

УДК 591.551:598.282/299(574.5)

**ГНЕЗДОВАЯ БИОЛОГИЯ И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ВОСТОЧНОСИБИРСКОГО ЧЕРНОГОЛОВОГО ЧЕКАНА –
SAXICOLA (TORQUATUS) STEJNEGERI (PARROT, 1908)
(MUSCICAPIDAE, AVES)**

М. В. Головина, А. С. Опаев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: aleksei.opaev@gmail.com*

Поступила в редакцию 11.12.15 г.

Гнездовая биология и социальная организация восточносибирского черноголового чекана – *Saxicola (torquatus) stejnegeri* (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves). – Головина М. В., Опаев А. С. – Гнездовая биология и пространственно-этологическая структура популяции восточносибирского черноголового чекана изучена в 2013 году в Хинганском заповеднике. Это территориальный моногамный вид, населяющий различные типы открытых местообитаний и устраивающий свои гнезда на земле. Восточносибирский черноголовый чекан относится к комплексу черноголовых чеканов, который включает 3 или 4 очень близких сестринских вида. Сопоставление полученных данных с материалами литературы по другому виду комплекса – европейскому черноголовому чекану – показало, что наибольшие различия между ними касаются особенностей пространственного поведения (размер территорий и плотность гнездования). Это подтверждает уже имеющиеся данные о том, что пространственная структура является одним из наиболее эволюционно лабильных признаков и различия между близкими видами здесь могут проявляться наиболее четко.

Ключевые слова: чеканы, гнездовая биология, пространственно-этологическая структура популяции, сестринские виды.

Breeding biology and social organization of Eastern Siberian stonechat – *Saxicola (torquatus) stejnegeri* (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves). – Golovina M. V. and Opaev A. S. – The breeding biology and social organization of a population of the Eastern Siberian stonechat were studied in the Khingan State Nature Reserve (Amur region, Russia) in 2013. This is a territorial monogamy species, inhabiting various types of open areas and nesting on the ground. The Eastern Siberian stonechat belongs to the Common stonechat complex comprising 3 or 4 sibling species. Comparison of the data obtained with the literature data of another species from the complex (the European stonechat) have shown that most differences between them concern spatial structure (territory sizes and breeding density). This confirms early data that the spatial structure is a most evolutionary labile feature and the differences between sibling species could become apparent there most clearly.

Key words: stonechats, breeding biology, social organization, sibling species.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-131-143

ВВЕДЕНИЕ

Черноголовый чекан традиционно рассматривался как единый политипический вид, широко распространенный в Африке (включая Мадагаскар), Европе и Азии. С началом применения молекулярно-генетических методик единый вид был разделен на несколько. Одна из наиболее распространенных практик – это выделе-

ние в составе группы трех преимущественно аллопатрических видов. Это черноголовые чеканы африканский *S. torquatus* (Linnaeus, 1766), европейский *S. rubicola* (Linnaeus, 1766) и сибирский *S. maurus* (Pallas, 1773) (Wittmann et al., 1995). Более поздние исследования свидетельствуют в пользу разделения последней формы на два вида – чеканов западносибирского (собственно *S. maurus*) и восточносибирского *S. stejnegeri* (Zink et al., 2009). Более подробные сведения по систематике палеарктических черноголовых чеканов можно найти в обзоре Я. А. Редькина с соавторами (2015).

В этой связи несомненный интерес представляет сопоставление различных особенностей биологии и поведения разных форм комплекса. Ведь это позволит, в частности, реконструировать эволюцию группы и выявить направления ее диверсификации, что важно не только с точки зрения таксономии, но и в плане накопления данных по микроэволюции птиц. К сожалению, в настоящий момент такое сравнение в полной мере едва ли возможно – главным образом из-за неодинаковой изученности разных форм комплекса. Наиболее полные данные имеются по европейскому черноголовому чекану. А прочие формы изучены в значительной меньшей степени. В частности, восточносибирскому черноголовому чекану посвящены всего две специальные работы (Fujimaki, Shibnev, 1991; Fujimaki et al., 1994). Ряд данных по этому виду можно найти в региональных сводках (например: Нечаев, 1991; Панов, 1973). Поэтому мы посчитали возможным привести собранные нами материалы по биологии и поведению этого вида в отдельной статье. Кроме того, в заключение мы провели предварительное сопоставление с литературными материалами по другим видам. Это было сделано для того, чтобы выявить возможные параметры, наиболее сильно отличающиеся у разных форм, что позволит в дальнейшем специально обращать внимание на данные особенности.

Восточносибирский черноголовый чекан широко распространен в азиатской части нашей страны – от Таймыра и бассейна р. Лены до побережья Охотского и Японского морей. Населяет и все крупные острова в акватории последнего моря – Сахалин, Южные Курилы и Японские (Нечаев, Гамова, 2009). Мы изучали этот вид на территории Хинганского заповедника (Амурская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в период со 2 мая по 14 июня 2013 г. в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника (Амурская область). Основные наблюдения проведены на контрольной площадке (20 га), где обитало 10 пар чеканов. У всех них найдены гнезда. Всего обнаружено 11 гнезд. У части гнезд измеряли: 1) наружный диаметр гнезда; 2) диаметр лотка; 3) глубину лотка. В некоторых случаях также промерены размеры ниши (или ямки), в которой было расположено гнездо: 1) диаметр входа в гнездо; 2) диаметр ямки (ниши); 3) глубина ямки (ниши). Промеры выполнены штангенциркулем с точностью до 1 мм. Максимальные длину и ширину всех найденных яиц измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Находившиеся под наблюдением птицы были не мечены, поэтому их индивидуальная принадлежность условно определялась на основе локализации их встреч:

известно, что восточносибирский черноголовый чекан является территориальным моногамным видом (Fujimaki et al., 1994). Каждую встречу птиц мы наносили на схему нашей контрольной площадки, которая была составлена с помощью GPS-навигатора Garmin. Далее соединяли крайние точки регистраций и рассчитывали площадь полученного многоугольника в программе MapSource 5.00. Полученное значение мы считали размером участка данной пары. Площади территорий определены на основе 122.7 часов наблюдений на контрольной площадке. Дополнительно в предгнездовой период проведено 19.5 часов наблюдений. Для описания площадки мы определяли растительность по справочникам (Алексеев и др., 1971; Комаров, Клубокова-Алисова, 1931, 1932).

Для анализа гнездового поведения птиц проведена видеосъемка установленной у гнезда видеокамерой Sony DCR-SX63E. Видеосъемка проведена у четырех гнезд, всего 7 сеансов съемок длительность около 2 часов каждый (суммарно, таким образом, около 14 часов). При обработке видео мы регистрировали действия, которые совершали птицы (подробнее см. ниже). При необходимости видеозаписи переводили в формат «wav» в программе Adobe Audition 1.5. Анализ аудиофайлов проводили в программе Syrinx PC v. 2.6. При построении спектрограмм использовали длину преобразования Фурье, равную 256 точкам, и окно Хэмминга.

Мы закончили наши исследования, когда в большинстве гнезд были птенцы или яйца, а остальные были разорены на стадии насиживания ($n = 2$) или выкармливания птенцов ($n = 1$). Поэтому мы не имеем собственных данных об успехе размножения этого вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопы и численность. В Хинганском заповеднике восточносибирский черноголовый чекан – обычная птица открытых травянистых, обычно увлажненных местообитаний (марей) (рис. 1). Это одна из самых многочисленных (наряду с дубровником *Ocyris aureolus* (Pallas, 1773)) птиц осоково-вейниковых лугов, являющихся типичной стацией равнинной территории заповедника (Антонов, Парилов, 2010). Основу травянистой растительности здесь составляют различные виды осок (*Carex* spp.) и вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*). А там, где посуше, к ним в том или ином количестве примешивается разнотравье. Важное требование чеканов к биотопам – это присутствие отдельных невысоких кустарников и/или деревьев, используемых птицами во время токования и при высматривании добычи. На лугах заповедника это преимущественно два вида ив (*Salix brachipoda*, *S. caprea*) и берёза плосколистная (*Betula platyphylla*).

Восточносибирские черноголовые чеканы селятся отдельными парами, но поблизости друг от друга. Поэтому в популяции можно выделить поселения, где плотность особенно велика. В одном из таких поселений располагалась наша контрольная площадка. Здесь на участке площадью 20 га гнездились 10 пар чеканов (0.5 пары/га). На соседних участках плотность населения была меньше. По данным А. И. Антонова и М. В. Парилова (2010), в том же районе плотность гнездящихся птиц может достигать 20 – 27 особ. / км², т.е. 0.20 – 0.27 особ. / га.

Расстояние между ближайшими гнездами составило, по нашим данным, от 60 до 166 м (медиана 124 м, среднее 118 м, $n = 10$). В Японии (остров Хоккайдо) это значение варьировало на одном участке от 50 до 163 м (среднее 110 м), а на другом (субоптимальном) – от 50 до 321 м (среднее 179 м) (Fujimaki et al., 1994). Плотность гнезд в процитированном исследовании в Японии составила на этих двух площадках в разные годы 0.8 – 1.0 гнезд/га и 0.4 – 0.5 гнезд/га. А на нашей контрольной площадке в Хинганском заповеднике – 0.5 гнезд/га.

Прилет на места гнездования, занятие территорий и формирование пар.

Первые чеканы прилетают в заповедник в конце апреля – начале мая. В Приморье самцы черноголового чекана появляются, начиная со второй декады апреля (Па-



a



б

Рис. 1. Местообитание восточносибирского черноголового чекана в Хинганском заповеднике в начале (май) периода гнездования (*a*), гнездо (*б*) в этот же период и кладка. Позже, в июне, подрастает трава и полностью маскирует заметные в мае кочки, под прикрытием которых располагаются гнезда

нов, 1973). На острове Хоккайдо (Япония) прилет приходится на более ранние сроки – с середины апреля (Fujimaki et al., 1994). Более ранний прилет на Японские острова, по сравнению с теми же широтами на материковой части Дальнего Востока, характерен и для некоторых других воробьиных птиц – например, для восточной камышевки *Acrocephalus orientalis* (Temminck et Schlegel, 1847) (Опаев, 2010). В Хинганском заповеднике 2 мая 2013 г., в момент начала наших наблюдений, шел активный прилет, и большая часть будущих участков была свободна. Первыми прилетают самцы. Такие первопроходцы предпочитают занимать участки на обширных марях, избегая более мелких, окруженных березовыми релками. Последние участки, хотя подчас и могут потенциально вместить территории нескольких пар, являются субоптимальными местообитаниями и занимаются позже.

Отмечено явное тяготение прилетающих первыми

самцов другу к другу. Так, в период 2 – 4 мая из 5 отмеченных самцов 4 имели близких соседей: в одном месте рядом располагались участки двух самцов, а на удалении в 1 – 2 км держалась еще одна «пара» самцов. Наконец, пятый самец пел в пределах слышимости одной из указанных «пар». Для поведения самцов в это время характерны еще две особенности, с появлением самок наблюдающиеся много реже. Во-первых, это нестабильность границ участков. Из пяти самцов, первыми появившимися в поселении (2 – 4 мая), не менее двух через 1–2 дня исчезли со своих первоначальных участков. Кроме того, нестабильность может проявляться и в смещении центров социальной активности на протяжении подчас нескольких часов. Так, 2 мая мы наблюдали следующую ситуацию. Один из самцов опедал участок диаметром около 30 м. Через 30 мин наблюдений он сместил центр своей активности, который теперь стал располагаться в 30 – 40 м от границ его первоначального участка. Вскоре на первоначальном участке первого самца появился другой (второй) самец. Теперь пели оба самца, причем второй самец пел на бывшем участке первого.

Вторая особенность – это частые территориальные конфронтации соседей. За 19.5 часов наблюдений в период 2 – 13 мая мы отметили 7 таких случаев (с появлением гнезд частота территориальных конфликтов резко падает – см. ниже). Взаимодействия, о которых идет речь, обычно имеют характер беспорядочных погонь самцов друг за другом, чаще всего низко (около 0.5 – 1 м) над землей. Реже (1 случай из 7) короткие погони, подчас сопровождаемые дракой, происходят в кроне небольшого дерева. Создается впечатление, что описываемые конфронтации локализованы в определенных участках приграничного пространства (однако это не определенная точка, а скорее именно участок около 10 – 30 м в диаметре). Более того, нередко самцы специально «ищут» таких столкновений, прилетая в район, где до того у них был конфликт с соседом. А конфликты двух самцов могут привлекать и третьих птиц (особенно если конфликтующие в пылу погони приблизятся к посторонней территории), обитающих по соседству. В результате иногда (2 случая из 7) можно наблюдать взаимные погони трех самцов друг за другом.

Первая самка отмечена нами 6 мая. В последующие дни количество их постепенно увеличивалось. Поведение при формировании пары, по нашим фрагментарным наблюдениям, напоминает то, что описано выше для территориальных взаимодействий. В обоих случаях это либо (1) беспорядочные погони самца за самкой низко над землей, либо (2) короткие, но экспрессивные перелеты самца за самкой в кроне небольшого дерева. Поэтому, если птиц не удалось хорошо разглядеть, названные два типа взаимодействий можно перепутать. Позже, через несколько дней либо на следующий, когда самка остается на участке данного самца, взаимодействия партнеров становятся более мягкими. В это время самец уже не гоняется за пытающейся улететь от него самкой, а спокойно перелетает за ней, обычно избегая, однако, приближаться ближе 0.5 – 1 м.

Пространственно-этологическая структура в гнездовой период. Восточно-сибирский черноголовый чекан – моногамный территориальный вид. Случаев полигамии, а также холостых самцов, на нашей контрольной площадке (где обитало 10 пар) мы не отметили. Размер территории одной пары варьировал от 3700 до

9310 м², медиана 6750 м² ($n = 10$). Наиболее интенсивно используется и охраняется центральная часть участка. А периферии в некоторых случаях могут перекрываться у соседних пар – хотя в целом это не характерно и чеканы избегают нарушать границы. Поэтому в уже сформированном поселении, после появления гнезд, пограничные конфликты наблюдаются довольно редко. За 122.7 часа наблюдений в это время нам удалось отметить лишь 6 вторжений, приведших к территориальным конфронтациям, – т.е. на порядок меньше, чем при формировании поселения (см. выше). Во всех случаях в качестве нарушителей выступали самцы, предположительно с соседних территорий. Чаще всего ($n = 4$) самец-хозяин прогонял вторженца, стремительно летя за ним. В двух случаях из четырех в таких погонах коротко участвовала и самка, обитающая на данном участке. Наконец, в 2 других случаях (из 6) мы наблюдали демонстративный вариант территориального конфликта: самцы летели параллельно друг другу на расстоянии около 0.5 – 1.5 м особым полетом, когда крылья работают с большей частотой и меньшей, чем обычно, амплитудой, а хвост широко раскрыт. Интересно, что таких ритуализованных территориальных конфронтаций в период формирования поселения (когда конфликты вообще более часты) мы не наблюдали.

Гнезда и кладки, сроки и успех размножения. В Японии (остров Хоккайдо) первые гнезда находили уже в конце апреля, тогда же отмечены и первые яйца. А начало массовой яйцекладки приходилось на середину мая (Fujimaki et al., 1994). В Хинганском заповеднике это происходит несколько позже. Здесь первая самка была отмечена 6 мая 2013 г., а 13 мая мы впервые наблюдали самку (на другой территории) с гнездовым материалом. Первое гнездо с двумя яйцами было найдено нами 19 мая: т.е. откладка яиц в нем началась 18 мая.

В Японии часть пар успевает вырастить 2 выводка за сезон (Fujimaki et al., 1994). Аналогичными данными по Хинганскому заповеднику мы не располагаем.

Строит гнездо только самка (Fujimaki et al., 1994). Чеканы размещают свои гнезда на земле. Как уже говорилось, в Хинганском заповеднике эти птицы населяют преимущественно осоково-вейниковые луга с примесью разнотравья. Почва в таких биотопах почти сплошь покрыта кочками, образованными многолетними куртинами злаков или осок. Гнезда всегда связаны с такими кочками (см. рис. 1). При этом положение гнезда может варьировать: из 11 найденных нами гнезд 3 находились в верхней части кочки, 3 сбоку (на боковой «стенке»), а 4 – у основания. Почти обязательным условием являлось расположение гнезда в углублении («норке»), положение которой и определяло конкретную локализацию гнезда. В такой норке (глубиной 50 – 80 мм, $n = 2$) гнездо и так не очень заметно, а под прикрытием обильной травянистой растительности и вовсе становится очень трудно находимым. Лишь одно из 11 найденных гнезд располагалось не в углублении, а только под прикрытием растительности. В Приморье также отмечено гнездование в подобных «норках» – в этом случае чеканы гнездились близ входа в старые норки больших полёвок (*Microtus fortis* Büchner, 1889), располагавшихся на кочках (Fujimaki, Shibnev, 1991). Происхождение «норок», в которых размещались найденные нами гнезда, осталось неизвестным – но, скорее всего, по крайней мере часть из них были естественными углублениями.

Размеры гнезд, по нашим данным, таковы (даны средние $\pm$ стандартное отклонение и, в скобках, разброс значений): наружный диаметр 73.0 ± 14.7 мм ($53.6 - 92.3$ мм, $n = 6$); диаметр лотка 50.8 ± 8.2 мм ($41.8 - 65.3$ мм, $n = 6$); глубина лотка 48.3 ± 2.9 мм ($45 - 50$ мм, $n = 3$). Основной материал гнезда – это сухие листья осок и тоненькие стебельки злаков, фрагменты сухих листьев других растений, а также волосы млекопитающих (обычные в районе исследований амурский барсук *Meles amurensis* Schrenck, 1859 и енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)).

По нашим данным, полная кладка восточносибирского черноголового чекана состоит из 6 – 8 яиц, в среднем 6.8 ± 0.7 ($n = 7$). В Японии первые кладки содержали в среднем 6.3 яйца (Fujimaki et al., 1994). Основной фон яиц, по нашим данным, от голубого до почти белого. На тупом конце – налет в виде точек и небольших размытых пятен коричневого цвета (см. рис. 1). Размеры яиц в четырех измеренных кладках (приведены средние $\pm$ стандартное отклонение и, в скобках, разброс значений): 17.6 ± 0.9 ($16.1 - 19.5$) $\times$ 14.1 ± 0.6 ($16.1 - 19.5$) мм ($n = 21$).

В Японии слетки удачно вылетели из 92.3% гнезд. А суммарный успех размножения (отношение числа отложенных яиц к числу покинувших гнездо слетков) составил 67.3% для гнезд первого цикла размножения и 60.0% для второго (Fujimaki et al., 1994). В часть гнезд, наблюдавшихся в этом исследовании, подложила яйца обыкновенная кукушка *Cuculus canorus* Linnaeus, 1758. В Хинганском заповеднике паразитизма кукушки мы не наблюдали. Здесь одним из основных видов-воспитателей является толстоклювая камышевка *Phragmaticola aedon* (Pallas, 1776) (Квартальнов, Капитонова, 2015).

Поведение во время насиживания и выкармливания птенцов. Откладка яиц обычно происходит утром (Urquhart, 2002). В одном найденном нами гнезде в течение трех дней кладка каждый день увеличивалась на одно яйцо: т.е. самка откладывала по яйцу в день. Насиживает только самка. Сроки инкубации в Японии 12 – 14.5 дней, в среднем 13.6 дней (Fujimaki et al., 1994).

В первые 5 дней жизни птенцов самка обогревает их, сидя на гнезде. А кормит преимущественно самец. От дня 0 (день вылупления) ко дню 5 доля времени, проведенного самкой на гнезде, прогрессивно сокращается, а начиная с 5-го дня обогрев птенцов не отмечен вовсе (таблица). Постепенно увеличивая время отлучек от гнезда, самка также начинает кормить птенцов – вскоре наравне с самцом.

Взрослые птицы после того, как покормили птенца, примерно в 20% случаев съедали или выносили капсулу с пометом. По видеосъемкам пар № 4, 6 и 12 выяснено, что родители выносили капсулу того птенца, которого покормили при данном посещении гнезда (каждый раз кормят только одного птенца). В первые дни взрослые птицы съедали капсулу с пометом прямо на гнезде, а позже чаще выносили её из гнезда.

Любопытно поведение взрослых птиц при подлете к гнезду в первые 6 дней жизни птенцов. В это время взрослая птица, подлетев к гнезду, издает особый звук. Это короткая шумовая посылка длительность около 10 – 15 мс, ее частотный диапазон в области около 1 – 13 кГц. Такие посылки нередко бывают объединены в плотные серии из нескольких (2 – 4) звуков, обычно несколько разной длитель-

ности. Подлетев к гнезду, взрослая птица издает несколько одиночных посылок и/или плотных серий (рис. 2). В ответ птенцы открывают клювы, взрослая птица кормит одного из них, а затем отлетает. Такое поведение характерно для обоих родителей. При этом оно наблюдается и тогда, когда самец кормит птенцов, обогреваемых самкой, – т.е. самка находится в это время на гнезде. Такие же звуки наблюдаются и при подлете взрослой птицы к гнезду с одними лишь птенцами. Звуки используются тогда, когда птенцы еще слепые и не могут видеть взрослую птицу. Когда у них отрываются глаза, испускание звуков становится нехарактерным: с этого момента птенцы ориентируются на визуальные стимулы.

Некоторые показатели гнездового поведения восточносибирского черноголового чекана по данным видеосъемки четырех пар в зависимости от возраста птенцов в 2013 г.

Показатели	№ пары						
	4	6	10	12	6	4	12
	Дата						
	3 июня	8 июня	5 июня	6 июня	11 июня	10 июня	10 июня
Длительность видеосъемки, мин	148.4	131.1	130.5	91.2	121.5	89.2	100.6
Возраст птенцов, дней	0	2	3	3	5	7	7
Доля времени, в течение которого самка находилась в гнезде, %	72.0	59.1	40.9	26.7	0	0	0
Количество кормлений птенцов самкой, в час	0	3.6	3.3	8.0	11.0	0	14.7
Количество кормлений птенцов самцом, в час	0	6.8	4.0	8.0	27.5	20.0	19.4
Количество кормлений птенцов самкой, при которых она издавала звуки, в час	0	0.5	3.3	1.5	0	0	0
Количество кормлений птенцов самцом, при которых он издавал звуки, в час	0	4.1	4.0	14.0	0	4.7	0

На примере двух пар (пара № 6, в момент съемок птенцам было около 5 дней, и пара № 12 – около 7 дней), по которым имеются репрезентативные данные, мы проверяли, существует ли у восточносибирских черноголовых чеканов предпочтительное кормление птенцов, находящихся в той или иной зоне гнезда. Гнездо условно делили на (1) четыре сектора и (2) два сектора (в последнем случае: дальше

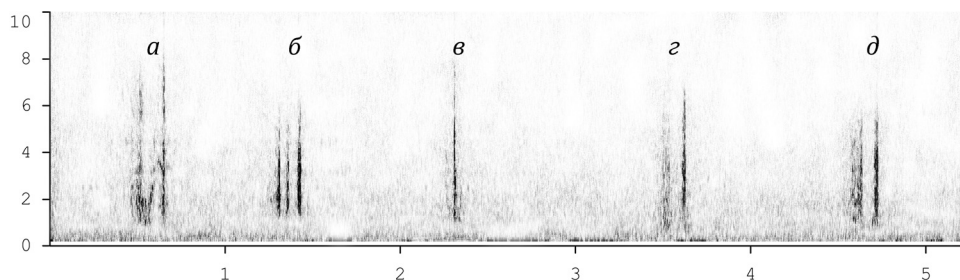


Рис. 2. Звуки самца, издаваемые при подлете к гнезду перед кормлением птенцов. Представлено 5 (а – д) таких вокализаций, записанных при разных подлетах к гнезду в один и тот же день (самец 4, 10 июня 2013 г.)

и ближе от входа в гнездо). Далее по материалам видеосъемки подсчитывали, сколько эпизодов кормления приходится на каждый из секторов гнезда (в каждый эпизод родители кормили лишь одного птенца). Полученное распределение сравнивали с равномерным при помощи критерия Хи-квадрат. Расчеты проводились как отдельно для самцов и самок, так и для всей пары в сумме. Немногочисленные эпизоды кормления, локализацию которых нельзя было отнести ни к одному из выделенных нами секторов (всего 8 из 96, т.е. 8.3%), из анализа исключали. Оказалось, что в большинстве случаев родители равномерно распределяют корм по гнезду при последовательных посещениях. Исключение составил самец из пары № 12, предпочитавший кормить птенцов, находящихся в правом ближнем (к входу) секторе. Однако даже у этой пары распределения всех наблюдавшихся кормлений по двум секторам (ближе и дальше от входа) не отличалось от равномерного. Таким образом, черноголовые чеканы в целом не имеют предпочтений в кормлении птенцов из той или иной части гнезда. Между тем из литературы известно, что у дуплогнездников может быть по-другому. Так, у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) родители преимущественно кормят птенцов, сидящих ближе всего к летку. А равномерное распределение корма между птенцами достигается движением их «по кругу», так что птенцы у летка постоянно меняются (Хаютин, Дмитриева, 1991). У чеканов же никаких перемещений птенцов в гнезде мы не наблюдали.

В Японии птенцы проводят в гнезде в среднем 13.4 дней. Они покидают гнездо, еще не умея летать, и проводят в его окрестностях, на земле, еще около 5 – 8 дней (Fujimaki et al., 1994).

Сравнение с другими палеарктическими формами черноголовых чеканов. Можно условно выделить три группы параметров (особенностей) восточносибирского черноголового чекана, о которых преимущественно шла речь в данной работе, и материалы по которым, касательно других видов, имеются в литературе. Это (1) биотопы, (2) гнезда и кладки, (3) пространственно-этологическая структура популяции (в том числе плотность гнездования). Ниже мы проведем краткое сопоставление этих групп параметров с аналогичными литературными данными по другим палеарктическим видам черноголовых чеканов.

Биотопы. Особенности биотопического размещения у разных видов выглядят схожими. Эти птицы встречаются на гнездовании в самых различных типах открытых местообитаний. Однако, судя по всему, обитание на влажных лугах в наибольшей степени характерно именно для формы *stejnegeri* – по крайней мере, на Дальнем Востоке России и в Японии (Панов, 1973; Антонов, Парилов, 2010; Fujimaki, Shibnev, 1991; Fujimaki et al., 1994; наши данные). Очевидно, это связано с большей увлажненностью этих мест – по сравнению с тем, что характерно для более западных областей Палеарктики. Так, влажные луга как гнездовая станция мало характерны для европейского черноголового чекана (Urquhart, 2002).

Гнезда и кладки. Основные особенности гнездовой биологии выглядят очень схожими. Это проявляется в размерах яиц и гнезд. Используя те литературные данные, в которые приведены промеры конкретных яиц, мы сравнили их с нашими

материалами. Для сравнения использованы данные по форме *S. taurus armenica* Stegmann, 1935 из Армении и по форме *S. r. rubicola* (Linnaeus, 1766) из Украины¹. Анализ показал отсутствие различий в длине и ширине яиц у разных форм (критерий Стьюдента, $p \gg 0.05$). Также очень сходна и окраска яиц. Так, по данным Н. Н. Балацкого (2001), окраска свежих яиц сибирского черноголового чекана бирюзовая, с рисунком из рыжевато-коричневых мелких крапинок или пятнышек (реже рисунок не выражен), а насиженные яйца имеют бледно-бирюзовую окраску. Это очень близко описанию яиц восточносибирского черноголового чекана, приведенному нами выше.

Особенности размещения гнезд и их размеры также сходны у разных форм. Но корректное сопоставление здесь трудно из-за значительной изменчивости этих показателей. Поэтому укажем только, что особенности расположения и устройства гнезда, описанные нами как характерные для восточносибирского черноголового чекана, встречаются и у других видов. Так, гнездо «в норке» (в оригинале: «под дерном») было найдено в Армении (Петросян С. О., Петросян О. С., 1997; форма *S. taurus armenica*) и имело размеры, сопоставимые с таковыми у восточносибирского черноголового чекана. Особенности строения и размещения гнезд европейского черноголового чекана, приведенные в работе (Fuller, Glue, 1977), также сходны с нашими материалами по *S. stejnegeri*.

Сходство в различных аспектах гнездовой биологии отмечали и другие авторы, сравнивая формы *S. stejnegeri* и *S. rubicola* (Fujimaki et al., 1994).

Пространственно-этологическая структура. Более различными (по сравнению с двумя рассмотренными выше группами параметров) выглядят особенности пространственно-этологической структуры. Все формы черноголовых чеканов в норме являются моногамными территориальными птицами: т.е. этологическая структура популяции сходна. А различия касаются некоторых особенностей структуры пространственной. Сопоставление здесь возможно только с европейским чеканом *S. rubicola*, так как по сибирской форме *S. taurus* данные фактически отсутствуют. В сравнении с восточносибирским черноголовым чеканом, для европейского характерно более крупные размеры территорий и меньшая плотность популяции. Интересно, что эта особенность свойственна обоим подвидам *S. rubicola*, описана во многих работах и, судя по всему, является нормой. Наиболее полные данные по номинативному подвиду имеются с территории Харьковской области Украины (Баник, 2001, 2003 а, б; Баник, Вергелес, 2001). Здесь размер участка составил в среднем 3.23 га (разброс значений 0.73 – 6.9 га, $n = 11$). Территории нескольких пар здесь часто соседствуют, но расстояние между близлежащими участками довольно велико (0.5 – 1 км), и соседи фактически не контактируют друг с другом. Плотность населения составила в среднем 5.7 особ. / км² и варьировала незначительно на разных площадках. Данные других авторов по номинативному подвиду таковы. В Нидерландах размер участков самцов варьиро-

¹ Размеры яиц в Армении (форма *taurus*): $18.1 \pm 0.8 \times 14.3 \pm 0.2$ мм ($n = 10$); на Украине (форма *rubicola*): $17.7 \pm 0.5 \times 14.2 \pm 0.3$ мм ($n = 21$) (рассчитано по: Петросян С. О., Петросян О. С., 1997; Селиверстов, 2007 соответственно). Приведены среднее $\pm$ стандартное отклонение, в скобках дан разброс значений.

вал в пределах 1.0 – 4.8 га (Frankevoort, Hubatsch, 1966), а в Германии среднее значение составило около 2.9 га (Flinks, Pfeifer, 1993). Для Великобритании, где обитает другой подвид *S. r. hibernans* (Hartert, 1910), в литературе имеются такие оценки размеров территорий: 0.7 – 7 га, среднее 2.7 га (Johnson, 1971); 0.3 – 1.0 га, в среднем 0.79 га (Parrinder E. R., Parrinder E. D., 1945) и 0.8 – 4 га (Greig-Smith, 1979; цит. по: Urquhart, 2002). Таким образом, размер участка у европейского черноголового чекана обычно не менее 1 га, а чаще 2 – 3 га. А участки восточносибирского чекана в Амурской области и Японии меньше 1 га (см. выше).

Данные по восточносибирскому черноголовому чекану показывают, что этот вид часто селится с плотностью, превышающей таковую у *S. rubicola* в несколько раз. А размеры территорий отдельных пар, соответственно, в несколько раз меньше. Пока не ясно, имеются ли какие-либо различия в территориальном поведении между этими формами черноголовых чеканов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предварительное сопоставление особенностей биотопического размещения, гнездовой биологии и пространственно-этологической структуры популяции разных форм черноголовых чеканов позволяет заключить, что наибольшие отличия выявляются в пространственной структуре. Речь идет о размерах территорий и плотности гнездования. Однако пространственная структура популяции может быть изменчива внутри вида – скажем, различаться в разных популяциях и/или в разные годы (как это показано, например, для туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833): Опаев, 2008). Поэтому для уточнения нашего заключения требуются дополнительные исследования. Но отметим, что наибольшие различия именно в особенностях территориальности (по сравнению с чертами гнездовой биологии и некоторыми другими) вообще характерны для близких видов воробьиных птиц. Например, это выявлено у некоторых камеек *Oenanthe* (Панов, 1978, 1999), камышевок *Acrocephalus* (Квартальнов, 2005; Опаев, 2008, 2010) и пардалотов *Pardalotus* (Woinarski, Bulman, 1985).

За помощь в организации и проведении полевых исследований мы благодарны сотрудникам Хинганского заповедника А. И. Антонову, М. С. Бабыкиной, Н. Н. Балану, В. А. Кастрикину и М. П. Парилкову, а также сотруднику МГУ им. М. В. Ломоносова П. В. Квартальнову. За помощь в подборе литературы мы признательны Т. В. Гамовой (Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-01302-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., Вехов В. Н., Гапочка Г. П. Травянистые растения СССР. Справочник-определитель. М.: Мысль, 1971. Т. 1. 487 с.

Антонов А. И., Париков М. В. Кадастр птиц Хинганского заповедника и Буреинско-Хинганской (Архаринской) низменности / Ин-т водных и экологических проблем Дальневосточного отд-ния РАН. Хабаровск, 2010. 104 с.

Балацкий Н. Н. Гнезда птиц юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука-центр, 2001. 132 с.

Банник М. В. Пространственная структура популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области // Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть : тез. Всеукр. зоол. конф. Кривий Ріг : Вид-во «І.В.І.», 2001. С. 121 – 123.

Банник М. В. Взаимосвязь территориального поведения и пространственной структуры популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах : материалы II междунар. науч. конф. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 2003 а. С. 184 – 186.

Банник М. В. Пространственная структура популяций и поведение лугового и черноголового чеканов (Aves, Passeriformes: *Saxicola torquata*, *S. rubetra*) // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. 2003 б. Вип. 11, т. 1. С. 136 – 142.

Банник М. В., Вергелес Ю. И. Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории северо-востока Украины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : материалы междунар. XI орнитол. конф. Казань : Матбугат йорты, 2001. С. 67 – 69.

Квартальнов П. В. Структура сообщества камышевок юга России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.

Квартальнов П. В., Капитонова Л. В. Паразитизм обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*, Cuculiformes, Cuculidae) на толстоклювой камышевке (*Phragmaticola aedon*, Passeriformes, Acrocephalidae) в Среднем Приамурье // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 12. С. 1 – 9.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1931. Т. 1. 622 с.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1932. Т. 2. 622 с.

Нечаев В. А. Птицы острова Сахалин. Владивосток : Изд-во ДВО АН СССР, 1991. 742 с.

Нечаев В. А., Гамова Т. В. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток : Дальнаука, 2009. 564 с.

Опаев А. С. Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833) // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 304 – 316.

Опаев А. С. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка») : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 24 с.

Панов Е. Н. Птицы южного Приморья. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 376 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М. : Наука, 1978. 306 с.

Панов Е. Н. Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М. : Т-во науч. изд. КМК, 1999. 342 с.

Петросян С. О., Петросян О. С. Орнитология и нидология птиц Армении. М. : ООО Газета «Архитектура», 1997. 155 с.

Редькин Я. А., Архипов В. Ю., Волков С. В., Мосалов А. А., Коблик Е. А. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады / Мензбирское орнитологическое о-во. Алматы, 2015. С. 104 – 138.

Селиверстов Н. М. Каталог орнитологической коллекции А. В. Носаченко / Черкасский обл. краеведческий музей. Черкассы, 2007. 144 с.

Хаятин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация раннего видоспецифического поведения. М. : Наука, 1991. 232 с.

Johnson E. D. H. Observations on a resident population of Stonechats in Jersey // British Birds. 1971. Vol. 64, № 5. P. 201 – 213.

Flinks H., Preifer F. Vergleich der Habitatstrukturen ehemaliger und aktueller Schwarzkehlchen – (*Saxicola torquata*) – Brutplätze in einer agrarisch genutzten Landschaft // Ökol. Vogel. 1993. Bd. 15. S. 85 – 97.

Frankevoort W., Hubatsch H. Unsere Wiesenschmatzer. Aus dem Leben von Schwarz- und Braunkehlchen. Wittenberg ; Lutherstadt : A. Ziemsen Verlag, 1966. 97 s.

Fujimaki Y., Takamata M., Sato F. Breeding biology of the Stonechat in southeastern Hokkaido, Japan // Research Bull. of Obihiro University. 1994. Vol. 19. P. 37 – 46.

Fujimaki Y., Shibnev Y.B. 1991. Nesting site of Stonechats in a bog after a spring fire // Jap. J. Ornithol. 1991. Vol. 40. P. 33 – 35.

Fuller R. J., Glue D. E. The breeding biology of the Stonechat and Whinchat // Bird Study. 1977. Vol. 24. P. 215 – 228.

Greig-Smith P. W. The behavioural ecology of the Stonechat *Saxicola torquata* : Ph. D. thesis. Univ. of Sussex. Brighton, 1979. 240 p.

Parrinder E. R., Parrinder E. D. Some observations on Stonechats in North Cornwall // British Birds. 1945. Vol. 38. P. 362 – 369.

Urquhart E. Stonechats. A guide to the genus *Saxicola*. London : Christopher Helm, 2002. 320 p.

Wittmann U., Heidrich P., Wink M., Gwinner E. Speciation in the stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome-b gene // J. of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 1995. Vol. 33, iss. 2. P. 116 – 122.

Woinarski J. C. Z., Bulman C. 1985. Ecology and breeding biology of the forty-spotted pardalote and other pardalotes on North Bruny Island // Emu. 1985. Vol. 85. P. 106 – 120.

Zink R. M., Pavlova A., Drovetski S., Wink M., Rohwer S. Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex // Molecular Phylogenetics Evolution. 2009. Vol. 52, iss. 3. P. 769 – 773.