

А. Н. Пославский

**НЕКОТОРЫЕ ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ПТИЦ
К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СЕВЕРНЫХ ПУСТЫНЯХ
В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ**

Принято считать, что продолжительность насиживания не подвержена зональной и географической изменчивости, т. к. она регулируется поведением насиживающей птицы. Анализ литературных источников показывает, что в основе этого положения лежат наблюдения, выполненные в основном в средних широтах и на немногих видах. Восполняя этот пробел, мы свели данные о географической изменчивости продолжительности насиживания (от начала плотного насиживания до вылупления первого птенца) у 33 видов птиц (таблица).

При насиживании с 1-го яйца зародыш сразу попадает под «защиту» птицы. Такой тип насиживания имеет положительное адаптивное значение только у птиц с небольшой кладкой, тогда как у видов с большим количеством яиц в кладке насиживание с первого яйца может быть причиной повышения смертности птенцов из-за их разновозрастности. Для птиц, начинающих насиживать с последнего яйца или с середины кладки, важное значение для успеха размножения имеют температурные условия среды во время откладки яиц. В этот период, хотя и осуществляется частичная регуляция температуры яиц поведением птицы (Кожевникова, 1964; Болотников и др., 1968, 1969, 1970), однако разные географические популяции приспособлены к гнездованию при различных амплитудах колебания температуры среды. Для открытогнездящихся птиц северных пустынь специфическим приспособлением является адаптация к откладке яиц в условиях повышенной амплитуды колебания температуры среды. Показателен в этом отношении пример с куропаткой серой. В Лесостепи Казахстана куропатки начинают кладку при амплитуде колебаний температуры воздуха 11,0, а в северной пустыне — при 25,5°.

В пределах вида успешная инкубация возможна в относительно узком диапазоне температур. Однако и этот признак подвержен географической изменчивости. В северной пустыне инкубация яиц открытогнездящихся птиц проходит при более высокой температуре в гнезде. Так, у грача в Лесостепи средняя температура в гнезде в период яйцекладки 19,9°С, при температуре биотопа — 7,6°С, в северной пустыне соответственно 29,7 и 12,3°; температура в гнезде во время собственно насиживания в Лесостепи 31,6, биотопа — 9,6°С, а в северной пустыне — 35,6 и 15,5°; во время вылупления птенцов в Лесостепи 33,3 и 14,3, в северной пустыне — 37,6 и 20,2°С (Королев и др., 1973). Инкубация яиц в этом случае в северной пустыне закончилась на 3 дня раньше, чем в Лесостепи, что было обусловлено, очевидно, высоким температурным режимом насиживания. К концу инкубации зародыши в Лесостепи оказывались несколько крупнее, чем в пустыне. Однако в связи с тем, что в период откладки яиц в северной пустыне температура в гнезде была выше, чем в Лесостепи, к началу насиживания в северной пустыне зародыши оказывались более развитыми.

Температурные условия насиживания у птиц в северной пустыне, особенно у открытогнездящихся с поздними сроками размножения,

Географическая изменчивость продолжительности насиживания у некоторых птиц, гнездящихся в северных пустынях

Регион	Продолжительность насиживания, дни		Источник данных
	М	Lim	
Пеликан розовый — <i>Pelecanus onocrotalus</i> L.			
Северные пустыни	36,0	33—39	Птицы Казахстана, 1960
Центральная Африка	36,7	35—38	Urban, 1969; Brown, 1973
Цапля серая — <i>Ardea cinerea</i> L.			
Лесная зона:			
Англия, гр-во Линкольншир	27,5	27—28	Milstein и др., 1970
ФРГ, Вестфалия	25,5	25—26	Stichmann, 1968
Северные пустыни	25,0	24—26	Пославский
Кваква — <i>Nycticorax nycticorax</i> (L.)			
Лесная зона: Франция, низовья			
Луары	21,0	—	Voisin, 1970
Северные пустыни	21,5	21—22	Пославский
Пустынный Азербайджан*	24,0	—	Мустафьев, 1965
Выпь малая — <i>Ixobrychus minutus</i> (L.)			
Северные пустыни	17,8	16—19	Пославский
Южные пустыни	14,5	13—16	Лаханов, 1972; Пославский
Колпица — <i>Platalea leucorodia</i> L.			
Лесная зона: Голландия			
Северные пустыни	22,0	—	Binsbergen, 1963
	30,0	—	Скокова, 1959
Кряква — <i>Anas platyrhynchos</i> L.			
Лесная зона:			
СССР, Горьковское водохранилище	26,0	—	Молодовский, 1968
ЧССР, Южная Моравия	24,1	23—26	Balat, 1967
Лесостепь	24,6	—	Болотников и др., 1970
Северные пустыни	25,5	25—26	Пославский
Утка серая — <i>Anas strepera</i> L.			
Степная зона	27,0	26—28	Ардамацкая, 1959, 1965
Северные пустыни	27,5	27—28	Пославский
Лысуха — <i>Fulica atra</i> L.			
Лесная зона:			
ЧССР	23,5	23—24	Блумс, 1963
ФРГ	23,5	21—24	То же
СССР, Латвия, оз. Энгуре	22,5	22—23	То же
Степная зона	22,0	21—23	Мунтяну, 1970
Северные пустыни	22,0	21—23	Пославский
Камышница — <i>Gallinula chloropus</i> (L.)			
Лесная зона	20,5	19—22	Хорев, 1967
Южные пустыни	20,5	19—22	Салихов, 1972

* По классификации М. П. Петрова (1973) территории в низовьях Куры относятся к зоне пустынь.

Продолжение табл.

Регион	Продолжительность насиживания, дни		Источник данных
	М	Lim	
Курочка малая — <i>Porzana parva</i> (S o p.)			
Лесная зона:			
Швеция	19,0	—	Bengtson, 1962
СССР, Предуралье	15,0	—	Болотников и др., 1969
Курочка-крошка — <i>Porzana pusilla</i> (P a l l.)			
Степная зона	20,5	20—21	Пославский
Южная пустыня	19,5	19—20	Лаханов, 1972
Дрофа-красотка — <i>Chlamydotis undulata</i> (J a s q.)			
Северные пустыни	28,0	—	Пославский
Южные пустыни	21,0	—	Рустамов, 1954; Бакаев, 1972
Травник — <i>Tringa totanus</i> L.			
Лесная зона: ФРГ	23,5	22—29	Groskopf, 1970
Лесостепь	22,0	20—23	Болотников и др., 1970
Северные пустыни	20,5	20—21	Пославский
Чибис — <i>Vanellus vanellus</i> (L.)			
Лесная зона:			
СССР, Владимирская обл.	26,5	26—27	Рубинштейн, 1969
ФРГ, Вестфалия	25,5	25—26	Müller, 1962
Лесостепь	21,0	20—22	Болотников и др., 1970
Северные пустыни	22,0	20—27	Пославский
Хохотунья — <i>Larus argentatus</i> P o n t.			
Лесная зона: Швеция, Меллум	28,2	27—29	Möllering, 1972
Северные пустыни	27,5	25—30	Птицы Казахстана, 1962
Орлан-белохвост — <i>Haliaeetus albicilla</i> (L.)			
Лесная зона: Норвегия	38,0	—	Willgohs, 1963
Северные пустыни	38,0	—	Грачев, 1965
Могильник — <i>Aquila heliaca</i> S a v.			
Степная зона	47,0	—	Птицы Казахстана, 1962
Северные пустыни	43,0	—	Лобачев, 1960; Пославский
Пустельга обыкновенная — <i>Falco tinnunculus</i> (L.)			
Северные пустыни	30,0	28—32	Пославский
Южные пустыни	28,0	—	Сагитов, 1971; Абдреимов, 1974
Пустельга степная — <i>Falco naumanni</i> (F l e i s c h.)			
Лесная зона: Франция	28,0	—	Hovette, 1971
Северные пустыни	26,0	—	Пославский
Щурка золотистая — <i>Merops apiaster</i> L.			
Лесная зона	25,0	23—27	Бельский, 1958
Степная зона	18,5	18—20	Аверин, Ганя, 1970
Северная пустыня	20,0	19—22	Пославский

Продолжение табл.

Регион	Продолжительность насиживания, дни		Источник данных
	М	Lim	
<i>Удод — Uria eops L.</i>			
Лесная зона	16,5	16—17	Шкатулова, 1963
Степная зона	16,5	16—18	Аверин, Ганя, 1970
Северные пустыни	17,0	16—18	Пославский
Южные пустыни	14,5	14—15	Сопьев, 1965; Абдремов, 1974
<i>Жаворонок хохлатый — Galerida cristata (L.)</i>			
Степная зона	11,0	10—12	Пославский
Северные пустыни	11,0	10—12	Пославский
<i>Жаворонок малый — Calandrella cinerea (G m.)</i>			
Степная зона:			
Венгрия	13,0	—	Endis и др., 1967
СССР, Предкавказье	10,5	10—11	Пославский
Северные пустыни	10,5	10—11	Пославский
Южные пустыни	10,5	10—11	Лаханов, 1966
<i>Жаворонок белокрылый — Melanocorypha leucoptera (P a l l.)</i>			
Степная зона	12,0	11—13	Пославский
Южные пустыни	10,5	10—11	Лаханов, 1966
<i>Ласточка деревенская — Hirundo rustica L.</i>			
Степная зона	14,1	14—15	Пославский
Северная пустыня	14,4	13—18	Пославский
<i>Ласточка-береговушка — Riparia riparia (L.)</i>			
Лесная зона: СССР, Предуралье	20,5	19—22	Болотников и др., 1970
Северные пустыни	15,0	12—16	Пославский
<i>Галка — Corvus monedula L.</i>			
Лесная зона: СССР	19,0	18—20	Folk, 1967
Степная зона:			
СССР, Молдавия	17,0	16—18	Аверин, Ганя, 1970
СССР, Восточное Предкавказье	18,5	17—20	Пославский
Северные пустыни	18,5	17—20	Пославский
Южные пустыни	16,5	16—17	Абдремов, 1968
<i>Каменка обыкновенная — Oenanthe oenanthe (L.)</i>			
Степная зона	13,5	13—14	Пославский
Северные пустыни	13,0	11—14	Пославский
<i>Плясунья — Oenanthe isabellina (T e m m.)</i>			
Северные пустыни	15,0	13—16	Пославский
Южные пустыни	12,0	—	Бельская, 1965; Сопьев, 1965
<i>Славка-завирушка — Sylvia curruca (L.)</i>			
Лесная зона	15,5	13—18	Липин и др., 1968
Степная зона	14,0	13—15	Пославский
Северные пустыни	13,6	11—15	Пославский
Южные пустыни	13,0	11—15	Сагитов и др., 1960

Продолжение табл.

Регион	Продолжительность насиживания, дни		Источник данных
	М	Lim	
Скворец обыкновенный — <i>Sturnus vulgaris</i> L.			
Лесная зона:			
Финляндия	12,0	11—14	Tennovuo et al., 1970
СССР, Окский заповедник	11,0	—	Карпович, 1962
Лесостепь	13,0	—	Болотников и др., 1970
Северные пустыни	12,5	11—14	Пославский
Южные пустыни	14,5	14—15	Рустамов, 1958
Воробей домовый — <i>Passer domesticus</i> L.			
Лесная зона: ЧССР	13,0	10—15	Novothy, 1970
Степная зона:			
Румыния	13,5	13—14	Catuneanu, 1965
СССР, Предкавказье	13,5	13—14	Пославский
Северные пустыни	12,8	12—14	Пославский
Южные пустыни	10,5	9—12	Семашко, 1962; Мамбетжумаев, 1972
Воробей полевой — <i>Passer montanus</i> L.			
Лесная зона:			
ФРГ	11,5	11—12	Deckert, 1962, 1966
Япония	11,8	11—14	Абэ, 1969
Степная зона:			
Румыния	10,5	10—11	Catuncanu, 1965
СССР, Украина	11,5	11—12	Коваль, 1972
СССР, Восточное Предкавказье	12,2	11—14	Пославский
Северные пустыни	11,5	11—12	Пославский

таковы, что в большинстве своем приближаются к температуре, характерной для инкубации, а в некоторых случаях намного превышают ее. Так, у славки-завирушки на средних стадиях насиживания температура среди яиц составляет 30,0—35,9, а в воздухе на уровне гнезда 20,0—30,2°С (Сопьев, 1967), у жаворонка серого во вторых кладках среди яиц 38,2—39,4, в приземном слое воздуха 39,0—44,0°С. Возможность перегрева яиц устраняется поведенческими реакциями насиживающих птиц. Они либо затевают кладку, либо создают над ее поверхностью ток воздуха с помощью различных поз и движений. В связи с этим по нашим данным у наземногнездящихся (жаворонки) и гнездящихся на кустарниках (славки, сорокопуд, бормотушки) ритм насиживания строится таким образом, что утром до 10—11 час. птицы часто и надолго покидают гнездо, затем с 11 до 17—18 час. почти непрерывно находятся на гнезде и после 18 час. вновь часто покидают гнездо.

Полное (или истинное) время насиживания в северной пустыне снижено, по сравнению со средними широтами. Так, на Среднем Урале полное время насиживания у славки-завирушки около 19 час. в сутки (Данилов, 1966), в северной пустыне, по нашим данным, 16—17 час. (время затенения гнезда сюда не включается), в южных пустынях на средней стадии насиживания с 8 до 19 час. птица сидела на яйцах всего 5 час. 52 мин. (Сопьев, 1967). У дуплогнезdnиков и гнездящихся в укрытиях ритм насиживания более стабилен и меньше зависит от темпера-

туры биотопа из-за смягчающего действия температуры укрытия. Так, в дупле галки в начале апреля в 5 час. температура была на 3—4° выше температуры биотопа (16,0 и 12,5° С), днем в 14 час — ниже на 7—8° (21,4 и 27,6° С). Полное время насиживания у дуплогнездящих птиц и у некоторых оно сокращается от степи к южным пустыням. Так, галка в степи Предкавказья на второй день насиживания с 6 до 20 час. провела в дупле 9 час. 35 мин. (данные для 5 гнезд), в северной пустыне — 9 час. 10 мин. (данные для 4 гнезд), в южной пустыне за это же время она насиживала 8 час. 30 мин. (Абдреймов, 1968). Уменьшение времени в северных пустынях по сравнению со степной зоной составляет 1 час. 5 мин. (11,2%).

Изложенное позволяет предположить, что у типичных пустынных видов период насиживания должен быть вообще короче, чем у родственных, гнездящихся в умеренных широтах. Действительно, у дрофы-красотки продолжительность насиживания составляет в среднем 24,5 дня, у дрофы — около 30, у горлицы большой — 20, у египетской — 14 дней. Однако у ворона обыкновенного и ворона пустынного насиживание длится в среднем по 20, у жулана европейского и туркестанского — по 14 дней. Подобных примеров можно привести достаточно много. Очевидно, что чем ближе родственные связи пустынных и «среднеширотных» видов, тем меньше у них разница в продолжительности насиживания. Отсюда следует, что видоспецифические различия продолжительности насиживания — это результат длительного воздействия специфических условий среды обитания, начальным этапом которого является дивергенция популяций по этому признаку. Вынужденная интенсификация насиживания у пустынных популяций в конечном итоге ведет к глубоким физиологическим перестройкам в организме насиживающей птицы и в процессах развития зародыша, однако эти вопросы еще совершенно не исследованы. Зависимость продолжительности насиживания от зональных температурных условий наиболее отчетливо проявляется у птиц, начинающих насиживать на одинаковых этапах откладки яиц в разных зонах.

У 12,0% общего числа птиц с одинаковой этапностью насиживания наблюдается уменьшение продолжительности эмбрионального периода в направлении с севера на юг. Во всех случаях (даже у выпи малой и дрофы-красотки) уменьшение продолжительности насиживания можно квалифицировать как приспособление к экстремальным условиям. Это особенно показательно на примере могильника и жаворонка белокрылого, северные популяции которых имеют по 1—2 и 2 цикла размножения, южные — по 1, но тем не менее, у последних период насиживания укорочен.

Одинаковая длительность насиживания в разных зонах отмечена у 18,9% видов из числа имеющих одинаковую этапность начала насиживания. Из этой группы у ласточки деревенской и каменки обыкновенной в связи с увеличенным числом циклов в южных регионах следовало бы ожидать изменения продолжительности насиживания. Однако для них характерен закрытый и полузакрытый тип гнездования, смягчающий влияние экстремальных температурных условий среды.

Следующую группу (15,6% общего числа) образуют птицы, у которых на юге насиживание начинается на более ранних этапах откладки яиц, чем на севере. Вне зависимости от числа циклов срок насиживания у этих видов на юге преимущественно короче, вследствие чего общая продолжительность циклов на юге укорочена. Таким образом, южные популяции (46,5% всех проанализированных видов) имеют более сокращенные циклы гнездового периода, чем северные.

Четвертую группу образуют 6 видов (19,0%), у которых насиживание на юге начинается на более ранних этапах кладки, чем на севере, но северные популяции имеют большее число циклов (за исключением галки и жаворонка малого). В этой группе у южных популяций лысухи, ласточки-береговушки, галки и жаворонка малого продолжительность насиживания меньше, а у воробья домового и полевого — такая же, как и у северных популяций. Таким образом, у более северных популяций видов этой группы сокращена продолжительность цикла от начала кладки до вылупления птенцов, что частично способствует увеличению числа циклов на севере.

У кваквы и колпицы длительность насиживания в северных популяциях меньше, чем в южных, что является приспособлением южных видов к гнездованию в более холодном климате.

В общем сокращение срока насиживания у южных популяций характерно для 20 видов (60,6% списка), среди которых из фаунистических комплексов 27,2% составляют широкораспространенные виды, 18,2% — представители средиземноморского комплекса, а из экологических комплексов — 42,2% открытогнездящиеся и 18,2% — закрытогнездящиеся.

Таким образом, следствием влияния экстремальных условий северных пустынь, в частности, повышенных температур в период откладки яиц и насиживания, являются: а) более интенсивное развитие зародыша до начала плотного насиживания; б) изменение ритма насиживания; в) сокращение периода насиживания; г) сокращение периода истинной инкубации яиц. Эти изменения процесса насиживания характерны преимущественно для широкораспространенных, открытогнездящихся птиц и характеризуют пути их приспособления к условиям существования в северных пустынях.

ЛИТЕРАТУРА

- Абреимов Т. К. гнездовой биологии обыкновенной галки в Бадайтугае.— Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР, 1968, № 4, с. 47—51.
- Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Королев В. К. Условия и характер развития эмбрионов птиц в период яйцекладки.— Экология, 1970, № 4, с. 15—21.
- Болотников А. М., Хазиева С. М., Шураков А. И., Фуфаев А. А. Заметки о плодovitости и сроках гнездовой жизни некоторых птиц Предуралья.— Учен. зап./Перм. пед. ин-т, 1969, 69, с. 67—72.
- Болотников А. М., Шураков А. И., Федотова Л. Я. О начальных этапах насиживания у воробьиных птиц Камского Предуралья.— Там же, 1968, 58, с. 6—16.
- Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. II. Птицы.— Труды Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР, 1966, 56.— 147 с.
- Кожевникова Ю. Я. Температурный режим насиживания у некоторых воробьиных птиц.— В кн.: Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1974, с. 68—70.
- Королев В. К., Соколова Т. И., Поезжаева А. В. Температурный режим насиживания у грачей.— Учен. зап./Перм. пед. ин-т, 1973, 113, с. 43—54.
- Петров М. П. Пустыни Земного шара.— Л.: Наука, 1973.— 435 с.
- Сопьев О. О. О размножении некоторых птиц Кара-Кумов.— Орнитология, 1967, вып. 8, с. 221—236.

Новокузнецкий пединститут

Поступила в редакцию
21.XI 1977 г.