

УДК 598.293.1:591.521 (571.56)

ЭКОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ КУКШИ *PERISOREUS INFAUSTUS* (CORVIDAE) В ЯКУТИИ

Н. И. Гермогенов^{1,2}, Н. Н. Егоров¹, А. Н. Секов¹, А. В. Лосоров¹

¹ Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

² Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск

E-mail: sterkh-yracu@mail.ru; epusilla@mail.ru; ansekov@yandex.ru; losorov_a_v@mail.ru

Материалы по гнездованию кукши (строительство, расположение и размеры гнезд, сроки размножения и плодовитость и их изменчивость) получены в ходе исследований, проведенных в Якутии с 1975 по 2015 г. В основу работы положены мониторинговые наблюдения за размножением вида на двух модельных площадках (471 и 1360,3 га), заложенных в светлехвойных лесах близ Якутска (62° с. ш.). Найдено и исследовано 288 гнезд, окольцовано 375 птиц (в том числе 160 гнездовых птенцов). Установлено, что основные гнездовые параметры вида зависят от ландшафтно-биотопических условий обитания, климатических особенностей года, возраста птиц и т. д. В условиях центральной якутской тайги кукша гнездится в более ранние фенологические сроки и имеет более крупные кладки, чем в других частях ареала. Успех гнездования птиц меняется по годам от 0 до 70, составляя в среднем 37,1%.

Ключевые слова: кукша, Якутия, биология гнездования.

Сведения о гнездовании кукши, широко распространенной в лесной зоне Евразии, в российском секторе ареала в основном ограничиваются описаниями распределения и численности вида на гнездовые и крайне редко – находок отдельных гнезд и встреченных слетков (Рустамов, 1954; Кузнецов, Макковеева, 1959; Реймерс, 1966; Равкин, 1973, 1978; Гынгазов, Миловидов, 1977; Кречмар и др., 1978, 1991; Мальчевский, Пукинский, 1983; Нечаев, 1991; Блинов, 1998; Вартапетов, 1998; Юдкин, 2002; Торопов, Граждан, 2010; Бардин, Фетисов, 2016; и др.). Наиболее активно исследования в этом направлении проводились в двух регионах – в Мурманской области (Коханов, 1982; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991) и в Якутии (Ларионов П., 1959; Воробьев, 1963; Андреев, 1953, 1974; Ларионов и др., 1980; Гермогенов, Находкин, 1986; Ларионов и др., 1991; Сидоров, 1996; Гермогенов и др., 2002; Гермогенов и др., 2013а, б, 2015). В Кандалакшском заповеднике В. Д. Кохановым за 1967–1981 гг. найдено и исследовано 36 гнезд кукши, нами в 1975–2015 гг. – 288. Первое же гнездо кукши в Якутии (с тремя голыми птенцами) описано на междуречье Амги и Алдана еще А. Ф. Миддендорфом 24 апреля 1844 г. В работе обобщены материалы многолетних исследований авторов, позволяющие осветить малоизвестные аспекты воспроизводства вида в условиях Якутии.

© Гермогенов Н. И., Егоров Н. Н., Секов А. Н., Лосоров А. В., 2017

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории 10 районов таежной Якутии в 1975–2015 гг. На двух модельных площадках и в их окрестностях (рис. 1, 2), заложенных в среднетаежных светлехвойных лесах близ г. Якутск (62° с. ш.), они носили мониторинговый характер. Площадка № 1 (471 га, в том числе древесно-кустарниковых местообитаний – 389; 1987–1992, 2001, 2009 г.) располагалась в смешанном сосновом лесу правобережья р. Лена на 6–7-м км федеральной трассы «Лена» (см. рис. 1; Гермогенов и др., 2002). Площадка № 2 (1360,3 га, в том числе древесно-кустарниковых местообитаний – 980,0; 2009–2015 гг.) занимает фрагментированный рубками, дорогами и заброшенными пашнями участок тайги Лено-Вилуйского междуречья на 25–29-м км федеральной трассы «Вилуй» (см. рис. 2). Наличие на площадке открытых угодий придает местообитаниям кукши еще большую мозаичность. Произрастают разновозрастные березняки, лиственничники, сосняки и смешанные насаждения. Подрост основных древесных пород присутствует почти всегда, чаще с перегущенными микрогруппировками. Кустарниковый ярус, как правило, не сформирован, изредка низкорослый (0,2–0,3), из средних (ива коротконожковая, шиповник иглистый) и высоких (ивы Бэбба, ложнопятыгичиновая) кустарников. Травяно-кустарничковый покров развит в зависимости от условий увлажнения и давности пожаров (проективное покрытие – 10–90%).

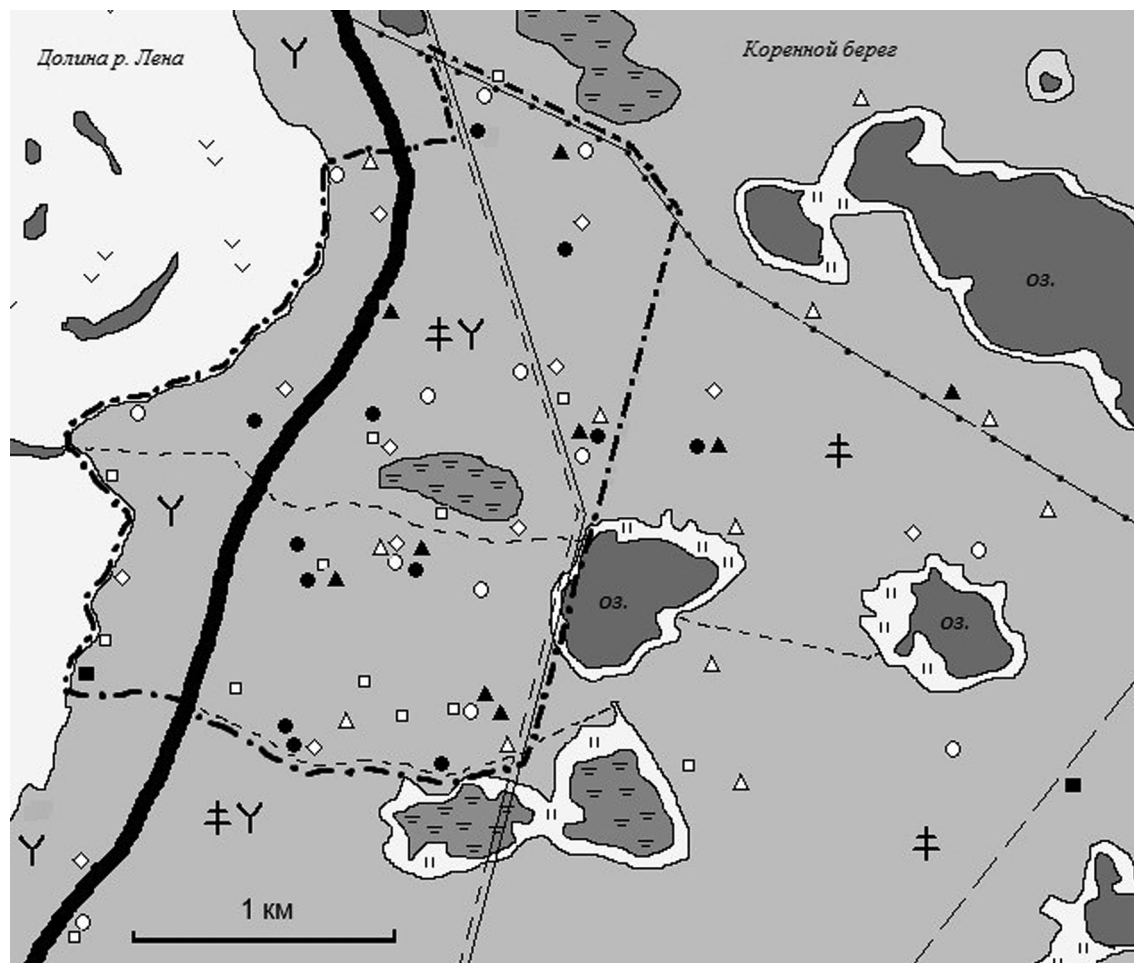


Рис. 1. Видовая учетная площадка № 1 с прилежащими территориями в придолинном смешанном сосновом лесу Лено-Амгинского междуречья с указанием размещения гнезд кукши ($n = 72/78^*$): 1987 г. – $\circ$ ($n = 13/14$), 1988 г. – $\square$ ($n = 13/13$), 1989 г. – Δ ($n = 12/12$), 1990 г. – $\diamond$ ($n = 11/14$), 1991 г. – $\bullet$ ($n = 12/14$), 1992 г. – $\blacktriangle$ ($n = 9/9$), 2001 г. – $\blacksquare$ ($n = 2/2$)

*Число гнезд, местонахождение которых нанесено на карту/общее число найденных гнезд.

Fig. 1. Species account plot No.1 with adjacent territories in the near-valley mixed pine forest of the Lena-Amga interfluvium, Siberian jay nest placement indicated ($n = 72/78^*$): 1987 – $\circ$ ($n = 13/14$), 1988 – $\square$ ($n = 13/13$), 1989 – Δ ($n = 12/12$), 1990 – $\diamond$ ($n = 11/14$), 1991 – $\bullet$ ($n = 12/14$), 1992 – $\blacktriangle$ ($n = 9/9$), 2001 – $\blacksquare$ ($n = 2/2$)

*Number of nests with locations marked on the map/total number of nests found.

Для площадок характерны отсутствие ели, предоставляющей кукше наилучшие гнездозащитные условия (Владимирская, 1948; Eggers, Griesser, Nystrand et al., 2006), изреженность и фрагментированность древостоев, негативно отражающихся на сохранности гнезд (Griesser et al., 2007). Исчезновение вида на юге европейского ареала связывают именно с вырубкой хвойных лесов и фрагментацией лесных массивов, а также возможной конкуренцией со стороны сойки (Бардин, Фетисов, 2016).

При сборе материала по гнездовой биологии кукши использовались общепринятые в орнитологии методы (Кольцевание..., 1976; Определение..., 1976; Данилов, 1986). Учеты, кольцевание и идентификация птиц на площадках проводились в основном в пред- и постгнездовой периоды на кратковременно выставляемых привадах (сви-

ной жир), в гнездовой – на участках их обитания и гнездования. Всего окольцовано 375 кукш, в том числе 160 гнездовых птенцов (соответственно, на площадке № 1 – 116 и 61, № 2 – 259 и 99). Использовались стандартные металлические и цветные пластиковые кольца. Сроки начала гнездования птиц (дата откладки первого яйца) установлены в основном прямыми наблюдениями или по степени насиженности яиц (Меднис, Блум, 1976), а также по срокам вылупления птенцов, в брошенных кладках – осмотром содержимого яиц. Некоторые из этих методов использовались при определении завершенности кладки.

В общей сложности найдено и исследовано 288 гнезд кукши, включая незавершенные и брошенные (на площадках и на прилежащих к ним территориях – 253: № 1 – 86 (с учетом гнезд, найденных в период с 1975 по 1986 г.) и № 2 –



Рис. 2. Видовая учетная площадка № 2 с прилежащими территориями на Лено-Вилуйском междуречье с указанием размещения гнезд кукши ($n = 147/157^*$): 2009 г. – ● ($n = 14/16$), 2010 г. – □ ($n = 16/16$), 2011 г. – ▲ ($n = 22/23$), 2012 г. – ◇ ($n = 15/22$), 2013 г. – ○ ($n = 28/28$), 2014 г. – ▲ ($n = 26/26$) и 2015 г. – ■ ($n = 26/26$)

*Число гнезд, местонахождение которых нанесено на карту/общее число найденных гнезд.

Fig. 2. Species account plot No. 2 with adjacent territories on the Lena-Vilyuy interfluvie, Siberian jay nest placement ($n = 147/157^*$): 2009 – ● ($n = 14/16$), 2010 – □ ($n = 16/16$), 2011 – ▲ ($n = 22/23$), 2012 – ◇ ($n = 15/22$), 2013 – ○ ($n = 28/28$), 2014 – ▲ ($n = 26/26$) and 2015 – ■ ($n = 26/26$)

*Number of nests with locations marked on the map/total number of nests found.

157), места расположения приводятся по 266 из них (соответственно, 235: 91 и 144), сроки начала гнездования установлены в 124 (107: 44 и 63), величина полной кладки – в 125 (108: 40 и 68) и т. д. При математической обработке данных использовались стандартные методы биологической статистики (Лакин, 1980; Гланц, 1999) с применением пакета анализа Microsoft®Excel и программы AtteStat v.12.5.

Известно, что большинство особей вида начинают гнездиться в 3-летнем возрасте (Рустамов, 1954; Коханов, 1982), поэтому возраст птицы, впервые участвующей в размножении и наблюдаемой не более трех лет, оценивался как +3 года. Пол 55 птиц, отловленных в 2009 г. на площадке № 2, установлен на основе ДНК-анализа их рулевых перьев, проведенного за рубежом по договору о сотрудничестве с Департаментом популяционной биологии университета Упсала (Швеция) по совместному проекту «Географические изменения социальной структуры кукши» (2009–2011 гг.).

При изучении птиц на гнезде, наряду с прямыми наблюдениями, использованы оригинальный самописец, регистрирующий пребыванием в нем самки посредством фотоэлемента (72 ч), видеокамеры (Sony^{x55}) и фотоловушки: Bushnell 8 MP NatureviewCam HD и Bushnell Trophy Cam HD Black LED (1232 ч). Температура в гнезде с кладкой фиксировалась терморегистратором iButton™ Thermochron DS1921G-5F Dallas Semiconductor с периодичностью в 5 мин (168 ч). Продолжительность насиживания рассчитана по срокам начала яйцекладки и появления первого птенца.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кукша – оседлый, одиночно-гнездящийся многолетний вид с постоянными парами. В Якутии населяет равнинные и горные хвойные и смешанные леса, облесенные и закустаренные мелководинные ландшафты, в глубь таежных массивов, особенно на водоразделах, – кустарниковые заросли на небольших марях и болотинах или по берегам водоемов.

Таблица 1. Месторасположение гнезд кукушки в Якутии

Table 1. Location of Siberian jay nests in Yakutia

Подзона тайги (географическая широта, с. ш.)	n	Порода гнездового кустарника или дерева, %					Источник информации
		ива	чозе-ния	сосна	листвен-ница	ель	
Северотаежная (67°54')	15	4 (26,7)	2 (13,3)	—	9 (60,0)	—	Наши данные
Среднетаежная:	257	93 (36,2)	—	71 (27,6)	88 (34,2)	5 (2,0)	Андреев, 1953, 1974
бассейн Вилноя (62°29')	2	—	—	—	1	1	
бассейн Среднего Алдана, район устья р. Чабда по р. Мая (59°77')	1	1	—	—	—	—	Наши данные
Лено-Амгинское междуречье	98	4	—	59	35	—	Наши данные
В том числе:							
приленские районы	4	—	—	2	2	—	Наши данные
Мегино-Кангаласский район (62°02')	3	—	—	—	3	—	Воробьев, 1963
площадка № 1 и ее окрестности: 1987–1992, 2001 г. с данными исследо- ваний в этой местности за 1975–1976, 1978, 1984, 1986 г. (61°51')	91	4 (4,4)	—	57 (62,6)	30 (33,0)	—	Наши данные
бассейн р. Олекма, р. Чара (59°29')	1	—	—	—	—	1	Воробьев, 1963
Лено-Вилуйское междуречье	155	88 (56,8)	—	12 (7,7)	52 (33,6)	3 (1,9)	Наши данные
В том числе:							
площадка № 2 и ее окрестности: 2009–2015 гг. (62°05')	144	82 (57,0)	—	11 (7,6)	51 (35,4)	—	Наши данные
окрестности с. Туобуя Верхневилуй- ского района, верховья р. Марха (61°58') и приленские районы (Хангаласский район) (61°28')	11	6	—	1	1	3	
Итого	272	97 (35,7)	2 (0,7)	71 (26,1)	97 (35,7)	5 (1,8)	

Места расположения гнезд. Кукушка гнездит-ся в хорошо освещаемых и защищенных от вет-ра участках леса, как правило, вблизи опушек и полян, в трансформированных ландшафтах – по краям просек, вырубок, дорог и пашен. На участ-ках пар можно одновременно обнаружить, как «ложные» или «сигнальные» постройки (до 2), так и по различным причинам брошенные гнез-да, в том числе с незавершенными кладками (1–2), иногда на значительном удалении от впо-следствии заселенного (до 200–300 м).

Гнезда птицы устраивают в основном на ши-роко распространенных и доминирующих в древесно-кустарниковой растительности поро-дах (табл. 1): ива (35,7%), лиственница (35,7) и сосна (26,1). Их выбор определяется зональны-ми и ландшафтно-экологическими особен-ностями местообитаний: в северной тайге – это лиственница (60,0), в средней – в районах ста-ционарных работ на Лено-Амгинском междуре-чье – сосна (62,6) и лиственница (33,0), на Лено-Вилуйском – ива (57,0) и лиственница (35,4).

На северо-западе ареала вида, где в составе хвойных лесов преобладают ель и сосна, кукушка гнездится на этих породах деревьев. Но если в Скандинавии (Blomgren, 1971) на елях нахо-дятся преобладающее большинство гнезд – 85,4% (n = 55), то на северо-западе России – на со-снах и елях, причем с близкой частотой (табл. 2). Предпочтения в выборе ели связывают с тем, что она обеспечивает лучшую защиту гнезд, особен-но если живые ветки располагаются ниже 2 м от земли (Egger et al., 2006). В Сибири и на Даль-нем Востоке кукушка в основном выбирает свет-лохвойные породы. В Якутии еловые леса зани-мают 0,6% площади региона, на их долю прихо-дится 0,5% лесопокрываемой площади (В. Андреев и др., 1987). Тем не менее в случае присутствия в древостое даже одиночных елей вероятность их использования птицами для постройки гнезда очень высока. Более того, Б. Н. Андреев (1953) считает, что на Среднем Вилуе наличие в мел-колесье елочек является обязательным условием при выборе кукушкой места для гнезда.

Таблица 2. Месторасположение гнезд кукушки в ареале

Table 2. Location of Siberian jay nests in the distribution range

Регион	n	Порода гнездового кустарника или дерева, %							Источник информации
		ива	чозения	сосна	лиственница	ель	пихта	кедр	
Мурманская обл., Лапландский заповедник	2	—	—	—	—	2	—	—	Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991
Мурманская обл., Кандалакшский заповедник	36	—	—	18 (50,0)	—	18 (50,0)	—	—	Коханов, 1982
Ярославская обл.	1	—	—	—	—	1	—	—	Кузнецов, Макковеева, 1959
Новгородская обл.	1	—	—	—	—	1	—	—	Мальчевский, Пунинский, 1983
Западно-Сибирская равнина	1	—	—	—	—	—	—	1	Гынгазов, Миловидов, 1977
Средняя Сибирь	1	—	—	—	—	1	—	—	Реймерс, 1966
Магаданская обл. (долина р. Омолон на Средней Колыме)	3	—	—	—	3	—	—	—	Кречмар и др., 1978
Сахалин	3	—	—	—	—	—	3	—	Нечаев, 1991
Якутия	272	97 (35,7)	2 (0,7)	71 (26,1)	97 (35,7)	5 (1,8)	—	—	

Высота гнездового кустарника и дерева колеблется от 3,5 (сосна) до 16,0 (лиственница) м, составляя в среднем 5,9 (ива) – 8,6–9,9 (сосна, лиственница) (табл. 3). Птицы предпочитают строить гнезда на живых молодых и зрелых пряморастущих деревьях. На иве Бэбба птицы часто гнездятся на старых крупных кустах с частично или полностью засохшими стволами.

На деревьях гнезда располагаются в большинстве случаев на ветках вплотную к стволу (42,3%) или на ветках между стволами рядом растущих деревьев (40,5) (табл. 4). На ветках вто-

рого порядка (обычно в лапах сосен) устраивается 6,9% гнезд, которые удалены от ствола на 40–150, в среднем 98 см (n = 5). На ивах гнезда чаще всего располагаются внутри крон, а также между стволами (n = 5) и в их развилках (3).

В зависимости от породы кустарника или дерева гнезда птицы размещают на высоте 0,5–8,0 м, в среднем от 1,6 (ива) до 2,9 (сосна) м (табл. 5). Высота их расположения варьирует по годам (табл. 6). При средних температурах воздуха в марте от -21°C и ниже птицы гнездятся чаще выше обычного – в среднем от 2,64

Таблица 3. Характеристика гнездового кустарника и дерева в Якутии (n = 79)

Table 3. Characteristics of nesting places on the shrub and tree in Yakutia (n = 79)

Порода гнездового кустарника или дерева	Высота, м			Диаметр ствола (в метре от земли), см		
	n	Lim	В среднем	n	Lim	В среднем
Ива	16	2,8–11,0	5,9	2	4–8	12,0
Чозения	1	7,0	7,0	—	—	—
Сосна	37	3,5–14,0	8,6	23	7,0–30,0	15,0
Лиственница	25	4,0–16,0	9,0	18	5,0–20,0	9,7

Таблица 4. Места устройства гнезд на деревьях в Якутии (n = 101)

Table 4. Nest location on trees in Yakutia (n = 101)

Порода гнездового дерева	n	На ветке вплотную к стволу	На ветке второго порядка	Между стволами	В развилке ствола
Чозения	1	1	—	—	—
Сосна	55	27	6	22	—
Лиственница	42	17	1	20	4
Ель	3	2	—	—	1
Всего	101	47	7	42	5

Таблица 5. Высота расположения гнезд кукушек в Якутии (n = 159), м

Table 5. Height of Siberian jay nest locations in Yakutia (n = 159), m

Порода гнездового кустарника или дерева	n	Класс высоты										Lim	В среднем
		0,5	0,6–1,0	1,1–1,5	1,6–2,0	2,1–2,5	2,6–3,0	3,1–3,5	3,6–4,0	4,1–4,5	4,6–8,0		
Ива	40	—	5	11	19	5	—	—	—	—	—	0,6–2,5	1,6
Чозения	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2,0	2,0
Сосна	60	—	2	5	13	16	5	4	1	8	6	1,0–8,0	2,9
Лиственница	55	6	10	13	13	3	1	1	3	1	4	0,45–6,5	1,9
Ель	3	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	1,9–2,5	2,1
Всего	159	6	17	29	48	25	6	5	4	9	10	0,45–8,0	2,2

Таблица 6. Месторасположение гнезд (n = 73) и сроки гнездования кукушки на площадке № 1 и прилегающих к ней территориях

Table 6. Location of nests (n = 73) and nesting timing of the Siberian jay on plot No. 1 and the adjacent territories

Год	Средняя температура воздуха, °С		Распределение гнезд						Число кладок, начатых в декаду, %				
			n	по гнездовым породам			по высоте, м		n	март	апрель		
	Март	Апр.		ива	сосна	листв.	Lim	в среднем		III	I	II	III
1987	-22,5	-7,6	10	1	5	4	0,5–8,0	3,22	5	40,0	20,0	40,0	—
1988	-20,9	-4,9	14	2	5	7	0,5–5,5	2,17	8	—	75,0	25,0	—
1989	-14,6	-6,3	12	—	9	3	0,9–4,3	2,26	7	14,3	42,9	28,5	14,3
1990	-12,0	-5,3	14	1	9	4	1,3–3,5	1,89	11	36,4	18,2	45,4	—
1991	-22,4	-4,3	14	—	10	4	1,6–6,0	3,54	8	25,0	75,0	—	—
1992	-21,0	-3,7	9	—	3	6	0,6–5,5	2,64	4	25,0	—	75,0	—

(1992 г.) до 3,22 (1987 г.) – 3,54 (1991 г.) м, как бы вынося гнезда из полого леса к вершинной его части, лучше освещаемой и обогреваемой солнцем. В этих же целях птицы строят гнезда (n = 52) в основном на восточно-юго-западной стороне стволов – 88,5%. При этом 50% гнезд имеют южную ориентацию.

Исследователи находили гнезда кукушки в Якутии, устроенные вплотную к стволам деревьев (лиственница – 2, ель – 1), между их стволами (лиственница – 1, ель – 1, лиственница и ель – 1) на высоте 1,5–2,0 м (Андреев, 1953, 1974; Воробьев, 1963). В Сибири и на Сахалине птицы располагали гнезда в основном вплотную к стволам (ель – 1, кедр – 1, пихта – 3), в одном случае – в развилке лиственницы, на высоте 1–8 м (Реймерс, 1966; Гынгазов, Миловидов, 1977; Кречмар и др., 1978). На северо-западе ареала кукушка также строит гнезда около ствола дерева, некоторые – между стволами раздвоенной вершины или двух растущих рядом деревьев, но гораздо выше: на соснах в 3,5–18,0, в среднем 11,0 м от земли, на елях, соответственно, в 1,7–15,0 и 6,0 м (Коханов, 1982). В Скандинавии максимальная высота расположения гнезд на соснах – 13 м, а средняя высота их нахождения на елях – 4 (Blomgren, 1971).

На площадке № 1 избирательность пар в отношении места и способов устройства гнезда у кукушки не выявлена, что подтверждается высокой частотой их сменяемости (Гермогенов и др., 2002). Это согласуется с наблюдениями по Мурманской области (Коханов, 1982). Иными связями характеризуется кукушка на площадке № 2: из 13 пар 10 размещали гнезда на ивах подряд в течение двух (7 пар), трех (2) и четырех (1) сезонов, 2 пары два года подряд гнездились на лиственницах, одна все четыре сезона размножения располагала гнезда на сосенках.

Гнезда. На выбранном месте птицы вначале строят каркас гнезда, затем возводят его основание и стенки. Почти одновременно выкладываются лоток. Партнеры занимаются постройкой гнезда как раздельно, так и совместно, но уже с распределением функций – один приносит материал, второй укладывает его и периодически находясь в центре гнезда, придает вращательными движениями туловища ему и лотку необходимую округлость.

Масса гнезда колеблется от 89,8 до 197,9 г, составляя в среднем 121,9 г (n = 5). Опорно-несущая часть гнезда – каркас (n = 9), строится из сухих веточек лиственницы (66,7% встречаемости), ивы (55,5), березы (22,2) и чозении (11,1)

и т. д. Он достигает 63% массы гнезда главным образом за счет веточек ивы (более 50% массы каркаса и 34,9% массы гнезда) и лиственницы (соответственно более 30 и 20,5), длиной до 25–28 см.

Наличие, особенно у лиственницы, брахибластов и сформировавшихся на их основе новообразований, прочих шероховатостей обеспечивает хорошую сцепляемость материала, придающую гнездовой конструкции определенную прочность.

Используемый в качестве утеплителя материал весьма разнообразен, легок и объемен. Это перья и пух (10% массы гнезда), ветошь различного происхождения – неразделимая фракция из травы, луба, хвои, древесной трухи, шерсти, коконов пауков, растительного и птичьего пуха и т. д. (12,8). Регулярно в этих же целях, а также для облицовки и маскировки гнезда используются луб (3,2%), стебли трав (3,2), коконы пауков (2,3), шерсть (1), обрывки осиных гнезд (0,7), а также чешуйки сосен и берез.

Лоток ($n = 9$) выстилается преимущественно пухом и перьями птиц (100,0% встречаемости), корой и лубом ивы (77,8), сухой травой и ветошью (по 44,4%), шерстью (22,0), например, зайца (11,1), мхом и коконами пауков (по 33,3%). Причем пух и перья птиц (включая рябчика и самой кукушки) преобладают во внутренней и верхней части лотка, остальной материал – в нижней. В лотках отмечаются перья и пух бородачатой неясыти, каменного глухаря, тетерки, куропатки, большой горлицы и мохноногого сыча, «пух» лося (Кречмар и др., 1978). По Б. Н. Андрееву (1974), волокна луба ивы кукушка берет из беличьих гнезд. Мы наблюдали, как кукушка выбирала строительный материал из старого гнезда вьюрка.

Строительство гнезда занимает 6–16, обычно 11–12 дней ($n = 6$), что намного короче, чем на северо-западе ареала вида (Коханов, 1982; Blomgren, 1971), – 21–24 дня. В отдельные годы птицы могут в течение 1–2 нед не заселять завершённые гнезда. С начала строительства до появления первого яйца может пройти до 20 дней. Обычно это связано с резким потеплением, провоцирующим постройку гнезда, и последующим продолжительным похолоданием, вероятно, блокирующим процесс овуляции.

Птицы нередко бросают почти готовое гнездо и начинают строить новое, достраивая его в процессе яйцекладки. Причем это отмечается в основном у одних и тех же пар. На площадке № 2 ежегодно регистрировалось от 16 до 28 гнезд ($n = 157$), в том числе недостроенных, не заселенных и разоренных. В зависимости от года доля завершённых гнезд составляла 56,5–88,5, в среднем 65,6%. В 2015 г. впервые установлено, что отдельные пары способны к повторному гнездованию ($n = 2$), причем неоднократно (1–2 раза).

Размеры гнезда: диаметр внешний – 130–280, в среднем 160,7 ($n = 27$), внутренний – 78–110, в среднем 87,5 ($n = 26$), высота – 90 (60) – 150, в среднем 118,2 ($n = 25$), глубина – 60–110, в среднем 73,1 ($n = 26$) мм. Такой разброс параметров, учитывая рыхлость и легкость деформации гнезд (особенно птенцами), построенных из легко мнущегося материала, скорее следствие их замеров на разных стадиях гнездования, чем индивидуальных или иных причин. Гнезда со временем уплощаются, нередко разрушаются или падают во время как насиживания кладки, так и пребывания в них птенцов. Так, одно из покинутых слетками кукушки гнездо, занятое чернышом, после откладки им яиц развалилось. Размеры гнезд в Сибири и на севере Дальнего Востока (Коханов, 1982) близки приводимым нами: диаметр 120–200, диаметр лотка 80–100, высота 110–180, глубина лотка 60–80. Хотя К. А. Воробьев (1963) по диаметру гнезда и лотка приводил по два измерения: 120–170 × 80–100 × 110–75 мм. В Мурманской области для гнезд кукушки ($n = 25$) также характерно большое варьирование рассматриваемых параметров (Коханов, 1982). Но они значительно крупнее, а толщина их стенок и лотков превосходят таковые в Якутии в 1,7 раза: 140–290 (в среднем 204,4) × 84–112 (96,4) × 112–220 (150,3) × 59–89 (70,5) мм. К разряду крупных, несомненно, относятся гнезда с Сахалина ($n = 2$): 220–280 × 120–130 × 110–130 × 35–55 мм (Нечаев, 1991).

Сроки гнездования. Кукушка откладывает первые яйца в III декаде марта – I декаде мая при сохраняющемся снежном покрове (табл. 7). В северной тайге этот период смещен на более позднее время и менее продолжителен, чем в средней. В средней тайге, где в 16,7% гнезд первые яйца появляются в конце марта, он приходится на более ранние календарные и фенологические сроки, чем во многих других частях ареала (см. табл. 7). Большинство пар начинает здесь яйцекладку в I–II декадах апреля – 66,7 (площадка № 2) – 78,2 (район площадки № 1) % пар (табл. 8).

Вид начинает гнездиться с установлением ветреной погоды, освобождающей деревья и кустарники от кусты, представляющей неудобства при гнездостроении и угрозу гнездам при падении от порывов ветра. На площадке № 1 мартовские кладки встречаются по годам с вероятностью более 54% (20% гнезд), тогда как на площадке № 2 довольно высока доля поздних кладок (в среднем 19,0% в III декаде апреля). Птицы стали гнездиться здесь в конце марта только в последние два года (см. табл. 8).

Более старые птицы гнездятся несколько раньше, чем молодые: в 25,0% гнезд кукушек в возрасте +6–7 лет первые яйца появляются в III декаде марта и в 50% – в I декаде апре-

Таблица 7. Сроки гнездования кукушки в Якутии и в других частях ее ареала

Table 7. Siberian kook nesting timing in Yakutia and in other parts of its distribution range

Район исследований (географическая широта, с. ш.)	n	Число кладок, начатых в декаду						Источник информации
		Март	Апрель			Май		
		III	I	II	III	I	II	
Якутия	130	21	55	36	17	1	–	
Северотаежная подзона	4	–	–	1	2	1	–	Кречмар и др., 1978
Бассейн Колымы: близ границы со Среднеколымским районом, 1973 г. (65°48')	1	–	–	1	–	–	–	
Верхоянье: Верхоянский район: 1988–1989 гг. (67°54')	3	–	–	–	2	1	–	
Среднетаежная подзона	126	21	55	35	15	–	–	Наши данные
Лено-Амгинское междуречье: Мегино-Кангаласский район, включая площадку № 1 и ее окрестности: 1975, 1976, 1978, 1984–1986, 1987–1992, 2001 г. (61°51')	55	11	27	16	1	–	–	
Лено-Вилуйское междуречье:	66	9	25	18	14	–	–	
Сунтарский район, 1983 г. (62°29')	1	–	–	–	1	–	–	Наши данные
Верхневилуйский район, 1977 г. (61°58')	1	–	–	–	1	–	–	
Хангаласский район, 1974 г. (61°28')	1	–	–	1	–	–	–	
Якутский район – площадка № 2 и ее окрестности, 2009–2015 гг. (62°05')	63	9	25	17	12	–	–	
Прочие районы средней тайги Якутии (59–62°)	5	1	3	1	–	–	–	
Юг и средняя Финляндия, Лапландия (60–69°)	?	+	+	+	+	–	–	Рустамов, 1954
Мурманская область , Лапландский заповедник (67–68°)	?	–	–	+	+	+	+	Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991
Мурманская область , Кандалакшский заповедник* (66°34')	14	–	+	+	–	–	–	Коханов, 1982
Сахалин (46–54°)	?	–	+	+	+	–	–	Нечаев, 1991

*8–12 апреля (в среднем 12).

ля, против, соответственно, 8,3 и 37,5 – у +3–5-летних (табл. 9). Поздние кладки, характерные для птиц в возрасте +3–5 лет, могут быть вызваны повторно-вынужденным гнездованием. Одна самка +5 лет дважды бросала однояйцевые кладки во II декаде апреля и загнездилась в третий раз в III декаде месяца. Вторая +4-летняя самка покинула ненасиженную 4-яйцевую кладку 8 апреля, испугавшись поставленной фотоловушки, и во второй раз отложила 3 яйца в III декаде апреля.

Величина кладки. Кукушка откладывает 2–5 яиц, в среднем $4,04 \pm 0,05$ (табл. 10). Размер кладки меняется в зависимости от ландшафтно-экологических условий гнездования (табл. 11): в придолинных лесах Лено-Амгинского междуречья (площадка № 1) он несколько больше (статистически недостоверно), чем на Лено-Вилуйском (площадка № 2), где в последние годы также стали регистрироваться не только мартовские кладки (см. табл. 9), но все чаще и 5-яйцевые. Меж-

годовые изменения размера кладки статистически не подтверждаются (см. табл. 11). В целом в Якутии кукушка имеет более крупные кладки, чем в других частях ареала (см. табл. 10).

Анализ изменчивости размера кладки свидетельствует, что с возрастом самки он не меняется или несколько увеличивается. Так, на площадке № 1 кладку из 4 яиц имели четыре самки: две – в течение 2 сезонов наблюдения, одна – 3 и одна – 4 сезонов, из 4–5 яиц – одна самка (5 сезонов), из 5 яиц – одна самка (2 сезона). У трех самок величина кладки последовательно выросла в течение трех-четырех сезонов с 3–4 до 4–5 яиц. В целом самки в возрасте +3–4 года ($n = 14$) отложили кладки из 3–4, в среднем 4 яйца, +5–7 лет ($n = 14$) – 4–5, в среднем 4,3 яйца. В 1987 г. – в наиболее холодный сезон размножения (см. табл. 6), средняя кладка трех самок в возрасте +4 и одной – +5 лет, отложивших 3–4 яйца, была наименьшей в этой группе «возрастных» птиц за все годы наблюдения – 3,75 яйца ($n = 4$).

Таблица 8. Сроки гнездования кукушки на площадках и прилежащих к ним территориях

Table 8. Siberian jay nesting timing at the plots and in adjacent areas

Площадка	Год	n	Число кладок, начатых в декаду			
			Март	Апрель		
			III	I	II	III
№ 1	1975	4	—	3	1	—
	1976	2	—	2	—	—
	1978	1	—	—	1	—
	1984	2	1	1	—	—
	1986	2	—	2	—	—
	Всего*	11	1	8	2	—
	1987	5	2	1	2	—
	1988	8	—	6	2	—
	1989	8	1	4	2	1
	1990	11	4	2	5	—
	1991	8	2	6	—	—
	1992	4	1	—	3	—
Итого		55	11	27	16	1
№ 2	2009	1	—	1	—	—
	2010	7	—	2	4	1
	2011	10	—	3	2	5
	2012	8	—	4	2	2
	2013	5	—	4	—	1
	2014	14	6	6	2	—
	2015	18	3	5	7	3
Итого		63	9	25	17	12

* Данные исследований в окрестностях с. Павловск в годы, предшествующие закладке в этом районе площадки № 1.

Таблица 9. Возраст самки (n = 60) и сроки начала откладки яиц на площадке № 2 и в ее окрестностях (2009–2015 гг.)

Table 9. Female age (n = 60) and egg-laying timing at plot No. 2 and its environs (2009–2015)

Возраст самки, лет	n	Число кладок, начатых в декаду			
		Март	Апрель		
		III	I	II	III
+3	20	2 (10)	9 (45)	7 (35)	2 (10)
+4	17	1 (5,9)	6 (35,3)	3 (17,6)	7 (41,2)
+5	11	1 (9,1)	3 (27,3)	4 (36,4)	3 (27,3)
Итого	48	4 (8,3)	18 (37,5)	14 (29,2)	12 (25)
+6	10	3 (30)	4 (40)	3 (30)	—
+7	2	—	2 (100)	—	—
Итого	12	3 (25)	6 (50)	3 (25)	—

На площадке № 2 кладка птиц в возрасте +3–4 года достоверно меньше таковой ($P < 0,05$, *t*-критерий) у +5–7-летних (табл. 12): соответственно $3,95 \pm 0,07$ ($n = 41$) против $4,25 \pm 0,11$ ($n = 24$).

Размер кладки снижается от начала к концу сезона размножения. На площадке № 1 у птиц, отложивших первое яйцо в III декаде марта, он составлял $4,54 \pm 0,16$ ($n=11$), в I декаде апреля – $4,19 \pm 0,13$ (21), во II – $4,00 \pm 0,12$ (12) и в III – $4,0$ (2), на площадке № 2, соответственно, $4,5 \pm 0,22$ ($n = 6$), $4,0 \pm 0,11$ (26), $3,9 \pm 0,08$ (12) и $3,9 \pm 0,16$

($n = 11$). Можно полагать, что среди поздно-гнездящихся птиц преобладают молодые самки и повторно-гнездящиеся, как известно, откладывающие меньшее число яиц.

Инкубационный период длится 18–20, в среднем 19 дней ($n = 3$). Столько же времени он занимает в большинстве случаев или в среднем у кукушек на северо-западе их ареала (Коханов, 1982; Blomgren, 1971). Судя по сжатости сроков вылупления птенцов в гнезде – 1–2, в среднем 1,5 сут ($n = 12$), к плотному насиживанию самки приступают с откладкой предпоследнего или последнего

Таблица 10. Величина кладки кукушки в Якутии и в других частях ее ареала

Table 10. Siberian jay clutch size in Yakutia and in other parts of its distribution range

Район исследований	n	Количество гнезд с числом яиц					Lim	M±m	Источник информации
		1	2	3	4	5			
Якутия	130	—	1	16	90	23	2–5	4,04±0,05	
Северотаежная подзона	3	—	—	1	2	—	3–4	3,7±0,33	Кречмар и др., 1978
Бассейн Колымы:	2	—	—	1	1	—	3–4	3,5±0,5	
Магаданский край на границе со Среднеколымским районом, 1973 г. (65°48')	1	—	—	—	1	—	—	4	
Среднеколымский район, 1969 г. (67°28')	1	—	—	1	—	—	—	—	
Верхоянье: Верхоянский район, 1989 г. (67°54')	1	—	—	—	1	—	—	4	Наши данные
Среднетаежная подзона	127	—	1	15	88	23	2–5	4,047±0,05	Наши данные
Бассейн Алдана: Усть-Майский район, 2006 г. (59°77')	1	—	—	1	—	—	—	3	
Лено-Амгинское междуречье:	56	—	1	4	38	13	2–5	4,12±0,08	
Чурапчинский район, 1974–1975 гг. (62°00')	2	—	—	—	2	—	—	4	
Мегино-Кангаласский район, 1975–1976, 1978, 1984, 1986–1992 гг. (61°51')	51	—	—	4	34	13	3–5	4,18±0,08	
Лено-Вилуйское междуречье:	70	—	—	10	50	10		4,0±0,06	Наши данные
Верхневилуйский район, 1972 г. (61°58')	1	—	—	—	—	1	—	5	
Сунтарский район, 1938 г. (62°29')	1	—	—	—	1	—	—	4	
Якутский район, 2009–2015 гг. (62°05')	68	—	—	10	49	9	2–5	3,98±0,06	
Прочие районы средней тайги Якутии (59–62°)	3	—	1	—	2	—	1–3	3,3	Воробьев, 1963
Мурманская область (66°34')	17	—	—	+	+	—	3–4	3,8	Коханов, 1982
Ленинградская область и сопредельные территории (58°54')	1	—	—	—	1	—	—	4	Мальчевский, Пукинский, 1983
Скандинавия (60–70°)	?	—	—	+	+	+	3–5	Обычно 3–4 яйца	Blomgren, 1971
Швеция* (65°35')	?	+	+	+	+	+	1–5	3,1±0,31	Ekman, Griesser, 2016

*Для птиц из числа осевшего местного потомства («philopatric offspring»).

го яйца. В Мурманской области плотное насиживание кладки начинается чаще всего после снесения второго или третьего яйца.

По данным актографа, плотность насиживания кукушкой 5-яйцевой кладки во II декаде апре-

ля 1984 г. (средняя суточная температура воздуха 0...+2°C) составила 23:00–23:22, в среднем 23:13 ч (96,7% сут). В светлое время суток активность самки на гнезде (смена положения, переворачивание яиц, получение корма от самца,

Таблица 11. Величина кладки кукушки на площадках и прилежащих к ним территориях

Table 11. Siberian jay clutch size at the plots and in adjacent areas

Площадка	Год	n	Количество гнезд с числом яиц			Lim	M±m
			3	4	5		
№ 1	1975	4	—	3	1	4–5	4,25±0,25
	1976	2	—	1	1	4–5	4,5±0,5
	1978	1	—	1	—	—	4
	1984	2	—	1	1	4–5	4,5
	1986	2	—	1	1	4–5	4,5
	Всего	11*	—	7	4	4–5	4,36±0,15
	1987	6	1	4	1	3–5	4,0±0,26
	1988	7	1	5	1	3–5	4,0±0,22
	1989	6	—	6	—		4,0
	1990	9	1	4	4	3–5	4,33±0,23
	1991	8	1	5	2	3–5	4,12±0,23
	1992	4	—	3	1	4–5	4,25±0,25
Всего		40	4	27	9	3–5	4,13±0,09
Итого		51	4	34	13	3–5	4,12±0,08
№ 2	2009	1	—	1	—	—	4,0
	2010	8	2	6	—	3–4	3,75±0,16
	2011	9	1	7	1	3–5	4,0±0,17
	2012	10	5	5	—	3–4	3,5±0,17
	2013	10	1	9	—	3–4	3,9±0,1
	2014	16	—	12	4	4–5	4,25±0,11
	2015	14	—	10	4	4–5	4,29±0,13
Итого		68	9	50	9	3–5	4,0±0,06

*Данные исследований в окрестностях с. Павловск в годы, предшествующие закладке в этом районе модельной площадки № 1.

Таблица 12. Возраст самки и величина кладки на площадке № 2 и в ее окрестностях (2009–2015 гг.)

Table 12. Female age and clutch size at plot No. 2 and its environs (2009–2015)

Возраст самки, лет	n	Количество гнезд с числом яиц			M±m	
		3	4	5		
+3	21	1	19	1	4,0±0,07	3,95±0,07
+4	20	4	14	2	3,9±0,12	
+5	8	—	7	1	4,13±0,13	4,25±0,11
+6	10	1	6	3	4,2±0,2	
+7	6	—	3	3	4,5±0,22	

слет с гнезда и т. д.) отмечается с 05:50–06:50 до 15:53–18:33 ч (время локальное, UTC +9). За это время самка в среднем 6 раз, примерно через каждые 2 ч, оставляет гнездо на 5–10, в среднем 8 мин. Общая продолжительность ее «отлучек» составляет 38–56, в среднем 47 мин (3,3%) в сутки (Гермогенов, Находкин, 1986). По В. Д. Коханову (1982), в Кандалакшском заповеднике самки слетали с гнезд 3–5 раз в день (в среднем 4) на 2–13, в среднем 5,4 мин и за сутки отсутствовали на гнезде 8–38, в среднем 24 мин (автор. прим.: или 1,7% в сутки).

Несколько иные параметры активности зарегистрировал терморегистратор у самки, насиживающей кладку из 4 яиц в более благоприятных температурных условиях – 26 апреля – 2 мая (2009 г.): в этот период в г. Якутск

средняя суточная температура колебалась от +2,2 до +7,6°C (пределы: -4,4...+16,9°C). Число «отлучек» у нее не превышало трех, но они были дольше – от 15 до 30, в среднем 18–19 мин (рис. 3). Они совершались после восхода солнца с 04:30 до 12:35 ч (91,7%). Лишь в одном случае самка оставила гнездо во второй половине дня (15:00–15:30 ч). Плотность насиживания кладки также составила более 96% суток (96,2–98,6, в среднем 97,8). При этом температура в гнезде держалась в основном на уровне +30...+32°C (28–33°C), снижаясь при отлучках птицы до +21...+27°C. Впоследствии оказалось, что яйца были неоплодотворенными. Размножение этой самки в 2010–2012 гг. оказалось также безуспешным: дважды она бросала завершённые кладки, один раз ее гнездо было разорено.

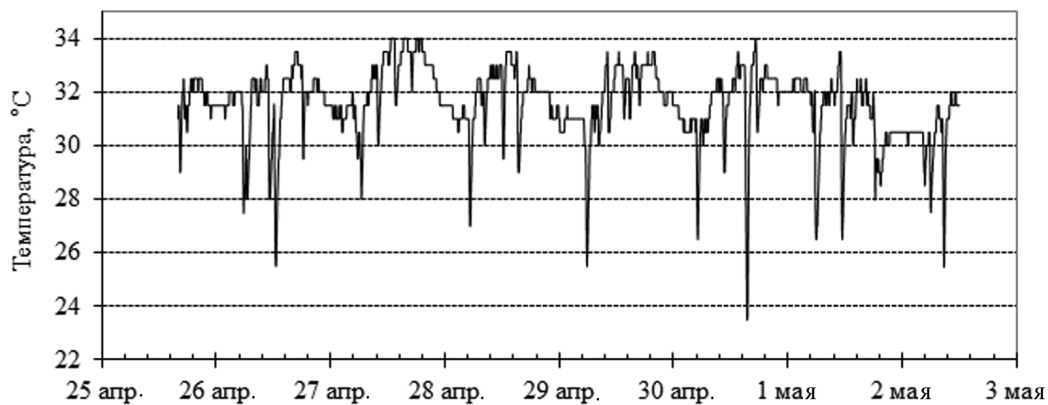


Рис. 3. Динамика температуры в гнезде кукушки во время насиживания кладки

Fig. 3. Temperature dynamics in the Siberian jay nest during continuous clutch incubation

Летом 2012 г. у нее сменился партнер. Но 27 апреля 2013 г. она была найдена мертвой под гнездом с двумя 1–2-дневными птенцами и 2 яйцами (1 проклевнутое).

Самка находится с птенцами и обогревает их на протяжении всего гнездового развития, но особенно плотно в первые дни. 27 апреля 1975 г. при температуре воздуха $-1,3...+0,6^{\circ}\text{C}$ в гнезде с 2–3-дневными птенцами она покидала их с 10:00 до 17:00 ч всего раз на 2 мин, но на следующий день – 9 раз (суммарно на 40 мин).

Яйца. Размеры: $21-22,8 \times 27,2-33,3$, в среднем $22,20 \times 30,68$ мм ($n = 38$). В центральной-кутской тайге они несколько крупнее (как и в Магаданской области ($n = 4$): $22,1 \times 30,5$ (Кречмар и др., 1978), чем у птиц в Кандалакшском заповеднике ($n = 75$), $-21,38 \times 30,46$ мм (Коханов, 1982). В 1992 г. на площадке № 1 у самки +6 лет одно из 4 яиц имело аномально мелкие размеры ($16,9 \times 22,0$ мм) и более темную зеленовато-бурую с пятнами окраску. Масса и размеры 2 яиц с погибшими перед вылуплением птенцами – 5,9 г, $21,9 \times 29,3$ и 5,8 г, $21,3 \times 29,7$ мм (проклевнуто).

Видеосъемки за одним из гнезд показали, как в процессе вылупления птенцов, самка практически полностью съела яичную скорлупу, не делясь ею с самцом.

Птенцы в наиболее ранних (мартовских) гнездах появляются в середине апреля. Масса их в 1–2-дневном возрасте $7,3-10,8$, в среднем 9 г ($n = 7$). Параметры двух птенцов того же возраста в день гибели их от переохлаждения: масса – 4,4 и 5,4 г, длина головы (от затылка до кончика клюва) – 20,0 и 20,2 мм, клюв – 7,3 и 9,3, цевка – 18,8 и 19,1. Птенцы покидают гнезда на 20–23 сут ($n = 2$), при беспокойстве – раньше. Примерно столько же времени длится период их гнездового развития в Мурманской области ($n = 14$) – 20–23, в среднем 21 день (Коханов, 1982) и в Скандинавии – 21–24 дня (Blomgren, 1971).

Размеры слетков в возрасте 19–23 дней ($n = 10$): длина клюва – 14,5–19,8 мм (в среднем 18,4),

цевки – 33,8–38,5 (36,8), крыла – 96–130 (110,6), хвоста – 55–102 (75,4). По длине цевки они почти соответствуют таковым взрослых ($n = 4$) – 98,1%, приближаются к ним по длине клюва (78,6%), но значительно уступают по длине крыла (на 25,5%) и хвоста (на 48,7%).

Эффективность размножения. Доля успешных гнезд ($n = 117$) составляет в среднем 43,6%: на площадке № 1 – 40,0, при вариациях от 0 до 60,0 ($n = 40$), на площадке № 2 – 45,4 и 27,3–66,7 ($n = 77$). С учетом гнезд, найденных уже пустующими, но с признаками разорения, она ниже ($n = 157$) – 33,1%: на площадке № 1 ($n = 59$) – 28,8 и 0–50,0, на площадке № 2 ($n = 98$) – 35,7 и 18,8–53,8. Успех высок в гнездах, наблюдаемых с момента завершения кладки ($n = 106$). При колебаниях от 0 до 80,0% этот показатель составляет в среднем 46,2: на площадке № 1 ($n = 37$), соответственно, 0–57,1 и 37,8, на площадке № 2 ($n = 69$) – 30,0–80,0 и 50,7.

На стадии насиживания гибнет в среднем 31,1% гнезд ($n = 106$), на стадии гнездового развития птенцов – еще 22,6%: на площадке № 1, соответственно, 24,3 и 37,8% гнезд, на площадке № 2 – 34,8 и 14,5 (табл. 13). На площадке № 2 из 103 жилых гнезд (в том числе, вероятно, жилых) в итоге погибло 68 (66,0%), в том числе 62 (60,2) по причине разорения хищниками или оставления их птицами.

В целом в среднем гибнет 40,9% всех отложенных птицами яиц ($n = 445$): на площадке № 1 ($n = 163$) – 32,5, на площадке № 2 ($n = 282$) – 45,7 и 34,1% гнездовых птенцов ($n = 258$): соответственно, 46,7 ($n = 105$) и 25,5 ($n = 153$). На площадках и в их окрестностях эффективность насиживания (см. табл. 13) составляет 62,2% (из 429 отложенных яиц вылупилось 267 птенцов), гнездового развития птенцов – 64,4 (из 267 птенцов гнездо покинули 172): на площадке № 1, соответственно, 69,3 (153 и 106) и 49,1 (106 и 52), на площадке № 2 – 58,3 (276 и 161) и 74,5 (161 и 120). Таким образом, эффективность размно-

Таблица 13. Эффективность размножения кукушки на площадках в гнездах, наблюдаемых с момента завершения кладки

Table 13. Breeding success of the Siberian jay at the plots in the nests observed since the end of egg laying

Площадка	Год	Количество, %					
		гнезд с полными кладками	отложенных яиц	гнезд с вылупившимися птенцами	вылупившихся птенцов	гнезд со слетками	слетков
№ 1	1987	4	16	2 (50,0)	9 (56,2)	1 (25,0)	5 (31,2)
	1988	6	24	5 (83,3)	17 (70,8)	0 (0,0)	0 (0,0)
	1989	7	28	6 (85,7)	23 (82,1)	4 (57,1)	16 (57,1)
	1990	9	39	6 (66,7)	23 (59,0)	5 (55,6)	18 (46,1)
	1991	7	29	6 (85,7)	23 (79,3)	4 (57,1)	13 (44,8)
	1992	4	17	3 (75,0)	11 (64,7)	0 (0,0)	0 (0,0)
	Итого	37	153	28 (75,7)	106 (69,3)	14 (37,8)	52 (34,0)
№ 2	2009	1	4	0	0	0	0
	2010	8	30	5 (62,5)	21 (70,0)	5 (62,5)	16 (53,3)
	2011	10	40	9 (90,0)	33 (82,5)	8 (80,0)	28 (70,0)
	2012	10	35	5 (50,0)	11 (31,4)	4 (40,0)	11 (31,4)
	2013	10	39	4 (40,0)	12 (30,8)	3 (30,0)	8 (20,5)
	2014	16	69	11 (68,7)	42 (60,9)	6 (37,5)	23 (33,3)
	2015	14	59	11 (78,6)	42 (71,2)	9 (64,3)	34 (57,6)
	Итого	69	276	45 (65,2)	161 (58,3)	35 (50,7)	120 (43,5)

жения достигает 40,1% (площадка № 1 – 34,0, площадка № 2 – 43,5). Здесь она несколько выше, чем в Кандалакшском заповеднике (Коханов, 1982), где лишь 59,4% вылупившихся птенцов кукушки благополучно вылетели из гнезд, что составляет 33,8% от числа отложенных яиц. В Фенноскандинавии гибель гнезд также подвержена резким изменениям по годам, в результате чего эффективность размножения колеблется от 8 до 94% (Griesser et al., 2014).

Основной отход яиц связан с деятельностью хищников (40,7% от числа погибших яиц) и оставлением их самками (из-за их беспокойства, гибели и т. д.) – 23,1. Кроме того, в среднем около 3,8% брошенных в гнездах яиц оказываются «болтунами» и «задохликами», а еще 7,7% – «застуженными». На площадке № 1 яйца гибли в основном из-за оставления их самкой – 47,2% и выпадения из гнезда – 9,4, на площадке № 2 – вследствие разграбления – 48,8 и переохлаждения – 10,9%. На обеих площадках доля «болтунов» и «задохликов» оказалась почти одинаковой – 3,8 и 3,9%.

Гнездовые птенцы гибнут также в основном в результате хищничества (64,8%), причем почти в равной степени, как на площадке № 1 (67,4), так и № 2 (61,5). Гибнут они также из-за оставления их родителями, истощения, задержки в развитии и т. д. (17,0% в целом и, соответственно, 20,4 и 12,8 по площадкам) и выпадения из гнезд (9,1%, 10,2 и 7,7).

В достаточно большом числе случаев причины отхода яиц и птенцов остаются не установленными (соответственно 22,0% от общего количества погибших яиц и 9,1% – птенцов).

Для разграбленных гнезд характерно наличие мелких скорлупок (в случае разорения кладок) или деформация лотка, выдираемого цепляющихся за него лапками птенцов (возможно, насиживающей самки), подвергшихся нападению хищников. Прямых наблюдений разорения хищниками гнезд немного. На площадке № 1 их потенциальными разорителями выступали мохноногий сыч, летяга, черная ворона и, возможно, бурндук, перечисленные в порядке возрастания их численности в природе, в отношении которых имеются лишь косвенные свидетельства. Отмечен случай, когда птенцы перед слетом были найдены под гнездом с выеденным черепом. На площадке № 2 фотоловушка зафиксировала, как белка, обнаружившая ночью гнездо кукушки, в две последующие перетаскала из него всех птенцов. Причем взрослые птицы проявили полную беспомощность перед этим разорителем. По мере взросления гнездовые птенцы ведут себя все более шумно, выпрашивая пищу у подлетевших кормить их родителей. Это, несомненно, не остается без внимания обитающих поблизости хищников. Так, у одного из гнезд с окольцованными уже слетками бородачатая неясыть, привлеченная криками птенцов, в низком полете целенаправленно устремившаяся к ним, прервала атаку и развернулась в обратную сторону, не долетев 15–20 м, испугавшись движения человека. Разорить гнездо способен довольно редкий здесь соболь, зарегистрированный также фотоловушкой у летка жилого синичника.

В Мурманской области эмбриональная гибель у кукушек также высока: в 17 гнездах серая ворона

и белка уничтожили 35,4% яиц, тогда как «болтуны» составили лишь 7,7% (Коханов, 1982). Из 37 птенцов 7 (19,0%) уничтожили хищники, 8 (21,6) погибли в гнездах. Птенцы гибли обычно в младшем возрасте из-за недоедания (62,5%).

Хищничество является основным фактором, лимитирующим эффективность размножения кукушки и причиной ежегодного изменения численности ее населения в Фенноскандинавии (Griesser et al., 2014). Основными разорителями гнезд здесь выступают врановые (ворон, серая ворона, сорока и сойка).

Низкая эффективность воспроизводства вида является серьезным дестабилизирующим фактором устойчивости субпопуляции. Особенно она характерна для загнездившихся «иммигрантов», в число которых, несомненно, входят впервые размножающиеся, неопытные птицы (Гермогенов и др., 2002). Так, на площадке № 1 исчезновению позднезимних «иммигрантов» предшествовали неудачное гнездование (9 пар из 10) и распад пар ($n = 2$) из-за гибели самок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Якутии вид обитает в пределах всей таежной зоны. Избегает мелкоколковые насаждения и низкие поймы. Птицы строят гнезда на широко распространенных и преобладающих в древесно-кустарниковых насаждениях породах (ива, сосна, лиственница), располагая их преимущественно в основании веток или между стволами деревьев и ив на относительно небольшой высоте, преимущественно с южной «солнечной» стороны. В холодные годы гнезда размещаются заметно выше обычного. Масса опорно-несущей части гнезда (веточки) ненамного превышает таковую материала, используемого в качестве «утеплителя». Период начала откладки яиц – конец марта – I декада мая, вылета птенцов – конец I декады мая – середина июня. В центральной части Якутии кукушка гнездится в более ранние, в календарном и фенологическом плане, сроки и имеет большие по размерам кладки, чем во многих других частях ареала. Величина кладки варьирует в зависимости от ландшафтно-экологических условий, сезона гнездования, возраста птиц и т. д. Она снижается в течение сезона начала яйцекладки. Самки в возрасте +5–7 лет откладывают большее число яиц, чем молодые (+3–4). Различия в размерах кладки по годам незначительны. Продолжительность инкубационного и гнездового развития птенцов составляет, соответственно, 18–20 и не менее 20–23 дней. В центральной якутской тайге успех насиживания составляет в среднем 62,2%, гнездового развития птенцов – 64,4, эффективность размножения – 40,1%. Основная причина отхода яиц и гнездовых птенцов – хищничество. По размерам яиц и эффективности раз-

множения кукушки якутской популяции превосходят таковые птиц в Мурманской области.

В полевых исследованиях в разные годы участвовали сотрудники Института – к. б. н. Н. А. Находкин, И. Ю. Осипов, С. М. Слепцов (орнитологические наблюдения), к. б. н. Е. Г. Николин, к. б. н. А. П. Ефимова и Р. Р. Софронов (флористико-геоботаническое описание площадок). Сведения о находках отдельных гнезд кукушки любезно предоставлены к. б. н. Ю. С. Луковцевым, к. б. н. Б. И. Сидоровым и учителем А. А. Абрамовым. Мы выражаем им свою искреннюю признательность.

Работа подготовлена в рамках фундаментального базового проекта ИБПК СО РАН АААА-А17-17020110058-4 «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» (2017–2020 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Б. Н. Птицы Вилюйского бассейна. – Якутск : Кн. изд-во, 1974. – 312 с.
- Андреев Б. Н. Птицы Среднего Вилюя. – Якутск : Кн. изд-во, 1953. – 128 с.
- Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф., Перфильева В. И., Щербаков И. П. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. – Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1987. – 156 с.
- Бардин А. В., Фетисов С. А. Кукушка *Perisoreus infaustus* в Псковской области // Рус. орнитол. журн. – 2016. – Т. 25. – С. 1763–1769. – (Экспресс-выпуск 1286).
- Блинов В. Н. Врановые Западно-Сибирской равнины. – М. : КМК Scientific Press Ltd., 1998. – 284 с.
- Вартапетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. – Новосибирск : Наука; Сиб. предприятие РАН, 1998. – 327 с.
- Владимирская М. И. Птицы Лапландского заповедника // Тр. Лапландского заповедника. – М. : Совмин РСФСР, 1948. – Вып. 3. – С. 171–245.
- Воробьев К. А. Птицы Якутии. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 336 с.
- Гермогенов Н. И., Егоров Н. Н., Слепцов С. М., Секов А. Н. Зимнее гнездование птиц в Якутии / XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. 1 : тезисы. – Алматы, 2015. – С. 135–136.
- Гермогенов Н. И., Находкин Н. А., Осипов И. Ю., Егоров Н. Н. Материалы по филопатрии кукушки *Perisoreus infaustus* в Центральной Якутии // Наземные позвоночные Якутии: экология, распространение, численность. – Якутск : ЯФ «Изд-во СО РАН», 2002. – С. 5–17.
- Гермогенов Н. И., Находкин Н. А. О бюджете гнездового времени зимующих птиц Якутии // Териология, орнитология и охрана природы : тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». – Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1986. – Вып. 3. – С. 96–98.
- Гермогенов Н. И., Егоров Н. Н., Секов А. Н. Структура населения кукушки *Perisoreus infaustus* в центральной Якутии // Рус. орнитол. журн. – СПб. – 2013а. – Т. 23 (1013). – С. 1894–1898.

- Гермогенов Н. И., Егоров Н. Н., Секов А. Н. Экология гнездования кукушки (*Perisoreus infaustus*, Passeriformes) в Якутии // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии : Материалы V Междунар. орнитол. конф. (18–20 мая 2012 г.). – Улан-Удэ : Изд-во Бурят. ун-та, 2013. – С. 186–190.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М. : Практика, 1999. – 459 с.
- Гынгазов А. М., Миловидов С. П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1977. – 351 с.
- Данилов Н. Н. Количественные учеты при мониторинге и составлении кадастров // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование : тез. докл. 1-го Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. – Л., 1986. – Ч. 1. – С. 187–188.
- Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. – М. : Наука, 1976. – 256 с.
- Коханов В. Д. К экологии кукушки в Мурманской области // Экология и морфология птиц на крайнем северо-западе СССР : сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1982. – С. 124–137.
- Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. Я. Птицы северных равнин. – Л. : Наука, 1991. – 288 с.
- Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. Я. Экология и распространение птиц на северо-востоке СССР. – М. : Наука, 1978. – 196 с.
- Кузнецов Н. В., Макковеева И. И. Животный мир Ярославской области. – Ярославль : Кн. изд-во, 1959. – 228 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. – М. : Высш. шк., 1980. – 293 с.
- Ларионов Г. П., Десярев В. Г., Ларионов А. Г. Птицы Лено-Амгинского междуречья. – Новосибирск : Наука, СО, 1991. – 189 с.
- Ларионов Г. П., Гермогенов Н. И., Сидоров Б. И. Фауна и экология зимующих птиц Лено-Вилуйского междуречья // Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. – Якутск : Изд. Якут. гос. ун-та, 1980. – С. 85–141.
- Ларионов П. Д. Материалы о зимней орнитофауне окрестностей Якутска // Зоол. журн. – 1959. – Т. 38, № 2. – С. 253–260.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. – Л., 1983. – Т. 1. – 480 с. ; т. 2. – 504 с.
- Меднис А. А., Блум П. Н. Отлов насиживающих уток и их птенцов // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. – М. : Наука, 1976. – С. 157–167.
- Нечаев В. А. Птицы острова Сахалин. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. – 748 с.
- Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР : справочник. – М. : Наука, 1976. – 180 с.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. – Новосибирск : Наука, СО, 1978. – 288 с.
- Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. – Новосибирск : Наука, СО, 1973. – 375 с.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. – М. ; Л. : Наука, 1966. – 420 с.
- Рустамов А. К. Семейство вороновые Corvidae // Птицы Советского Союза. – М. : Сов. наука, 1954. – Т. 5. – С. 13–104.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Гилязов А. С. Птицы Лапландии. – М. : Наука, 1991. – 228 с.
- Сидоров Б. И. Зимующие птицы Якутии. – Якутск : Литограф, 1996. – 92 с.
- Торопов К. В., Граждан К. В. Птицы Северо-Восточного Алтая : 40 лет спустя. – Новосибирск : Наука-Центр, 2010. – 394 с.
- Юдкин В. А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. – Новосибирск : Наука, 2002. – 488 с.
- Blomgren A. Studies of less familiar birds 162. Siberian Jay // Brit. Birds. – 1971. – Vol. 64. – P. 25–28.
- Griesser M., Nystrand M., Eggers S., Ekman J. Impact of forestry practices on fitness correlates and population productivity in an open-nesting bird species // Conserv. Biol. – 2007. – No. 21. – P. 767–774.
- Griesser M., Halvarsson P., Sahlman T., Ekman J. What are the strengths and limitations of direct and indirect assessment of dispersal? Insights from a long-term field study in a group-living bird species // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2014. – No. 68. – P. 485–497.
- Eggers S., Griesser M., Nystrand M., Ekman J. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay // Proc. Biol. Sci. – 2006. – No. 273. – P. 701–706.
- Ekman J. B., Griesser M. Siberian jays: Delayed dispersal in the absence of cooperative breeding // Cooperative Breeding in Vertebrates: Studies of Ecology, Evolution, and Behavior / Eds. W. Koenig, J. Dickinson. – Cambridge : Cambridge University Press, 2016. – P. 1–5. – doi: 10.1017/CBO9781107338357.002

Поступила в редакцию 30.05.2017 г.

NESTING ECOLOGY OF THE SIBERIAN JAY *PERISOREUS INFAUSTUS* (CORVIDE) IN YAKUTIA

N. I. Germogenov, N. N. Egorov, A. N. Sekov, A. V. Losorov

The material on Siberian jay nesting (nest construction, location and size, reproduction timing, fecundity, and their variability) was obtained in the course of field studies in Yakutia in 1975 through 2015. The study is based on monitoring the bird reproduction at two model sites (471 and 1360.3 ha) located in light coniferous forests near Yakutsk (62° N). Found and investigated were 288 nests, ringed and marked 375 birds (including 160 nestlings). It is established that the main breeding parameters of the species depend on landscape-habitat conditions, climatic features of the year, age of birds, etc. Under the Central Yakutian taiga conditions, the Siberian jay breeds in the earlier phenological timing and has a larger laying than in other parts of the area. The bird nesting success varies annually from 0 to 70, averaging to 37,1%.

Keywords: Siberian Jay, Yakutia, nesting biology.