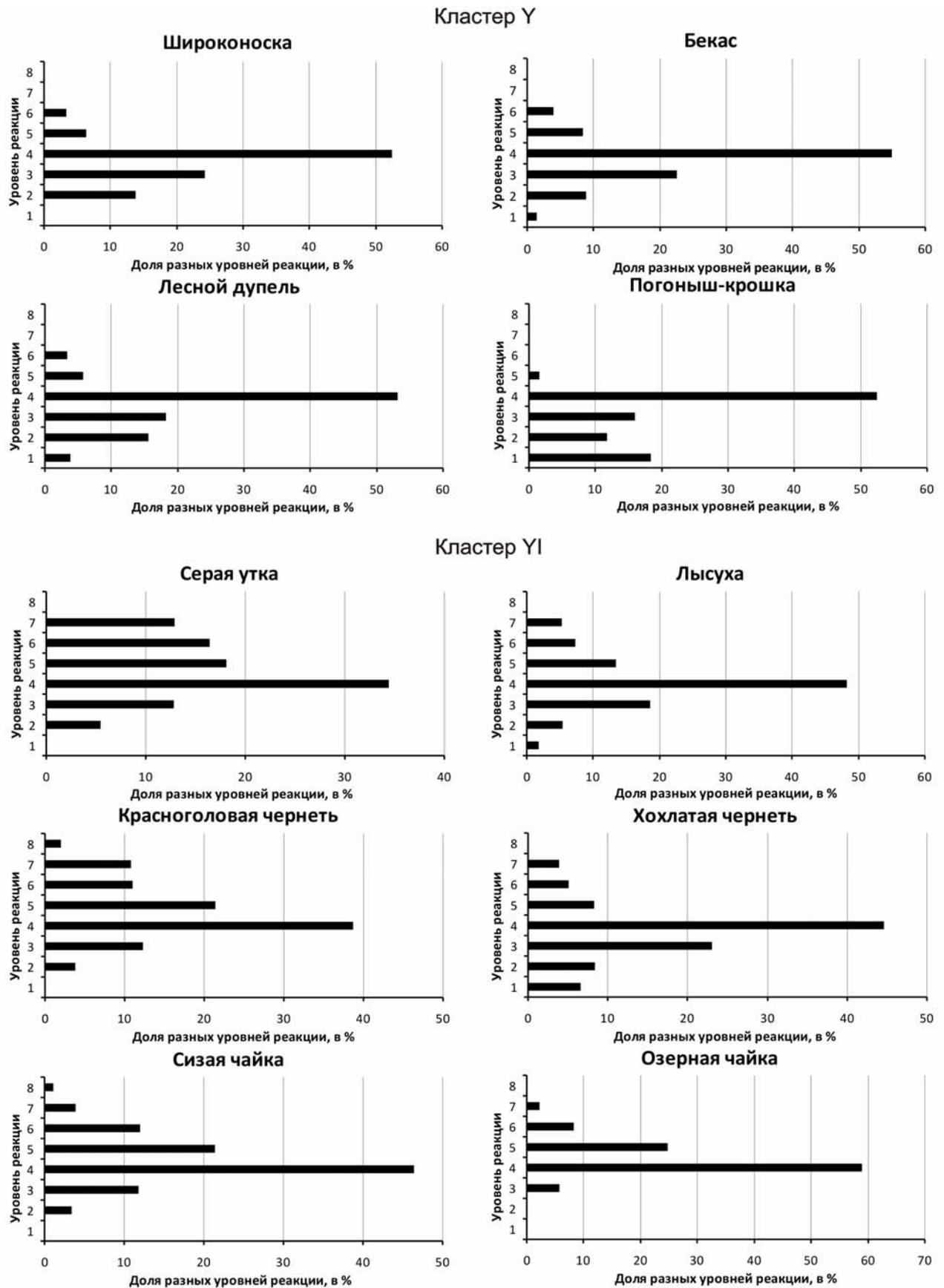


Рис. 3. Изменчивость реакции надстройки гнезда по мере подъёма уровня воды у околводных и водоплавающих видов птиц в V и VI кластерах

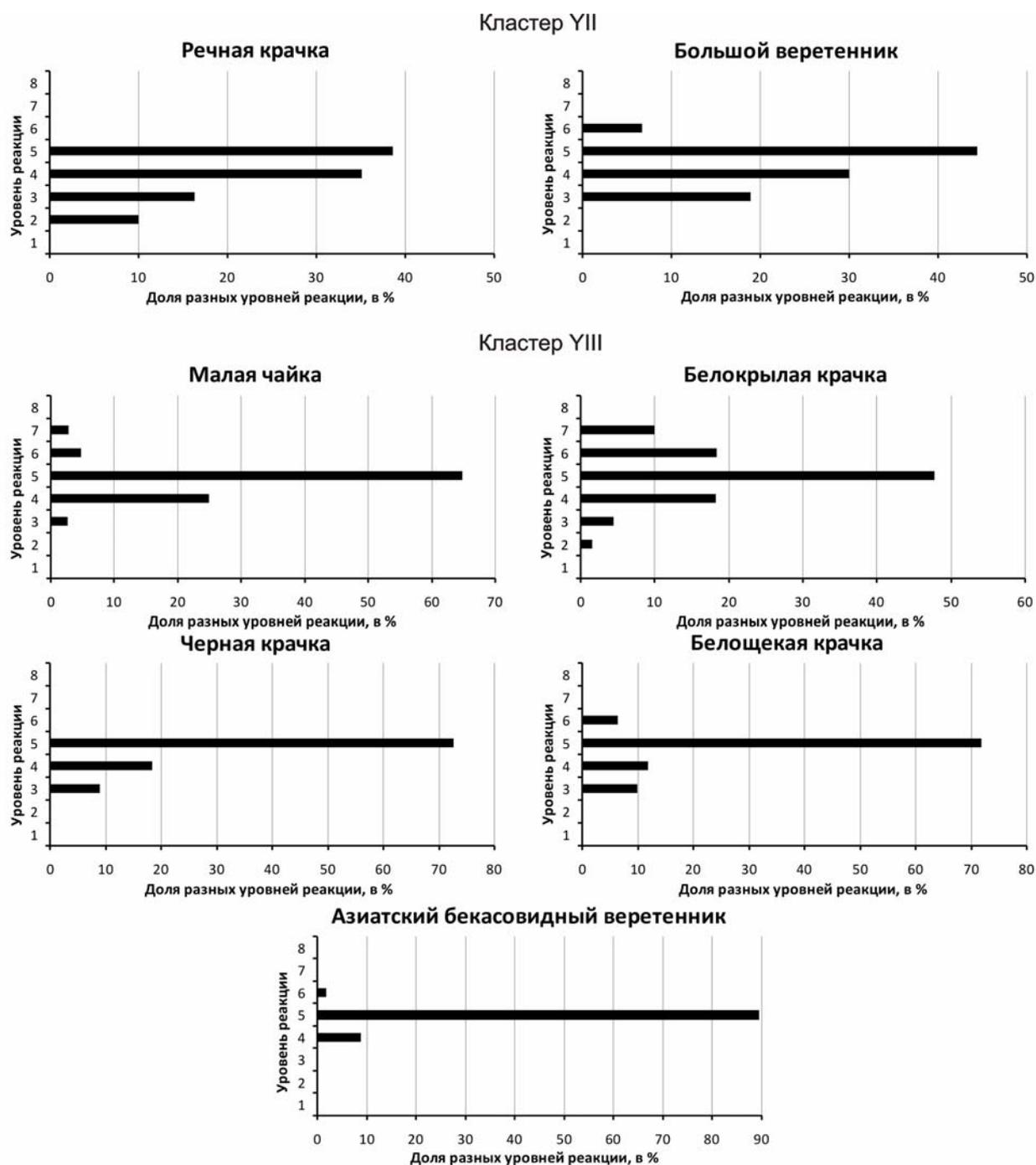


Рис. 4. Изменчивость реакции надстройки гнезда по мере подъёма уровня воды у околоводных и водоплавающих видов птиц в VII и VIII кластерах

У птиц в седьмом кластере полностью отсутствует реакция первого уровня, но резко увеличивается доля пятого. Реакции 4-го и 5-го уровней составляют основу ответов этих видов на подтопление гнёзд (см. рис. 4). Доля реакций высоких уровней также сильно уменьшается. Отчасти, это, вероятно, связано с небольшими размерами кладок у этих видов птиц (3–4, как исключение 5 яиц). Видовой состав птиц в восьмом кластере заметно расширяется

(см. рис. 4). Он включает виды с небольшим размером кладки (2–3, как исключение 4 яйца). Болотные крачки часто имеют плавающее гнездо, в то время как малая чайка и азиатский бекасовидный веретенник гнездятся на твёрдом субстрате, хотя иногда отмечаются и на сплавах. Для большей части птиц из данного кластера характерна реакция 5-го уровня, при резком сокращении доли реакций низких уровней и присутствием реакций 6-го и 7-го

уровней (см. рис. 4). Особенно чётко это прослеживается у азиатского бекасовидного веретеника. Большая часть особей вида используют исключительно экономичную и совершенную реакцию 5-го уровня (см. рис. 4).

Детальный анализ материалов показывает, что основное количество видов на высоком уровне сходства (значение индекса Мориситы – Хорна  $SMH = 0,91$ ) объединяется в одну группу кластеров (II–VI). Внутри неё сходство видов по используемым уровням реакции достройки гнезда очень высоко (показатель  $SMH$  всегда превышает 0,9). Однако при переходе от кластера к кластеру у птиц наблюдается постепенное повышение доли высоких уровней этой реакции (см. рис. 2–4). Данная группа кластеров объединяется с первым, включающим только чеграву, при среднем уровне сходства  $SMH = 0,53$ , формируя вторую группу кластеров.

Виды третьей группы (VII–VIII) объединяются на более высоком уровне сходства ( $SMH = 0,74$ ). Тем не менее, этот уровень ниже, чем в первой группе кластеров. Следовательно, птицы первой группы отличаются очень высоким сходством по используемым уровням реакции надстройки гнезда. Основное отличие связано с применением в ней большого количества низких уровней данной реакции. Именно по этому признаку эта группа объединяется с первым кластером, единственный вид которого – чеграва, не имеет высоких уровней данной реакции.

Птицы, входящие в третью группу кластеров, отличаются резким сокращением доли реакций низких уровней. Однако виды, включенные в эти кластеры, существенно различаются по доле высоких уровней реакции надстройки гнезда. В восьмом кластере резко преобладает наиболее эффективный, а главное более экономичный, 5-й уровень реакции, в то время как в седьмом кластере доли реакций 4-го и 5-го уровней довольно близки. Виды первой и второй группы кластеров объединяются с видами третьей группы в общую группу кластеров на очень низком уровне сходства ( $SMH = 0,07$ ).

Столь низкий уровень присоединения подчеркивает принципиальные различия между видами птиц, объединяемыми в эти группы кластеров, по используемым уровням реакций надстройки гнезда. От кластера к кластеру наблюдается рост доли используемых птицами местообитаний, отличающихся повышенной увлажненностью, вплоть до гнездования по

урезу воды или даже на озёрных плёсах среди растений с плавающими листьями (белошёртая крачка) [1; 6; 7; 10; 11; 15; 19; 20; 24]. Для видов из двух последних кластеров (VII и VIII) характерно большое совершенство данной реакции и гнездование в очень нестабильных местообитаниях с постоянным воздействием колебаний уровня воды. Очевидно, именно это и определяет высокое совершенство используемых птицами уровней реакции надстройки гнезда в кластерах VII и VIII.

### Обсуждение

Реакция каждого вида на подтопление гнёзд очень индивидуальна. Все изученные виды отличаются друг от друга по этому признаку на достоверном уровне  $\chi^2_7; 0,001 = 10,8 < 14,0 - 882,2 \chi^2$ , за исключением жёлтоголовой трясогузки, где уровень значимости различий заметно меньше  $\chi^2_7; 0,05 = 6,6 < 6,7\chi^2$ . Однако у видов, входящих в один кластер, преобладают вполне определённые уровни реакции, отражающие степень её соответствия сложившейся ситуации. Внутри любого кластера реакция более однородна и хорошо выделяется один ведущий уровень, наиболее характерный для данного кластера. На границе перехода одного кластера в другой более высокого ранга, для видов характерно заметное увеличение общего количества гнёзд, достроенных с использованием более высоких уровней реакции (см. рис. 2–4).

Разделение разных видов на кластеры отражает ситуацию, связанную с частотой повторения неблагоприятных событий (подъём уровня воды), требующих использования реакции надстройки гнезда. При чётком разделении местообитаний, расположенных по урезу воды, наиболее часто испытывающих её резкие колебания, и на высокой пойме, отличающейся большей стабильностью уровня, интенсивность проявления этой реакции у гнездящихся в данных биотопах птиц носит сложный характер. Только последний, восьмой кластер объединяет виды, постоянно гнездящиеся в крайне нестабильных биотопах с частыми колебаниями уровня воды. В других кластерах могут одновременно встречаться виды, использующие для гнездования разные местообитания.

Все птицы гнездятся в биотопах, отличающихся по частоте повторения неблагоприятных событий. Поэтому степень совершенства реакции надстройки гнёзд отражает частоту гнездования вида в стациях с резкими колебаниями уровня воды. Нет прямой связи между

биотопической приуроченностью и степенью выраженности этой реакции у видов, использующих широкий спектр местообитаний [19]. В тоже время виды, гнездящиеся по урезу воды, отличаются наиболее совершенным спектром уровней реакции надстройки гнезда.

Эти виды объединены в два последних кластера. Их специфичность и большее совершенство используемых уровней реакции надстройки гнезда связано с тем, что они имеют существенно меньшую долю наиболее высоких и низких уровней реакции, при явном преобладании реакций 4-го и 5-го уровней. Последнее, очевидно, связано с тем, что энергетические затраты на реакции 6–8-го уровней явно выше, чем для более оптимальных 4-го и 5-го, когда не наблюдаются потери отдельных яиц кладки.

Из несовершенных уровней реакции надстройки гнезда обращает на себя внимание 3-й. Его используют птицы, явно неспособные решить задачу достройки гнезда. Реакции данного уровня отмечаются во всех кластерах практически у всех видов птиц, иногда весьма часто (от 2,7 % до 44,2 %), за исключением чегравы и азиатского бекасовидного веретенника. Первый вид явно не решает такие задачи, а второй использует только самые совершенные и экономичные уровни реакции надстройки гнезда (см. рис. 2; 4).

Значительные различия в уровнях реакции надстройки гнезда у разных особей в пределах вида могут быть обусловлены несколькими причинами. Одной и, по-видимому, главной является возрастная структура популяций. Молодые, впервые приступающие к гнездованию особи, не имеют опыта и часто неадекватно реагируют на возникающие ситуации. Другой причиной является широкий обмен особями между разными популяциями и прочими внутривидовыми группировками птиц. Многие из них ранее гнездились в стабильных условиях и не использовали данную адаптацию. В новых условиях с нестабильным гидрологическим режимом они не могут гнездиться успешно. Определенную роль играют и особенности, связанные, прежде всего, с экологией конкретного вида. Наилучший пример – чеграва, которая занимает биотопы, лишённые растительности, что само по себе ограничивает возможности использования данной адаптации.

Наблюдения показывают, что огромную роль в обучении данной реакции имеет подражание опытным особям. Особенно хорошо это видно в колониях или крупных агрегациях разных видов. Птицы, гнездящиеся близко

друг от друга (на расстоянии от 2–3 до 10 м), имеют возможность визуального контакта, а следовательно, и обучения путём подражания опытным особям не только своего, но и других видов. В частности, чибис при гнездовании на заболоченных лугах нередко перенимает опыт достройки гнёзд у других видов птиц. В целом для него характерно преобладание реакций низких уровней (более половины зарегистрированных случаев достройки гнёзд). Однако при гнездовании рядом с азиатским бекасовидным веретенником многие особи легко усваивают опыт последнего. В таких случаях конструктивные особенности надстройки гнезда у чибиса приобретают особое совершенство, свойственное только наиболее адаптированным видам из кластера VIII.

Среди особей одного вида наблюдается очень широкая норма реакции на воздействующий фактор. Хорошо выделяются особи, явно не справляющиеся с задачей по достройке гнезда в критической ситуации. В то же время часть птиц решает подобные задачи очень легко и их гнёзда сохраняются даже в очень сложных ситуациях. Таких особей значительно меньше и их количество резко уменьшается при усложнении решаемой задачи – повышении скорости подъёма уровня воды.

Использование наиболее сложного уровня реакции по спасению гибнущей кладки, связанное с переносом гнезда на более высокое место, облегчается тем, что часть особей популяции способна к транспортировке яиц в клюве из одного места в другое. Это неоднократно наблюдалось нами у разных видов водоплавающих птиц [9]. В таком случае от птицы, имеющей опыт перемещения яиц, требуется только решение логической задачи, связанной с переносом гибнущей кладки на высокое место. Ограниченность случаев использования такой реакции (около 0,1 %) указывает, что птицы с трудом решают эту задачу.

Одновременно это подчеркивает огромную изменчивость по данному признаку поведения в пределах любого вида, гнездящегося в условиях нестабильного гидрологического режима. Способность к решению очень сложных (для птиц) задач наблюдается только у единичных особей. Однако широкие возможности подражания особям, освоившим более сложные приёмы по спасению тонущей кладки, обеспечивают распространение такого опыта среди части популяций и видов, использующих для гнездования нестабильные местообитания.

Это, несомненно, облегчается тем, что почти все данные виды являются колониальными, а остальные нередко гнездятся плотными агрегациями, сравнимыми с колониями факультативно колониальных птиц [20]. Только этим можно объяснить высокое совершенство уровней реакции достройки гнезда среди видов птиц, гнездящихся по урезу воды в крайне нестабильных условиях водоёмов с горнопойменным водным режимом. Вполне очевидно – степень выраженности реакции надстройки гнезда в большей степени связана не с видовыми особенностями психической деятельности птиц, а с условиями их гнездования. Чем чаще вид испытывает неблагоприятные воздействия изменений гидрологического режима, тем совершеннее средний уровень используемой им реакции надстройки гнезда.

### Заключение

Анализ собранных нами материалов показывает, что ранее проведённое деление птиц на две группы: 1) виды, достраивающие гнёзда по мере подъёма уровня воды; 2) виды, оставляющие гнёзда при подтоплении [7; 27], оказалось неверным [19]. К надстройке гнезда способны все виды околоводных и водоплавающих птиц, однако для них характерна очень широкая норма реакции по этому признаку.

Присутствие у разных видов птиц высоких уровней этой реакции (5–8), связанных с уникальными подходами к решению задачи по спасению кладки, указывает, что птицы, по крайней мере отдельные особи, способны к улавливанию и обобщению простейших логических связей между событиями. Использование таких обобщений позволяет им строить адаптивный ответ в новой для них неожиданной и экстремальной ситуации, решая определённые неординарные задачи, в данном случае – спасение кладки надстройкой гнезда. По современным представлениям, эти действия составляют суть простейшего (невербального) мышления [4].

Следовательно, нет сомнения в том, что определённая часть особей почти всех видов птиц названных групп способна к элементарной рассудочной деятельности (по определению Л. В. Крушинского [4]), закреплённой в наследственной основе видов, но наиболее чётко проявляющейся только у отдельных особей). Массовое использование несовершенных уровней (1–3) реакции надстройки гнезда и заметное увеличение доли высоких уровней этой реакции у птиц, гнездящихся в неста-

бильных местообитаниях, указывают, что в становлении и эволюции данной адаптации большую роль играют не только наследственные факторы, но и обучение новым навыкам у более опытных особей.

Автор выражает искреннюю признательность за помощь при сборах полевого материала сотрудникам Селенгинского орнитологического отряда НИИбиологии при Иркутском госуниверситете А. В. Шинкаренко, В. А. Подковырову и В. Е. Журавлеву, студентам факультета охотоведения Иркутского сельскохозяйственного института Н. И. Мельниковой, Н. М. Клименко, С. И. Лысыкову, С. Г. Коневину, С. К. Захарову, В. В. Пронкевич, И. И. Щербакову и др., а также школьникам Областной станции юных натуралистов. Автор благодарен сотруднику Байкальского музея ИНЦ СО РАН В. С. Маслокову за содействие в обработке данных, использованных в работе.

### Литература

1. Бакутин М. Г. Водоплавающие птицы дельты р. Селенги (Гусеобразные – *Anseriformes*) / М. Г. Бакутин // Учен. зап. Бурят-Монгол. гос. пед. ин-та им. Доржи Банзарова. – 1957. – Вып. 12. – С. 19–57.
2. Закс Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М.: Статистика, 1976. – 598 с.
3. Коросов А. В. Специальные методы биометрии / А. В. Коросов. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. – 363 с.
4. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения / Л. В. Крушинский. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 270 с.
5. Мельников Ю. И. Экологические адаптации белокрылой крачки к колебаниям уровня воды / Ю. И. Мельников // Механизмы адаптации живых организмов к влиянию факторов среды. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. – С. 91–92.
6. Мельников Ю. И. Экология белокрылой крачки Восточной Сибири / Ю. И. Мельников // Экология птиц Восточной Сибири. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 1977. – С. 59–92.
7. Мельников Ю. И. О некоторых адаптациях прибрежных птиц / Ю. И. Мельников // Экология. – 1982. – № 2. – С. 64–70.
8. Мельников Ю. И. Гнездовые скопления не колониальных видов птиц и основные закономерности их формирования / Ю. И. Мельников // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. – Иркутск: Изд-во ИрГСХА, 2000. – С. 249–259.
9. Мельников Ю. И. Перенос яиц утками: возможная связь с гнездовым паразитизмом / Ю. И. Мельников // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. – 2002. – № 194. – С. 753–755.

10. Мельников Ю. И. Численность и биология редких видов ржанкообразных птиц Восточной Сибири / Ю. И. Мельников // Орнитология. – М. : Изд-во МГУ, 2003. – Вып. 30. – С. 108–115.
11. Мельников Ю. И. Особенности размножения белошейной крачки (*Chlidonias hybrida*) в условиях нестабильного гидрологического режима / Ю. И. Мельников // Сибирская орнитология (Вестн. БурГУ, спец. сер.). – Улан-Удэ : Изд-во БурГУ, 2006. – Вып. 4. – С. 163–187.
12. Мельников Ю. И. Популяционный гомеостаз в репродуктивный период (на примере околородных и водоплавающих птиц) / Ю. И. Мельников // Развитие орнитологии в Северной Евразии : тр. XII междунар. орнитол. конф. – Ставрополь : Изд-во СГУ, 2006. – С. 316–334.
13. Мельников Ю. И. Адаптации птиц к гнездованию в условиях нестабильного гидрологического режима: достройка гнезд при подтоплении / Ю. И. Мельников // IV всерос. конф. по поведению животных. – М. : КМК, 2007. – С. 467–468.
14. Мельников Ю. И. Адаптации прибрежных птиц к гнездованию на высокопойменных лугах Прибайкалья / Ю. И. Мельников // Структура, функционирование и охрана природной среды (к 75-летию биол.-геогр. фак. БурГУ). – Улан-Удэ : Изд-во БурГУ, 2007. – Ч. 2. – С. 68–73.
15. Мельников Ю. И. Успешность размножения куликов в условиях интенсивного антропогенного воздействия / Ю. И. Мельников // Достижения в изучении куликов Северной Евразии : материалы VII совещ. по вопросам изучения куликов (5–8 февраля 2007 г., г. Мичуринск, Россия). – Мичуринск : Изд-во МГПИ, 2008. – С. 94–103.
16. Мельников Ю. И. Эволюция колониальности: роль наземных и пернатых хищников / Ю. И. Мельников // Современная экология – наука XXI века. – Рязань : Изд-во РГУ, 2008. – С. 373–379.
17. Мельников Ю. И. Динамика климата и многолетняя изменчивость успешности размножения водоплавающих птиц в дельте р. Селенги / Ю. И. Мельников // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии (секция «Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов»). – Иркутск : Изд-во ИрГСХА, 2009. – С. 204–212.
18. Мельников Ю. И. Популяционный гомеостаз – основной путь поддержания численности водоплавающих птиц Прибайкалья / Ю. И. Мельников // XXIX междунар. конгресс биологов-охотоведов (17–22 августа 2009 г., Москва, Россия). – М. : ЦМТ, 2009. – Ч. 2. – С. 95–97.
19. Мельников Ю. И. Изменчивость реакций прибрежных птиц на затопление их гнезд в зависимости от используемых биотопов / Ю. И. Мельников // Первые междунар. Беккеровские чтения. – Волгоград : Изд-во ВолГУ, 2010. – Ч. 1. – С. 448–450.
20. Мельников Ю. И. Структура ареала и экология азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) / Ю. И. Мельников. – Иркутск : НЦРВХ СО РАН, 2010. – 284 с.
21. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэггаран. – М. : Мир, 1992. – 182 с.
22. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
23. Подковыров В. А. Экология водоплавающих птиц Байкала в условиях антропогенной трансформации водно-болотных биоценозов : автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. А. Подковыров. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1997. – 18 с.
24. Скрябин Н. Г. Водоплавающие птицы Байкала / Н. Г. Скрябин. – Иркутск : Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1975. – 244 с.
25. Фефелов И. В. Динамика популяций уток в дельте Селенги / И. В. Фефелов, А. В. Шинкаренко, В. А. Подковыров // Рус. орнитол. журн. – 1995. – Т. 4, № 1/2. – С. 45–53.
26. Фефелов И. В. Роль гидрологического режима дельты реки Селенги в динамике населения уток : автореф. дис. ... канд. биол. наук / И. В. Фефелов. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1996. – 18 с.
27. Хроков В. В. Реакция прибрежных птиц на затопление их гнезд / В. В. Хроков // Экология, 1975. – № 3. – С. 102–104.
28. Burger J. Determinants of nest repair in Laughing Gulls / J. Burger // Anim. Behav. – 1978. – Vol. 26, N 8. – P. 856–861.
29. Hudec K. Der Einfluss der Schwankungen des Wasserspiegels auf die Nester der Wasservögel / K. Hudec // Folia Zool. – 1979. – Vol. 28, N 8. – S. 269–282.
30. Vermeer K. Comparison of the breeding of Canada and Snow Geese at Westham Island, British Columbia / K. Vermeer, B. Davies // Wildfowl. – 1978. – Vol. 29. – P. 31–43.
31. Westershov K. Method for determining the age of game birds eggs / K. Westershov // J. Wildlife Management. – 1950. – Vol. 14, N 1. – P. 56–57.

## Variability of reaction on overbuilding of nest at increase of the water level at shorebirds and the waterfowl of Pribaikalye

Yu. I. Mel'nikov

Baikal Museum ISC SB RAS, Listvyanka

**Abstract.** On the basis of long-term researches (1968–2000) the features of use by different species Shorebirds and a Waterfowl of special Adaptation – raising of a nest on a measure of rise of a water level are analyzed. It is shown, that on the basis of features of reaction of different species it is confidently allocated eight levels of this adaptation.

For birds of all groups very wide norm of reaction to the influencing factor is characteristic. The order of division of species on groups reflects gradual increase in a share of reaction of high levels. At birds of first six groups the share of imperfect levels of reaction which use does not rescue a laying from flooding is great. The most perfect reaction is observed at birds of the last groups. In it obvious narrowing norm of reaction and its concentration in area of two most energetically favourable levels – the fourth both the fifth is observed. The most perfect and economical levels of reaction are marked among the birds nesting in extremely astable and changeable habitats constantly testing influence of the unstable water level.

**Key words:** shorebirds and a waterfowl, unstable hydrological regime, flooding of nests, overbuilding of nests.

*Мельников Юрий Иванович*  
*Байкальский музей Иркутского научного центра*  
*СО РАН*  
*664520, Иркутская область, пос. Листвянка,*  
*ул. Академическая, 1,*  
*кандидат биологических наук, руководитель*  
*дендрологического парка*  
*тел. (3952)25–05–51*  
*E-mail: yumel48@mail.ru*

*Mel'nikov Yuriy Ivanovitch*  
*Baikal Museum ISC SB RAS*  
*1 Akademicheskaya St., Listvyanka settl.,*  
*Irkutsk region, 664520*  
*Ph. D. in Biology, Head of Dendrological Park*  
*phone: (3952)25–05–51*  
*E-mail: yumel48@mail.ru*