

СЕВЕРО-КАВКАЗСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ МЕНЗБИРОВСКОГО  
ОРНИТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
СТАВРОПОЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ СОЮЗА ОХРАНЫ ПТИЦ РОССИИ  
СТАВРОПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

**О.Н. Рязанова, А.Н. Хохлов, М.П. Ильюх**

**ПОГАНКИ (*PODICEPS*)  
ЦЕНТРАЛЬНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ**

СТАВРОПОЛЬ – 2009

УДК 598.2:591.5 (470.63)  
ББК 28.693.35 (2Рос – 4Ст)

Научный редактор:

**В.М. Константинов**, доктор биологических наук, профессор (МПГУ)

Рецензенты:

**В.М. Поливанов**, доктор биологических наук (Тебердинский заповедник)

**М.Х. Емтыль**, кандидат биологических наук, доцент (КубГУ)

**Рязанова О.Н., Хохлов А.Н., Ильях М.П.**

Поганки (*Podiceps*) Центрального Предкавказья. – Ставрополь: Изд-во СевКавГТУ, 2009. – 100 с.

В монографии представлены материалы о современном состоянии малой, черношейной, серошекой и большой поганок Центрального Предкавказья в зимний и репродуктивный периоды. Обобщены литературные данные по экологии поганок в различных частях ареала. Приводятся сведения о распространении, численности, биотопических особенностях, фенологии, репродуктивных показателях, суточных бюджетах времени и кормовом поведении систематически близких видов рода *Podiceps*. Рассматривается хозяйственное значение большой поганки для рыбоводства в регионе.

Книга ориентирована на орнитологов, экологов, специалистов в области охраны природы, студентов и преподавателей биологических, экологических и географических факультетов высших учебных заведений.

Табл. 36. Ил. 10. Библиогр. 203 назв.

УДК 598.2:591.5 (470.63)  
ББК 28.693.35 (2Рос – 4Ст)

© Рязанова О.Н., Хохлов А.Н., Ильях М.П., 2009

© Издательство Северо-Кавказского  
государственного технического  
университета, 2009

## ВВЕДЕНИЕ

Антропогенные преобразования природы Центрального Предкавказья выразились в обводнении, следствием которого стало перераспределение стока и накопление пресной воды в прудах и водохранилищах. В результате в регионе получило развитие рыбоводство. Искусственные гидроэкосистемы заселили птицы водно-болотного комплекса. В этой связи возникла необходимость в проведении мониторинга популяций рыбадных птиц и оценки их хозяйственного значения.

Оценку значения рыбадных птиц целесообразно проводить с точки зрения комплексного подхода. Для этого оптимальным объектом исследования являются систематически близкие виды в условиях симпатрии. Познание механизмов, обеспечивающих их распространение, совместное обитание позволяет выявить степень приспособленности к природным и антропогенным воздействиям. Изучение экологических ниш близкородственных видов позволяет вскрыть конкурентные взаимоотношения одной систематической группы и распределение пространственных, трофических и временных ресурсов. При этом особая роль принадлежит сложным поведенческим реакциям, в частности видовым стереотипам кормового поведения. Кормовое поведение является одним из наиболее универсальных способов разделения ресурсов и расхождения по нишам (Хлебосолов, 1999). Актуально изучение этологических характеристик с использованием комплекса методов, дающих как описательное, так и цифровое выражение результатов. Одним из этологических механизмов, обеспечивающих взаимосвязь организма со средой, является способность к изменению бюджета времени, что отражает свойства экологической ниши, а именно временного ее компонента. Динамика суточного бюджета времени в зависимости от этапов годового цикла птиц позволяет объяснить взаимосвязь организма со средой.

В классе птиц адекватным объектом для исследования особенностей экологии симпатрических популяций в условиях преобразованной гидрографической сети являются близкородственные виды поганок. Поганки являются обычными обитателями рыбоводных прудов, которым в той или иной степени свойственна ихтиофагия.

Анализ литературных источников, посвященных отдельным аспектам экологии поганок в различных частях ареала, показал, что к настоящему времени достаточно изучены взаимоотношения близких видов поганок в период размножения, биотопические предпочтения, факторы экологической изоляции и сегрегации, репродуктивные показатели, лимитирующие факторы, поведение, хозяйственное значение. Наиболее полные исследования экологии и биологии проведены в условиях естественных водоемов особо охраняемой природной территории (Наурзумский заповедник, Северный Казахстан) и искусственных водоемов рыбохозяйственного значения (Западная Украина).

Всестороннего целенаправленного исследования экологии поганок Центрального Предкавказья не проводилось, о чем свидетельствуют немногочисленные литературные источники (Бичерев, 1984; Бичерев, Хохлов, 1985, 1988; Хохлов, Бичерев, 1992; Ильюх, Хохлов, 2006), содержащие фрагментарные сведения общеэкологического и преимущественно фаунистического характера.

В связи с этим мы поставили цель изучить особенности экологии гнездящихся и зимующих видов поганок – малой *Podiceps ruficollis* (Pallas, 1764), черношейной *P. nigricollis* C.L. Brehm, 1831, серошкой *P. grisegena* (Boddaert, 1783) и большой *P. cristatus* (Linnaeus, 1758) – на естественных и искусственных водоемах Центрального Предкавказья.

Для ее достижения ставились следующие задачи:

- изучить фенологию годового цикла поганок в условиях Центрального Предкавказья;
- определить численность зимующих популяций, выявить значение искусственных водоемов региона в размещении поганок на зимовке;
- установить характерные черты биотопического размещения поганок в репродуктивный период и выявить механизмы, обеспечивающие их совместное обитание;
- описать параметры гнезд, величину кладки, ооморфологические показатели и режим насиживания яиц;
- изучить эффективность размножения и лимитирующие факторы;
- охарактеризовать бюджеты времени поганок в зимний, брачный, гнездовой и выводковый периоды;
- на основе анализа параметров кормодобывательного поведения выявить особенности трофической ниши поганок;
- установить практическое значение поганок в условиях ведения рыбного хозяйства в регионе.

## Глава 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ПРОБЛЕМЫ

В последнее время происходит интенсивное изучение экологии птиц в трансформированных ландшафтах юга России. Несмотря на значительные результаты, до настоящего времени не нашел решения целый ряд принципиальных теоретических и практических вопросов, непосредственно связанных с оценкой состояния близкородственных видов в измененных гидрографических условиях. Так, до настоящего времени не проводились исследования систематически близких видов поганок. Исследования поганок дают возможность оценки естественных и искусственных гидроэкосистем.

Среди неосвещенных аспектов наиболее важны следующие.

1. Отсутствуют комплексные подходы в исследованиях экологии типичных лимнофилов при осуществлении биомониторинга. Требуют уточнения фаунистические данные.

2. Недостаточно изучены механизмы, обеспечивающие совместное обитание систематически близких видов. Отсутствуют данные о фенологических, биотопических особенностях поганок Центрального Предкавказья, репродуктивных показателях малочисленных видов.

3. Необходимо углубление сравнительных исследований суточных бюджетов времени близких видов.

4. Не изучены видовые особенности кормодобывательного поведения, являющиеся показателем трофической дифференциации систематически близких видов.

5. Не разработаны расчетные способы оценки степени ущерба, наносимого поганками рыбному хозяйству, что создает серьезные трудности при выборе адекватной тактики регулирования численности.

Одним из важных резервов в решении проблемы эффективной диагностики ущерба, наносимого птицами-ихтиофагами, является применение расчетных методик, основанных на данных о кормодобывательном поведении и доле кормовой активности в суточном бюджете времени.

О поганкообразных опубликовано достаточно большое количество работ. Среди зарубежных исследований необходимо отметить работы, посвященные биологии одного вида: малой поганке (Prinsinges, 1979), серошейкой поганке (Wobus, 1964), большой поганке (Simmons, 1955, 1989; Melde, 1973; Zang, 1974, 1976, 1977).

К настоящему времени известно три диссертационных исследования, посвященных экологии поганок в Эстонии (Onno, 1956), сравнительной экологии поганок Северного Казахстана (Гордиенко, 1984), биологии и распространению поганок в Западной Украине (Кучинська, 2000б). В этих работах подробно рассматриваются биотопическое размещение поганок, факторы экологической изоляции близкородственных видов поганок, фенология гнез-

дования, особенности гнездостроения, размеры и структура гнезд, оологическая характеристика, миграция, питание и кормовое поведение, эффективность гнездования и лимитирующие факторы. Кроме того, Н.С. Гордиенко (1984) подробно изучила процессы линьки, а И.В. Кучинська (2000б) – количественные характеристики кормового поведения.

В мировой литературе наиболее полно освещены вопросы инвентаризации фауны поганок. Ряд работ содержит только фаунистические данные: зимовки малой поганки у истоков р. Роны (Gillieron, 1974), в Венецианской лагуне (Porella et al., 1993); гнездование малой поганки в Швеции (Boschert et al., 1991), большой поганки во Франции, в Италии (Augusto, Leurenti, 1991), в Великобритании (Present, Jefferies, 1966).

Детально проанализированы особенности биотопического размещения в репродуктивный период (Onno, 1959; Птушенко, Иноземцев, 1968; Филонов и др., 1970; Бородулина, Прокудина, 1974; Гордиенко, 1976, 1980; Налобин, Федоров, 1979; Moscal, Marzabek, 1986; Fouarge, Fourage, 1991; Когут, 1999в).

В литературе конца XIX – начала XX вв. сведения о поганкообразных, обитающих на территории Центрального Предкавказья приводятся в работах Г.И. Радде (1884), М.Н. Богданова (1879), Н.Я. Динника (1886, 1887), М.А. Мензбира (1895, 1902), В.Н. Бостанжогло (1911), К.А. Сатунина (1907, 1911, 1912), которые содержат информацию по систематике, морфологии, размещению, миграциям поганок, проблеме сокращения численности в результате промысла с целью экспорта шкурок. Сведения о размещении и гнездостроении массовых видов упоминаются в работах Л.Б. Бёме (1935, 1950).

После обводнения ряда районов Ставропольского края возрос интерес ученых к изучению птиц водно-болотного комплекса. Однако этот интерес в большей степени проявился в отношении охотничье-промысловой орнитофауны. Поганки к этому времени утратили свою значимость как промысловые виды. Последующая информация о поганкообразных заключена преимущественно в фаунистических сводках. Так, В.В. Огарев (1954) дает сравнительную характеристику видового состава и изменения статуса некоторых видов до и после обводнения Маныча и впервые вносит большую поганку в список гнездящихся видов. В обобщающей статье С.М. Федорова (1955) приводятся краткие сведения о характере пребывания и хозяйственном значении четырех видов поганок: малой, черношейной, серощекой и большой. Сведения по систематике приведены в работе П.А. Резника в 1962 г. (Рязанова, 2003а).

Начиная с 1990-х гг. из работ, посвященных поганкообразным Центрального Предкавказья, наиболее значительны материалы А.П. Бичерева (1984), А.Н. Хохлова и В.Т. Куликова (1991), А.Н. Хохлова и А.П. Бичерева (1992), А.Н. Хохлова с соавторами (2001), М.П. Ильяха и А.Н. Хохлова (2006). В вышеназванные работы включены сведения по различным аспектам биологии поганок региона: размещению, численности, экологии раз-

множения, зимовкам. А.П. Бичеревым и А.Н. Хохловым (1985, 1988) уточнен список фауны поганок региона, в миграционное время отмечена красношейная поганка, впервые на зимовке в Ставропольском крае зарегистрированы малая, черношейная, большая поганки (Рязанова, 2003а).

Таким образом, к настоящему времени фаунистические сведения о поганках Центрального Предкавказья в литературе представлены преимущественно в виде фрагментов научных публикаций, посвященных инвентаризации лимнофильной орнитофауны. Комплексного подхода к изучению фауны данной систематической группы в целом не выявлено. Проблема биотопического размещения поганок Центрального Предкавказья не нашла отражения в орнитологических исследованиях. Также отсутствуют характеристики видовых микростадий.

Экология размножения широко освещена в научной литературе. Представлена ооморфологическая характеристика, выявлены факторы внутривидовой изменчивости яиц поганок, характеристика размеров гнезд и кладок (Makatsch, 1974; Гордиенко, 1984; Когут, 1998), освещена проблема формирования колониальности у поганок (Кошелев, 1965, 1977; Блинов и др., 1981; Кошелев, Черничко, 1985; Гос, 1986; Bukacinska et al., 1993; Когут, 1999г), обсужден феномен накрывания кладки (Ulfvens, 1988, 1989; Кучинська, 2000а).

Следует отметить ряд работ, характеризующих лимитирующие факторы поганок: загрязнение водоемов, выкашивание берегов водоемов, фактор беспокойства (Gillieron, 1974). Первые учеты случайной гибели больших поганок во время охоты на уток проведены в Дании (Joensen, 1978). Известно единственное описание гибели больших поганок в результате техногенной аварии – разлива нефти в заливе Ферт-оф-Форт в Шотландии (Campbell, 1980).

Результаты исследований величины кладки, оологии, лимитирующих факторах изложены в публикациях А.П. Бичерева (1984), А.П. Бичерева и А.Н. Хохлова (1985, 1988), А.Н. Хохлова и В.Т. Куликова (1991), А.Н. Хохлова и А.П. Бичерева (1992), А.Н. Хохлова с соавторами (2001), М.П. Ильяха и А.Н. Хохлова (2006). Однако в них отсутствуют материалы по величине кладки и оологии малочисленных видов (малая, черношейная поганка), недостаточны сведения о морфологических особенностях гнезд, эффективности размножения систематически близких видов поганок.

Изучение репродуктивных показателей в Центральном Предкавказье и проведение сравнительного анализа с материалами Северного Казахстана и Западной Украины позволяют выявить особенности поганок региона исследования.

В зарубежной литературе значительная роль отведена поведенческим реакциям, в частности территориальному поведению поганок в гнездовой период: малой (Broekhuysen, 1973; Faabord, 1976; Müller, 1984), черношейной (Broekhuysen, Frost, 1968) и большой (Salonen, Penttinen, 1988).

Механизмы изоляции, обеспечивающие расхождение близкородственных видов поганок по нишам при эксплуатации пространственных и кор-

мовых ресурсов, выявлены в степной зоне Северного Казахстана (Гордиенко, 1984) и в естественных и антропогенных ландшафтах Западной Украины (Кучинська, 2000б). Проблема использования временных ресурсов поганками впервые затронута при характеристике бюджета времени в начале гнездового периода (Когут, 1999а; Кучинська, 2000б).

Перспективным направлением в этологии является изучение стереотипов поведения птиц при использовании кормовых ресурсов. К одним из современных способов познания этого явления относится метод регистрации серий кормовых маневров птиц, изложенный В.И. Хлебосоловым (1999). Данный метод до настоящего времени для лимнофилов не использовался. Использование этого метода для изучения стереотипов кормового поведения поганок позволит получить принципиально новое количественное описание поведенческих реакций.

Оценка хозяйственного значения поганок в условиях ведения рыбного хозяйства приведена в ряде работ. Экологии поганок в нерестово-вырастных хозяйствах Астраханской области, расположенных в средней зоне дельты Волги, посвящена публикация В.К. Маркузе (1965). Вопросам биологии и рыбохозяйственному значению большой поганки в условиях Усть-Курунского рыбхоза посвящена работа Д.Г. Туаева и В.И. Васильева (1966). Проблема практического значения поганок, преимущественно большой, упоминается Н.С. Олейниковым с соавторами (1973). Исследования хозяйственного значения поганок проводились в прудовых хозяйствах дельты Дона Б.А. Казаковым и Н.Х. Ломадзе (1991), на рыбхозах в Западной Украине И.В. Кучинской (2000а).

В целом поганки – достаточно изученная группа птиц-лимнофилов. Однако следует отметить неосвещенность в мировой литературе бюджетов времени на протяжении годового цикла, стереотипов кормового поведения, недостаточность количественной информации о поведении птиц данной систематической группы. Существуют значительные пробелы в изучении репродуктивных показателей малой поганки. Комплексные и целенаправленные исследования экологии поганок, представленные в виде диссертационных работ, есть только в странах ближнего зарубежья (Эстония, Казахстан, Украина). Опыт комплексного подхода к изучению экологии систематически близких видов поганок в России до настоящего времени не известен.

Таким образом, актуальность исследования определяется необходимостью комплексного подхода к изучению лимнофилов в трансформированных гидроэкосистемах, недостаточной изученностью механизмов, определяющих совместное обитание систематически близких птиц, необходимостью усовершенствования диагностики степени ущерба, наносимого поганками рыбоводной отрасли.

## Глава 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Территория Центрального Предкавказья является участком Восточно-Европейской равнины и находится в пределах равнинной части Ставропольского края. Крайние точки региона имеют координаты на севере  $46^{\circ}$  с.ш., на юге  $44^{\circ}$  с.ш., на западе  $41^{\circ}$  в.д., на востоке заходят за  $45^{\circ}$  в.д. Ставропольская возвышенность, площадью около 40 тыс. км<sup>2</sup>, занимает основную часть территории. На севере ее ограничивает Маньчская впадина, на востоке – Терско-Кумская, на западе – Азово-Кубанская низменности. Южная граница проходит по понижению, выработанному древними реками Барсуки и Суркуль (Шальнев, 1966).

Климат Центрального Предкавказья умеренно-континентальный с четко выраженной сезонностью. Его формирование определяется широтой места в пределах  $44^{\circ}$ - $46^{\circ}$  с.ш., обуславливающей поступление сравнительно большого количества солнечной радиации; удаленностью от океана, определяющей континентальность климата; наличием высокой стены Кавказских гор, задерживающих перенос холодных воздушных масс с севера; большим разнообразием рельефа; различиями подстилающей поверхности, а также антропогенными преобразованиями, изменяющими характер подстилающей поверхности.

В регионе выделяются четыре неравных по продолжительности сезона года. Так, в г. Ставрополе лето длится 128 дней (самый продолжительный сезон), зима – 105 дней, осень – 82 дня, весна – 50 дней. Зимой отрицательные температуры воздуха устанавливаются на всей территории. В январе на западных равнинах и крайнем юго-востоке –  $-3^{\circ}$ ... $-4^{\circ}$ С, здесь теплее всего. Несколько ниже средние январские температуры в г. Ставрополе –  $-4^{\circ}$ ... $-5^{\circ}$ С, на севере и северо-востоке –  $-5^{\circ}$ ... $-6^{\circ}$ С. Абсолютные минимумы достигают  $-38^{\circ}$ С, в г. Ставрополе  $-36^{\circ}$ С. Летом средние температуры воздуха имеют большие различия, чем зимой. Абсолютный максимум  $44^{\circ}$ С, а в г. Ставрополе  $40^{\circ}$ С (Савельева, Магомедов, 1987).

Рельеф Ставропольской возвышенности окончательно сформировался в четвертичном периоде (Сафронов, 1972). Эта возвышенность относится к типу столово-останцовых возвышенностей на известняково-песчано-глинистых третичных породах и пластово-структурных эрозионных равнин (Шальнев, 1966).

В Центральном Предкавказье годовое количество осадков в зависимости от рельефа и удаленности от Черного моря достаточно различно. По данным Ставропольского краевого центра по гидрометеорологии и мони-

торингу окружающей среды на северо-востоке, в с. Арзгир выпадает 366 мм в год, а в г. Ставрополе – 571 мм осадков в год.

Осадки в летний период кратковременны. На Ставропольской возвышенности их выпадает 300 мм. Большая часть осадков выпадает в июне, часто в виде ливней. Ливневые потоки способствуют образованию оползней и увеличению оврагов. Зимой осадки выпадают в виде снега. Максимум осадков приходится на январь-февраль. Снежный покров распределяется неравномерно, снег выпадает несколько раз во время зимы, периодически тает и выпадает заново; возможны бесснежные зимы. Коэффициент увлажнения изменяется от 0,3 на востоке, до 1,0 на Ставропольских высотах.

Воды в регионе сосредоточены в реках, озерах, водохранилищах, каналах, прудах, в пустотах горных пород, в почве. Собственные водные ресурсы края весьма ограничены и неравномерно распределены. Система водоснабжения края основана на межбассейновых перебросках стока рек Кубань и Терек из-за пределов края (Государственный доклад..., 2001).

Реки относятся к двум бассейнам – Атлантического океана и замкнутой области внутреннего стока. Водораздельная линия, проходящая от с. Дивного через г. Ставрополь к горе Эльбрус, является частью Главного водораздела мира. Крупных рек мало, но средних, малых и самых малых, длиной менее 10 км, много. На северо-восточных низменностях, где коэффициент увлажнения 0,3-0,4, рек почти нет. В силу засушливости климата большей части территории Центрального Предкавказья речной сток незначителен, густота речной сети мала. Коэффициент стока выражается всего лишь в 30-35%, модуль стока 0,5-1,0 л/с/км<sup>2</sup> (Шальнев, 1966).

Анализ климатических особенностей периода исследований по материалам Государственного доклада «О состоянии окружающей природной среды Ставропольского края» позволил заключить, что 1999-2002 гг. отличаются аномально теплыми зимами, повышенными среднегодовыми температурами воздуха, смещением на более ранние сроки зимнего и весеннего периодов и поздним наступлением летнего и весеннего периодов. В связи со сложившимися погодными условиями период сбора полевого материала отличали атмосферная и почвенная засуха.

Природная среда Центрального Предкавказья, начиная со второй половины XX в., подверглась значительной антропогенной трансформации, которая выразилась в обводнении региона. Ниже приводятся основные сведения о поверхностных водных объектах, преобразованных в той или иной степени. Большой Ставропольский канал представляет собой крупное гидротехническое сооружение, построенное с целью обводнения восточных районов. Река Кубань огибает Ставропольскую возвышенность на западе. Частично кубанская вода сбрасывается в старое русло, а часть направляется в котловину бывшего Баталпашинского озера, преобразованного в Кубанское вдхр. Далее вода течет на север и по руслу р. Калаус дости-

гает Чограйского вдхр. Большой Ставропольский канал обводнил русла мелких рек Барсучки, Суркуль, Томузловки. Кубанская вода также идет в Невинномысский канал и Кубань-Егорлыкскую обводнительную системы, благодаря которой происходит сброс в сторону Сенгилеевского вдхр., регулирующего подачу воды в р. Егорлык. Эта река начинается на горе Стрижамент и впадает в Пролетарское вдхр. До обводнения это была степная речка, пересыхающая в летний период. В настоящее время на р. Егорлык построены Егорлыкское, Буферное, Новотроицкое вдхр.

Главным звеном Восточной обводнительно-оросительной системы является Терско-Кумский канал, по которому течет терская вода. Терско-Кумский канал переходит в Кумо-Манычский канал, несущий воду в Чограйское вдхр.

Чограйское вдхр. – пресный водоем, построенный на месте р. Восточный Маныч. В перспективе может быть включено в список водно-болотных угодий Рамсарской конвенции. До постройки в 1969 г. водохранилища русло р. Восточный Маныч регулярно пересыхало. В настоящее время мелководья занимают до 60% акватории. Сезонные колебания уровня воды составляют около 0,5 м. Основными местообитаниями животных на Чограйском вдхр. являются мелководья, острова, заросли тростника (преимущественно гнездовые местообитания) и прибрежная суша с злаково-разнотравной растительностью (Водно-болотные..., 2000).

Также пресным является Новотроицкое вдхр., построенное в результате установки плотины на р. Егорлык. Огромное влияние на фауну водохранилища оказывает наличие в его пределах Ставропольской ГРЭС. Естественный температурный режим водоема нарушен ее работой. Температура воды, поступающей по каналу, значительно выше, чем в водоеме: весной на 6°-7°C, летом – на 8°-5°C, осенью – на 3°-4°C. В самом же водохранилище, температура воды летом достигает 22°C, осенью 8°C, а зимой не опускается ниже 2,4°C. Таким образом, водохранилище является незамерзающим. Средняя глубина Новотроицкого вдхр. составляет 7,3 м (перепад глубин от 1,5 до 17 м). Водоем имеет постоянную проточность. Весь объем воды за год сменяется 12 раз. Средний уровень водохранилища, за исключением марта, остается неизменным (не снижается и не повышается), хотя летом воды поступает больше, чем зимой (Ткаченко, 2002). Благодаря сохранению незамерзающих акваторий в течение всего периода данное водохранилище стало местом зимовки для тысяч водоплавающих птиц. По берегам водоема произрастают рогозы (широколиственный и узколиственный), тростник южный. Наибольшая масса тростника сконцентрирована в русле р. Русской (Ткаченко, 2002). Заросли макрофитов используются птицами для гнездования. Таким образом, Новотроицкое вдхр. является важным местом зимовки и гнездования птиц водно-болотного комплекса, в частности поганкообразных.

Озера Ставропольской возвышенности немногочисленны, все они незначительны по размеру, в большинстве своем бессточны и засолены. Они

питаются, преимущественно, снеговыми и дождевыми водами. Известняки и глины, содержащие гипс, обеспечивают повышенную минерализацию вод, которая изменяется по сезонам, увеличиваясь при понижении уровня воды и уменьшаясь в период половодья. Большая часть озер сосредоточена в Кумо-Манычской впадине: Маныч (площадью 1500 га), Лысый Лиман (880 га), Дадынское (2000 га). Эти озера являются реликтовыми образованиями древней морской трансгрессии. После обводнения озера Довсун и Дадынское пополнились кубанской водой.

Наряду с природными поверхностными водными объектами на изучаемой территории широко развита сеть искусственных водных объектов.

Согласно материалам Госдоклада «О состоянии окружающей природной среды Ставропольского края» за 1999-2003 гг. воды рек классифицируются как «умеренно-загрязненные», «загрязненные» и «грязные», исходя из предельно допустимых концентраций для вод водных объектов рыбохозяйственного назначения.

Водно-болотная растительность встречается по всей территории и является интразональной и наиболее развита в плавнях и поймах Маныча, Калауса, Кумы (Иванов, 1996). В гидрботаническом отношении выделено шесть районов с преобладающими типами воздушно-водных ассоциаций: Западный район, Кравцово-Сенгилеевский, Центральный, Манычский, Кумский, Предгорный (Лиховид, 1995).

В связи с созданием обводнительно-оросительной системы в регионе большое хозяйственное значение приобрели каналы (Большой Ставропольский, Невинномысский, Правоегорлыкский, Левоегорлыкский, Кумо-Манычский, Терско-Кумский и другие), пруды, созданные в верховьях балок и маловодных рек, и водохранилища (Сенгилеевское, Новотроицкое, Егорлыкское, Чограйское, Отказненское, Дундинское, Курское, Ростовановское, Буденновское и др.). В числе крупнейших водохранилищ мира полным объемом  $100 \text{ м}^3$  и более числятся Егорлыкское ( $111,4 \text{ млн м}^3$ ), Горькобалковское ( $165 \text{ млн м}^3$ ), Чограйское ( $720 \text{ млн м}^3$ ), Сенгилеевское ( $805 \text{ млн м}^3$ ), Новотроицкое ( $132 \text{ млн м}^3$ ) (Водные ресурсы..., 2001). В ряде районов они являются главными источниками водоснабжения.

После обводнения созданы благоприятные условия для развития рыбной отрасли. Кроме этого, рыбные пруды также являются резервуарами пресной воды. На территории региона исследования функционируют около 30 рыбхозов.

Ихтиофауна госводоемов представлена более чем пятьюдесятью видами рыб, из которых промысловыми являются карась, сазан, толстолобик, тарань, белый амур, лещ, судак. Кроме того, в водоемах края акклиматизированы шемай, рыбец, тилапия, пеленгас и др. Для промысла регулярно используются Отказненское, Курское, Советское, Ростовановское и Чограйское вдхр., залив Стройманыч, оз. Лысый Лиман. Остальные водохранилища в качестве промысловых не используются в связи с их низкой ры-

бopодуктивностью, что связано с нестабильными гидрологическими и гидрохимическими режимами (Государственный доклад..., 1999).

Основными факторами, отрицательно влияющими на воспроизводство рыбных запасов, являются резкие колебания горизонта воды в нерестовый период, изменения гидрохимического режима, заиление и, как следствие, уменьшение полезного объема воды.

Из масштабных экологических проблем края можно выделить бессточное оз. Маныч-Гудило, величина минерализации которого в центральной части достигла океанической, утрачено промысловое значение практически всей акватории озера.

В 1999 г. произведено зарыбление госводоемов годовиками сазана (карпа) – 597,5 тыс. шт., толстолобика – 865,3 тыс. шт., белого амура – 1238,6 тыс. шт. (Государственный доклад..., 1999).

В 2000-2003 гг. была продолжена работа по экологическому очищению Новотроицкого вдхр. Здесь проводились работы по гидромеханической очистке акватории озера от ила, производилось зарыбление растительноядными видами для биологической очистки (толстолобик – 139,9 тыс. шт., белый амур – 78,5 тыс. шт.) (Государственный доклад..., 2001, 2002, 2003).

В 2001 г. было произведено зарыбление государственных водоемов годовиками сазана (карпа) – 1355,7 тыс. штук, толстолобика – 1976 тыс. штук, белого амура – 531,8 тыс. штук (Государственный доклад..., 2001).

К 2003 г. разработана и успешно действует краевая программа по его оздоровлению, которая уже в этом году позволила значительно улучшить экологическое состояние. В 2003 г. в водоем выпущено 1,4 млн штук молоди, в том числе сазана – 301,0 тыс. штук, белого толстолобика – 551,0 тыс. штук, пестрого толстолобика – 228,0 тыс. штук, белого амура – 338,0 тыс. штук. В водоеме уменьшилась численность моллюска дрейсены (Государственный доклад..., 2003).

В 2003 г. в государственные водоемы выпущено 10,5 млн штук молоди, в том числе сазана – 4,7 млн штук, белого толстолобика – 3,9 млн штук, пестрого толстолобика – 1,3 млн штук, белого амура – 0,6 млн штук. (Государственный доклад..., 2003).

На современном этапе в результате хозяйственной деятельности человека около 50% стока рек Кубани и Терека преобразовано через систему каналов. В итоге многие ранее пересыхавшие реки и озера стали подпитываться водой. Кроме этого, в результате деятельности человека в регионе образовалось около 1000 искусственных водоемов (Хохлов, Яковлев, 1997). Общий уровень антропогенной трансформации водно-болотных

экосистем весьма высок и разнообразен. В настоящее время все водно-болотные угодья Предкавказья, и в частности Центрального Предкавказья, имеют зарегулированный гидрологический режим. Тем не менее, циклические изменения в их обводненности отчетливо выражены (Водно-болотные..., 2000). Практика преобразования речных долин в водохранилища (Чограйское, Егорлыкское, Волчьи Ворота, Новотроицкое) позволила в значительной степени сохранить их природное разнообразие. В регионе представлен широкий спектр водоемов от сильно соленых, без надводной растительности, до пресных эвтрофных с тростниковыми зарослями.

Изменения гидрографической сети дали положительный эффект в отношении птиц водно-болотного комплекса. В итоге увеличится видовой состав, возросла численность птиц-лимнофилов в гнездовой период. Размещение ГРЭС на водохранилищах способствовало образованию незамерзающих акваторий в зимний период, что позволило водоплавающим птицам оставаться на зимовку.

Для гнездования поганки предпочитают пресные водоемы с тростниково-рогозовыми зарослями, на которых вода должна вплотную подходить к макрофитам. Сокращение гнездопригодных зарослей ведет к уменьшению мест для гнездования. Качество и структура зарослей изменяются под воздействием природных факторов. Причиной снижения степени сомкнутости стеблей стали ливневые дожди с градом в летние периоды 2000 и 2001 гг. в юго-западных районах региона исследования. Разрежение зарослей макрофитов способствует снижению защитных качеств гнездовых биотопов.

Особого внимания заслуживает сокращение зарослей в результате хозяйственной деятельности человека. Например, к началу репродуктивного периода 2000 г. заросли жесткой надводной растительности плотным кольцом окружали Танин пруд (окрестности ст-цы Новомарьевской), что обеспечивало гнездование птиц с различными требованиями к структуре зарослей. К периоду размножения в 2001 г. 35% зарослей были выжжены, а в 2002 г. полностью уничтожены. Пруд был зарыблен. Но, несмотря на гарантированную кормовую базу, Танин пруд стал непригодным для гнездования поганок.

Таким образом, на современном этапе природа Центрального Предкавказья значительно преобразована в результате перераспределения стоков рек Кубани и Терека. Образовались новые пресноводные экосистемы. На это качественно новое состояние природной среды четко отреагировали многие виды птиц лимнофильной группы, в частности поганки.

### Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для работы собран в различных районах Центрального Предкавказья в течение всех сезонов года. За период 1998-2002 гг. совершено 87 выездов общей продолжительностью 247 суток. Исследования проведены в 28 точках, из них 7 водохранилищ и 7 рыбхозов (табл. 1). В указанный промежуток времени проводили как стационарные исследования, так и разовые экспедиционные выезды.

Таблица 1

#### Краткая характеристика мест исследования

Название водоема	Назначение	Происхождение
<b>Водохранилища</b>		
Егорлыкское	Энергетика, орошение, обводнение, водоснабжение, рекреация	Антропогенное (плотина на р. Егорлык)
Новотроицкое	Энергетика, орошение, обводнение, водоснабжение	Антропогенное (плотина на р. Егорлык)
Сенгилеевское	Орошение водоснабжение, регулирование стока	Природно-антропогенное (затопление естественной котловины оз. Сенгилеевского)
Чограйское	Орошение, обводнение, водоснабжение, рекреация	Антропогенное (плотина на р. Восточный Маныч)
Волчьи ворота	Орошение, обводнение, рыборазведение, регулирование стока	Антропогенное (плотина на р. Томузловка)
Буферное	Регулирование стока	Антропогенное
Красное	Орошение, обводнение	Антропогенное
<b>Рыборазводные пруды</b>		
Рыбхоз «Ставропольский» (Изобильненский р-н)	Рыборазведение	Антропогенное
Рыбхоз «Рассвет» (Кочубеевский р-н)	Рыборазведение	Антропогенное
Рыбхоз пос. Тоннельный (Кочубеевский р-н)	Рыборазведение	Антропогенное
Рыбхоз с. Сенгилеевского (Шпаковский р-н)	Рыборазведение	Антропогенное
Рыбхоз ст-цы Новомарьевской (Шпаковский р-н)	Рыборазведение	Антропогенное

Рыбхоз окр.г. Невинномыска Сви- стухинской ГРЭС (Кочубеевский р-н)	Рыборазведение	Антропогенное
СПХ «Ива» окр. Сенгилеевского вдхр.	Рыборазведение	Антропогенное
<b>Озера</b>		
Кравцово	Особо охраняемая при- родная территория, науч- ное, учебное, рекреация	Природное
Вшивое	Памятник природы, науч- ное, учебное, рекреация	Природное
Лысый Лиман		Природное
Новомарьевский Лиман	Орошение, рекреация	Природное
Танин пруд	Рыборазведение	Природное
Маныч	Орошение	Природное
«Вшивое» окр. с. Безопасного	Орошение	Природное
<b>Бассейны рек</b>		
Калаус	Левый приток Маныча, обводнение	Природное
Егорлык	Левый приток р. Западный Маныч	Природное
Кубань	Обводнение	Природное
М. Кугульта	Правый приток р. Егорлык, обводнение	Природное
Дунда	Левый приток р. Западный Маныч	Природное
<b>Прочие</b>		
Названия не имеет (у автодороги г. Ставрополь – с. Надежда)	Сточный водоем	Антропогенное
Названия не имеет (одиочный пруд в среднем течении р. Вербовки)	Рыборазведение	Антропогенное

Стационарные исследования осуществляли в пределах административных границ Ставропольского края: оз. Кравцово, оз. Вшивое, Новомарьевский лиман, Танин пруд; Егорлыкское, Сенгилеевское, Новотроицкое, Чограйское вдхр.; пруды рыбхозов у с. Тищенское, пос. Тоннельный, окрестностей г. Невинномыска. Кроме того, исследованы естественные и

искусственные водоемы Андроповского, Апанасенковского, Арзгирского, Грачевского, Изобильненского, Кочубеевского, Новоселицкого, Петровского, Труновского и Шпаковского р-нов. Дополнительно совместно со Ставропольской краевой общественной организацией охотников и рыболовов в январе 2003 г. проведено изучение зимнего размещения поганок. В репродуктивный период 2005 г. продолжены стационарные исследования экологии большой поганки, обитающей в условиях особо-охраняемой природной территории «Кравцово озеро».

В числе обследованных водоемов антропогенных – 53,6%, природных – 42,8%, природно-антропогенных – 3,6%. Применялись пешие и лодочные маршруты.

Характер пребывания, численность и биотопическое размещение поганок изучали путем прямых визуальных наблюдений на постоянных учетных маршрутах 1-2 раза в месяц. Распределение поганок в зимний период и численность зимующей популяции изучали путем тотального учета в пределах пригодных для зимовки акваторий. Зимнюю численность малой и большой поганок на Новотроицком вдхр. вычисляли с учетом размещения птиц по акватории. Максимальная численность равна сумме количества особей (в местах скопления со стороны пос. Солнечнодольск и Ставропольской ГРЭС), зарегистрированных путем тотального учета и вычисленных путем экстраполяции на длину береговой линии, исходя из длины отрезков между двумя одиночными кормящимися поганками. В течение всех сезонов года использовали точечные и преимущественно трансектные учеты. Особенности экологии поганок изучали по общепринятым методикам Г.А. Новикова (1953), А.С. Мальчевского (1981), а также К. Бибби и др. (2000).

Всего обследовано 35 гнезд малой поганки, 22 гнезда черношейной поганки, 17 гнезд серошекой поганки, 269 гнезд большой поганки. Для расчета средней величины кладки использовали только полные завершённые кладки. Характеризуя гнездо, определяли его местоположение, глубину до дна водоема, характер надводной растительности, плотность гнезд на единицу площади зарослей макрофитов, крепление, строительный материал, структуру, форму, размеры (глубину и диаметр лотка, высоту и диаметр надводной части гнезда, высоту гнезда).

Густоту зарослей определяли как число стеблей макрофитов, приходящихся на 1 м<sup>2</sup>, в центре которого располагается гнездо.

Ооморфологический анализ проведен на 77 яйцах малой поганки, 61 яйце черношейной поганки, 53 яйцах серошекой поганки и 334 яйцах большой поганки по методикам Ю.В. Костина (1977) и С.М. Климова с соавторами (1989). Линейные размеры (длину и ширину) измеряли штангенцир-

кулем с точностью до 0,1 мм. Объем яиц вычисляли по формуле А.Л. Романа и А.И. Романовой (1959), модифицированной Д. Хойтом (Hoyt, 1979):

$$V = 0,51 \times L \times B^2,$$

где  $V$  – объем (см),  $L$  – длина (см),  $B$  – ширина (см) яйца. Форму яиц определяли из соотношения ширины яйца к его длине, выраженного в процентах.

Исследования интенсивности формирования пар у поганок проводили стационарно на основном месте зимовки – Новотроицком вдхр. Интенсивность формирования пар определяли как процент птиц, образовавших пары, от общего числа поганок данного вида, учтенных на одном км маршрута.

Плотность насиживания устанавливали как отношение времени пребывания насиживающей птицы на кладке к 24 ч, выраженное в процентах, а эффективность размножения – как процент благополучно вылупившихся и доживших до времени становления на крыло птенцов от общего числа отложенных яиц.

С целью изучения гнездовой этиологии, суточной активности, трофического поведения проводили наблюдения из укрытия. Во время изучения динамики суточной активности выявляли формы поведения. При этом основная масса наблюдений приходилась на промежуток с 8.00 ч до 18.00 ч. Далее бюджет времени поганок изучали по методу В.Р. Дольника (1982). Проведено хронометрирование основных типов активности птиц на зимовках и в репродуктивный период с последующим определением процентного соотношения суммарных временных затрат на формы поведения.

Особенности кормодобывательного поведения изучали методом визуальных наблюдений за сериями кормовых маневров взрослых птиц. Последовательность кормовых маневров поганок описана по методу Е.И. Хлебосолова (1999). На основе результатов наблюдений за сериями кормовых движений строили матрицу, на базе которой составляли графическую схему кормодобывательного поведения поганок.

Характеристика кормового рациона проведена путем анализа содержимого желудков поганок, добытых во время отстрела рыбацких птиц на рыболовных прудах. При разборе проб учитывали массы фракций различных типов, количество кормовых объектов.

Статистическую обработку цифрового материала проводили по Г.Ф. Лакину (1990), а также использовали компьютерные статистические программы Excel. При этом рассчитывали среднюю статистическую величину ( $M$ ), ошибку средней ( $m$ ), стандартное отклонение ( $\sigma$ ) и коэффициент вариации ( $CV$ ).

Русские и латинские названия птиц соответствуют таксономической схеме Л.С. Степаняна (2003).

## Глава 4. ФАУНА И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ

### 4.1. Фаунистический обзор поганок региона

Современная фауна поганок, обитающих на территории Центрального Предкавказья в репродуктивный период, насчитывает 4 вида: малая, черношейная, серошекая и большая. При этом только большая поганка является обычным, местами многочисленным на гнездовании видом (Федоров, 1955; Резник, 1962; Бичерев, 1984; Бичерев, Хохлов, 1985; Хохлов, Бичерев, 1992; Хохлов, Ильюх, 1997; Рязанова, 1999, 2002а, 2005а; Ильюх, Хохлов, 2006).

Результаты полевых исследований современного размещения поганок в Центральном Предкавказье приведены в таблице 2.

Таблица 2

### Современное размещение поганок на водоемах Центрального Предкавказья

Название водоема	Виды птиц			
	Малая поганка	Черношейная поганка	Серошекая поганка	Большая поганка
Водохранилища				
Егорлыкское	Гн., зим.	-	-	Гн., зим.
Новотроицкое	Гн., зим.	Зим.	Зим.	Гн., зим.
Сенгилеевское	Зим.	-	-	Гн., зим.
Чограйское	-	Гн. <sup>1</sup>	Лет.	Гн., зим.
Волчьи ворота	-	-	-	Гн., зим.
Буферное	Гн.	-	-	Гн., зим.
Красное	-	Лет.	-	Гн.
Рыборазводные пруды				
Рыбхоз «Ставропольский» (Изобильненский р-н)	Гн., зим.	-	-	Гн., зим.
Рыбхоз «Рассвет» (Кочубеевский р-н)	Зим.	-	-	Гн., зим.
Рыбхоз пос. Тоннельный (Кочубеевский р-н)	Гн.	-	-	Гн.
Рыбхоз с. Сенгилеевского (Шпаковский р-н)	Гн.	-	-	Гн.
Рыбхоз ст-цы Новомарьевской (Шпаковский р-н)	Гн.	-	-	Гн.
Рыбхоз окр. г. Невинномыска Свистухинской ГРЭС (Кочубеевский р-н)	Зим.	-	-	Гн.
СПХ «Ива» окр. Сенгилеевского вдхр.	-	-	-	Гн.
Озера				
Кравцово	-	-	-	Гн.
Вшивое	-	-	-	Гн., зим.
Лысый Лиман	-	-	Гн.	Гн.,

<sup>1</sup> Со стороны устья р. Калаус

Новомарьевский Лиман	Гн., зим.	-	-	Гн., зим.
Танин пруд	Зим.	-	-	Гн., зим.
Маныч	-	-	Гн.	Гн.
«Вшивое» окр. с. Безопасного	-	-	-	Пр.
Бассейны рек				
Калаус	-	Гн.	-	Гн.
Кубань	-	-	-	Зим.
Егорлык	Гн., зим.	-	-	Гн., зим.
М. Кугульта	Гн.	Гн.	-	Гн.
Дунда	-	-	Гн.	Гн.
Прочие				
Названия не имеет (у автодороги г. Ставрополь – с. Надежда)	Зим.	-	-	-
Названия не имеет (одиночный пруд в среднем течении р. Вербовки)	-	-	-	Пр. осень

Примечание: Гн. – гнездящийся, зим. – зимующий, лет. – летующий, пр. – пролетный

Малая поганка гнездится в большинстве случаев на водоемах антропогенного происхождения рыбохозяйственного назначения (70% от общего числа мест гнездования вида), чем на естественных водоемах (30% от общего числа мест гнездования вида). Черношейная поганка гнездится в бассейнах рек. Серощекая поганка гнездится только на водоемах естественного происхождения. Большая поганка распространена наиболее широко в регионе и гнездится на водоемах антропогенного, природно-антропогенного и природного происхождения.

Малая поганка в гнездовое время на большей части ареала редка или обычна. В XX в. наблюдается расширение ареала в северном направлении. В конце XIX – начале XX вв. малая поганка была обычной оседлой птицей Восточного Закавказья (Радде, 1884; Мензбир, 1895; Сатунин, 1907) и во время весеннего пролета на Маныче (Огарев, 1954). На гнездование малой поганки в пределах современных границ Ставропольского края указывает П.А. Резник (1962). В последние десятилетия малая поганка в Центральном Предкавказье является малочисленным, гнездящимся видом (Бичерев, Хохлов, 1985; Тertyшников и др., 1992, 1995; Хохлов, Бичерев, 1992; Хохлов, Ильюх, 1997; Ильюх, Хохлов, 2006). О гнездовании малой поганки на водоемах окрестностей г. Ставрополя (Егорлыкское вдхр., Новомарьевский лиман, оз. Вшивое) свидетельствуют немногочисленные литературные данные (Бичерев, Хохлов, 1984; Бичерев и др., 1990).

В Центральном Предкавказье малая поганка в гнездовой время избирает мелкие заросшие надводной растительностью водоемы площадью не менее 10 га со степенью зарастания не менее 50%. Предпочтение отдает водоемам с куртинным и барьерным типами зарастания.

Стационарные исследования в западных и северо-западных районах показали, что малые поганки охотнее гнездятся на рыбоводных прудах, чем

на водохранилищах. Так, средняя плотность гнездования вида на прудах рыбхозов Изобильненского р-на значительно выше, чем на Новотроицком и Егорлыкском вдхр. (рис. 1). На естественных водоемах гнездовая плотность малой поганки также высока. На прудах рыбхозов поддерживается относительно постоянный гидрологический режим. Снижен фактор беспокойства со стороны человека, поскольку территории рыбоводческих хозяйств охраняются, и имеется богатая кормовая база. Совокупность этих условий обеспечивает преимущество рыбоводных прудов перед водохранилищами и естественными водоемами при выборе поганками гнездовых биотопов.

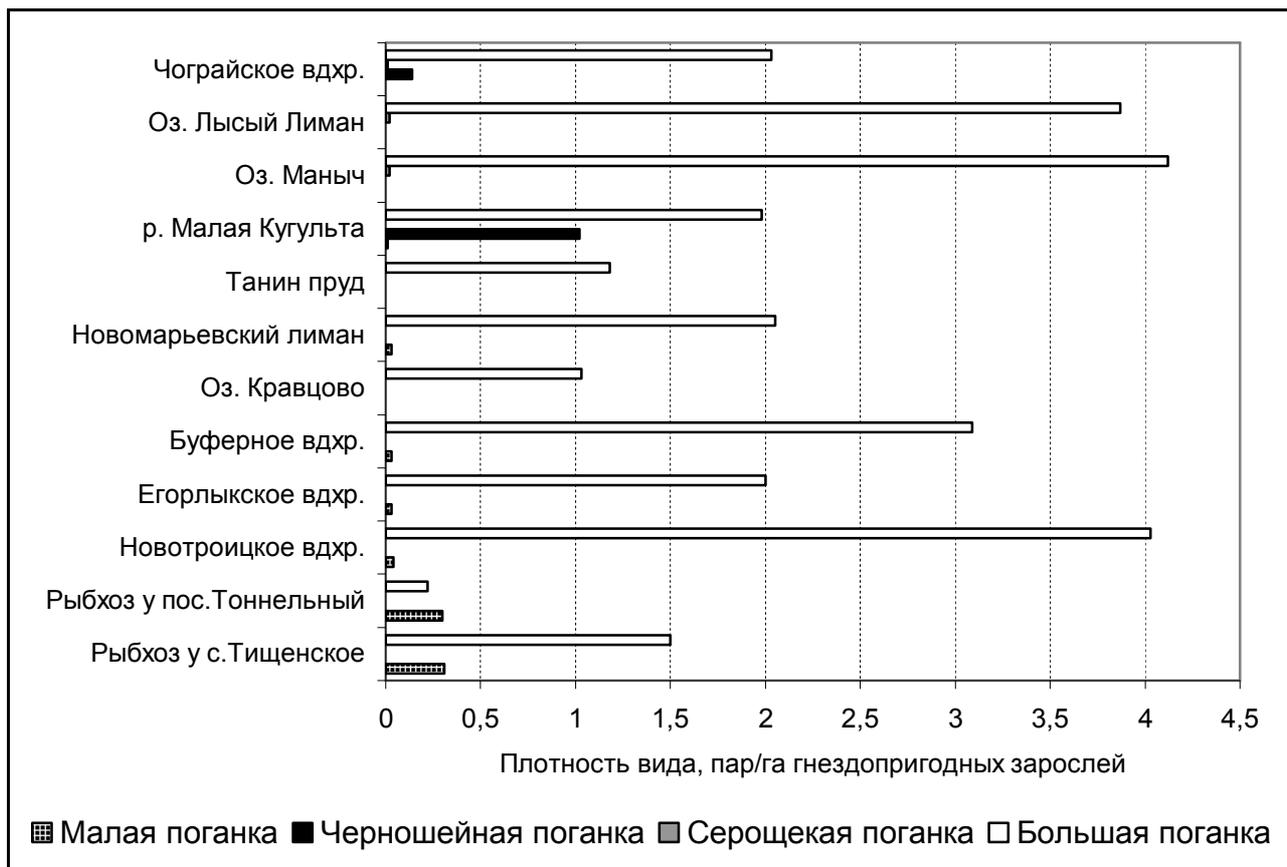


Рис. 1. Средняя гнездовая плотность (пар на 1 га гнездопригодных зарослей) поганок в Центральном Предкавказье (по результатам стационарных исследований)

Малая поганка активно заселяет гнездопригодные рыбоводные пруды. В 2002 г. к началу марта были заполнены водой и зарыблены рыбоводные пруды в окрестностях пос. Тоннельный, что обеспечило здесь гнездование малой поганки. При этом ее гнездовая плотность составила 0,3 пар/га зарослей макрофитов (Рязанова, 2002б).

Черношейная поганка на сопредельных территориях гнездится в дельтах Волги, Дона, Кубани, на озерах Западного Предкавказья, низовьях Кубани (Маркузе, 1965; Олейников и др., 1973; Хохлов и др., 1997). Численность вида на гнездовье по всему ареалу подвержена значительным колеба-

ниям. Так, для Западной Европы (Cramp, Simmons, 1977) и для Казахстана (Гордиенко, 1976) отмечается определенная связь числа гнездящихся птиц с водностью весенне-летнего периода. В сухие годы поганок гнездится меньше, вплоть до полного отсутствия гнездования. Намечается исчезновение черношейных поганок на гнездовании в Южной Европе и расширение гнездового ареала в Северной Европе (Cramp, Simmons, 1977).

На территории Центрального Предкавказья отмечалась на Маныче во время весеннего пролета (Огарёв, 1954), встречена на многих, даже малых водоемах, например, Новомарьевском лимане (Фёдоров, 1955). К настоящему времени в литературе не описано ни одной гнездовой находки черношейной поганки в Центральном Предкавказье, однако в летний период встречи этого вида фиксировались на водоемах окрестностей г. Ставрополя и в низовьях р. Калаус (Бичерев, 1984; Хохлов, Бичерев, 1992).

Во время исследований было выявлено два способа гнездования черношейных поганок: групповой и одиночный. Гнезда ( $n=16$ ) были обнаружены в мае 2002 г. на Чограйском вдхр. в месте впадения в него р. Калаус. Из них было одно групповое поселение ( $n=7$ ), где среднее расстояние между гнездами составило 6,1 м (от 4 до 10 м). Остальные гнезда ( $n=9$ ) располагались одиночно на мелководье. Средняя гнездовая плотность вида в бассейне р. Малая Кугульта выше за счет групповых поселений. На полосе разреженной растительности длиной 30 м и шириной до 5 м располагались 6 гнезд черношейной поганки. Среднее расстояние между соседними гнездами составила 4,6 м (от 3 м до 8 м). Этот вид избирает для гнездования заросли с разнообразной сомкнутостью стеблей жесткой надводной растительности – от 0 до 55 стеблей/м<sup>2</sup>.

Серощекая поганка. В конце XIX – начале XX вв. эта поганка гнездилась в бассейнах Кубани и Терека (Богданов, 1879; Радде, 1884; Мензбир, 1895). В период добычи поганок на «птичий мех» численность вида повсеместно сокращалась, к середине XX в. наметилась тенденция к восстановлению численности. В настоящее время статус вида в Центральном Предкавказье определяется как малочисленный гнездящийся (Бичерев, Хохлов, 1985; Бичерев и др., 1990; Хохлов, Ильюх, 1997; Ильюх, Хохлов, 2006).

Серощекая поганка в гнездовой период отдает предпочтение мелким стоячим водоемам, со степенью зарастания 50-70%. Располагает гнезда в зарослях барьерного типа агрегированной структуры (сочетание участков густой жесткой надводной растительности и разреженных фрагментов зарослей, а также на участках открытых акваторий).

Основные места гнездования вида сосредоточены в северных и северо-восточных районах. Стабильными местами гнездования являются оз. Маныч и оз. Лысый Лиман. Здесь отмечается максимальная плотность гнездования серощекой поганки. В регионе серощекая поганка гнездится

только одиночными парами. Расстояние между ближайшими гнездами в пределах одного биотопа 70-100 м.

**Большая поганка.** Согласно литературным данным, с начала XX в. в Европе отмечалось увеличение популяции больших поганок, а также расширение ареала к северу, что связано с повсеместной эвтрофикацией водоемов, созданием нового типа гидрографической сети, охраной водно-болотных угодий. В Центральном Предкавказье на протяжении XIX-XX вв. большая поганка была обычным гнездящимся видом (Богданов, 1879; Радде, 1884; Мензбир, 1895; Сатунин, 1907; Бёме, 1935; Фёдоров, 1955; Резник, 1962; Бичерев, Хохлов, 1985).

В настоящее время большая поганка гнездится по всей территории Центрального Предкавказья на пресных гнездопригодных водоемах. Этот вид избирает крупные водохранилища, озера (площадью не менее 70 га), а также рыбоводные пруды (площадью не менее 15 га).

Большая поганка в гнездовое время занимает водоемы, имеющие обширные открытые акватории, заросли жесткой надводной растительности, со степенью зарастания 20-40%. Этому виду свойственно гнездиться по периметру в зарослях барьерного типа и в куртинах редкого тростника. В 13% случаев (n=35) гнезда располагались на границе зарослей макрофитов и открытой воды.

Во время исследований выявлены две гнездовые стратегии у большой поганки. Эта поганка гнездится как одиночно, так и образуя гнездовые поселения, где проявляет терпимое отношение к особям своего вида. Средняя гнездовая плотность на водохранилищах выше, чем на озерах и прудах. Для взлета большим поганкам необходим длинный разбег по воде. Поэтому представители вида нуждаются в обширных свободных акваториях.

Плотность групповых поселений в восточных районах составляет в среднем 4,0 гнезда/га зарослей (по трем поселениям, состоящих из 12, 6, 9 гнезд), в западных – 3,5 гнезда/га зарослей (по четырем поселениям, состоящих из 5, 7, 4, 8 гнезд). Расстояние между центрами ближайших гнезд в поселениях большой поганки в восточных районах составило 2,13 м (1,8-2,5 м), в западных – 3,53 (1,5-9,5 м). При одиночном гнездовании расстояние между соседними гнездами – 50-70 м.

В целом гнездовая плотность малой поганки на антропогенных водоемах выше, чем на природных. Плотность большой поганки в гнездовой период на естественных и природных водоемах принципиальных отличий не имеет.

В результате учетов, проведенных на прудах рыбхоза «Рассвет» Кочубеевского р-на, рыбоводных прудах окрестностей пос. Тоннельный и хут. Приозерный, выявлено 2 вида поганок: малая и большая.

Малая поганка обнаружена на рыборазводных прудах рыбхоза «Ставропольский». Здесь этот вид постоянно гнездится и зимует. Рыбхоз окрестностей пос. Тоннельный Кочубеевского р-на находился под наблюдением на протяжении двух лет. В первый год пруды не функционировали, из

них заполненными водой оставались только два. Оба водоема заросли макрофитами на 25-30%. В 2001 г. целенаправленного зарыбления не проводилось, и поганки в орнитофауне данного хозяйства отсутствовали. В 2002 г. к первой декаде марта были заполнены водой и зарыблены четыре пруда. Из них два пруда на 50% заросли макрофитами, в третьем полностью выкошены заросли жесткой надводной растительности, в четвертом зарыбленном пруду на 30% площади оставались заросли макрофитов. 10.03.2002 г. здесь были учтены первые две пары малых поганок, спустя 7 дней – пара больших поганок. На прудах рыбхоза «Рассвет» окрестностей г. Невинномысска и хут. Приозерный встречена только большая поганка. Средняя численность большой поганки на прудах рыбхозов различного типа представлена в таблице 3.

Таблица 3

**Средняя численность большой поганки (особей на один пруд)  
на прудах рыбхозов северо-западного Ставрополя**

Рыбоводные пруды	Начало репродуктивного периода			Выводковый период		
	ВП	НП	СП	ВП	НП	СП
Окр. г. Невинномысска	6,0	3,1	4,3	19,4	4,0	12,1
Пос. Тоннельный	2,0	0,0	2,0	5,0	0,0	5,0
Хут. Приозерный	4,5	0,0	4,5	24,0	2,0	14,0

Примечание: ВП – выростной пруд, НП – нагульный пруд, СП – в среднем на 1 пруд

Средняя численность малой поганки на рыбоводных прудах Изобильненского р-на отражена в таблице 4. Из результатов учетов, приведенных в данной таблице, следует, что в начале репродуктивного периода малая поганка во время кормления встречается как на выростных, так и на нагульных прудах. После вылупления птенцов поганки этого вида обитают исключительно на выростных прудах.

Таблица 4

**Средняя численность малой поганки (особей на один пруд)  
на прудах рыбхозов северо-западного Ставрополя**

Рыбоводные пруды	Начало репродуктивного периода			Выводковый период		
	ВП	НП	СП	ВП	НП	СП
С. Тищенское	3,2	2,5	2,7	5,1	0,0	5,1
С. Птичьё	4,0	2,0	2,8	7,6	0,0	5,2

Примечание: ВП – выростной пруд, НП – нагульный пруд, СП – в среднем на 1 пруд

Определение состояния зимующей популяции поганок и динамики ее численности в разные годы после антропогенных преобразований, связанных с обводнением региона во второй половине XX в., является важным элементом в изучении зимовок птиц-лимнофилов.

За период исследования с 1998 по 2002 гг. на зимовке в регионе выявлены 4 вида поганок: малая, черношейная, серощекая и большая.

Зимы 1998-1999, 1999-2000, 2000-2001 гг. выдались аномально теплыми и малоснежными. Согласно проведенным фенологическим наблюдениям, зима 2000-2001 гг. была особенно теплой. В середине января температура воздуха поднималась до +18°C. Большинство водоемов полностью были освобождены ото льда. Так, на оз. Кравцово лед оставался только в прибрежной полосе, шириной до 1,5 м и между разреженными зарослями макрофитов. Зима 2001-2002 гг., напротив, была морозной, температура воздуха достигала -25°C. В это время повсеместно в регионе наблюдался ледостав.

Согласно литературным данным, малая поганка на зимовке рассредоточивается в пределах границ гнездового ареала. У юго-западного побережья Каспийского моря зимует в большом числе, несколько меньше на Азовском и Черном морях (Строков, 1974). Малая поганка – редкий зимующий вид окрестностей Адлера (Тильба, 1990). В Ростовской области малая поганка – редкая зимующая птица (Белик, 1994), в окрестностях г. Краснодара малая и черношейная поганки обычны на зимовке (Динкевич и др., 2001). На Кубанском вдхр. и оз. Малое зимуют малая, черношейная, серощекая и большая поганки (Караваев, Хаджичиков, 1998), в Северной Осетии современный состав зимующих поганок: малая, черношейная, серощекая и большая (Комаров, 2003). Большая поганка зимует в Краснодарском крае (Брауде, 1990); в Терском р-не Кабардино-Балкарии – редкий зимующий вид (Эдиев, Хохлов, 1993).

Основные места зимовок малой поганки сосредоточены в северо-восточных районах региона исследования. Малая поганка зимует на системе водохранилищ р. Егорлык (Новотроицкое, Сенгилеевское, Егорлыкское), а также на зимовальных прудах рыбхоза у с. Тищенское. В теплые зимы 1999-2001 гг. вид зарегистрирован в течение всего периода на незамерзших стоячих водоемах, площадью не менее 20 га. В критические периоды во время похолоданий перемещается на незамерзающие участки дренажей, полыньи крупных озер и водохранилищ. Черношейная поганка нерегулярно учитывалась в период зимовок за время исследования. Встречается преимущественно в северных и северо-западных районах. Серощекая поганка отмечена на зимовках в северо-западных и юго-восточных районах. Большая поганка в зимний период концентрируется на водоемах р. Егорлык, зимовальных прудах рыбхозов Изобильненского и Кочубеевского р-нов.

Всем поганкам в теплые зимы свойственно более широкое распределение по водоемам региона. В эти периоды крупные виды могут занимать

водоемы, площадью не менее 250 га, независимо от характера зарастания. Малая поганка в первой декаде декабря 2000 г. встречалась даже на водоемах менее 1 га. Так, 3.12.2000 г. пара малых поганок кормилась на мелком водоеме площадью не более 0,5 га, расположенном вблизи автодороги г. Ставрополь – с. Надежда (водоем названия не имеет). Температура воздуха достигала +7°...+10°С, лед отсутствовал (Рязанова, 2002а). До повсеместного ледостава во второй декаде января 2002 г. большая поганка держалась на водоемах окрестностей г. Ставрополя (оз. Вшивое, Новомарьевский лиман, Танин пруд, Сенгилеевское и Новотроицкое вдхр.).

В период снижения температуры и замерзания мелких водоемов поганки концентрируются на незамерзающих водохранилищах. Зимовка у гидротехнических сооружений на незамерзающих водоемах свойственна поганкообразным на территории Латвии, Западной Украины, на Днепровских водохранилищах (Птицы СССР..., 1982), теплых водохранилищах-охладителях Бурштинской и Добротверской ГРЭС (Кучинська, 2000б). В Центральном Предкавказье – это Новотроицкое вдхр. площадью 1800 га, на котором построена самая крупная на Северном Кавказе тепловая ГРЭС с мощностью турбин 2,4 млн кВт. В любые зимы на этом водохранилище сохраняются незамерзающие акватории площадью 10-15 км<sup>2</sup>, так как вода используется для охлаждения турбин. На водохранилище зимуют все 4 вида поганок, но наиболее многочисленны малая и большая. Черношейную поганку регистрировали на Новотроицком вдхр. зимой 2001-2002 гг. в числе 6 особей вдоль зарослей макрофитов в восточной части акватории. Здесь размещаются и серощекие поганки. С ноября по декабрь 2001 г. они держались двумя семейными группами по 7 и 8 птиц по заводям (всего 15 особей). В январе семейные группы распались.

Из данных таблиц 5 и 6 видно, что наименьшая численность малой и большой поганок на водохранилище была зимой 2000-2001 гг. Это объясняется тем, что в условиях теплой зимы поганки распределились на близлежащих незамерзших водоемах.

Таблица 5

**Максимальная численность (особей) малой поганки на Новотроицком вдхр. в зимние периоды 1998-2002 гг.**

Декада	1998-1999 гг.	1999-2000 гг.	2000-2001 гг.	2001-2002 гг.
Ноябрь				
I	-	100	150	-
II	-	90	130	110
III	-	150	160	145

Декабрь				
I	-	220	175	-
II	-	100	200	-
III	280	220	190	350
Январь				
I	-	310	280	380
II	290	465	300	450
III	350	500	300	-
Февраль				
I	-	380	290	350
II	300	270	230	280
III	385	-	250	300

Таблица 6

**Максимальная численность (особей) большой поганки на Новотроицком вдхр. в зимние периоды 1998-2002 гг.**

Декада	1998-1999 гг.	1999-2000 гг.	2000-2002 гг.	2001-2002 гг.
Ноябрь				
I	-	330	640	-
II	-	640	770	650
III	-	720	520	700
Декабрь				
I	-	850	464	-
II	-	812	630	-
III	860	790	680	850
Январь				
I	-	810	720	850
II	870	860	810	880
III	830	800	780	-
Февраль				
I	-	725	650	830
II	680	640	750	680
III	580	-	755	650

Максимальная численность поганок на Новотроицком вдхр. приходится на январь, что связано с установлением низких температур в регионе и возможностью ледостава на мелких водоемах (рис. 2).



Рис. 2. Динамика средней численности поганок на Новотроицком вдхр. в течение зимовок 1998-2002 гг.

Следует отметить, что Новотроицкое вдхр. является местом гнездования малой и большой поганок. За указанный период исследования черношейная и серощекая поганки здесь на гнездовании не обнаружены. Численность зимующих и гнездящихся популяций поганок в пределах акватории вышеназванного водоема выше, чем только зимующих.

Кроме этого, большая и малая поганки зимуют на незамерзающих участках р. Егорлык и его притоках в Изобильненском, Труновском и Красногвардейском р-нах. Здесь держатся одиночные особи малой поганки. Благоприятным местом для зимовки большой поганки является пойма р. Кубань.

Учеты зимующих птиц-лимнофилов, проведенные совместно со Ставропольской краевой общественной организацией охотников и рыболовов в январе 2003 г., подтвердили факт зимовки большой поганки на р. Кубань и р. Егорлык. На оз. Маныч учтено около 20 особей, на незамерзающем участке р. Мокрый Карамык в Минераловодском р-не – 10 птиц. Единичные особи большой поганки держались в пойме р. Терек (ст-ца Галюгаевская – ст-ца Стодеревская) и на предгорных реках в районе КМВ (Хохлов и др., 2003).

Таким образом, в гнездовой период малая и большая поганки размещаются на водоемах антропогенного и природного происхождения рыбохозяйственного значения. Черношейная и серощекая поганки избирают преимущественно природные водоемы. Высокая гнездовая плотность малой поганки на искусственных водоемах, по сравнению с естественными, демонстрирует ее высокую приспособленность к трансформированным условиям. Широкое распространение на водоемах различного происхождения и высокая гнездовая плотность большой поганки позволяют считать ее эвритопным видом.

Зимовки поганок в Центральном Предкавказье носят пульсирующий характер в зависимости от хода зимы. Благодаря сохранению незамерзающих акваторий вблизи гидротехнических сооружений, водохранилища являются стацией переживания неблагоприятных условий в экстремальный период существования для многих лимнофилов.

#### 4.2. Биотопическое размещение в репродуктивный период

Местоположение гнезда – одна из характеристик, позволяющая описать нишу животного (Макфарленд, 1988). Характер распределения поганок на гнездовье в значительной степени зависит от колебаний гидрологического режима водоемов, в результате которых происходит изменение структуры зарослей прибрежных растений, сомкнутости, глубины и других свойств биотопа, вследствие этого – гнездопригодной площади (Гордиенко, 1984).

По сравнению с другими водными птицами поганки более ограничены в выборе мест гнездования из-за их морфо-физиологических особенностей как типично водных птиц, хорошо ныряющих и плавающих под водой, но с трудом передвигающихся по суше (Бородулина, 1963).

Одним из важных лимитирующих факторов является глубина водоема (Гордиенко, 1981б, 1984). Глубина воды в местах размещения гнезд поганок исследована на вышеперечисленных стационарах, а также на водохранилищах Волчьих ворота (окрестности с. Новоселицкое) и Красное (окрестности пос. Каскадный) (табл. 7). Малая и черношейная поганки располагают свои гнезда в основном на участках акватории глубиной до 1 м. Глубина воды в местах размещения гнезд серошекой и большой поганок превышает метровую отметку.

Таблица 7

**Глубина воды (м) в местах размещения гнезд поганок  
в Центральном Предкавказье**

Виды птиц	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка	35	0,2-0,8	0,58±0,03	0,18	28,86
Черношейная поганка	22	0,2-1,0	0,84±0,04	0,19	22,61
Серошекая поганка	17	0,7-1,8	1,40±0,06	0,24	17,14
Большая поганка	254	0,5-2,0	1,28±0,02	0,37	28,90

Наибольший разброс значений глубины воды в местах размещения гнезд характерен большой и серошекой поганкам, наименьший – малой поганке. Глубины свыше 2,0 м предпочитают только большие поганки (гнездовые находки на Новотроицком, Чограйском вдхр., оз. Кравцово). На глубинах от 0,6 м до 1,0 м строить гнезда могут все четыре вида поганок, следовательно, в этой зоне может возникнуть конкуренция при размещении двух и более видов в пределах одной акватории.

Высокая степень различий между глубинами в местах размещения гнезд у малой и серошекой ( $t=12,23$ ,  $P<0,001$ ), черношейной и большой ( $t=10,47$ ,  $P<0,001$ ), малой и большой ( $t=19,44$ ,  $P<0,001$ ) малой и черношейной ( $t=5,20$ ,  $P<0,001$ ), черношейной и серошекой ( $t=7,77$ ,  $P<0,001$ ), свидетельствует о низкой конкуренции за этот ресурс. Незначительная конкуренция за места гнездования существует между серошекой и большой ( $t=1,90$ ,  $P>0,05$ ) поганками.

Характер размещения поганок в гнездовых станциях зависит также от степени плотности надводной растительности. Для малой и серошекой поганок заросли – это место токования. Для всех видов заросли выполняют защитную функцию в период инкубации яиц. В Центральном Предкавказье черношейная и большая поганки размещают свои гнезда на участках с невысокой степенью сомкнутости стеблей макрофитов, тогда как малая и серошекая поганки, напротив, предпочитают густые заросли. Наибольший консерватизм в выборе зарослей проявляет серошекая поганка, на практически открытых акваториях строят гнезда черношейная и большая поганки (рис. 3).

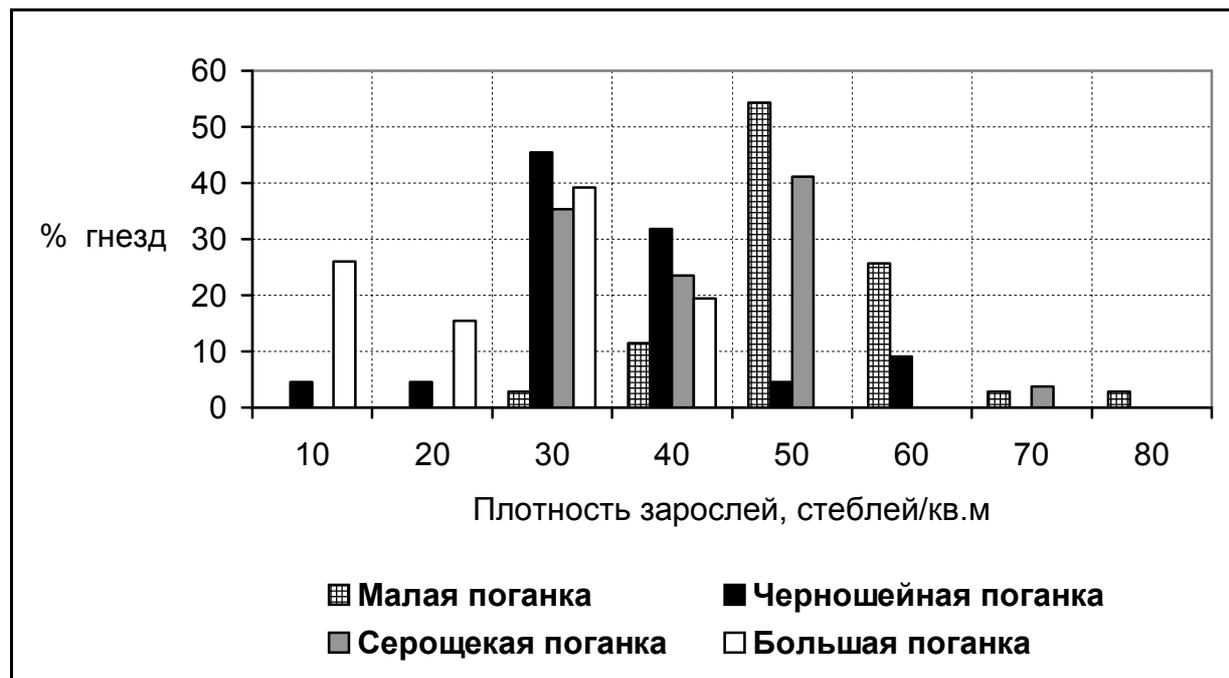


Рис. 3. Размещение гнезд поганок в зависимости от степени плотности зарослей жесткой надводной растительности в Центральном Предкавказье

Данные рисунка 3 свидетельствуют о том, что изучаемые виды поганок используют для размещения гнезд заросли различной густоты. Однако заросли с густотой зарастания 20-40 стеблей/м<sup>2</sup> востребованы всеми четырьмя видами. В этом диапазоне степени сомкнутости стеблей макрофитов большинство гнезд строят черношейные и большие поганки. Основной процент гнезд серошекой и, в особенности, малой поганок находятся вне этой зоны. По мере увеличения густоты зарослей уменьшается число построенных в них гнезд поганок. Несмотря на то, что заросли с высокой степенью сомкнутости стеблей обладают повышенными защитными качествами, густые заросли создают препятствия для передвижения самим птицам. В выборе зарослей для постройки гнезда различия достоверны во всех случаях: между малой и черношейной ( $t=2,76$ ,  $P<0,01$ ), малой и серошекой ( $t=3,03$ ,  $P<0,01$ ), малой и большой ( $t=15,14$ ,  $P<0,001$ ), черношейной и серошекой ( $t=2,12$ ,  $P<0,05$ ), черношейной и большой поганками ( $t=4,24$ ,  $P<0,001$ ), серошекой и большой ( $t=6,38$ ,  $P<0,001$ ) поганками. За этот ресурс конкуренции не выявлено (табл. 8).

Таблица 8

**Сомкнутость стеблей макрофитов (стеблей/м<sup>2</sup>) в местах размещения гнезд поганок в Центральном Предкавказье**

Виды птиц	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка	35	30-80	52,28±1,54	9,10	17,40
Черношейная поганка	22	10-60	35,45±2,30	11,43	32,24
Сороцкая поганка	17	30-70	42,94±2,67	11,04	25,71
Большая поганка	154	10-40	24,87±0,96	10,55	42,42

Важной характеристикой размещения гнезд поганок является расстояние до свободных от зарослей участков воды (рис. 4, табл. 9).

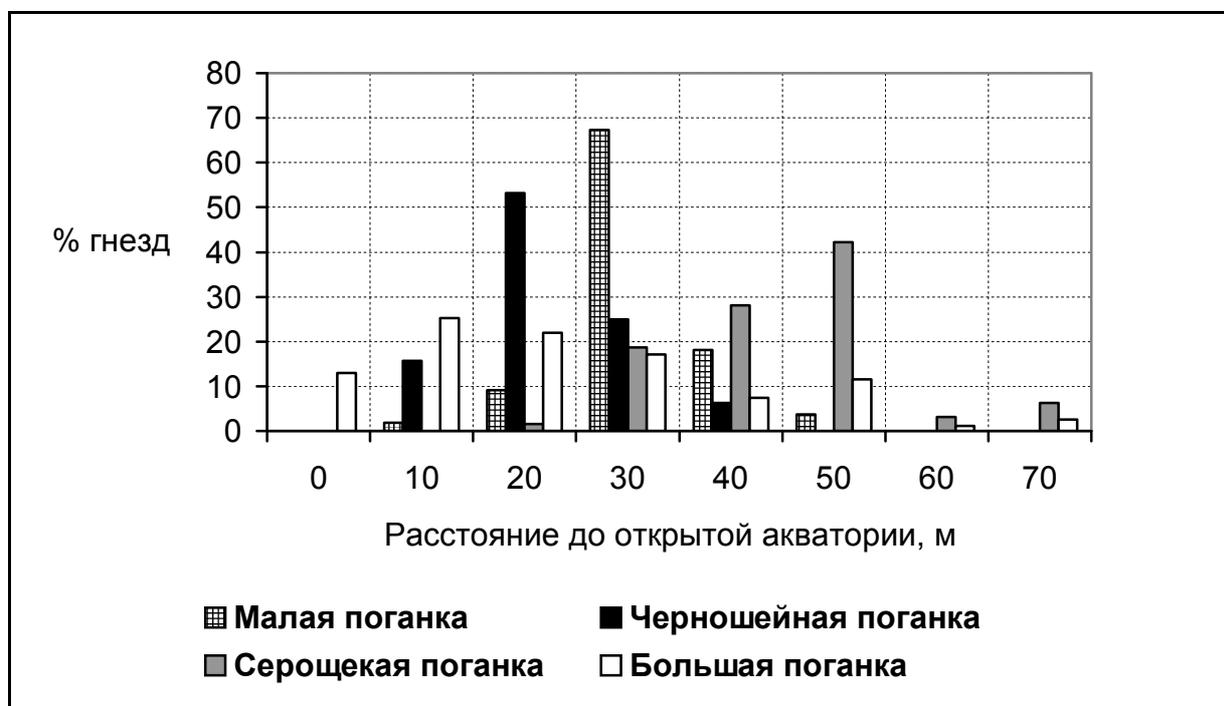


Рис. 4. Размещение гнезд поганок до открытых акваторий в зарослях макрофитов на водоемах Центрального Предкавказья

Таблица 9

**Расстояние между гнездами поганок и открытой акваторией (м) в Центральном Предкавказье**

Виды птиц	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка	35	10-50	30,85±1,18	7,01	22,74
Черношейная поганка	22	10-40	22,27±1,60	7,51	33,75
Сороцкая поганка	17	20-70	44,70±2,85	11,78	26,37
Большая поганка	154	10-40	25,22±0,87	10,79	42,78

Наибольшая потребность в открытых акваториях прослеживается у большой поганки. Только этот вид размещает свои гнезда на границе зарослей макрофитов. Для других видов поганок в целом характерно удаление в глубь зарослей в ряду черношейная – малая – серощекая поганки. Относительно равномерное заселение зарослей, в различной степени удаленных от открытой акватории, свидетельствует о высокой пластичности большой поганки в выборе места размещения гнезд.

Можно предположить, что при нахождении двух и более видов поганок в пределах одного гнездового биотопа возможна конкуренция за пространственные ресурсы. Наиболее острая конкуренция возможна на участке зарослей, удаленном на 10-40 м от открытой воды, с глубиной до дна водоема 0,6-1,0 м и сомкнутостью 20-40 стеблей/м<sup>2</sup>, поскольку в этих условиях могут строить гнезда все четыре вида поганок.

Статистический анализ показал, что различия достоверны в высокой степени между малой и черношейной ( $t=4,33$ ,  $P<0,001$ ), малой и серощекой ( $t=4,49$ ,  $P<0,001$ ), малой и большой ( $t=3,19$ ,  $P<0,01$ ), черношейной и серощекой ( $t=6,88$ ,  $P<0,001$ ), серощекой и большой ( $t=6,20$ ,  $P<0,001$ ) поганками в выборе мест, удаленных от открытой акватории. За этот ресурс конкуренция возможна лишь между черношейной и большой поганками, так как различия достоверны ( $t=1,42$ ,  $P>0,05$ ).

За период исследований на большинстве водоемов в гнездовой период нами регистрировались в пределах одного биотопа не более двух видов поганок. Наиболее часто встречались сочетания: малая и большая поганка на западе региона (Новотроицкое, Егорлыкское, Буферное вдхр., рыбоводные пруды у с. Тищенское и пос. Тоннельный, Новомарьевский лиман, Танин пруд до 2001 г.), серощекая и большая поганки на востоке (оз. Маныч, оз. Лысый Лиман). Совместное обитание черношейной и большой поганок наблюдалось в случае снижения гнездовой плотности последней. Эти виды нуждаются в участках, равноудаленных от открытых акваторий.

Избирательность зарослей макрофитов для постройки гнезда служит изолирующим механизмом. Это обеспечивает совместное гнездование малой и большой поганок на рыбоводных прудах пос. Тоннельный, с. Тищенское, водохранилищах р. Егорлык, Танином пруду (до 2001 г.). У этих двух видов различные требования к густоте зарослей, глубине водоема, расстоянию до незаросших акваторий в месте расположения гнезда, а также разные сроки размножения. Совместное гнездование серощекой и большой поганок, несмотря на сходные сроки размножения, достигается путем строительства гнезд в зарослях различной структуры.

Таким образом, глубина водоема является фактором расхождения экологических ниш между поганками в Центральном Предкавказье. Возможна небольшая конкуренция между серошекой и большой поганками. Плотность стеблей макрофитов также является условием расхождения ниш для всех поганок региона. Разнокачественность зарослей можно считать фактором сегрегации систематически близких видов поганок. Равноудаленные места для постройки гнезд избирают только черношейная и большая поганки. Конкуренционные взаимоотношения за пространственные ресурсы имеют место только между большой и серошекой и черношейной и большой поганками.

### 4.3. Биотопическое размещение в зимний период

Для изучения размещения поганок в зимний период в качестве модельного водоема выбрано Новотроицкое вдхр. На протяжении всего зимнего периода оно не замерзает.

Выявлены следующие особенности размещения поганок. Распределение поганок по акватории зависит от погодных условий. Концентрация поганок в дневные часы наблюдается со стороны пос. Солнечнодольска и Ставропольской ГРЭС (рис. 5). Вероятно, это связано с тем, что температура воды в этих частях акватории выше, за счет теплообмена с турбинами ГРЭС и тепловой энергии поселка. В ветреную погоду птицы концентрируются по заводям и в зарослях макрофитов с подветренной стороны. Большие поганки при этом, как правило, держатся рассредоточено на расстоянии около 70 м друг от друга и в 50 м от берега, малые поганки – в 30 м от берега в безветренную погоду и в 100-150 м в условиях высокой волны (Рязанова, 2001). Такое перемещение малых поганок объясняется тем, что благодаря своим мелким размерам и небольшой массе тела (масса самца – 180, 210 г, самки – 216 г) им трудно преодолевать прибрежные течения и волнобой. По этим же причинам кормовые объекты малых поганок перемещаются на большие глубины.

Пространственное разграничение акватории Новотроицкого вдхр. малой и большой поганками во время кормления на зимовке косвенно свидетельствует о расхождении трофических ниш этих двух видов. Это обстоятельство позволяет им успешно зимовать в пределах одного кормового водоема. Высокая численность большой и в особенности малой поганки является следствием снижения остроты межвидовой конкуренции.

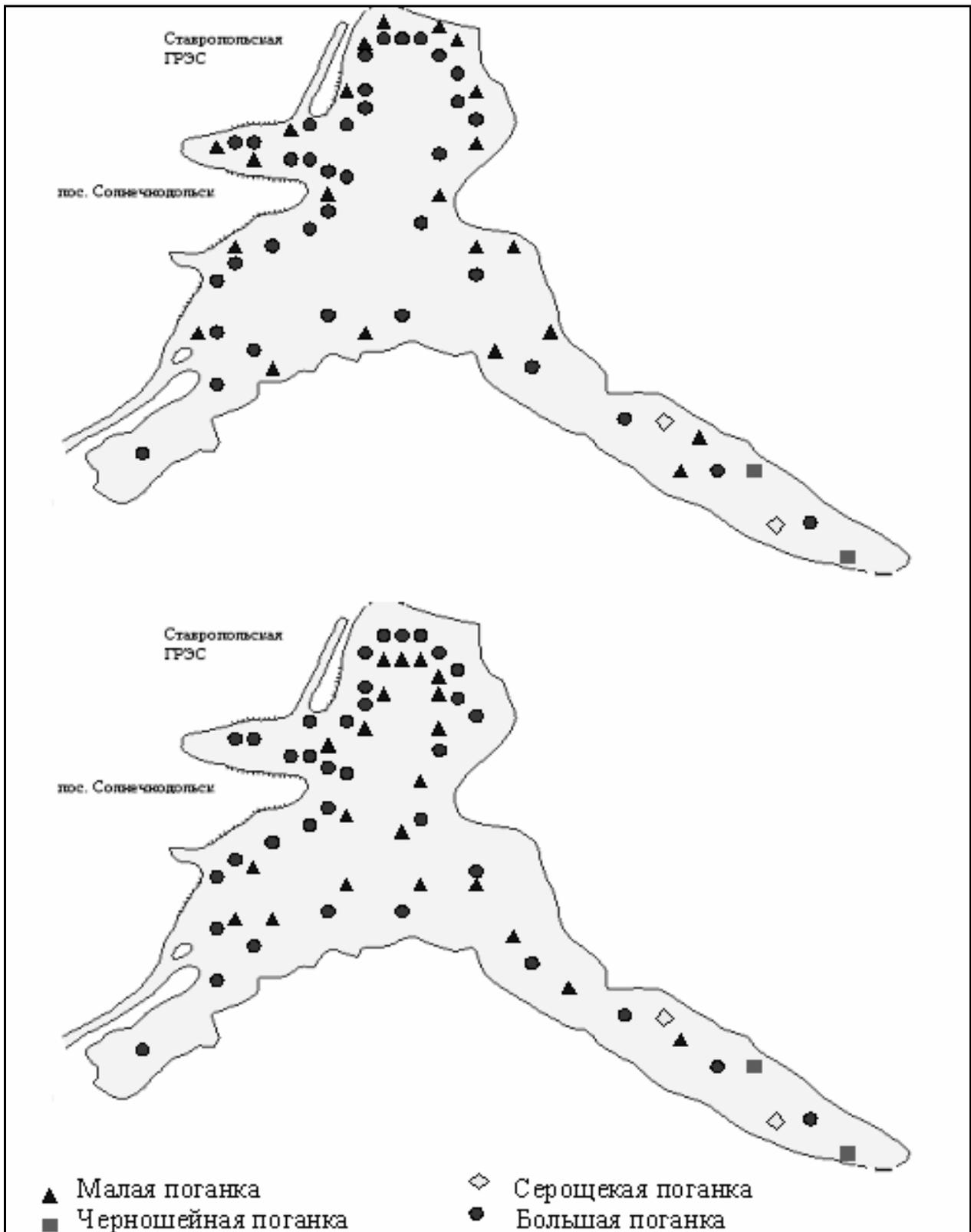


Рис. 5. Схема размещения поганок на зимовке на акватории Новотроицкого вдхр. (вверху – при отсутствии ветра и волны; внизу – в условиях ветра и высокой волны)

## Глава 5. ФЕНОЛОГИЯ ГОДОВОГО ЦИКЛА

Сроки наступления фенологических явлений в течение года для разных видов поганок в Центральном Предкавказье имеют индивидуальные особенности (рис. 6).

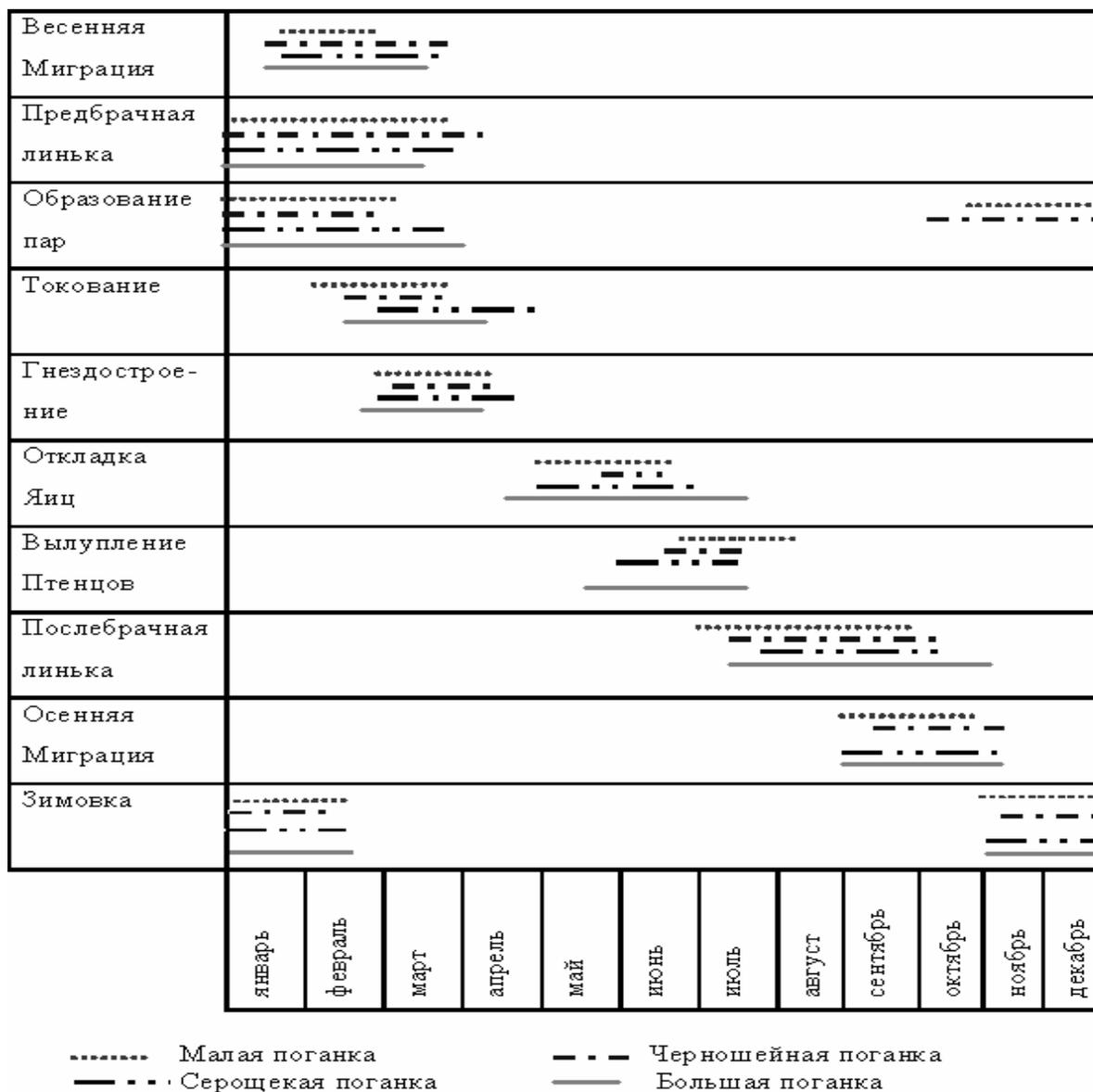


Рис. 6. Фенология годового цикла поганок в Центральном Предкавказье (1998-2002 гг.)

Поганкам в регионе свойственна частичная весенняя миграция. Мигрирующие малые поганки появляются в третьей декаде марта – первых числах апреля. Отлет черношейных поганок с мест зимовок идет с конца февраля. Миграция может продолжаться до конца апреля. Серощекая поганка прилетает в восточные районы в середине марта. Массовый прилет больших поганок отмечается в течение всего марта, размещение по гнез-

довьям длится до середины апреля. На рыбоводных прудах поганки появляются в среднем на неделю раньше, чем на водоемах естественного происхождения. Для всех видов поганок характерно размещение по гнездовым станциям в среднем на 10 дней позже прилета. Обязательным условием прилета поганок является полное освобождение водоемов ото льда. В это время происходит устойчивый переход температуры воздуха через 0°C.

У малой поганки частичная предбрачная линька происходит с января до середины марта. К первой декаде марта 90% птиц зимующей популяции приобретают брачный наряд. Черношейные поганки перелинивают до середины апреля. Самая ранняя встреча серошекой поганки в брачном оперении зафиксирована 15.02.2000 г. К третьей декаде марта серошекие поганки полностью завершают предбрачную линьку. Частичная предбрачная линька большой поганки начинается в период зимовок и завершается к середине марта. Наиболее ранняя встреча большой поганки в брачном оперении зарегистрирована нами 7.02.2000 г. на Новотроицком вдхр.

Для всех видов поганок характерно образование пар на зимовках. Во второй декаде января третья часть зимующей популяции малых поганок держится парами, 100% пар образуется к началу февраля. Во второй декаде ноября 2000 г. и 2001 г. около 10% малых поганок на Новотроицком вдхр. держались парами. В третьей декаде января черношейные поганки держатся парами. Сроки формирования пар серошекой и большой поганками сходны. В третьей декаде января четко обособленные пары встречаются в 50% случаев. К середине февраля процесс образования пар у зимующих птиц завершается. Отдельные особи больших поганок образуют пары после прилета (Рязанова, 2002д). Для всех поганок не исключена перекombинация части пар во время весеннего пролета.

Поганкам свойственно токование и гнездостроение непосредственно на месте гнездования. В гнездовых станциях брачные игры малой поганки происходят со второй декады апреля до конца мая. Основная масса токующих пар черношейных поганок встречается со второй половины апреля до конца мая. У серошекой поганки явления брачного поведения приурочены к первой декаде апреля, но могут продолжаться и до третьей декады мая. Большая поганка приступает к токованию раньше других видов. Пик брачных церемоний приходится на конец марта – первую половину апреля. В третьей декаде апреля число токующих пар уменьшается вдвое. Самая ранняя дата токования большой поганки – 17.03.2000 г.

Процесс гнездостроения у поганок перекрывается во времени с токованием. Первичные гнездовые площадки поганки строят в период брачных игр и используют их для спаривания и отдыха. Истинные гнезда на основе первичных площадок малые поганки достраивают за 3-4 суток, серошекие и большие поганки – за 5 суток. Массовое строительство гнезд малой поганкой производится с третьей декады апреля до первой декады июня, черношейной – в течение мая. Гнездостроение у серошекой поганки начинается в первой декаде апреля и длится до конца мая. Большая поганка

приступает к сооружению первичных гнезд в первых числах апреля, т.е. в разгар токования. Настоящие гнезда большие поганки сооружают не более чем за 48 ч до начала откладки яиц (Рязанова, 2002д).

В исследуемом регионе у малой поганки откладка яиц начинается в последних числах апреля – первой декаде мая. Массовая откладка яиц происходит во вторую-третью декады мая. Поздние кладки зарегистрированы в конце июня. Массовая откладка яиц черношейной поганкой происходит в конце мая – первой половине июня. Сроки массовой откладки яиц у серощекой поганки происходит в первые две декады мая. Поздние кладки встречаются до первой декады июля. Ранние кладки большой поганки относятся к первой декаде апреля, преимущественно в юго-западных районах Центрального Предкавказья. Наиболее ранние полные кладки большой поганки регистрировали 3 и 5.04.2001 г. на рыбоводных прудах Кочубеевского р-на Ставропольского края. Сроки массовой откладки яиц большой поганки – третья декада апреля – первая половина мая. Поздние кладки встречаются до конца июня. В северо-восточных районах сроки массовой откладки яиц у большой поганки смещены на вторую-третью декады мая, то есть позднее на 7-10 дней.

Растянность яйцекладки у поганок может быть обусловлена следующими причинами. Во-первых, поздними сроками откладки яиц у птиц второго года жизни. Во-вторых, ранним гнездованием зимующих особей по сравнению с прилетевшими. В-третьих, воздействием лимитирующих факторов: нестабильность гидрологического режима водоемов, пресс хищничества, рекреационная нагрузка на гнездовых биотопах.

Периоды откладки яиц и вылупления птенцов поганок перекрываются во времени. Одновременно встречаются свежие кладки и пуховые птенцы. Первые выводки малой поганки зарегистрированы в начале третьей декады мая. Наиболее ранние встречи пуховых птенцов наблюдали на прудах рыбхоза у с. Тищенское Изобильненского р-на Ставропольского края 22.05.2001 г. Массовое вылупление птенцов малой поганки происходит во второй-третьей декадах июня (Рязанова, 2002д). Вылупление птенцов черношейной поганки начинается в десятых числах июня. Пуховики серощекой поганки появляются с конца мая до первой декады июля, поздние выводки отмечены в первых числах августа (возможно, из повторных кладок). Вылупление птенцов из ранних кладок большой поганки начинается в первых числах мая. Сроки массового вылупления птенцов большой поганки растянуты со второй декады мая до третьей декады июня.

Послебрачная линька начинается в период гнездования и во времени частично перекрывается с массовым вылуплением птенцов. У малой поганки полная послебрачная линька завершается в третьей декаде сентября. У серощекой поганки полная линька взрослых особей в зимний наряд происходит со второй половины июля до второй половины октября. Линька большой поганки из брачного наряда в зимний начинается в первых числах июня. Так, у 8% самцов больших поганок, добытых при отстреле

рыбоядных птиц на рыбоводных прудах у с. Тищенское 22-25.05.2001 г., контурное оперение имело 30% износа. Линные скопления из 10-12 особей больших поганок регулярно наблюдались на акваториях Новотроицкого, Егорлыкского и Чограйского вдхр. во второй и третьей декадах июля. Большие и малые поганки на водоемах в северо-западном районе региона исследования в период линьки образуют смешанные группировки. Полностью зимний наряд большие поганки приобретают к началу октября.

Отлет малой поганки начинается в третьей декаде августа. К первым числам октября завершается объединение зимующей популяции. В конце августа – начале сентября, то есть после подъема молодых особей на крыло, отлетают взрослые серощекие поганки. Молодые птицы встречаются на открытых акваториях до конца октября. В первой половине ноября обособляется зимующая популяция. Осенняя миграция черношейной поганки длится со второй половины сентября до середины ноября. Большие поганки покидают гнездовые станции во второй декаде августа. Отлет длится с конца октября до первой половины ноября, в зависимости от погодных условий.

Осенняя миграция поганкообразных в Центральном Предкавказье продолжается 2,5-3 месяца, вплоть до ледостава. Продолжительность зимнего периода составляет около 4 месяцев (Рязанова, 2002д).

Исходя из литературных данных и результатов проведенных исследований, видно, что во всех частях ареала прилет поганок происходит после полного освобождения водоемов ото льда (Страутман, 1963; Смогоржевский, 1979; Гордиенко, 1981; Кучинська, 2000а). Сроки массового весеннего пролета и начала откладки яиц поганками в Центральном Предкавказье совпадают с таковыми в Западном Предкавказье (Олейников, 1973), в среднем на неделю раньше, чем в западной Украине (Кучинская, 2000б) и в дельте Волги (Маркузе, 1965), на 2 недели раньше, чем в Северном Казахстане (Гордиенко, 1981б).

К рано гнездящимся видам относятся большая и серощекая поганки. Позднее гнездование свойственно малой и черношейной поганкам.

С целью выявления соответствия сезонных аспектов жизни поганок общему ходу фенологических явлений проведены наблюдения в районе стационаров. Основная масса осадков в виде ливневых дождей с градом за период исследования выпадала в юго-западной и центральной частях региона в третьей декаде мая – первой половине июня. Осадки вызывают увеличение уровня воды в водоемах, что способствует затоплению гнезд поганок. Перед волной уязвимы в большей степени гнезда поганок, гнездящихся в разреженных зарослях. По нашим наблюдениям, за временной интервал с начала оттаивания водоемов до периода дождей вывести птенцов успевает только большая поганка. Поэтому этот вид за счет ранних сроков гнездования имеет преимущество перед другими видами.

Начало токования у большой и серощекой поганок, как рано гнездящихся птиц, напрямую связано с полным освобождением ото льда участков между зарослями макрофитов. Это связано с тем, что для строительства первичных

гнездовых площадок для спаривания необходим доступ к строительному материалу, а именно к прошлогодним тростниково-рогозовым зарослям.

Поскольку образование пар на зимовках установлено в ходе исследований для всех видов поганок, то в целом временной интервал с момента появления элементов знакомства до предъявления сложного комплекса брачных церемоний, завершающихся спариванием, весьма продолжителен. Общая продолжительность формирования у малой и черношейной поганок составляет 5 месяцев, у серошекой – 3 месяца, у большой – 3 месяца. В этой связи процесс объединения пар у рано гнездящихся видов поганок значительно короче, чем у гнездящихся позднее.

Пуховые птенцы у поганок региона встречаются на протяжении различных интервалов времени. У малой поганки этот период составляет 1,5 месяца, у черношейной – 0,5 месяца, у серошекой – 2 месяца, у большой 3,5 месяца. Учитывая, что только после 7-8 недельного возраста птенцы поганок становятся самостоятельными, можно предположить, что второй репродуктивный цикл возможен только у большой поганки. Наиболее поздняя встреча двух семей больших поганок с выводками из 2 и 3 птенцов зарегистрирована нами 16-18.08.2000 г. на Новотроицком вдхр. При этом наложения одного репродуктивного цикла на другой не отмечено.

В разные годы, в зависимости от погодных условий, сроки наступления различных этапов годового цикла у поганок в условиях Центрального Предкавказья подвержены вариациям. Стационарные исследования в западной части региона показали, что в 2000 г. и 2002 г. массовая откладка яиц у малой поганки приходилась на период с 5.05 по 20.05, а вылупление птенцов началось с 5-7.06. В 2001 г. массовая откладка яиц у этого вида была смещена на неделю позже, с 13.05 по 28.05. И в связи с похолоданием в первых числах июня вылупление птенцов началось после 20.06. У большой поганки в западных районах массовая откладка яиц началась в промежуток между 20.04 и 25.04. На неделю раньше к яйцекладке большие поганки приступили в 2001 г. (15.05) и в 2002 г. (13.05). Первыми завершили кладки пары, гнезда которых располагались на границе зарослей макрофитов или практически открыто (оз. Кравцово, Новомарьевский лиман, Буферное вдхр.). В восточных районах гнездование этого вида начинается на неделю позже, чем в западных. По данным 2001 г., массовая откладка яиц у большой поганки в устье р. Дунды и оз. Лысый Лиман началась в промежуток между 20.05 и 25.05. В 2002 г. на оз. Лысый Лиман и Чограйском вдхр. – между 20.05 и 28.05. В это время у серошекой поганки при совместном гнездовании с большой поганкой начинается вылупление птенцов из ранних кладок.

Между гнездящимися группировками большой поганки на западе и востоке региона наблюдается расхождение в сроках гнездования. Гнездование вида в юго-западных районах Центрального Предкавказья (на рыбноводных прудах окрестностей г. Невинномыска) происходит на 7-10 дней

раньше, чем в северо-восточных (устье р. Дунды, Чограйское вдхр.). Сдвиг начала размножения вида на востоке на поздние сроки обусловлено совместным гнездованием с серошекой поганкой, которая приступает к откладке яиц раньше. Таким образом, между двумя близкими видами снижается конкуренция за места гнездования и кормовую базу. Поскольку большая поганка более пластична в выборе гнездового участка, то более раннее размещение серошекой поганки по гнездовым станциям дает ей преимущество в выборе места для размещения гнезда, как более стенотопному виду.

Сходные требования к качеству гнездового участка наблюдаются у черношейной и большой поганок. Черношейная поганка приступает к размножению, когда гнездопригодные биотопы заняты семьями больших поганок с выводками, впервые гнездящимися и потерявшими первые кладки парами. Успех размножения черношейной поганки зависит от времени совпадения периода обильных осадков с началом гнездования. Ливневые дожди с градом являются причиной затопления и разрушения гнезд черношейной поганки. Поэтому продолжительность репродуктивного периода вида невелика и ограничивается воздействием климатических условий и конкурентных взаимоотношений близкородственных видов.

Совместное гнездование всех четырех видов поганок на обследованных водоемах не наблюдали. Можно говорить о том, что расхождение в сроках гнездования у четырех видов поганок в условиях Центрального Предкавказья не является эффективным изолирующим механизмом, обеспечивающим разделение трофических и пространственных ресурсов в пределах одного гнездопригодного водоема. Однако здесь имеет место симбиотопия пар видов (малой и большой, серошекой и большой поганок).

Нами выявлено, что на рыбоводных прудах начало размножения зависит от сроков зарыбления мальком. В 2000 г. в рыбхозе окрестностей хут. Приозерный пруды были зарыблены только в июне, поэтому гнездование здесь большой и малой поганок началось позднее. Из этого следует, что обеспеченность кормовой базы влияет на сроки эксплуатации гнездопригодных водоемов.

Фенология годового цикла поганок в условиях Центрального Предкавказья имеет наибольшее сходство между малой и черношейной и между серошекой и большой поганками. Сроки наступления репродуктивных циклов у поганок зависят от действия комплекса абиотических (ледостав, температура воздуха и воды, осадки), биотических (кормовая база, межвидовые взаимоотношения поганок) и антропогенных, действующих косвенно (зарыбление прудов) факторов. Способность большой поганки к изменению сроков размножения в зависимости от действия экологических факторов свидетельствует о ее высокой экологической пластичности по сравнению с другими видами поганок региона. Это обуславливает преимущество большой поганки в межвидовой конкуренции.

## Глава 6. ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

### 6.1. Характеристика гнезд

Согласно классификации гнезд по характеру конструкции и по месту положения, изложенной А.В. Михеевым (1995), гнезда поганок относятся к типу плавучих гнезд с искусственным дном и низкими рыхлыми стенками, построенными самой птицей. Для всех четырех видов поганок характерно строительство гнезд обоими партнерами.

На основе первичных гнездовых площадок все поганки достраивают истинные гнезда. Плавающие островки из макрофитов на водоемах Центрального Предкавказья (оз. Кравцово, плавни в месте впадения р. Калаус в Чограйское вдхр.) поганки используют в качестве опоры для гнезда. По данным Н.С. Гордиенко (1988), черношейные поганки в Северном Казахстане могут токовать и спариваться вне гнездовых водоемов, поэтому сразу строят жилые гнезда. В регионе исследования в местах поселений черношейных и больших поганок рядом с жилыми гнездами первичные гнездовые площадки не обнаружены. Однако в пределах границ токовых участков при одиночном гнездовании больших поганок на водохранилищах р. Егорлык ( $n=2$ ), Танином пруду ( $n=5$ ), р. Малая Кугульта ( $n=2$ ) обнаружены первичные гнездовые площадки. Следует заметить, что рядом находились истинные жилые гнезда с кладками.

Сбор строительного материала особи всех 4 видов осуществляют вблизи гнезда в радиусе от 3 до 25 м. Для серошекой и большой поганок это расстояние в среднем 10-15 м. Во время сбора материала под водой поганки ныряют по очереди, один из партнеров остается на поверхности воды с целью охраны гнезда. По результатам наблюдений Н.С. Гордиенко (1988), в Северном Казахстане частота сбора материала большими поганками составляет 10 раз за 30 мин. По нашим наблюдениям, сбор материала парой происходит со средней частотой 15,3 (6-34) раза в час ( $n=23$ ). Если в изъятом пучке водорослей находятся кормовые объекты, то поганки склеивают их, предварительно положив материал на воду. Затем птица собирает водоросли с поверхности воды и относит на гнездо.

Размеры гнезд поганок Центрального Предкавказья представлены в таблице 10. Из приведенных данных видно, что глубина лотка меньше высоты надводной части гнезда, разница достоверна для большинства видов (малой поганки –  $t=4,64$ ,  $P<0,001$ ; серошекой –  $t=7,04$ ,  $P<0,001$ ; большой –  $t=22,37$ ,  $P<0,001$ ), кроме черношейной ( $t=1,85$ ,  $P>0,05$ ), где различия недостоверны. Во время отсутствия насиживающей птицы дно лотка и соответственно кладка находятся выше уровня воды. Однако при обследовании гнезд во всех случаях лоток был мокрым. Вода просачивается сквозь рыхло уложенный гнездовой материал во время насиживания, когда гнездо

частично погружается в воду под тяжестью птицы. Гнезда черношейной поганки отличаются плоским лотком.

Таблица 10

### Размеры гнезд (см) поганок в Центральном Предкавказье

Параметры	n	Lim	M±m	σ	CV, %
<b>Малая поганка</b>					
Диаметр лотка	35	6-10	7,25±0,13	0,75	10,29
Глубина лотка	35	2-3,5	2,63±0,07	0,42	16,13
Высота надводной части гнезда	35	2,5-4,5	3,09±0,07	0,43	13,77
Диаметр гнезда на уровне воды	35	18-25	20,14±0,24	1,44	7,16
Высота гнезда	35	17-33	23,62±1,18	7,03	29,79
<b>Черношейная поганка</b>					
Диаметр лотка	22	7-15	10,53±0,23	1,10	10,41
Глубина лотка	22	2-5	3,19±0,13	0,62	19,54
Высота надводной части гнезда	22	2,5-5	3,53±0,13	0,62	17,69
Диаметр гнезда на уровне воды	22	22-30	25,95±0,45	2,11	8,13
Высота гнезда	22	20-42	33,30±0,96	4,52	13,57
<b>Серощекая поганка</b>					
Диаметр лотка	17	8-19,5	11,70±0,47	1,94	16,56
Глубина лотка	17	2,8-5	3,51±0,13	0,55	15,62
Высота надводной части гнезда	17	3-8,5	6,14±0,35	1,44	23,48
Диаметр гнезда на уровне воды	17	30-45	36,70±0,92	3,83	10,44
Высота гнезда	17	40-95	70,43±4,02	16,61	23,59
<b>Большая поганка</b>					
Диаметр лотка	178	11-22	14,88±0,20	2,66	17,94
Глубина лотка	178	2,5-4,5	3,63±0,04	0,52	14,60
Высота надводной части гнезда	178	3,5-9	6,04±0,10	1,40	23,24
Диаметр гнезда на уровне воды	178	32-45	38,06±0,42	5,65	14,85
Высота гнезда	156	50-115	83,21±1,49	17,78	21,48

Высота надводной части гнезда подвержена наибольшей вариации у серощекой и большой поганок. Возможно, это вызвано тем, что в ходе насиживания гнезда крупных видов поганок постепенно погружаются в воду. Сами гнезда и птицы крупнее и соответственно тяжелее. Также это явление можно объяснить характером крепления гнезд. Большинство гнезд серощекой и большой поганок не имеют опоры, а гнезда черношейной и малой поганок часто опираются на плоскость (табл. 11).

Таблица 11

## Способы крепления гнезд поганок в Центральном Предкавказье

Способ крепления	Малая поганка		Черношейная поганка		Серощекая поганка		Большая поганка	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Истинно плавучее	-	-	1	4,55	-	-	-	-
Закреплено среди стеблей	8	22,86	10	45,45	11	64,71	96	53,93
Опираются на дно	23	65,71	11	50,00	4	23,53	36	20,03
На сплавинах	3	8,57	-	-	1	5,88	41	20,22
Отмерш. корневище тростника	-	-	-	-	1	5,88	2	1,13
Заломы тростника	1	2,86	-	-	-	-	3	1,69
Всего	35	100,00	22	100,00	17	100,00	178	100,00

Истинные плавучие гнезда у поганок Центрального Предкавказья крайне редки. На ранних этапах насиживания все гнезда закреплены. Отрыв гнезда происходит позднее в результате действия ветра и волнобоя.

В литературе описаны нестандартно укрепленные гнезда поганок. Так, обнаружено гнездо черношейной поганки на стволе упавшего в воду дерева (Мензбир, 1885). В западном Предкавказье большие поганки в качестве основы для гнезда используют кочки, кормовые столики ондатры (Олейников и др., 1973), на Амударье – наносы плавучих стеблей тростника (Кентегулов, 1970; Аксимурастов, 1979). В Западной Украине большие поганки устраивают гнезда на затопленных кустах вербы (Когут, 1998). В Центральном Предкавказье такими случаями можно считать гнезда на сплавинах, полузатопленном отмершем корневище и заломах тростника. В местах деятельности ондатры (ООПТ «Кравцово озеро») большие поганки строят гнезда вблизи кормовых столиков. При этом птицы используют в качестве строительного материала массивные стебли, сломленные ондатрой.

Согласно литературным данным, по характеру гнездового материала выделяют 2 типа гнезд больших поганок: 1) построенные из гниющего материала (обычный тип); 2) из свежих частей растений (Hanzak, 1952; Melde, 1973; Гордиенко, 1988; Когут, 1999в).

В исследуемом регионе большие поганки в основном строят гнезда обычного типа, то есть состоящие из гниющего материала. Однако в апреле 2002 г. обнаружены гнезда с признаками второго типа. В первом надводном ярусе наряду с прошлогодними стеблями присутствовали зеленые. В третьем ярусе выявлены молодые побеги тростника, длиной до 20 см. Гнезда с фрагментами свежих растений составили 12,6% от общего числа обследованных (n=269). Сравнительная характеристика гнезд больших поганок обоих типов на стационарах (Новотроицкое, Буферное вдхр., оз. Кравцово) представлена в таблице 12.

Таблица 12

**Размеры гнезд (см) большой поганки в зависимости  
от состава гнездового материала**

Параметры	Тип гнезда					
	I			II		
	n	Lim	M±m	n	Lim	M±m
Диаметр лотка	31	11-16	14,09±0,33	34	11-15	13,82±0,19
Глубина лотка	31	2,8-4,5	3,55±0,10	34	2,5-4,5	3,69±0,11
Высота надводной части гнезда	31	4-8	5,42±0,48	34	5-9	6,82±0,30
Диаметр на уровне воды	31	36-45	38,45±0,52	34	35-45	38,91±0,57

Сравнение размеров надводных ярусов гнезд большой поганки проведено на одних и тех же стационарах в 2001, 2002 гг., в одни и те же фенологические периоды (феноиндикатор – начало вегетации тростника). Различия размеров диаметра лотка ( $t=0,72$ ,  $P>0,05$ ), его глубины ( $t=0,99$ ,  $P>0,05$ ), диаметра гнезда на уровне воды ( $t=0,60$ ,  $P>0,05$ ) не достоверны. Однако различия высоты надводной части гнезд, построенных из гниющих остатков растений и с примесью свежих фрагментов, достоверны ( $t=2,42$ ,  $P<0,05$ ). Вероятно, это связано с характером гнездового материала. В материале гнезд I типа доминировали части листьев прошлогоднего тростника. В материале гнезд II типа преобладали корни, т. е. более разветвленный материал. Н.С. Гордиенко (1988) считает, что изменения качественного и количественного состава гнезд поганок в разные годы зависят от типа фитоценоза и погодных условий. В исследуемом регионе весна 2001 г. выдалась теплой, температура воздуха в указанный фенологический период днем достигала  $16^{\circ}\dots 18^{\circ}\text{C}$ , а весной 2002 г. лишь  $10^{\circ}\dots 12^{\circ}\text{C}$ , что замедлило прогревание воды. Вероятно, гнезда, построенные из разветвленного материала, обладают большей теплоизоляционной способностью за счет увеличенной воздушной прослойки в конструкции надводного яруса по сравнению с плотно уложенными фрагментами листьев.

Таким образом, у малой, серощекой и большой поганок в начале периода насиживания дно лотка гнезда и, соответственно, кладки находятся выше уровня воды, а погружение гнезда в воду происходит в процессе насиживания. Между рано и поздно гнездящимися видами поганок отмечаются различия в способе крепления гнезда. У поганок, гнездящихся позднее (малая и черношейная), гнезда чаще опираются на плоскость, что предохраняет их от затопления под тяжестью насиживающей птицы. Это улучшает устойчивость и защитные свойства гнезда, что способствует по-

вышению успеха размножения поздно гнездящихся поганок, имеющих по одному репродуктивному циклу.

Наибольшее число способов крепления гнезд отмечено у большой поганки, что свидетельствует об экологической пластичности вида. Использование большого набора способов крепления позволяет особям вида рационально эксплуатировать дефицитные пространственные ресурсы и снижает внутривидовую конкуренцию.

Для видов, гнездящихся на больших глубинах и в ранние сроки, свойственны крупные гнезда, не опирающиеся на дно. Сходство серошекой и большой поганок по данным показателям обусловлено предпочитаемыми глубинами в местах размещения гнезд. У поганок, гнездящихся на мелководье и строящих мелкие гнезда (малая и черношейная), чаще встречаются гнезда, опирающиеся на дно. Гнездовые участки этих видов располагаются на меньших глубинах, необходимых для ныряния малой и черношейной поганкам.

## 6.2. Величина кладки

Величина кладки является одним из важных показателей продуктивности размножения, характеризующим потенциальную плодовитость организмов. Средние значения величины кладок поганок в различных частях ареала могут существенно отличаться, о чем свидетельствуют данные таблицы 13.

*Таблица 13*

### Величина кладки поганок в различных частях ареала

Регион	n	Lim	M	Источник данных
Малая поганка				
Россия	-	3-6	-	Мензбир, 1895
Белоруссия	-	2-6	-	Никифоров и др., 1989
Таджикистан, р. Вахш	1	-	5	Абдусалаямов, 1971, цит. по: Птицы СССР..., 1982
Центральная Европа	-	5-6	-	Makatsch, 1974
Западная Украина	-	-	6,1	Кучинська, 2000б
Черношейная поганка				
Россия	-	-	4	Мензбир, 1895
Западная Украина	-	3-5	-	Страутман, 1963
Дельта р. Волги	-	-	3,3	Маркузе, 1965
Саратовская обл.	-	3-7	-	Завьялов и др., 2005
Окский заповедник	11	3-6	4,0	Нумеров и др., 1995
Липецкая обл.	32	3-5	3,4	Климов и др., 1998
Липецкая обл.	71	2-6	3,5	Климов и др., 2004
Белоруссия	-	3-6	-	Никифоров и др., 1989
Центральная Европа	-	3-4	-	Makatsch, 1974
Северный Казахстан	-	2-6	3,4	Гордиенко, 1981б

Московская область	5	2-4	-	Мищенко, Букварева, 1983
Южный Байкал, дельта р. Селенги	256	1-5	-	Тараканов, Подковыров, 1992
Западная Украина (регион Розточья)	49	-	2,9	Кучинська, 2000а
	604	-	3,2	Кучинська, 2000б
Серощекая поганка				
Россия	-	3-4	-	Мензбир, 1895
Дельта р. Волги	-	-	4	Маркузе, 1965
Саратовская обл.	-	3-6	-	Завьялов и др., 2005
Калининская область	-	3-4	-	Птушенко, Иноземцев, 1968
Белоруссия	-	2-6	-	Никифоров и др., 1989
Центральная Европа	-	3-7	4	Макаш, 1974
Северный Казахстан	-	2-6	3,27	Гордиенко, 1981
Низовье р. Кубань	15	-	3,3	Хохлов и др., 1997
Западная Украина (регион Розточья)	-	3-4	-	Кучинська, 2000а
Большая поганка				
Россия	-	3-6	-	Мензбир, 1895
Бассейн р. Кумы	-	5-6	-	Бёме, 1935
Дельта р. Волги	-	-	3,4	Маркузе, 1965
Саратовская обл.	-	3-6	-	Завьялов и др., 2005
Липецкая обл.	38	3-6	4,3	Климов и др., 1998, 2004
Московская область	-	-	4	Птушенко, Иноземцев, 1968
Белоруссия	-	3-6	-	Никифоров и др., 1989
Тургайская депрессия	-	-	3,2	Елкин, 1970
Центральная Европа	-	4-6	-	Макаш, 1974
Европа	818	-	4,0	Cramp, 1977
Северный Казахстан	92	2-6	3,5	Гордиенко, 1981б
Дельта р. Дон	-	До 5	-	Казаков, Ломадзе, 1991
Низовье р. Кубань	6	-	3,6	Хохлов и др., 1997
Северное Приазовье	170	2-8	-	Косенчук, 1998
Западная Украина	147	2-7	4,2	Когут, 1998
Западная Украина (регион Розточья)	37	-	4,1	Кучинська, 2000а

В Центральном Предкавказье средняя величина кладки наибольшая у малой поганки и уменьшается в ряду малая поганка – большая поганка – серощекая поганка – черношейная поганка (табл. 14). Самая мелкая кладка из двух яиц ( $n=1$ ) зарегистрирована у черношейной поганки (Чограйское вдхр.). Наиболее крупные кладки, состоящие из шести яиц ( $n=8$ ), обнаружены в восточных районах (Чограйское вдхр., устье р. Дунды) у большой поганки.

Таблица 14

**Величина кладки поганок Центрального Предкавказья**

Виды птиц	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка	35	3-5	4,29±0,14	0,81	18,85
Черношейная поганка	22	2-4	3,41±0,13	0,62	18,05
Серошекая поганка	17	3-5	3,91±0,18	0,78	20,01
Большая поганка	155	3-6	4,18±0,07	0,88	21,30

Различия достоверны только между величинами кладок у черношейной поганки с близкородственными видами. Наибольшее сходство в величине кладки обнаруживается между малой и большой, между малой и серошекой, между большой и серошекой поганками.

Вариация величины кладки у поганок в Центральном Предкавказье уменьшается в ряду большая поганка – серошекая поганка – малая поганка – черношейная поганка.

Сравнивая размеры кладок поганок в регионе исследования с таковыми в других частях ареала, можно заключить следующее. Этот параметр у малой поганки в Центральном Предкавказье меньше, чем в Западной Украине и Таджикистане. Для черношейной – близок к величине кладки этого вида в Северном Казахстане и в дельте Волги. Среднее значение величины кладки черношейной поганки в Западной Украине меньше и составляет  $3,17 \pm 0,06$  (Кучинська, 2000б), различия не достоверны ( $t=1,67$ ,  $P>0,05$ ).

Средний размер кладки серошекой поганки в Центральном Предкавказье незначительно больше, чем в Северном Казахстане, однако, диапазон предельных значений этой величины в исследуемом регионе уже. Средняя величина кладки большой поганки в Центральном Предкавказье выше, чем в Северном Казахстане, дельте Волги, озерах Тургайской депрессии. Тем не менее наиболее близка к размерам кладок большой поганки на западе Украины, где составляет  $4,27 \pm 0,09$  (Кучинська, 2000б), различия не достоверны ( $t=0,78$ ,  $P>0,05$ ).

Наибольшее сходство в величине кладок поганок Центрального Предкавказья прослеживается с таковыми в Западной Украине. Эти данные имеют незначительный разрыв во времени, и аналогичные тенденции, возможно, связаны общим изменением климата. Нами проведено сравнение средних значений величины кладки большой поганки Центрального Предкавказья, изученных за период с 1999 по 2002 гг., с опубликованными данными М.П. Ильяха и А.Н. Хохлова (2006), где большинство данных получены в 1983-1984 гг., и средняя величина кладки составила  $3,87 \pm 0,10$  яйца. В результате различия оказались достоверными ( $t=2,54$ ,  $P<0,05$ ).

В орнитологической литературе встречаются упоминания о смешанных кладках двух-трех самок большой поганки, состоящих из 14 яиц в Северном Приазовье (Косенчук, 1998), и о смешанных кладках черношейной поганки с белошекой крачкой в Северном Прикаспии (Кривоносов, 1992) и в Западном Предкавказье (Олейников, 1973). В нашем регионе подобные случаи не зарегистрированы.

Согласно литературным данным поганки в различных частях ареала в репродуктивном периоде могут иметь от 1 до 3 циклов размножения. Так, первый случай успешного трехкратного гнездования больших поганок зарегистрирован в Бельгии на р. Маасе в 1990 г. (Fouarge, Fouarge, 1991). В Центральном Предкавказье для всех видов поганок характерны повторные кладки в случае гибели первой.

Величина кладки у поганок в Центральном Предкавказье подвержена сезонной изменчивости (табл. 15). Для четырех видов поганок характерна общая закономерность. Ранние кладки имеют меньшее число яиц, в период массовой откладки яиц размер кладки максимален, поздние кладки отличаются наименьшей величиной. Доказано, что поздние кладки большой поганки с наименьшими размерами характерны для молодых птиц (Блинов и др., 1981), более крупные яйца имеют рано гнездящиеся птицы, но величина их кладки достоверно меньше (Косенчук, 1998).

Таблица 15

**Сезонная изменчивость величины кладки поганок  
в Центральном Предкавказье**

Периоды	n	Lim	M
<b>Малая поганка</b>			
Ранних кладок	5	3-5	3,60
Массовой откладки яиц	28	3-5	4,42
Поздних кладок	2	3	3,00
<b>Черношейная поганка</b>			
Ранних кладок	4	2-3	2,67
Массовой откладки яиц	18	3-4	3,57
<b>Серошекая поганка</b>			
Ранних кладок	3	3-5	4,00
Массовой откладки яиц	13	3-5	4,02
Поздних кладок	1	3	3,00
<b>Большая поганка</b>			
Ранних кладок	23	3-5	3,87
Массовой откладки яиц	127	3-6	4,29
Поздних кладок	5	3	3,00

Величина кладки подвержена изменениям в зависимости от состояния кормовой базы (табл. 16). На рыбоводных прудах у с. Тищенское концентрация жертв выше, чем на Новотроицком вдхр. Следовательно, увеличивается доступность подвижного кормового объекта. Сравнение величин кладок большой поганки, отложенных в период массовой яйцекладки на Новотроицком водохранилище и рыбоводных прудах, показало, что кладки на прудах рыбхозов крупнее, различия достоверны ( $t=2,63$ ,  $P<0,01$ ).

Таблица 16

**Величина кладки большой поганки в зависимости от состояния кормовых ресурсов в Центральном Предкавказье**

Место исследования	n	Lim	$M\pm m$	$\sigma$	CV, %
Рыбоводные пруды	48	4-5	$4,49\pm 0,08$	0,51	11,29
Новотроицкое вдхр.	34	3-5	$4,11\pm 0,12$	0,73	17,73

Для расчета межгодовой изменчивости учитывались только кладки, отложенные в период массовой откладки яиц. Результаты представлены в таблице 17.

Таблица 17

**Межгодовая изменчивость величины кладки поганок в Центральном Предкавказье**

Годы	n	Lim	$M\pm m$	$\sigma$	CV, %
Малая поганка					
2001	7	3-5	$4,24\pm 0,61$	1,61	38,06
2002	21	3-5	$4,52\pm 0,17$	0,78	17,24
Серощекая поганка					
2001	4	3-5	$4,10\pm 0,40$	0,80	19,51
2002	9	3-5	$3,96\pm 0,26$	0,78	23,21
Большая поганка					
2000	10	3-5	$4,30\pm 0,26$	0,82	19,12
2001	37	3-6	$4,56\pm 0,17$	1,03	22,68
2002	80	3-5	$4,16\pm 0,09$	0,80	19,35

Из приведенных данных следует, что виды, приступающие к гнездованию раньше, наиболее чувствительны к ходу весны. Весна 2002 г. выдалась прохладной, по сравнению с весной 2001 г., что и отразилось на величине кладок большой и серощекой поганок. Различия достоверны только между величинами кладок у большой поганки в 2001 и 2002 гг. ( $t=2,07$ ,  $P<0,05$ ).

Соотношение кладок различной величины у поганок подвержено изменениям в разные годы. Данные таблицы 18 свидетельствуют, что наибо-

лее обычны для поганок кладки из 4 и 5 яиц. Однако существуют видовые особенности. Так, у малой поганки в 2001 г. доминировали 4-яйцевые кладки, а в 2002 г. – 5-яйцевые. Вероятно, это связано со снижением защитных качеств биотопов, поскольку заросли жесткой надводной растительности повсеместно были изрежены градобоем в 2000 и в 2001 гг.

Таблица 18

**Межгодовая изменчивость соотношения величин кладок поганок в Центральном Предкавказье**

Виды птиц	Число яиц в кладке	2001 г.		2002 г.	
		n	%	n	%
Малая поганка	3	1	14,29	3	14,29
	4	4	57,14	3	14,29
	5	2	28,57	15	71,42
Черношейная поганка	3	-	-	8	44,44
	4	-	-	10	55,56
Серошекая поганка	3	1	16,67	2	28,57
	4	2	33,33	4	57,14
	5	3	50,00	1	14,29
Большая поганка	3	6	16,22	21	26,25
	4	12	32,43	25	31,25
	5	11	29,73	34	42,50
	6	8	21,62	-	-

6-яйцевые кладки у большой поганки в 2002 г. не обнаружены, но увеличилась доля 5-яйцевых кладок по сравнению с 2001 г. Аналогичная тенденция отмечена у серошекой поганки. В теплую весну 2001 г. у этого вида преобладали кладки с максимальным (n=5) числом яиц, а в 2002 г. доминировали кладки из меньшего (n=4) числа яиц. Одинаковое направление изменчивости соотношения величин кладок у серошекой и большой поганок в разные годы объясняется общностью сроков гнездования и свидетельствует об их экологическом, физиологическом сходстве.

Из вышесказанного следует, что межгодовая изменчивость соотношения величин кладок идентична у тех систематически близких видов, которые обладают сходной фенологией.

При симбиотопии с серошекой у большой поганки на западе региона наблюдается не только смещение сроков гнездования, но и увеличение величины кладки (до 6 яиц) в благоприятные годы. При симбиотопии с малой поганкой величина кладки у большой поганки меньше, чем при совместном гнездовании с серошекой поганкой. Однако сроки размножения опережают начало гнездования на востоке Центрального Предкавказья. При совместном гнездовании с черношейной поганкой величина кладки большой поганки такая же, как и при одиночном гнездовании.

Таким образом, величина кладки у поганок варьирует в зависимости от сезона, обеспеченности кормовой базы, а также от симбиотопии или аллобиотопии с близкородственными видами в период гнездования. В отношении межгодовой изменчивости соотношения величины кладок наибольшее сходство проявляется у фенологически близких видов.

### 6.3. Оологическая характеристика

Птичье яйцо является одним из наиболее удобных модельных объектов для исследования закономерностей морфологической изменчивости популяций высших организмов. Это связано с тем, что внешние структуры яйца остаются неизменными в течение всего периода инкубации, яйца птиц представляют собой сравнительно просто описываемую математически геометрическую фигуру, диапазон изменчивости оологических параметров значительно уже по сравнению с изменчивостью других морфологических показателей, работа с оологическим материалом в полевых условиях отличается своей простотой (Климов, Мельников, 1996).

Размеры яиц поганок в различных частях ареала подвержены незначительным изменениям, о чем свидетельствуют данные таблицы 19.

Таблица 19

**Размеры (мм) яиц поганок в разных частях ареала**

Регион	n	Lim	M	Источник данных
Малая поганка				
Белоруссия	45	33,5-39,6х 23,3-28,6	37,1х26,3	Никифоров и др., 1989
Западная Европа	100	33,0-43,0х 24,0-28,0	38,0х26,0	Schonwetter, 1967, цит. по: Птицы СССР..., 1982
Центральная Европа	67	32,8-43,0х 23,7-28,3	37,6х26,1	Makatsch, 1974
Великобритания	100	32,8-43,0х 23,7-28,3	37,8х26,2	Makatsch, 1974
Черношейная поганка				
Белоруссия	16	40,5-45,3х 27,3-30,1	43,1х29,2	Никифоров и др., 1989
Западная Европа	250	39,0-49,0х 27,0-37,0	-	Птицы СССР..., 1982
Великобритания	100	39,8-50,2х 27,7-31,8	43,1х29,7	Makatsch, 1974
Центральная Европа	78	39,2-47,4х 28,3-31,6	43,4х29,8	Makatsch, 1974

Швеция	31	41,0-48,0х 28,0-30,6	43,9х30,6	Маkatsch, 1974
Северный Казахстан	290	-	44,4х30,4	Гордиенко, 1981б
Зауралье	128	40,5-49,0х 28,1-33,0	44,4х30,5	Ильенко, Буров, 1985
Южный Байкал	756	42,7-43,2х 29,3-29,6	-	Тараканов, Подковыров, 1992
Низовье р. Кубань	-	45,4-48,2х 29,2-32,5	-	Хохлов и др., 1997
Саратовская обл.	-	38,5-48,2х 28,1-31,8	-	Завьялов и др., 2005
Окский заповедник	38	41,2-47,5х 28,5-31,2	44,2х29,7	Нумеров и др., 1995
Липецкая обл.	148	39,0-48,0х 27,1-32,7	43,5х30,0	Климов и др., 1998
Липецкая обл.	242	35,3-48,0х 23,7-32,7	43,6х29,9	Климов и др., 2004
Западная Украина	510	35,6-49,9х 24,7-32,0	43,7х29,8	Кучинська, 2000б
Серощекая поганка				
Белоруссия	9	46,9-51,2х 33,2-36,9	49,3х34,4	Никифоров и др., 1989
Центральная Европа	80	46,4-54,9х 30,7-37,1	50,5х34,0	Маkatsch, 1974
Швеция	89	46,0-58,0х 31,0-37,5	52,3х34,6	Маkatsch, 1974
Северный Казахстан	264	-	49,7х33,5	Гордиенко, 1981а
Низовье р. Кубань	-	51,2-53,0х 36,5-38,0	-	Хохлов и др., 1997
Саратовская обл.	-	45,9-57,4х 30,1-37,8	-	Завьялов и др., 2005
Западная Украина	22	46,8-52,8х 31,7-35,5	50,7х34,2	Кучинська, 2000б
Большая поганка				
Озеро Маныч-Гудило	10	51,8-57,7х 36,1-37,5	-	Миноранский, 1963; Миноранский и др., 2006
Саратовская обл.	-	48,7-62,1х 33,0-42,5	-	Завьялов и др., 2005
Окский заповедник	4	52,1-55,2х 36,4-37,2	53,6х36,8	Нумеров и др., 1995

Липецкая обл.	165	50,5-59,5х 31,5-39,0	55,1х36,8	Климов и др., 1998
Белоруссия	119	48,7-60,8х 34,3-40,8	55,6х36,9	Никифоров и др., 1989
Великобритания	100	46,5-62,7х 37,8-39,0	55,5х36,7	Makatsch, 1974
Центральная Европа	109	52,1-66,6х 38,3-39,5	55,2х36,4	Makatsch, 1974
Юго-Восточная Европа	83	49,7-57,9х 34,0-38,1	53,4х37,4	Makatsch, 1974
Швеция	164	48,0-62,0х 35,0-41,0	55,6х37,4	Makatsch, 1974
Нидерланды	273	47,0-64,0х 32,0-40,0	54,0х37,0	Cramp, Simmons, 1977
Северный Казах- стан, Наурзум	236	-	53,8х36,0	Гордиенко, 1981б
Низовье р. Кубань	-	54,1-57,0х 35,4-36,9	-	Хохлов и др., 1997
Северное Приазовье	800	48,4-61,2х 30,5-39,5	-	Косенчук, 1998
Западная Украина	147	41,7-68,8х 31,8-44,4	54,8х36,9	Когут, 1998
Западная Украина	409	48,2-68,4х 32,0-41,7	55,2х37,1	Кучинська, 2000б

В Центральном Предкавказье длина, ширина и объем яиц поганок соответствуют размерам птиц и увеличиваются в ряду: малая поганка – черношейная поганка – серошекая поганка – большая поганка (табл. 20).

Таблица 20

**Ооморфологические показатели поганок  
в Центральном Предкавказье**

Показатели	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка					
Длина, мм	77	33,9-41,0	37,69±0,18	1,56	4,13
Ширина, мм	77	22,9-26,8	24,63±0,08	0,72	2,90
Объем, см <sup>3</sup>	77	9,6-16,6	13,10±0,10	0,91	6,97
Индекс формы, %	77	64,3-75,5	67,64±0,31	2,75	4,06

Черношейная поганка					
Длина, мм	61	39,6-49,6	44,24±0,24	1,89	4,28
Ширина, мм	61	26,7-32,5	29,99±0,14	1,09	3,64
Объем, см <sup>3</sup>	61	15,8-26,5	20,39±0,19	1,56	7,66
Индекс формы, %	61	62,7-76,0	67,85±0,34	2,62	3,87
Серощекая поганка					
Длина, мм	53	47,5-55,6	50,44±0,27	2,00	3,97
Ширина, мм	53	32,1-35,5	33,58±0,13	0,96	2,85
Объем, см <sup>3</sup>	53	27,0-35,1	30,68±0,29	2,15	7,01
Индекс формы, %	53	60,4-68,1	66,08±0,37	2,72	4,11
Большая поганка					
Длина, мм	334	52,1-58,9	54,61±0,12	2,28	4,17
Ширина, мм	334	35,1-39,3	36,87±0,06	1,12	3,04
Объем, см <sup>3</sup>	334	27,7-44,0	38,56±0,20	3,60	9,33
Индекс формы, %	334	57,8-76,1	67,66±0,18	3,31	4,89

Для всех видов поганок характерна невысокая вариабельность длины, ширины и индекса формы. Низкая изменчивость признаков яйца характерна для поганок (Ильенко, Буров, 1985; Тараканов, Подковыров, 1992). Наименьшей вариабельностью отличается ширина яйца, поскольку она обусловлена сформировавшимся в ходе эволюции диаметром яйцевода птицы. Максимальным коэффициентом вариации характеризуется объем яиц поганок.

Сравнение морфологических характеристик яиц поганок Центрального Предкавказья с таковыми в других частях ареала показало следующее. Длина и ширина яиц большой поганки достоверно меньше, чем в Западной Украине,  $t=3,16$ ,  $P<0,01$  и  $t=3,06$ ,  $P<0,01$  соответственно. Для серощекой поганки длина яиц в Западной Украине выше, однако, различия недостоверны ( $t=0,49$ ,  $P>0,05$ ), а ширина достоверно больше ( $t=2,69$ ,  $P<0,01$ ). Длина яиц черношейной поганки достоверно выше, чем в Западной Украине ( $t=2,05$ ,  $P<0,05$ ), и ниже, чем в Зауралье, однако различия недостоверны ( $t=0,60$ ,  $P>0,05$ ). Ширина яиц черношейной поганки больше, чем в Западной Украине, различия недостоверны ( $t=1,30$ ,  $P>0,05$ ), и достоверно меньше, чем в Зауралье ( $t=3,53$ ,  $P<0,001$ ). Объем яиц большой поганки в Центральном Предкавказье достоверно больше ( $t=2,18$ ,  $P<0,05$ ), чем в Западной Украине (Когут, 1998). Объем яиц серощекой поганки выше, чем в Западной Украине, различия недостоверны ( $t=0,77$ ,  $P>0,05$ ).

Форма яйца птиц является видоспецифическим признаком, от формы яйца в значительной степени зависит успешность эмбриогенеза птиц (Климов, Мельников, 1996), и поэтому она может быть использована в изучении эволюционных процессов (Флинт, 1972).

Сравнение индексов формы яиц поганок в различных частях ареала и в Центральном Предкавказье показало, что в изучаемом регионе форма яиц большой поганки более округлая, чем в Западной Украине, но различия не достоверны ( $t=0,96$ ,  $P>0,05$ ). Яйца серошекой поганки в Центральном Предкавказье имеют наиболее удлиненную форму, чем в Западной Украине, различия по индексу формы достоверны ( $t=2,19$ ,  $P<0,05$ ). Яйца черношейной поганки в Центральном Предкавказье имеют наиболее удлиненную форму, чем в Западной Украине (различия достоверны при  $t=3,10$ ,  $P<0,01$ ) и Зауралье (различия не достоверны при  $t=1,83$ ,  $P>0,05$ ).

В Центральном Предкавказье наиболее удлиненные яйца свойственны серошекой поганке (табл. 21). Индекс формы возрастает в ряду серошекая – малая – большая – черношейная поганки. Наибольший процент яиц четырех видов поганок Центрального Предкавказья находятся в пределах 65-75% индекса формы. На втором месте яйца удлиненной формы со значением индекса менее 65%. Яйца укороченной формы редки. В анализируемой выборке яиц серошекой поганки яйца укороченной формы не выявлены. Тенденция к удлиненной форме яйца у поганок обусловлена выработавшимся в ходе эволюции узким тазом и суженным яйцеводом, как адаптация к нырянию.

Таблица 21

### Форма яиц поганок в Центральном Предкавказье

Индекс формы, %	Малая поганка		Черношейная поганка		Серошекая поганка		Большая поганка	
	n	%	n	%	n	%	n	%
<65	11	14,29	10	16,39	7	13,21	53	15,87
65-75	61	79,22	48	78,69	46	86,79	274	82,04
>75	5	6,49	3	4,92	-	-	7	2,09
Всего	77	100,00	61	100,00	53	100,00	334	100,00

Для изучения межгодовой изменчивости проведено сравнение морфологических параметров яиц малой и большой поганок, гнездящихся в западных районах региона (Новотроицкое, Буферное вдхр., Новомарьевский лиман, Танин пруд, оз. Кравцово). Материалы по оологии серошекой поганки, собранные в северо-восточных районах (оз. Лысый Лиман, оз. Маныч) представлены в таблице 22.

Межгодовая разница в длине яиц малой поганки не достоверна ( $t=0,78$ ,  $P>0,05$ ). У серошекой поганки, напротив, различия достоверны ( $t=2,55$ ,  $P<0,05$ ). Не достоверны различия по индексу формы во всех случаях для всех видов. Вероятно, относительная стабильность формы яиц поганок свидетельствует об узкой норме реакции этого признака. Выявлены достоверные различия по ширине яиц малой поганки ( $t=3,19$ ,  $P<0,01$ ). У серошекой поганки различия этого признака близки к достоверным ( $t=1,67$ ,

$P > 0,05$ ). У большой поганки межгодовые отличия ширины яйца достоверны и в 2000-2001 гг. имеют значения  $t=6,67$ ,  $P < 0,05$ , а в 2001-2002 гг. –  $t=5,81$ ,  $P < 0,001$ . Достоверны различия объема яиц малой поганки ( $t=6,37$ ,  $P < 0,001$ ) и большой поганки в 2000-2001 гг. ( $t=5,64$ ,  $P < 0,001$ ) и в 2001-2002 гг. ( $t=3,91$ ,  $P < 0,001$ ). Этот параметр обладает наибольшей вариабельностью.

Таблица 22

**Межгодовая изменчивость ооморфологических показателей поганок в Центральном Предкавказье**

Годы	n	Длина, мм	Ширина, мм	Индекс формы, %	Объем, см <sup>3</sup>
Малая поганка					
2001	28	37,78±0,35	24,41±0,11	67,77±0,65	12,00±0,15
2002	32	37,42±0,30	25,03±0,16	68,01±0,58	13,82±0,23
Серощекая поганка					
2001	25	50,65±0,41	34,20±0,20	67,47±0,61	29,88±0,66
2002	27	51,34±0,32	33,77±0,16	66,69±0,51	29,67±0,52
Большая поганка					
2000	30	54,11±0,48	36,14±0,25	68,13±0,61	36,76±0,61
2001	86	55,72±0,28	38,05±0,14	67,99±0,36	40,91±0,41
2002	117	54,86±0,25	37,05±0,10	68,76±0,38	38,75±0,37

Известно, что на величине яйца могут отражаться погодные условия, в частности низкие температуры воздуха и воды. Зима 2000-2001 гг. выдалась аномально теплой, и в середине января температура воздуха поднялась до +18°C. Зима 2001-2002 гг., напротив, была более холодной, морозы достигали -25°C. В свою очередь, весна 2002 г. оказалась значительно прохладнее, чем в 2001 г., что отразилось на прогревании воды, то есть основной среды обитания поганок.

Ландшафтно-биотопические особенности морфологических показателей яиц большой поганки исследованы на примере материала из четырех точек региона (табл. 23). В таблицу включены данные, полученные за период 1998-2003 гг.

Таблица 23

**Ландшафтно-биотопическая изменчивость ооморфологических показателей большой поганки в Центральном Предкавказье**

Места гнездования	n	Длина, мм	Ширина, мм	Индекс формы, %	Объем, см <sup>3</sup>
Новотроицкое вдхр.	63	55,45±0,29	37,42±0,15	68,47±0,43	38,47±0,48
оз. Кравцово	44	54,86±0,38	38,54±0,20	67,79±0,53	38,85±0,65
Чограйское вдхр.	37	54,84±0,38	37,75±0,19	68,21±0,56	38,82±0,57
оз. Маныч	24	55,15±0,46	37,05±0,20	67,32±0,69	38,60±0,81

Линейные размеры, индекс формы и объем яиц у большой поганки, гнездящейся на естественных и искусственных водоемах в западной и восточной частях Центрального Предкавказья, принципиальных различий не имеют (табл. 24). Длина яиц поганок на Новотроицком вдхр. больше, чем на Чограйском. Ширина яиц поганок на оз. Кравцово достоверно больше, чем на других водоемах.

Таблица 24

**Достоверность различий ооморфологических показателей поганок  
в разных ландшафтно-биотопических условиях  
Центрального Предкавказья**

Места гнездования	Длина, мм		Ширина, мм		Индекс формы, %		Объем, см <sup>3</sup>	
	t	P	t	P	t	P	t	P
Н-Ч	<b>2,02</b>	<b>&lt;0,05</b>	1,36	>0,05	0,37	>0,05	0,47	>0,05
Н-К	1,23	>0,05	<b>4,47</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,99	>0,05	0,47	>0,05
Н-М	0,55	>0,05	1,48	>0,05	1,41	>0,05	0,14	>0,05
К-Ч	0,05	>0,05	<b>2,86</b>	<b>&lt;0,01</b>	0,54	>0,05	0,03	>0,05
К-М	0,48	>0,05	<b>5,26</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,54	>0,05	0,24	>0,05
Ч-М	0,67	>0,05	<b>2,53</b>	<b>&lt;0,05</b>	1	>0,05	0,22	>0,05

Примечание: Н – Новотроицкое вдхр., Ч – Чограйское вдхр., К – оз. Кравцово, М – оз. Маныч; жирным шрифтом выделены достоверные различия

Таким образом, проведенный сравнительный ооморфологический анализ показал, что для всех четырех близкородственных видов поганок объем яйца является наиболее варибельным признаком, а ширина – менее варибельным. В целом поганкам региона характерна овоидная форма яйца с различной степенью удлиненности. Чаще удлиненные яйца встречаются у серощекой поганки, что свидетельствует о большей тенденции сужения яйцевода у этого вида или преобладанием молодых, впервые гнездящихся самок в популяции. Разнокачественность особей популяций поганок определяется характером ландшафтно-биотопической, межгодовой изменчивостью яиц.

#### **6.4. Эффективность размножения и лимитирующие факторы**

Эффективность размножения является одним из основных показателей репродуктивного периода и служит фактором динамики численности популяции птиц.

В течение полевых сезонов 2000-2002 гг. под наблюдением находились 54 гнезда трех близкородственных видов поганок. Результаты представлены в таблице 25.

Таблица 25

**Эффективность размножения поганок в Центральном Предкавказье**

Виды птиц	Кол-во гнезд	Отложено яиц	Пуховых птенцов		Птенцов-подлетков		В среднем на гнездо		
			n	%	n	%	яиц	пуховых птенцов	птенцов-подлетков
Малая поганка	15	73	54	73,9	22	30,1	4,9	3,6	1,5
Серошекая поганка	5	19	13	68,4	9	47,4	3,8	2,6	1,8
Большая поганка	34	153	102	66,7	89	58,2	4,5	3,0	2,6

Наибольший успех размножения свойственен большой поганке и убывает в ряду: большая (58,2%) – серошекая (47,4%) – малая (30,1%) поганки. Птенцовая смертность у малой поганки выше (40,74%), чем у других видов.

Отход яиц у большой поганки составил 33,3%, от 1 до 2 яиц, в среднем 1,5 яйца на кладку. У малой поганки гибнет 26,03% эмбрионов, 1 или реже 2, в среднем 1,27 яиц на кладку. У серошекой поганки потери во время инкубации составляют 31,58%, в среднем 1,2 яйца на кладку. Вероятно, это связано с тем, что насиживание у поганок начинается со второго яйца, и наибольший промежуток времени проходит между откладкой первого и второго яйца. Первое яйцо в цикле кладки после перерыва в два или более дней имеет более низкую выводоспособность, чем другие яйца этого цикла (Рольник, 1968).

Многолетние стационарные исследования большой поганки в пределах государственного природного заказника «Кравцово озеро» выявили достаточно высокую эффективность размножения вида по сравнению со средними показателями в Центральном Предкавказье (Рязанова, 2005). Результаты приведены в таблице 26.

Отход птенцов с момента вылупления до становления на крыло у большой поганки составил 12,75 %, у серошекой поганки – 25,81%. У малой поганки гибель птенцов в выводковый период велика – 59,26%.

Сравнение размеров выводков большой поганки в первые две недели после вылупления и в возрасте трех недель и старше показало, что к третьей неделе развития размер выводка сокращается на 37,72%. Различия в величине выводка первых двух недель и старше трех недель достоверны ( $t=10,71$ ,  $P<0,001$ ) (табл. 27).

Таблица 26

**Эффективность размножения большой поганки  
в заказнике «Кравцово озеро»  
(по материалам исследований в 1999-2005 гг.)**

Местоположение гнезда	Кол-во гнезд	Отложено яиц	Кол-во птенцов				В среднем на гнездо яиц	птенцов	
			пуховых		подлетков			пуховых	подлетков
			n	%	n	%			
На границе зарослей макрофитов	5	24	19	79,2	12	50,0	4,8	3,8	2,4
Заросли макрофитов, 10 м до открытой акватории, плотность стеблей 10-20 экз./м <sup>2</sup>	6	28	22	78,6	12	42,9	4,6	3,6	2,0
В целом по акватории ООПТ (без учета характеристики местоположения гнезда)	11	52	41	78,8	24	46,2	4,7	3,7	2,2

Таблица 27

**Размер выводков большой поганки разного возраста  
В Центральном Предкавказье**

Возраст	n	Lim	M±m	σ	CV, %
I-II недели	88	2-5	3,42±0,08	0,72	21,23
III недели	69	1-3	2,13±0,09	0,77	35,92

Наиболее чувствительны к воздействию ветра и волны в гнездовой период большая и черношейная поганки, поскольку их гнезда расположены в разреженных зарослях или открыто, тогда как гнезда серошекой и малой поганок размещены в густых зарослях и больше защищены от ветра. Колебания гидрологического режима водоемов в регионе в весенне-летний период связаны с обмелением. Между кромкой воды и зарослями макрофитов образуется безводная полоса отмели шириной 1,5-2 м. В репродуктивные периоды 2000-2002 гг. обмеление коснулось ряда водоемов Центрального Предкавказья, таких, как оз. Вшивое (окрестности пос. Демино), Новомарьевский лиман, оз. Вшивка (окрестности с. Безопасного) и др.

Повышение уровня воды в водоемах региона происходит в первой половине июня. Именно в это время выпадает большое количество осадков, что способствует затоплению гнезд малой, серошекой поганок и поздних

кладок большой поганки. В результате спускного гидрологического режима в рыбопродуктивных прудах гибнут кладки большой и малой поганок.

Лимитирующим фактором для поганок явились ливневые дожди с градом в конце мая – июне 2001 г. На рыбопродуктивных прудах Кочубеевского р-на Ставропольского края в результате градобоя пострадали как кладки и птенцы большой поганки, так и взрослые птицы.

Выжигание или выкашивание жесткой надводной растительности является косвенным антропогенным фактором, вызывающим сокращение гнездопригодной площади. Так, на Танином пруду в 2001 г. 35% зарослей были выжжены. На оставшейся гнездопригодной территории гнездились 17 пар больших поганок. В 2002 г. заросли были полностью уничтожены, поэтому поганок в репродуктивный период на водоеме не наблюдали.

На водоемах с рекреационной нагрузкой риск переохлаждения кладок возрастает, так как потревоженные человеком птицы надолго покидают гнезда. В период инкубации происходит разорение кладок серой вороной и болотным лунем. В совокупности с действием фактора беспокойства со стороны человека пресс хищничества возрастает. Так, по нашим наблюдениям, серая ворона способна за 5 мин разорить кладку из четырех яиц большой поганки, когда последняя, потревоженная рыбаками, внезапно покидает гнездо и не успевает накрыть кладку гнездовым материалом.

Гибель взрослых птиц и птенцов происходит в результате попадания птиц в сети, а также часть поганок гибнет при отстреле рыбоядных птиц в рыбхозах и при случайной добыче охотниками.

Таким образом, эффективность размножения поганок в Центральном Предкавказье зависит как от абиотических и биотических факторов, так и антропогенных в наиболее чувствительные гнездовой и выводковый периоды.

В целом популяция малой поганки отличается низкой эффективностью размножения по сравнению с серошейкой и большой поганками. Однако у малой поганки высокая птенцовая смертность компенсируется большей, чем у других близкородственных видов поганок, средней величиной кладки. Высокий успех размножения большой поганки обеспечивается этологическими механизмами во время постэмбрионального развития птенцов путем использования различных стратегий заботы о потомстве.

Успешное размножение малой и большой поганок при симбитопии возможно за счет фенологической изоляции и различных требований к качеству гнездового участка. Совместное успешное размножение серошейкой и большой поганок достигается эксплуатацией качественно разных микроhabitats.

## Глава 7. ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

### 7.1. Образование пар и токование

Брачный период птиц включает следующие явления: распад зимних стай, занятие гнездовых территорий, образование пар, токование. Брачный период поганок имеет ряд особенностей. Образование большинства пар происходит в период зимовок, гнездостроение начинается во время токования и продолжается до вылупления птенцов.

Поганки – моногамные птицы. Половая зрелость наступает на втором году жизни. Половая зрелость у больших поганок может наступать как на первом, так и на втором году жизни. Некоторые в возрасте одного года образуют пары, занимают гнездовую территорию, но не гнездятся или гнездятся в конце сезона (Cramp, Simmons, 1977). По нашему мнению, длительность формирования пар (на зимовках) исключает участие поганок первого года жизни в размножении.

Малые поганки образуют пары во время осеннего пролета и на зимовке (табл. 28).

Таблица 28

#### Интенсивность формирования пар малой поганки на Новотроицком вдхр. (% птиц в парах на 1 км маршрута)

Декада	1998-1999 гг.	1999-2000 гг.	2000-2001 гг.	2001-2002 гг.	Среднее значение за период исследования
<b>Декабрь</b>					
I	-	60,7	40,0	-	50,4
II	-	52,0	43,8	-	47,9
III	70,0	80,1	66,7	74,1	72,7
<b>Январь</b>					
I	-	92,2	85,0	84,3	87,2
II	94,5	90,4	91,2	100,0	94,0
III	83,3	100,0	100,0	-	94,4
<b>Февраль</b>					
I	-	97,0	100,0	100,0	99,0
II	100,0	43,8	90,0	100,0	83,4
III	100,0	-	64,3	81,1	81,8
<b>Март</b>					
I	80,8	33,3	28,0	46,2	40,6
II	-	57,0	60,0	31,6	49,5
III	55,6	-	100,0	45,0	66,8

Данные таблицы позволяют заключить, что интенсивность формирования пар у малой поганки возрастает к концу января – началу февраля, а в период весеннего пролета, когда птицы объединяются в стаи, возможна разбивка прежних пар и объединение новых партнеров. Когда малые поганки находятся в стае, ведущей демонстрацией является так называемая сгорбленная поза. Предложение «знакомства» выражается в вытягивании шеи, клюв приподнят во время плавания, далее следует краткая приветственная трель. Вышеназванные демонстрации учащаются в стаях во время весенней миграции.

Черношейные поганки образуют пары к середине января на зимовках, к 30.01.2001 г. зимующие на Новотроицком вдхр. птицы держались парами. Изменения в составе пар происходят даже после начала гнездования (Mc Allister, 1958, цит. по: Птицы СССР..., 1982).

Серощекие поганки образуют пары во время весенней миграции. В зимние периоды 1998-2002 гг. все учтенные особи держались одиночно. Первые пары стабильно регистрировали после завершения частичной гнездовой линьки. Формирование пар сопровождается демонстрацией сгорбленной позы, при которой крылья приспущены, клюв расположен наклонно, близко от воды. При встрече угрозы со стороны соперника серощекая поганка взъерошивает хохолок и дважды издает характерные крик «ка-а-а».

Большие поганки формируют пары на зимовках и во время весеннего пролета. В первой половине зимнего периода сеголетки из поздних или вторых выводков держатся в группах с родителями. Начиная с середины января, происходит интенсивное образование пар в зимующей популяции (табл. 29).

В марте за счет прилета мигрантов происходит частичная рекомбинация образованных на зимовке пар. На зимовке элементы брачного поведения ограничиваются церемонией знакомства.

Инициатива на начальном этапе знакомства и привлечения партнера проявляет самка (Simmons, 1955). Активное поисковое поведение проявляют завершившие линьку птицы, демонстрируя предложение знакомства, пытаясь привлечь внимание поочередно нескольких потенциальных партнеров. При попытке знакомства с большой поганкой без брачного оперения наблюдается демонстрация оборонительной позы со стороны последней.

Типичные предсовокупительные демонстрации малой поганки включают встречные перемещения на поверхности воды и под водой. Далее следуют звуковые демонстрации, чередующиеся с поворотами клювов стоящих друг напротив друга птиц.

Звуковая демонстрация малой поганки представляет собой характерную трель. По данным Крэмп и Саймонса (Cramp, Simmons, 1977), трелевую демонстрацию предваряет параллельный пролет низко над водой, а после демонстрации следуют параллельные плавания и ложное преследование партнеров. В 11 случаях мы наблюдали ложное преследование до и после трелевой демонстрации. Действия были аналогичны длительному разбегу перед взлетом, но отрыва от воды не происходило, то есть истинного полета токующие малые поганки не осуществляли.

Таблица 29

**Интенсивность формирования пар большой поганки  
на Новотроицком вдхр. (% птиц в парах на 1 км маршрута)**

Декада	1998- 1999 гг.	1999- 2000 гг.	2000- 2001 гг.	2001- 2002 гг.	Среднее значение за период ис- следования
<b>Декабрь</b>					
I	-	18,2	6,7	-	12,4
II	-	24,2	28,3	-	26,3
III	76,7	42,1	39,1	27,3	46,3
<b>Январь</b>					
I	-	56,0	47,47	43,1	48,9
II	83,3	70,1	59,6	54,5	69,4
III	73,9	65,2	84,0	-	74,4
<b>Февраль</b>					
I	-	69,1	43,3	57,7	56,7
II	84,1	92,0	50,0	87,0	78,3
III	75,0	-	75,2	78,1	76,1
<b>Март</b>					
I	33,3	67,7	32,7	52,0	46,4
II	-	23,1	47,1	63,6	44,5
III	54,4	-	62,5	23,5	46,8

Во время тока происходит строительство первичных гнездовых площадок, используемых для отдыха и спаривания токующих малых поганок. В брачных церемониях малой поганки присутствует ритуализированное предъявление растительности (n=9). Спариванию предшествует следующий набор предкопуляционных демонстраций: 1) поза «пингвина», когда птица поднимается вертикально, при этом крылья слегка опущены; 2) притрагивание к материалу гнезда.

Предсовокупительные демонстрации черношейной поганки происходят на участках открытых акваторий и вблизи разреженных зарослей жесткой надводной растительности. Для черношейных поганок характерно токование отдельными парами. Набор предкопуляционных демонстраций включает параллельные ныряния и плавания, позу «пингвина», позу «кошки», встречные ныряния и плавания. Встречные ныряния черношейной поганки во время тока носят вертикальный характер, то есть места погружения в воду и выныривания находятся на близком (не более 5 м) расстоянии. За счет этого сокращается площадь токового участка пары.

В сближении партнеров черношейной поганки большое значение имеет встречное плавание, которое составляет 69,8% от общего времени сближения (по 46 наблюдениям). Вынырнувшая птица издает характерные свистящие звуки «пи-пи». Далее следует синхронный «танец пингвинов» с последующими поворотами головы назад и вбок. После происходят асинхронные ныряния и предъявление растительности. За «танцем пингвинов» в 50% процентах случаев (n=5) наблюдали ритуальную чистку оперения, чередующуюся с переменным отряхиванием каждой из птиц. Ритуальная чистка оперения присутствует в посткопуляционных демонстрациях вида.

Брачные игры серошеких поганок проходят в зарослях макрофитов. Предкопуляционное поведение складывается из ритуализированных ныряний, позы «кошки», позы «пингвина». В «танце пингвинов» стойка ведущего партнера более высокая. Для данного вида поганок характерны параллельные проплывы в позе «пингвина». Далее следуют синхронные повороты головами обоих партнеров. Предъявления растительности и ритуальной чистки оперения не наблюдали, однако Вобус (Wobus, 1964) указывает на возможность присутствия демонстрации растительного материала серошейной поганкой в редких случаях.

Большие поганки токуют как отдельными парами, так и в группах. Групповое токование нечетного числа особей больших поганок (n=7) наблюдали на открытых акваториях Чограйского и Новотроицкого вдхр. При этом зафиксированы три случая внутривидовых конфликтов. Большая поганка, проявляющая предложение знакомства, встречала демонстративное нападение. Нападающая птица принимала позу угрозы: крылья полураскрыты и приспущены, шея вытянута параллельно поверхности воды, клюв опущен, перья головы, образующие «ушки» и «хохол», взъерошены. Соперник отступил, ныряя. В случае драки соперники наносили друг другу удары клювами, пребывая в положении, напоминающем позу «пингвина».

Согласно литературным данным, токование пар, сформировавшихся на зимовке, начинается внезапно, с проявления звуковой демонстрации. Иногда токованию предшествуют ныряния с последующим предъявлением растительности (Simmons, 1955; Blum, 1967; Гордиенко, 1981a).

Токование больших поганок независимо от времени формирования пар происходит на открытых акваториях. При наблюдении за токованием 46 пар выявлены следующие закономерности. Во время встречных ныряний происходит сокращение расстояния между партнерами. Минимальное расстояние между поганками перед сближением 3 м. В период сближения партнеров путем встречных ныряний большие поганки проводят под водой в среднем 61,6% времени. Через каждые 5-6 мин стоящие друг напротив друга птицы выполняют повороты головами, постепенно, с каждым сближением расстояние между ними сокращается. Пребывая на поверхно-

сти воды, один, вероятно, ведущий партнер, дважды издает крики «кrrау-кrrау», следом трижды «кёк-кёк-кёк». За одну паузу между ныряниями два или три повтора «мелодии». Возможно, такая звуковая сигнализация необходима не только как средство коммуникации с особью противоположного пола, но и информирует других поганок и птиц иных видов о том, что территория занята. Поэтому во время церемонии не наблюдали ни одного вторжения на токовый участок. Сближение партнеров завершается, когда большие поганки подплывают вплотную и соприкасаются клювами, находясь в обычной или слегка приподнятой позе. Стойка длится около 3 с.

Далее следует демонстрация ложного ухода в 38% случаев (n=13). В этом элементе брачного поведения реакция догоняющего партнера выражалась в демонстративном встряхивании с одновременным криком «крёёёк».

В предсовокупительных демонстрациях больших поганок присутствуют элементы, свойственные брачному поведению других близкородственных видов: поза «кошки», поза «пингвина», «танец пингвинов», ритуальные предъявления растительности гнездового материала при строительстве гнезда, ритуальная чистка оперения.

Общими элементами токования для всех видов поганок являются: строительство гнезда непосредственно перед спариванием, крики одного или обоих партнеров перед копуляцией и во время нее, приглашающие позы самки и послекопуляционные элементы токования (Гордиенко, 1981б). Несмотря на общие черты брачного поведения поганок, на основе изучения морфо-физиологических особенностей, состава пищи (Бородулина, 1976), поведения при спаривании (Hanzak, 1955) большая и черношейная поганки имеют больше сходств и могут быть объединены в единую морфо-физиологическую группу. Согласно вышеизложенным данным, ритуальная чистка оперения в брачных церемониях черношейной и большой поганок свидетельствует об их этологическом сходстве.

У черношейной и малой поганок встречные ныряния носят вертикальный характер. Поэтому все элементы брачных церемоний проходят на небольших по площади токовых участках (около 100 м<sup>2</sup>). У большой и серошекой поганок эти площади значительно больше (около 300 м<sup>2</sup>).

Общим элементом брачных игр у малой, черношейной и большой поганок является ритуальное предъявление растительности. По нашему мнению, это модификация инфантильного поведения «ритуальное кормление» по отношению друг к другу у взрослых особей. Таким образом, самец и самка демонстрируют будущее распределение заботы о потомстве при разделении выводка.

Следовательно, различие характеристик местоположения и размера токового участка одной пары, набор и последовательность демонстрационных поз являются результатом адаптивной радиации у поганок.

## 7.2. Режим насиживания

Процессы насиживания и инкубации яиц поганок в настоящее время остаются малоизученными, несмотря на то, что они являются одними из основных этапов в жизни птиц.

Согласно литературным данным, период инкубации яиц малой поганки длится 20-21 сутки (Cramp, Simmons, 1977), 20-27 суток (Makatsch, 1974). Сроки инкубации яиц черношейной поганки составляют в Северном Казахстане 20-25, в среднем 22,3 суток (Гордиенко, 1981б, 1984), в Западной Украине 21 сутки (Когут, 1999г). Серощекая поганка насиживает кладку 25,9 суток в Северном Казахстане (Гордиенко, 1984). В Европе у большой поганки продолжительность инкубационного периода 25 суток (Makatsch, 1974), в Северном Казахстане 25-27 суток, в среднем 26,4 суток (Гордиенко, 1984), в Западной Украине – 28 суток (Когут, 1999г).

Перед началом яйцекладки в гнезде появляется перо поганки. К насиживанию все четыре вида поганок приступают после откладки второго яйца. В период между откладкой первого и второго яйца, который занимает 24-48 ч, поганки продолжают достраивать гнездо. Надводная часть гнезда наращивается рыхлым материалом. Принос гнездового материала осуществляется из зарослей жесткой надводной растительности, при этом первое яйцо всегда остается открытым. Ярко-белое первое яйцо является своеобразной приманкой для хищников и одновременно служит тестом на безопасность гнездового участка (Гос, 1986).

Доказано, что интенсивность накрывания кладок у черношейной и большой поганок ослабевает в начале и в конце инкубации, что объясняется конфликтом между формами поведения в вышеназванные периоды. Ослабление стремления к насиживанию влечет за собой снижение интенсивности накрывания кладки (Ulfvens, 1989; Когут, 1999в; Кучинська, 2000б).

В ходе исследований выделены две формы реакции на присутствие человека непосредственно возле гнезда: 1) пассивное молчаливое ныряние с редким стрекотанием «кр-р» наблюдается, когда птица перед уходом успела накрыть кладку материалом гнезда; 2) взрослые птицы, находясь на расстоянии 8-10 м от гнезда на поверхности воды, издают громкие тревожные крики, похожие на хриплый стон. Второй тип реакции характерен, когда птица была потревожена внезапно и не успела тщательно замаскировать кладку. В этом случае волна тревоги передается соседям своего или других видов, в частности лысухам.

Под продолжительностью эмбрионального развития А.М. Болотников с соавторами (1985) понимают время от откладки последнего яйца до вылупления из него птенца. Общая продолжительность насиживания включает и время прерывистой инкубации в период яйцекладки. Поскольку насиживание у малой, черношейной, серощекой и большой поганок начинается со второго яйца, суммарное время периода откладки яиц, собственно

насиживания и вылупления превышает общую продолжительность насиживания (табл. 30). Периоды откладки яиц и вылупления птенцов у всех поганок подвержены вариации. Периоды насиживания и общей продолжительности насиживания наиболее стабильны, о чем свидетельствует невысокий коэффициент вариации.

Таблица 30

**Продолжительность насиживания кладки (сутки) поганок  
в Центральном Предкавказье**

Периоды	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка					
Яйцекладки	21	4-7	5,61±0,20	0,92	16,38
Собственно насиживание	21	12-14	13,24±0,40	0,53	4,07
Вылупление птенцов	21	3-4	3,61±0,11	0,49	13,74
Общая продолжительность насиживания	21	18-22	20,24±0,23	1,09	5,39
Черношейная поганка					
Яйцекладки	8	3-5	4,25±0,25	0,71	16,64
Собственно насиживание	8	12-14	12,75±0,25	0,71	5,55
Вылупление птенцов	8	2-3	2,63±0,18	0,52	19,72
Общая продолжительность насиживания	8	20-23	22,00±0,33	0,93	4,21
Серошекая поганка					
Яйцекладки	5	4-6	5,20±0,37	0,84	16,09
Собственно насиживание	5	16-17	16,60±0,24	0,56	3,03
Вылупление птенцов	5	2-4	3,20±0,37	0,84	26,15
Общая продолжительность насиживания	5	24-27	25,00±0,54	1,22	4,89
Большая поганка					
Яйцекладки	43	5-8	6,12±0,15	1,01	16,43
Собственно насиживание	43	15-18	16,91±0,14	0,89	5,29
Вылупление птенцов	43	2-4	3,40±0,11	0,72	21,17
Общая продолжительность насиживания	43	25-29	27,19±0,16	1,05	3,87

Кладку насиживают оба родителя. По данным Н.С. Гордиенко (1981б), самка серошекой поганки насиживает в 1,5-2 раза дольше, чем самец.

В период собственно насиживания средняя плотность насиживания у малой поганки (n=8 пар) составляет 91,4% (от 85,0% до 98,7%). Средняя плотность насиживания у серошекой поганки (n=5) составляет 88,1% (от 78,5% до 95,0%). По данным Н.С. Гордиенко (1984), средняя плотность насиживания у этого вида в Северном Казахстане достигает 100%. Макси-

мальная плотность насиживания у большой поганки (n=8 пар) наблюдается в промежутке между 10 и 22 днем периода насиживания (рис. 7).

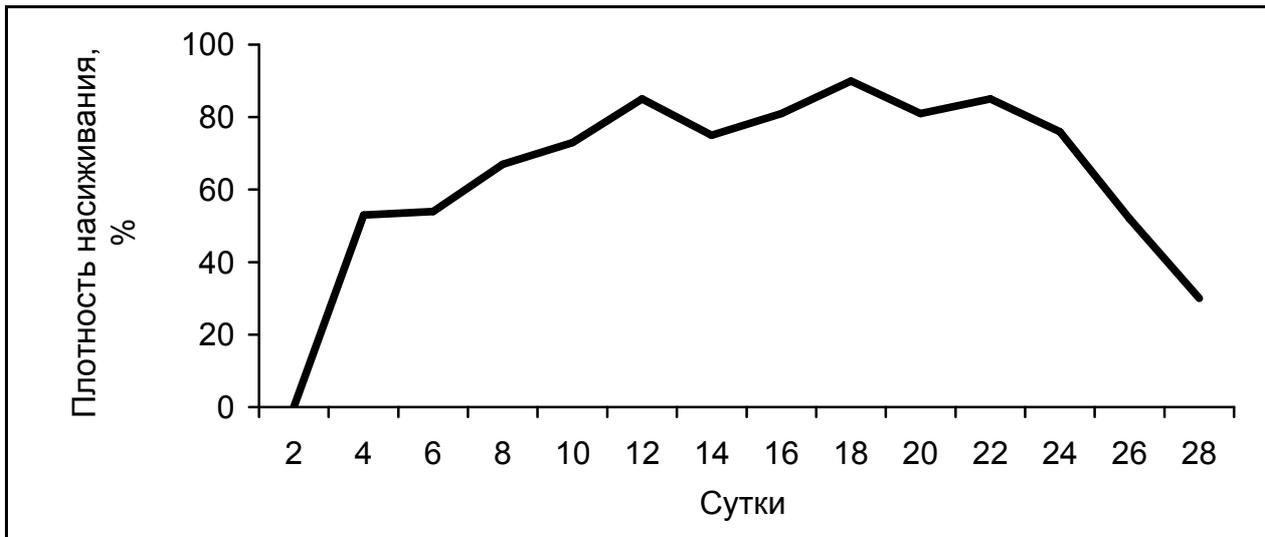


Рис. 7. Динамика плотности насиживания большой поганки в Центральном Предкавказье

Таким образом, насиживание у поганок начинается с момента откладки второго яйца, общая продолжительность насиживания увеличивается в ряду малая – черношейная – серошекая – большая поганки. Самки насиживают кладку дольше самцов. Плотность насиживания снижена в начале и в конце периода насиживания. У рано гнездящихся видов поганок продолжительность насиживания больше, чем у гнездящихся позднее.

### 7.3. Выкармливание птенцов

По характеру вылупления поганки относятся к группе асинхронного вылупления птенцов.

Птенцы малой поганки, в отличие от птенцов близкородственных видов поганок, до 7-дневного возраста могут находиться как на спине у родителей, так и в гнезде. Вероятно, использование гнезд объясняется тем, что птенцы малой поганки тяжелее относительно веса взрослой птицы, по сравнению с этими показателями у других видов поганок. Так, по данным Т.Л. Бородулиной и Т.А. Прокудиной (1974) у малой поганки вес однодневных птенцов составляет 5,3% от веса взрослой птицы, а у большой поганки – 2,8-2,9%. Начиная с 10-дневного возраста, птенцы малой поганки пытаются самостоятельно нырять. До пятинедельного возраста родители выкармливают птенцов, передавая корм из клюва в клюв. В возрасте 6-7 недель птенцы поднимаются на крыло. В период выкармливания птенцов семья остается на гнездовом участке водоема.

Птенцы черношейной поганки вылупляются с интервалом около суток. Самка в момент вылупления привстает каждые 10-15 с (Бородулина, 1969).

Сразу после вылупления птенцы (зрячие и подвижные) взбираются родителям на спину. Кормление птенцов трехдневного возраста родители осуществляют из клюва в клюв 1-2 раза в час. В возрасте 6,5 недель птенцы могут самостоятельно добывать себе корм. Семьи черношейных поганок после вылупления последнего птенца перемещаются на другой участок водоема. Способность к полету птенцы этого вида приобретают с семинедельного возраста. С этого времени молодые птицы начинают жить самостоятельно.

В выкармливании птенцов у серощеких поганок принимают участие оба родителя. Во время вылупления и до достижения двухнедельного возраста семья держится в радиусе 50-70 м от местоположения гнезда, однако гнездо не используется. Кормление осуществляется из клюва в клюв; начиная со второй недели, родители дают птенцам перья, вероятно, с этого возраста начинается употребление в пищу рыбы. Самостоятельно добывать корм молодые серощекие поганки начинают в возрасте 4-5 недель. Спустя 2,5-3 недели птенцы начинают летать. Семьи серощеких поганок могут сохраняться до зимовки. В литературе известны факты, когда выросшие птенцы первого выводка могут помогать в выкармливании птенцов второго выводка (Cramp, Simmons, 1977).

Птенцы большой поганки вылупляются асинхронно с интервалом в одни сутки. Крэмп и Сайммонс (Cramp, Simmons, 1977) указывают на возможность вылупления по одному птенцу в два дня. Вылупившись, птенец забирается на спину насиживающему родителю. До 10-дневного возраста птенцы поганок пойкилотермны. «Бляшки» оголенной кожи на голове птенцов имеют значение в терморегуляции и изменяют окраску в зависимости от температуры тела (Бородулина, 1974). Выкармливают птенцов оба родителя. До 3-дневного возраста кормление осуществляется один раз в час, при этом поиск пищи родители производят в толще воды или собирают ее с поверхности. Пища передается из клюва в клюв. Спустя неделю после вылупления родители дают птенцам перья. В возрасте 10-14 дней птенцы употребляют в пищу рыбу, пойманную родителями. Во время кормления птенцов родитель, после изъятия рыбы из воды, поворачивает добычу и передает ее птенцу головой вперед. Самостоятельные манипуляции добычей птенцы большой поганки начинают со второго месяца жизни.

Для большой, черношейной и, в меньшей степени, серощекой поганок обнаружено увеличение числа перелетов взрослых птиц в период выкармливания птенцов. В среднем 2,5-3 часа в сутки с выводком остается один родитель. Основная масса перелетов происходит между 10.00 ч и 14.00 ч. Вероятно, перелеты одной из взрослых поганок на другие кормовые биотопы связаны со снижением нагрузки на кормовую базу гнездового водоема.

Во время выкармливания птенцов имеет место два типа взаимоотношений родителей и детей: 1) родители, сменяя друг друга, добывают корм всем птенцам по очереди; 2) каждый родитель выкармливает свою часть выводка.

Во время взаимоотношений первого типа один из родителей остается на поверхности воды, охраняя выводок или держа птенцов на спине. Другой ныряет за кормом и приносит птенцам. Во время взаимоотношений второго типа кормовые участки родителей обособлены. Расстояние между кормовыми участками родителей составляет 20-30 м, или участки разделены фрагментами редких зарослей жесткой надводной растительности. По мнению ряда исследователей, феномен разделения выводков у поганок обусловлен разным возрастом асинхронно вылупившихся птенцов (Wobus, 1964; Блинов и др., 1981; Гордиенко, 1984), а также агрессией старшего птенца по отношению к младшим (Simmons, 1974). Разделение выводков черношейной поганки происходит в возрасте 1,5-2 недель (Fiala, 1976). У серошекой поганки – через неделю после вылупления (Wobus, 1964). По нашим наблюдениям, разделение птенцов между родителями большой поганки происходит спустя 3-5 суток после вылупления, при этом старший птенец воспитывается один. Когда родитель, воспитывающий старшего птенца, совершает перелет на другой кормовой биотоп или кормится в пределах акватории гнездового водоёма, птенец временно передается под опеку другому родителю. Второй родитель не позволяет сразу старшему птенцу взобраться на спину и присоединиться к другим птенцам. Как правило, он некоторое время следует вплавь за оставшимся родителем с птенцами на спине.

А.П. Бичерев и А.Н. Хохлов (1985) указывают, что во время кормления подросшие птенцы большой поганки объединяются с птенцами лысухи и белоглазой чернети.

По нашему мнению, птенцы поганок становятся самостоятельными после линьки в первый перовой наряд. Это явление связано с птерофагией, которая в онтогенезе у птенцов большой поганки наблюдается с 7-дневного возраста, у малой, черношейной и серошекой – с 10-дневного, то есть задолго до самостоятельного кормодобывания. В этом возрасте пуховые птенцы получают контурные перья родителей, необходимые для формирования погадок и в качестве гастролитов. После 7-8-недельного возраста молодые особи приобретают первый перовой наряд. В это время происходит обучение птерофагии, которое выражается в сочетании кормовых маневров с движениями, характерными для чистки оперения, в результате совмещения двух типов активностей.

Итак, птерофагия у поганок изменяется в онтогенезе, определяет возраст, с которого молодые особи становятся самостоятельными, что в свою очередь влияет на продолжительность репродуктивного цикла.

Таким образом, разделение выводков и использование в качестве кормового негнездовой биотоп взрослыми особями повышают выживаемость птенцов большой поганки. У территориально гнездящихся видов (малой и серошекой поганок) выводковые участки перекрываются с гнездовыми. В противоположность им черношейная и большая поганки, гнездящиеся одиночно и группами, отличаются смещением выводковых участков относительно гнездовых. Отличительной чертой малой поганки от других близкородственных видов является использование гнезда после вылупления птенцов.

#### 7.4. Особенности кормодобывательного поведения

Кормовое поведение птиц в природных сообществах изучено недостаточно. По мнению Е.И. Хлебосолова (1999), изучение роли кормового поведения в регулировании межвидовых отношений птиц в сообществах позволяет обнаружить параметры кормового поведения, которые характеризуют специфические особенности занимаемой видом трофической ниши и отражают межвидовые отличия в использовании пищевых ресурсов.

Поганкам свойственны 4 способа кормления: ныряние, неполное погружение, склевывание с поверхности воды и растений, ловля насекомых в воздухе (Бородулина, 1966; Гордиенко, 1977; Резанов, 1986; Когут, 1999а). Ведущая роль принадлежит нырянию. Так, большая поганка, добывая корм в толще воды, тратит в среднем 96,7% от общего времени кормления, серошекая – 94,8%, черношейная – 88,1%, малая – 89,7%. Серошекая и большая поганки во время кормления осуществляют значительные перемещения по акватории, преодолевая за одно ныряние под водой путь до 60 м. Малая и черношейная поганки, охотясь за добычей, за одно ныряние проплывают под водой не более 30 м в горизонтальном направлении.

Результаты исследований продолжительности ныряний во время кормления поганок в зимний период приведены в таблице 31.

Таблица 31

#### Продолжительность ныряний (с) во время кормления поганок Центрального Предкавказья в зимний период

Виды птиц	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка	419	4,2-30,4	17,68±0,28	5,76	32,60
Черношейная поганка	388	3,8-35,0	18,64±0,22	4,35	23,34
Серошекая поганка	530	5,2-50,4	27,28±0,32	7,28	26,67
Большая поганка	661	5,0-52,0	29,43±0,22	5,70	19,39

Из приведенных данных следует, что наивысшая средняя продолжительность ныряний свойственна большой поганке. Наиболее близка к ней серошекая, однако различия в продолжительности ныряний этих двух видов достоверны ( $t=5,53$ ,  $P<0,001$ ). Средняя продолжительность ныряний во время кормления у малой и черношейной поганок сходна, тем не менее, различия достоверны ( $t=2,69$ ,  $P<0,01$ ).

Продолжительность ныряний во время кормления отражает распределение поганок разных видов по акватории на различных глубинах. Так, малые поганки во время ветра и высокой волны перемещаются на большие глубины. Продолжительность ныряний на расстоянии 100-150 м от берега составляет  $18,77±0,39$  с, а на расстоянии 30 м от берега –  $17,34±0,51$  с. Разница во времени ныряний достоверна ( $t=2,37$ ,  $P<0,05$ ) (Рязанова, 2002).

Для всех видов поганок в начале репродуктивного периода продолжительность ныряний сокращается (табл. 32).

Таблица 32

**Продолжительность ныряний (с) во время кормления поганок  
Центрального Предкавказья в репродуктивный период**

Виды птиц	n	Lim	M±m	σ	CV, %
Малая поганка	124	3,4-25,0	11,23±0,39	4,37	38,88
Серошекая поганка	117	4,0-32,2	15,16±0,66	7,14	47,10
Большая поганка	417	6,0-41,0	24,91±0,29	5,97	23,98

Время, проведенное под водой, и частота ныряний в час во время кормления также изменяются в различные фенологические периоды (табл. 33). Небольшая продолжительность ныряний у поганок компенсируется увеличением частоты ныряний в час. Время, проведенное под водой во время кормления в весенний период, сокращается. Это связано с улучшением кормовой базы и доступностью добычи. На время, проведенное под водой, также оказывает влияние увеличение доли альтернативных способов добывания пищи поганками. Неполное погружение характерно малым поганкам во время кормления вблизи зарослей макрофитов и в 5 м от берега. Склевание с поверхности воды отмечено для большой и серошекой поганок в период гнездостроения, ловли насекомых в воздухе, зафиксированы для малой и черношейной поганок во время весенней миграции.

Таблица 33

**Фенологические изменения характеристик  
кормового поведения поганок**

Виды птиц	Зимний период		Репродуктивный период	
	время под водой, %	частота ныряний в час	время под водой, %	частота ныряний в час
Малая поганка	51,39	104,6	28,31	90,73
Черношейная поганка	58,81	122,0	32,45	112,4
Серошекая поганка	43,33	91,22	35,06	83,20
Большая поганка	55,33	70,41	45,93	66,38

На зимовках большие поганки нередко кормятся рядом с кряквой, большим бакланом. Конфликтные ситуации возникают с хохотуньей и озерной чайками. В период весенних миграций большие и малые поганки объединяются в совместные стаи во время кормления. Часто они образуют кормовые ассоциации с лысухами, к которым проявляют значительную толерантность на протяжении всего репродуктивного периода (Рязанова, 2002в).

При кормлении выводка из 3 птенцов у большой поганки взрослая особь ныряет с частотой 70,7 ныряний в час, при эффективности ныряний 14,3%. В период выкармливания птенцов малые поганки ныряют с частотой 106,6 раз в час, черношейные – 143,5 раз в час, серошекие – 94,0 раз в час. Таким образом, частота ныряний во время кормления в период выкармливания птенцов возрастает и превышает данную характеристику в зимний период.

Одним из главных показателей кормового поведения птиц служит набор и частота выполняемых маневров. Последовательность выполнения птицами тех или иных кормовых маневров служит одним из наиболее специфических показателей кормового поведения птиц. Он значительно более полно отражает особенности кормодобывательного поведения, чем набор кормовых маневров или частота их использования (Хлебосолов, 1999).

У большой поганки кормовое поведение состоит из трех основных этапов: 1) набор маневров, предшествующих нырянию; 2) непосредственно ныряние; 3) набор маневров, следующих после ныряния. В зависимости от успеха ныряния возможны два варианта последовательности кормовых маневров. Первый связан с дальнейшим поиском корма, второй включает изъятие кормового объекта из субстрата, манипулирование добычей и ее заглатывание.

Нырянию предшествует чередование проплыва вперед, стойки, высматривания жертвы и разворота. Стойка выражается в остановке в определенной точке. Подобное замирание на месте длится не более секунды и, вероятно, служит переключением с одного вида деятельности на другой. Высматривание подвижной добычи большая поганка производит с правого и левого боков.

Разворот в сторону предполагаемой добычи птица производит по необходимости, так как ныряет всегда «лицом вперед». Однако в погоне за рыбой большая поганка может менять траекторию движения, поскольку выныривание на поверхность данная особь осуществляет в радиусе десятков метров относительно места погружения. При этом ориентация тела птицы в пространстве может меняться в пределах 180°.

Большая поганка высматривает добычу после проплыва и стойки с равной частотой. Наиболее часто большая поганка производит разворот, а потом ныряние, чем погружение в воду непосредственно после высматривания добычи или стойки. После выныривания без добычи в большинстве случаев происходит притрагивание к горлу. По данным Сайммонса (Simmons, 1979), притрагивание к горлу относится к группе комфортных движений, наблюдается после выныривания и имеет видовые особенности. Далее следуют также комфортные движения: отряхивание от воды или встряхивание клювом, видимо, направленные на удаление воды с клюва и оперения. Высматривание добычи продолжается после неуспешного ныряния и перерастает в следующую серию маневров, предшествующих новому нырянию.

После изъятия добычи наблюдается серия манипуляций ею. Наиболее часто большая поганка производит удержание рыбы сразу после выныри-

вания. В два раза реже она прибегает к полосканию рыбы в воде. Данная манипуляция, по мнению автора, необходима для поворота рыбы головой вперед перед заглатыванием. После полоскания и удержания добычи большая поганка забрасывает рыбу себе на спину. Данная манипуляция также может обеспечивать поворот рыбы головой вперед для заглатывания. Заглатывание добычи происходит всегда после манипуляций на спине.

Набор кормовых маневров малой поганки в начале гнездового периода сходен с таковыми у большой поганки. Однако манипулирование добычей ограничивается лишь удержанием и полосканием. Такое действие, как забрасывание добычи на спину, не зафиксировано.

В большинстве случаев для малой поганки характерно ныряние сразу после высматривания добычи. Разворот перед погружением в воду малой поганкой используется реже, чем большой поганкой. Высока частота ныряний непосредственно после проплыва. Стойка чаще переходит в высматривание добычи, чем в непосредственно ныряние. Так же как и большой, малой поганки свойственны два варианта действий, в зависимости от успеха ныряния. Однако каждый вариант обнаруживает видовые особенности. Так, у малой поганки после выныривания без добычи к высматриванию добычи ведут проплыв и стойка. Притрагивание к горлу практически с равной частотой ведет к встряхиванию клювом и отряхиванию от воды, то есть переходит в комплекс комфортных движений. После выныривания с добычей следует удержание добычи. Переход данного действия в манипуляцию, связанную с полосканием и обратно, осуществляется малой поганкой с равной частотой. Заглатывание добычи малые поганки производят всегда после манипуляции удержания добычи. Отсутствие манипуляций добычей на спине у малой поганки может быть связано с меньшей подвижностью извлекаемой добычи, по сравнению с маневренностью кормовых объектов большой поганки. Полученные данные косвенно свидетельствуют о различии в предпочтении пищевых объектов, что указывает на расхождение трофических ниш малой и большой поганок при совместном нахождении в одном кормовом биотопе.

Особенности кормового поведения серощекой поганки прослеживаются на этапах, предшествующих нырянию и следующих после него. Так, стойка следует после проплыва и предваряет ныряние. Высматривание добычи серощекая поганка осуществляет после проплыва. Разворот наиболее часто применяется птицей после высматривания добычи, реже следует после проплыва. Частота перехода стойки, высматривания добычи и разворота в ныряние различается незначительно. После выныривания серощекая поганка, в отличие от большой поганки, осуществляет проплыв, а потом приступает к высматриванию добычи. Притрагивание к горлу после выныривания у серощекой поганки влечет за собой переход к серии комфортных движений. Данная последовательность маневров свойственна

всем изучаемым видам поганок. После изъятия добычи серошекая поганка, так же как и малая, производит манипуляции, связанные с удержанием добычи. Манипуляции добычей на спине производятся чаще после удержания добычи. Частота перехода от удержания к полосканию или к манипуляциям на спине различается незначительно.

Особенность кормовых маневров серошекой поганки заключается и в действиях, осуществляемых перед заглатыванием добычи. В подавляющем большинстве случаев заглатывание происходит после удержания добычи, как у малой поганки. Однако имеет место заглатывание пищи после манипуляций добычей на спине, как у большой поганки. Выше обозначенная черта кормового поведения может свидетельствовать о более широком спектре кормовых объектов, поглощаемых серошекой поганкой.

Таким образом, ныряние является основным способом добывания корма у поганок. Продолжительность ныряний во время кормления выявляет видовую специфичность и изменяется в зависимости от глубины кормового водоема и погодных условий. Продолжительность, частота ныряний и время, проведенное под водой, изменяются в зависимости от фенологического периода. Наибольшее сходство данный аспект кормодобывательного поведения обнаруживается между малой и черношейной поганками и между серошекой и большой. Видовые особенности кормового поведения прослеживаются в различии наборов, последовательности и частоты кормовых движений, что говорит об избирательности предпочитаемых кормовых объектов у близкородственных видов, а также трофической дифференциации между ними.

### **7.5. Характеристика суточной активности**

Суточный цикл локомоторной активности является физиологической адаптацией к воздействию совокупности факторов окружающей среды.

В дневные часы выявлены следующие формы активности поганок: кормление, перемещение в плыв, полет, токование, спаривание, гнездостроеие, откладка яиц, готовность к действию, дневной покой на воде, избегание опасности, конфликты, чистка оперения, кормление и обогрев птенцов.

Из птиц Палеарктики к плаванию и нырянию наиболее приспособлены поганки, и в такой степени, что при дальнейшем эволюционировании в этом направлении можно было ожидать потери способности у них к полету (Бородулина, 1977). Ныряние как действие присутствует в 5 формах активности. Это основной способ добывания корма, элемент токовых перемещений во время сближения партнеров. Приоритетный способ избегания опасности – также ныряние. Часть гнездового материала поганки собирают под водой. Изъятие материала из толщи воды происходит в 2,7 раз чаще, чем из зарослей жесткой надводной растительности. Перемещение в плыв осуществляется как на поверхности воды, так и под водой. Наблю-

дения на водохранилищах р. Егорлык показали, что большие поганки во время передвижения по акваториям крупных водохранилищ большие расстояния чаще преодолевают под водой, нежели вплавь по поверхности воды. Птенцы изучаемых видов поганок сначала обучаются добывать пищу во время ныряния, а позднее приобретают способность к полету.

Учитывая адаптации к нырянию у поганок, нами в качестве основы характеристики суточной активности взяты частота ныряний в час и доля активно ныряющих особей за установленный интервал времени в период добывания корма.

Распределение кормовой активности в светлое время суток в зимний период представлено на рисунке 8.

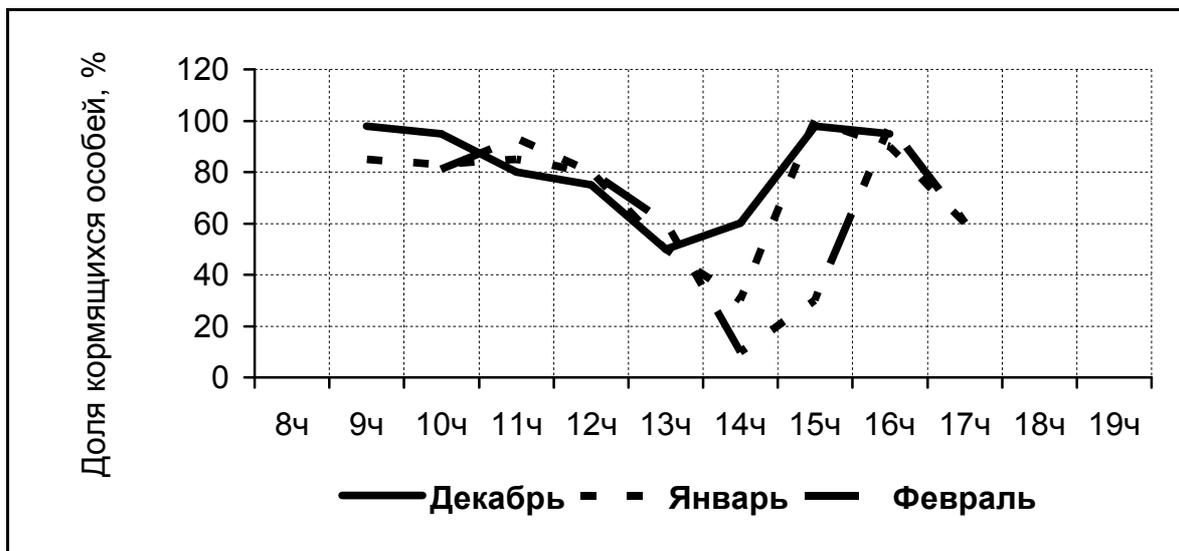


Рис. 8. Динамика кормовой активности большой поганки в светлое время суток в зимний период

Как видно из графика, на зимовке первый пик кормовой активности взрослых особей больших поганок приходится на утренние часы до 11 ч, второй — на 15-16 ч. Спад активности приходится на 13-14 ч. В период спада кормовой активности преобладают чистка оперения и дневной покой на воде. Характерно, что чистка оперения обязательно следует после кормления. Это связано с тем, что оперение сильно намокает в воде, и во избежание переохлаждения птица нуждается в освобождении покровов тела от избытка влаги. Особенно это важно в зимний период. В подтверждение вышеизложенного положения выступает явление прерывания кормления. В зимний период большая поганка приступает к чистке оперения после успешного кормления. Процесс добычи корма может быть прерван для чистки и просушки перьевого покрова.

Чистка оперения в зимний и выводковый периоды у взрослых особей имеет особенности. После каждого прикосновения к перьям зимующая птица совершает встряхивание клювом влево и вправо в воздухе. Во время

выкармливания птенцов взрослая особь после прикосновения к собственному оперению полощет клюв в воде, при этом птенцы 7-8 недельного возраста следуют примеру родителей. Чистка оперения большой поганкой (n=10) осуществляется в следующей последовательности: плечевые и кроющие перья крыла, маховые перья и области подмышек, перья груди и частично брюшка, область спины и горла. В период образования пар и начала токования пик комфортного поведения приходится на промежуток между 15.30 ч и 16.30 ч. Чистка оперения взрослых птиц и птенцов приходится на интервал между 13 ч и 15 ч по данным на третью декаду июня. В это время на территории региона исследования устанавливается сухая жаркая погода, и в вышеуказанный временной интервал солнце находится высоко над горизонтом, что обуславливает прогревание воздуха и воды. Именно в данную часть суток спадает кормовая активность и возрастает доля птиц, занятых другими формами активности, такими, как чистка оперения и дневной покой на воде.

Активно токующих больших поганок регистрировали в течение всей светлой части суток. Основную долю токующих пар наблюдали с 10 ч до 12 ч, к 13 ч интенсивность тока ослабевает. В период с 14 до 15 ч брачные церемонии крайне редки. Второй пик токования приходится на 16.00-17.30 ч (табл. 34).

*Таблица 34*

#### **Суточная активность брачных игр большой поганки**

Время, ч	Число токующих пар	%
8-10	3	12,5
10-12	9	37,5
12-14	6	25,0
14-16	1	4,2
16-18	4	20,8
Всего	24	100,0

Наблюдения за активностью малой поганки (n=14), проведенные в зимний период на Новотроицком вдхр. со стороны пос. Солнечнодольска, показали нижеследующее. В зимний период суточная активность малой поганки складывается из совокупности форм активностей: кормления, чистки оперения, дневного покоя на воде, перемещения вплавь, готовности к действию и полета. Во время кормления птица совершает передвижение вплавь внутри акватории.

На протяжении всего светлого времени суток малые поганки активно кормятся. Незначительный спад кормовой активности происходит в промежуток между 12 и 14 ч (рис. 9).

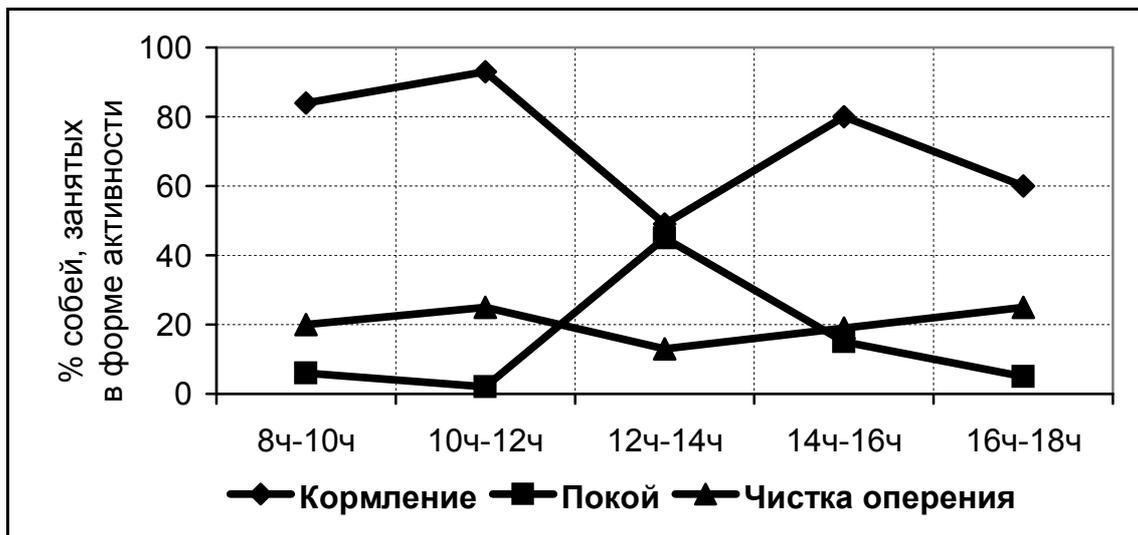


Рис. 9. Суточная активность малой поганки в зимний период

В этот временной интервал возрастает доля отдыхающих особей. Дневной покой не свойственен в период максимальной кормовой активности. Чистка оперения происходит периодически во время кормления. Удаление воды с покровов тела способствует сбережению тепла, поэтому чистка относительно равномерно распределена в течение всего времени кормления и имеет незначительный спад в период снижения кормовой активности. Полет малой поганки днем редок, однако в двадцатых числах февраля нами зафиксированы 2 случая приводнения одиночных малых поганок в 15.40 ч и 16.05 ч.

Наблюдения за 15 семьями больших поганок с выводками из 3 и 4 птенцов (в среднем, 3,2 птенца) в возрасте 3-5, 15-20 и 40-50 суток, показали, что по мере взросления птенцов изменяется их суточная активность и увеличивается набор форм поведения. В 3-5-дневном возрасте птенцам большой поганки свойственны следующие формы активности: кормление, чистка оперения, перемещение в плаву за родителями, подъем на спину родителей и спуск на воду, дневной покой на спине родителя, обучение, конфликты между разновозрастными птенцами из-за корма. Из них в этом возрасте только перемещение в плаву за родителями птенцы способны осуществлять самостоятельно. К 15-20-дневному возрасту у птенцов добавляются два типа активности: ныряние и склевывание мелких кормовых объектов с поверхности воды. В возрасте 40-50 суток птенцы большой поганки обучаются чистить свое оперение, подражая родителям.

По мере взросления кормовая активность птенцов большой поганки сохраняет тенденцию к возрастанию в утренние и вечерние часы; спад данной формы поведения усугубляется за счет вовлечения птиц во вновь приобретенные формы активности (рис. 10).

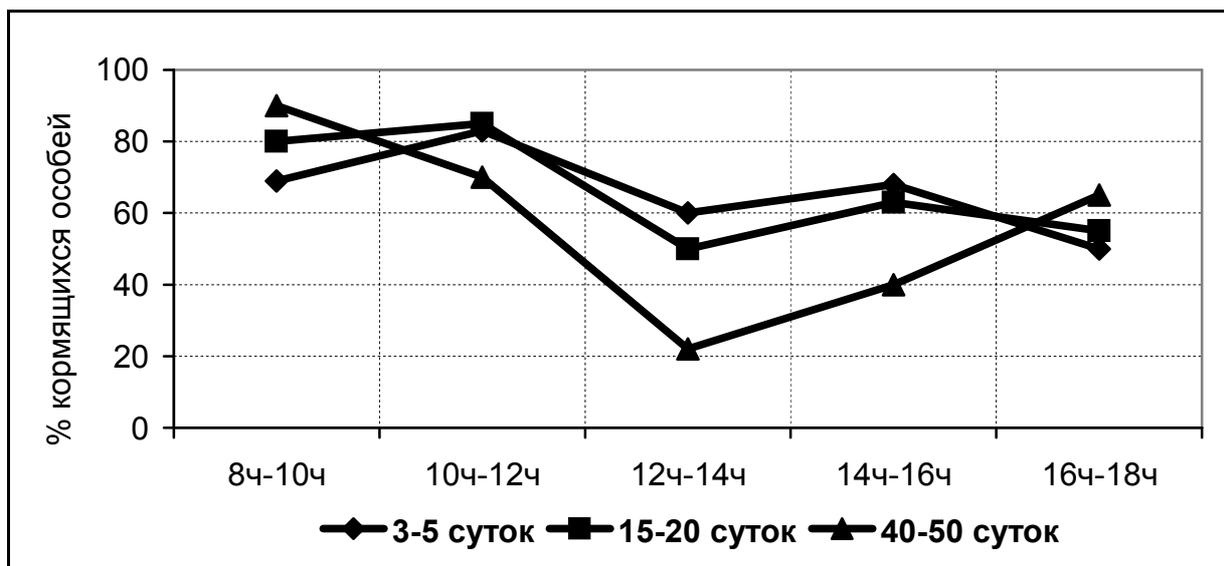


Рис. 10. Возрастные изменения суточной кормовой активности птенцов большой поганки

Динамика суточной кормовой активности изменяется в онтогенезе, что позволяет использовать кормовую базу общих кормовых биотопов. Различия суточных циклов локомоторной активности способствуют разграничению во времени эксплуатации пространственных и трофических ресурсов, обеспечивающих совместное обитание близкородственных видов поганок.

### 7.6. Особенности суточного бюджета времени

Все живые организмы обладают конечным периодом времени для всех видов жизнедеятельности. Умение рационально использовать временные ресурсы представляет собой важную адаптацию. Способность изменять свой бюджет времени и энергии представляет собой мощное средство, позволяющее противостоять колебаниям среды и при этом сохранять определенный уровень приспособленности к ней (Пианка, 1981). Эффективность использования времени определяет характер связей организма со средой, что отражается на свойствах экологической ниши. Метод расчета суточного бюджета энергии на основе данных о суточном бюджете времени свободноживущих птиц, по мнению В.Р. Дольника (1982), имеет одним из преимуществ то, что данные о суточном бюджете времени (DTB) видов постепенно будут образовывать банк данных, который вновь и вновь может использоваться для расчетов суточного бюджета энергии (DEB) птиц по мере совершенствования методов пересчета DTB в DEB. В этой связи изучение бюджета времени близкородственных видов поганок в естественной обстановке является актуальным.

Бюджет времени представляет собой процентное соотношение суммарных временных затрат на формы поведения, свойственные особи в оп-

ределенный период жизни. Бюджет времени малой, черношейной, серошейной и большой поганок в зимний период складывается из следующих типов активностей: кормления, перемещения в плаву, отдыха на воде, чистки оперения, полета и готовности к действию.

Больше всего времени поганки тратят на кормодобывательную активность. Временные затраты на данную форму активности убывает в ряду малая поганка – черношейная поганка – серошейная поганка – большая поганка. Вероятно, виды поганок, обладающие большими размерами тела, способны употреблять в пищу более крупную добычу, что отражается на экономии времени. Второе место по временным затратам у малой и черношейной поганок, видов с наибольшими затратами времени на кормовую активность, занимает чистка оперения. Поскольку эти виды дольше кормятся, то есть больше ныряют, они нуждаются в дополнительном времени для чистки и просушки оперения.

У серошейной и большой поганок на втором месте находится отдых на воде, возможно, таким способом птицы этих видов сберегают энергию. Чистые перемещения составляют незначительную часть бюджета времени. Этот факт объясним тем, что для всех четырех видов поганок характерны передвижения по акватории во время кормодобывательных движений. Таким образом, в одно и то же время поганки совмещают две формы активности, при этом ведущей является кормовая активность, а перемещения – сопутствующей активностью.

В брачный период у поганок увеличивается набор активностей за счет вовлечения птиц в репродуктивные формы активности (токование, гнездо-строение, территориальные конфликты). Временные затраты на добывание корма в брачный период сокращаются.

Однако соотношение расходов времени на кормление у четырех изучаемых видов сохраняется и убывает в той же последовательности. Временные затраты на чистку оперения возрастают, по сравнению с таковыми в зимний период, за счет ритуальной чистки оперения во время брачных церемоний. Время отдыха сокращается у всех видов поганок на данном этапе годового цикла. Затраты на перемещение по акватории возрастают. Это может быть связано с поиском гнездового участка, а также с перемещением в плаву в светлое время суток во время миграции (Кошелев, 1977). Временные затраты на полет у всех четырех видов различаются незначительно. Готовность к действию для всех видов превышает затраты на конфликты. Как отмечает И.В. Когут (1999а), эта форма активности может быть проявлением территориального поведения. Готовность к действию выражается в демонстрации настороженной позы, когда шея птицы слегка

вытянута, при необходимости перерастает в позу угрозы. Наибольшие затраты времени на токование характерны большой поганке. Малые и черношейные поганки меньше времени расходуют на брачные игры и гнездо-строение, чем большая и серошекая. По-видимому, сокращение временных затрат на формы активности, связанные с размножением, обусловлено большими затратами этих видов на кормление.

В период гнездо-строения наблюдается совмещение двух форм активностей. В принесенном гнездовом материале могут находиться кормовые объекты, поэтому поганка, прежде чем отнести изъятый пучок растительности на гнездо, кладет его на воду и склевывает с поверхности насекомых и части растений. В данном случае гнездо-строение является ведущей активностью, а кормление – лишь сопутствующей.

В гнездовой период происходят изменения в наборе типов активности у поганок. Так, утрачивается токование, а доминирующим по затратам времени становится насиживание. Насиживают оба родителя, причем самки проводят на гнезде больше времени, чем самцы. Временные затраты на насиживание у малой, черношейной и серошекой поганок существенных различий не имеют. Расход времени на насиживание у большой поганки меньше. Это связано с тем, что этот вид гнездится наиболее открыто на водоемах с рекреационной нагрузкой, где беспокойство со стороны человека заставляет надолго покидать гнездо.

Временные затраты на кормление у малой и серошекой поганок выше, чем у черношейной и большой, поскольку первые два вида поганок устраивают свои гнезда в зарослях с высокой степенью сомкнутости стеблей, то есть на хорошо защищенных участках водоема. Эти поганки меньше тратят времени на формы активности, связанные с охраной гнезда. Временные затраты на чистку оперения соответствуют времени кормления. Расход времени на гнездо-строение у большой и серошекой поганок в гнездовой период, по сравнению с брачным, сокращается. У малой поганки суточные затраты времени на данную форму активности на вышеупомянутых этапах годового цикла существенно не отличаются.

Это обусловлено тем, что гнезда малой поганки подвержены быстрому разрушению по причине колебания уровня воды в водоемах. Гнездовой период малой поганки совпадает с периодом выпадения большого количества осадков в конце мая – начале и июня. Рыхлые гнезда черношейной поганки, расположенные открыто, больше подвержены разрушению из-за действия волн и ветра. Поэтому птицы вынуждены тратить больше времени на гнездо-строительную активность в гнездовой период, чем в брачный. Перемещения на данном этапе жизненного цикла у всех видов поганок

становятся сопутствующей активностью во время кормления, поиска гнездового материала, защиты гнездового участка. Временные затраты на готовность к действию и конфликты, как правило, выражаются в агрессивной позе, реже в атаках, сопровождаемых звуковой демонстрацией, выше у большой и черношейной поганок, то есть у видов, гнездящихся открыто. Отдых на воде у малой и черношейной поганок занимает незначительную часть светлого времени суток. Временные затраты на отдых у серошекой поганки незначительно различаются с расходом времени на готовность к действию. У большой поганки затраты времени на отдых на поверхности воды самые продолжительные по сравнению с другими видами поганок. Отдых свойственен одному из партнеров, в период, когда другой насиживает кладку. Отдых на воде обоих родителей наблюдается только на начальных этапах гнездового периода, когда происходит откладка яиц, особенно на стадии первых двух яиц. В конце инкубации временные затраты на насиживание сокращаются. Когда начинают вылупляться птенцы, насиживание прекращается, и на его смену приходят другие типы активности, связанные с уходом за птенцами и кормлением.

В выводковый период набор типов активности пополняется за счет форм поведения, связанных с уходом и выкармливанием птенцов, а также перелетов одного из родителей, с целью снижения нагрузки на кормовую базу гнездового биотопа. В этой связи бюджеты времени поганок двух полов имеют отличия.

Временные затраты на добывание корма себе и птенцам в выводковый период занимают значительную часть светлого времени суток и убывают в ряду малая – черношейная – большая – серошекая поганка. Кормление собственно взрослых особей наиболее продолжительно у мелких видов – малой и черношейной поганок, однако для последней эта характеристика выше, что может быть связано с качеством кормовой базы биотопа. Расход времени на кормление птенцов увеличивается в ряду черношейная – серошекая – большая – малая поганка, что, очевидно, связано с размером выводка у этих видов.

Молодым птенцам трудно добывать подвижные кормовые объекты. Полностью самостоятельное кормление влечет увеличение временных затрат, поэтому необходимо, чтобы птенцов выкармливали родители. Исходя из суммарных затрат на добывание корма себе и птенцам, следует, что поганкам целесообразно выкармливать птенцов вдвоем. Временные затраты на чистку оперения у серошекой и большой поганок сходны и соответствуют времени кормления. Чистка оперения у малой поганки занимает в 4,73 раза меньше времени, чем добывание корма, у серошекой поганки это соотношение составляет 4,02 у черношейной поганки – 3,18, у большой

поганки – 4,13. Уход за выводком включает чистку оперения птенцов, помощь взрослой птицы, когда птенцы забираются на спину родителя и спускаются на воду. Временные затраты на данную форму активности зависят от величины выводка. Перемещения вплавь занимают незначительную часть времени для всех четырех видов, так как семья держится на ограниченной территории, в непосредственной близости от гнезда. Основная часть перемещений осуществляется как сопутствующая активность в момент кормления и обучения птенцов. Готовность к действию перерастает в истинную позу угрозы у большой поганки в 2,3% случаев, у серошекой – в 1,9% случаев, при приближении болотного луня. Полет отмечен у большой и черношейной поганок – видов, гнездящихся группами. Этот факт подтверждает предположение о том, что одна из взрослых птиц покидает семью на 1,5-2 ч в сутки с целью кормления в другом биотопе. В период отсутствия одного из родителей на гнездовом водоеме оставшийся родитель с птенцами держится строго в одном месте. Наблюдения за пятью семьями больших поганок показали, что родитель с выводком находится вблизи какого-либо фрагмента зарослей макрофитов, избранного своеобразным ориентиром. Когда птицу с птенцами на спине сносило течением в сторону, она предпринимала попытку вернуться в исходную точку. Большие временные затраты на отдых на воде свойственны тем видам поганок, которые меньше времени тратят на кормодобывательную активность. Такое распределение форм поведения во времени способствует сбережению энергии.

Набор форм активностей у птенцов четырех видов поганок имеет свои особенности. Общими для всех видов в первые 7 суток являются кормление, плавание, подъем на спину родителя и спуск на воду, покой на спине родителя, чистка оперения при помощи родителей. Для птенцов малой поганки характерен отдых на гнезде в первые дни жизни. Временные затраты на данную форму активности составили 5,3% светлого времени суток.

Таким образом, изменение набора типов активностей у поганок носит фенологический характер. Кормление является ведущей активностью для изучаемых близкородственных видов поганок на всех этапах годового цикла. Экономия времени достигается совмещением двух типов активностей, при этом кормление может быть как основной, так и сопутствующей активностью. Наибольшее сходство в распределении времени наблюдается между малой и черношейной и между серошекой и большой поганками. Однако в период выкармливания птенцов в наборе форм активностей взрослых особей обнаруживается сходство между черношейной и большой поганками, что может быть связано со склонностью к групповому типу гнездования этих видов.

## Глава 8. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ БОЛЬШОЙ ПОГАНКИ ДЛЯ РЫБОВОДСТВА

После обводнения Центрального Предкавказья свое развитие получило рыбоводство, что привело к изменениям в распространении и численности птиц-ихтиофагов. В этой связи возникает проблема оценки практического значения данной категории орнитофауны. Поскольку поганки являются обычными обитателями нерестово-вырастных хозяйств региона исследования, то выявление ущерба рыбхозам поганками становится актуальным.

Поганки – обычные обитатели рыбхозов. Во многих частях ареала большая поганка многочисленна на рыбоводных прудах (Казаков, Ломадзе, 1991; Кучинська, 2000а; Шерназаров, Снегур, 2001). Поэтому изучение степени рыбаемости поганок имеет практическое значение.

Выявление доли рыбы в кормовом рационе проведено на основе анализа содержимого желудков 29 взрослых особей больших поганок (16 самцов, 13 самок). Птицы добыты во время отстрела рыбаемых птиц на рыбоводных прудах Изобильненского района Ставропольского края в третьей декаде мая. При разборе проб было установлено, что кормовой рацион больших поганок в репродуктивный период включает компоненты как растительного, так и животного происхождения.

В содержимом изучаемых желудков выделены четыре основные фракции: рыба, растения, хитин беспозвоночных и перья. Соотношение масс фракций различных типов кормов представлено таблице 35. Среди различных типов кормов у больших поганок обоих полов на первом месте стоит рыба, которая была обнаружена в трех желудках самцов и пяти желудках самок. В содержимом желудков больших поганок, если не присутствовала рыба, то обнаруживались кости и чешуя, что также свидетельствует об ихтиофагии больших поганок в репродуктивный период, фрагменты хитина беспозвоночных составляют незначительный процент от общей массы изучаемого материала. Водоросли обнаружены только в одном желудке самца. При этом в содержимом желудка этой особи присутствовала одна рыба, длиной 12 см. Семена рдеста содержались во всех желудках больших поганок обоих полов. Численность экземпляров семян в одном желудке – 13,8 (7-31) (Рязанова, 2003б).

Всем поганкам свойственна птерофагия. О присутствии перьев в содержимом желудков поганок свидетельствуют немногочисленные упоминания в публикациях. Так, нахождение перьев в содержимом желудков малой, черношейной и большой поганок констатирует М.А. Мензбир (1896), Ганзак (Hanzak, 1952), А.П. Бичерев и А.Н.Хохлов (1984), А.Н. Хохлов и И.Г. Траутвайн (1999).

Таблица 35

**Соотношение масс (г) фракций типов кормов  
взрослых больших поганок обоих полов**

Фракция типа корма	Самцы (n=16)		Самки (n=13)	
	n	%	n	%
Рыба	370	60,07	498	70,14
Чешуя и кости рыб	41	6,65	39	5,49
Фрагменты хитина	28	4,55	58	8,17
Водоросли	5	0,81	-	-
Семена рдеста	60	9,74	32	4,51
Перья	112	18,18	83	11,69
Всего	616	100,00	710	100,00

В анализируемом содержимом желудков больших поганок в 100% случаев обнаружены перья самой птицы. На один желудок приходится от 9 до 32, в среднем 20 контурных перьев. Длина перьев колеблется от 69,3 мм до 98,5 мм, в среднем 85,2 мм. В момент вскрытия перья концентрировались в заднем отделе желудка, очины отдельных перьев выдавались в железистый желудок. В других отделах пищеварительного тракта перья не обнаружены (Рязанова, 2003б).

Функция птерофагии у поганок, по мнению ряда авторов (Hanzak, 1962; Cramp, Simmons, 1977), состоит в связывании хитина беспозвоночных, чешуи и костей рыб в погадки. Не исключается версия использования перьев в качестве гастролитов, так как в исследуемом материале хитин был представлен в виде мелких фрагментов экзоскелета насекомых (Рязанова, 2003б).

Согласно визуальным наблюдениям, ихтиофагия свойственна взрослым большим поганкам на протяжении всех этапов жизненного цикла. Поганки этого вида выкармливают птенцов рыбой, поэтому необходимым условием выбора гнездового биотопа является его зарыбленность.

Таким образом, в питании большой поганки в репродуктивный период преобладает рыба, поэтому гнездование этого вида на рыбоводных прудах повышает обеспеченность кормами взрослых птиц и птенцов.

Наибольшая численность вида выявлена на прудах рыбхозов Изобильненского р-на. Высокая численность большой поганки в данном не-

рестово-вырастном хозяйстве сохраняется на протяжении последнего десятилетия. По данным учетов, проведенных во второй декаде июня 1991 г., большая поганка являлась также обычным видом рыбоводных прудов у с. Тищенское и с. Птичье Изобильненского р-на Ставропольского края. Ее численность на прудах составляла от 0 до 46 особей на один пруд, в среднем, – 5,0 особей на один пруд (Рязанова, 1999).

Данные таблицы 36 позволяют заключить, что большая поганка охотнее поселяется на выростных прудах, чем на нагульных, как в репродуктивный (различия достоверны,  $t=2,02$ ,  $P<0,05$ ), так и в выводковый (различия не достоверны,  $t=1,23$ ,  $P>0,05$ ) периоды.

Таблица 36

**Средняя численность большой поганки (особей на один пруд)  
в рыбхозе «Ставропольский»**

Периоды	Вырастной пруд	Нагульный пруд	В среднем на 1 пруд
	M±m (Lim)	M±m (Lim)	M±m (Lim)
Начало репродуктивного периода	11,33±0,82 (2-16)	8,0±0,59 (4-14)	9,55±0,77 (2-16)
Выводковый период	22,66±1,84 (4-40)	19,93±1,07 (6-32)	21,2±1,50 (4-40)

В связи с многочисленностью и частичной рыбаждностью большой поганки нами предпринята попытка установить абсолютное количество рыбы, выедаемой из стандартных прудов разного типа. Суточное изъятие рыбы из пруда одного типа рассчитывали на основе данных о кормодобывательном поведении поганок. При этом учитывали следующие показатели: число успешных ныряний за одно кормление, где добычей служила рыба; число кормлений за все время добывания корма в течение суток, полученных на основе данных о суточном бюджете времени; число особей на один пруд. Истребление рыбы большими поганками в одном пруду в течение суток будет равно произведению вышеперечисленных переменных.

Наблюдения за взрослыми кормящимися большими поганками в начале репродуктивного периода на рыбоводных прудах показали, что одна взрослая особь охотится за рыбой от 3 до 5 раз в сутки, в среднем 4,3 раза ( $n=54$ ). За одну охоту птица извлекает только одну рыбу, то есть одна

взрослая большая поганка выедает 4,3 экземпляра рыб в сутки. Исходя из вышеизложенного, следует, что из одного нагульного пруда рыбхоза большие поганки способны изъять 34,4 экземпляра рыб в сутки, из одного выростного пруда – 48,7 рыбы в сутки.

В период выкармливания птенцов в возрасте одного месяца за один раз семья с выводком из 3 птенцов извлекает 5 рыб. Число кормлений составляет 8,8 раз в сутки, при этом только 60% составляет охота на рыбу, то есть семья больших поганок кормится рыбой 7 раз в сутки. Одна семья извлекает в сутки 35 особей рыб. В среднем на один выростной пруд приходится 5,2 семей вида. Исходя из этого, поганки, гнездящиеся на одном выростном пруду в рыбхозе у с. Тищенское, истребляют 182 рыбы в сутки. На нагульных прудах в выводковый период пребывают в среднем 3,4 семьи. Ущерб, наносимый поганками на этом типе прудов, составляет 119 экземпляров рыб в сутки. Период существования семей длится около 2 месяцев. За это время большие поганки могут изъять из нагульного пруда 7140, из выростного – 10920 рыб. Предполагаемый суммарный ущерб, наносимый большими поганками выростному и нагульному прудам за один репродуктивный цикл, оценивается в 18060 рыб.

Согласно расчетным данным, большая поганка при численности 9,55 особей на один выростной и 21,2 особей на один нагульный пруд может наносить ощутимый ущерб рыбному хозяйству. Регулирование численности поганок на рыбоводных прудах целесообразно осуществлять путем сокращения зарослей макрофитов, пригодных для гнездования.

Таким образом, в настоящее время большая поганка может считаться условно проблемным видом птиц-ихтиофагов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог вышеизложенному, можно заключить, что антропогенная трансформация гидроэкосистем Центрального Предкавказья положительно отразилась на состоянии популяций близкородственных видов поганок. В настоящее время основными местами их обитания являются пресные водоемы (крупные водохранилища, пруды, озера, рыбоводные пруды), поросшие жесткой надводной растительностью. На естественных водоемах гнездятся малочисленные виды поганок (черношейная и серощекая). Большая поганка в равной степени занимает природные и антропогенные водоемы. Малая поганка гнездится преимущественно на искусственных водоемах. Тенденция к гнездованию на рыбохозяйственных водоемах выявлена у больших и малых поганок.

Признаки экологического сходства выявлены у серощекой и большой (сходные требования к глубине гнездового водоема), черношейной и большой поганок (равноудаленные от открытой акватории участки). Конкуренция за пространственные ресурсы имеет место у большой поганки с черношейной и серощекой. Экологические ниши малой и большой поганок не перекрываются. Фактором изоляции систематически близких видов поганок в Центральном Предкавказье является плотность стеблей макрофитов. Снижение межвидовой конкуренции поганок за гнездовые станции обеспечивается фенологическими различиями рано и поздно гнездящихся видов.

Симбиотопия большой поганки с близкородственными видами является отличительной чертой поганок Центрального Предкавказья. Высокая конкурентоспособность вида обусловлена большей шириной ниши по сравнению с малой, черношейной, серощекой поганками. Большая поганка способна, кроме предпочитаемых участков гнездопригодной площади, использовать и побочные ресурсы. Об этом свидетельствует широкий спектр глубины водоема и расстояния до открытой акватории при выборе места для гнезда.

Зимовки поганок в регионе носят пульсирующий характер и зависят от хода зимы и ледостава. Благодаря сохранению незамерзающих акваторий вблизи гидротехнических сооружений, Новотроицкое вдхр. является станцией переживания неблагоприятных условий в период зимовок для малой, черношейной, серощекой и большой поганок.

Основное воздействие лимитирующих факторов как абиотического, так и биотического происхождения приходится на время инкубации и первые 3 недели после вылупления птенцов. Наибольший успех размножения свойственен большой поганке (58,2%). Антропогенное воздействие в большинстве случаев косвенно. Большую поганку можно считать условно проблемным видом птиц-ихтиофагов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аксимуратов К. Материалы по экологии большой поганки в низовьях Аму-Дарьи // Экология гнездования птиц и методы ее изучения. – Самарканд, 1979. – С. 8-9.
- Белик В.П. Орнитофауна степного Подонья: современное состояние // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 1994. – Вып. 6. – С. 5.
- Бёме Л.Б. Птицы Северо-Кавказского края. – Пятигорск, 1935. – 141 с.
- Бёме Л.Б. По Кавказу // Природа и охота. – М., 1950. – Вып. 26. – 55 с.
- Бибби К., Джонс М., Марсен С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц. Пер. с англ. – М., 2000. – 186 с.
- Бичерев А.П. Фаунистический обзор и некоторые черты биологии неворобьиных птиц водоемов окрестностей г. Ставрополя // Фауна Ставрополя. – Ставрополь, 1984. – Вып. 3. – С. 7-20.
- Бичерев А.П., Скиба С.Б., Ильях М.П., Мищенко М.А., Монашенко Д. Некоторые изменения в орнитофауне озера Вшивого // Малоизученные птицы Северного Кавказа. – Ставрополь, 1990. – С. 167-168.
- Бичерев А.П., Хохлов А.Н. К экологии поганкообразных на Ставрополье // Экология и население птиц. – Иркутск, 1985. – С. 19-23.
- Бичерев А.П., Хохлов А.Н. О зимней орнитофауне Новотроицкого водохранилища // Материалы по изучению Ставропольского края. – Ставрополь, 1988. – Вып. 15-16. – С. 198-203.
- Блинов В.В., Кошелев А.И., Яновский А.П. Структура колоний, успех размножения и поведение большой поганки на оз. Мензелинское (Западная Сибирь) // Экология и биоценотические связи перелетных птиц Западной Сибири. – Новосибирск, 1981. – С. 30-48.
- Богданов М.Н. Птицы Кавказа // Труды общества естествоиспытателей природы Императорского Казанского университета. – Казань, 1879. – Т. 8, вып. 4. – 188 с.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. – Свердловск, 1985. – 228 с.
- Бородулина Т.Л. Морфологические приспособления птиц к водному образу жизни // Орнитология. – М., 1963. – Вып. 6 – С. 456-460.
- Бородулина Т.Д. Приспособления к нырянию и подводному передвижению у поганок // Материалы VI Прибалтийской орнитологической конференции. – Вильнюс, 1966. – С.17–18.
- Бородулина Т.Л. Гнездовое поведение черношейных поганок и их птенцов // Орнитология СССР. – Ашхабад, 1969. – С.45–48.
- Бородулина Т.Л. Морфология и функции оголенных участков головы птенцов поганок (*Podiceps*) // Бюллетень МОИП, отд. биолог. – 1971. – Т. 56. – С. 4.
- Бородулина Т.Л. Особенности строения летательного аппарата поганок в связи с их водным образом жизни // Орнитология. – М., 1977. – №3. – С. 160-172.
- Бородулина Т.Л. Видовые особенности питания и некоторые адаптации палеарктических поганок // Бюллетень МОИП, отд. биолог. – М., 1996. – №3. – С. 10-22.
- Бородулина Т.Л., Прокудина Т.А. К экологии и поведению поганок // Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. – М., 1974. – Ч. 2. – С. 31-32.
- Бостанжогло В.Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей. – М., 1911. – 410 с.

- Брауде М.И. Результаты учетов зимующих водоплавающих птиц в Краснодарском крае // Миграции и зимовки птиц Северного Кавказа. – Ставрополь, 1990. – С. 239-244.
- Варшавский С.Н. Продолжительность ныряния уток и некоторых других водоплавающих птиц при добывании корма // Бюллетень МОИП, отд. биолог. – 1981. – Т. 86. – С. 43-47.
- Васильев В.И., Туаев Д.Г. К питанию *Larus ridibundus*, *Sterna hirundo*, *Columbus cristatus* и их роль в рыбном хозяйстве Азербайджана // Известия АН Азерб. ССР, серия биология. – Баку, 1967. – №6. – С. 5-8.
- Водно-болотные угодья России. Том 3. Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции. Под общ. ред. В.Г. Кривенко. – М., 2000. – 490 с.
- Водные ресурсы Ставрополя. – Ставрополь, 2001. – 288 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. Определитель птиц фауны СССР. – М., 1980. – 256 с.
- Гладков Н.А. Сравнение особенностей ныряющих поганковых и плавающих чайковых птиц // Бюллетень МОИП, отд. биолог. – 1937. – Т. 11. – С. 5-15.
- Гордиенко Н.С. О размножении поганок на озерах Наурзумского заповедника // Сезонное развитие природы. – М., 1976. – С. 61-62.
- Гордиенко Н.С. О причинах гибели кладок поганок // Тезисы докладов VIII Всесоюзной орнитологической конференции. – Киев, 1977. – Ч. 1. – С. 228-229.
- Гордиенко Н.С. Численность и размещение поганок на озерах степной зоны Северного Казахстана // Биология птиц Наурзумского заповедника. – Алма-Ата, 1980. – С. 167-198.
- Гордиенко Н.С. Межвидовые отношения поганок в гнездовой период // Экология и охрана птиц. – М., 1981а. – С. 60-61.
- Гордиенко Н.С. Очерк экологии поганок Северного Казахстана // Орнитология. – М., 1981б. – Вып. 16. – С. 33-42.
- Гордиенко Н.С. Конкуренция поганок Северного Казахстана в период размножения // Тезисы докладов XVIII Международного орнитологического конгресса. – М., 1982а. – С. 159.
- Гордиенко Н.С. Половое поведение черношейной поганки // Зоологический журнал. – М., 1982б. – Т. 3, вып. 7. – С. 1104-1107.
- Гордиенко Н.С. Сравнительная экология поганок степной зоны Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 16 с.
- Гордиенко Н.С., Дробовцев В.И. О весенней миграции и гнездовании поганок в Северном Казахстане // Экология гнездования птиц и методы ее изучения. – Самарканд, 1979. – С. 51-52.
- Гордиенко Н.С., Золотарева В.И. Питание поганок Наурзумских озер // Тезисы докладов VII Всесоюзной орнитологической конференции. – Киев, 1977. – С. 230-231.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Ставропольского края в 1999 году. – Ставрополь, 2000. – 88 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Ставропольского края в 2000 году. – Ставрополь, 2001. – 174 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Ставропольского края в 2001 году. – Ставрополь, 2002. – 172 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Ставропольского края в 2002 году. – Ставрополь, 2003. – 117 с.

- Динкевич М.А., Ластовецкнй В.Е., Мнацеканов Р.А. Новые виды в авифауне г. Краснодара // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2001. – Вып. 13. – С. 38-40.
- Динник Н.Я. Орнитологические наблюдения на Кавказе // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. – С.-Пб., 1886. – Т. 17, вып. 1. – С. 260-378.
- Динник Н.Я. Перелет птиц через Кавказский хребет // Известия Кавказского отделения Российского географического общества. – 1887. – Т. 9, №2. – С. 394-405.
- Дольник В.Р. Бюджеты времени и энергии свободноживущих птиц // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, вып. 7. – С. 1009-1023.
- Елкин К.Ф. Ландшафтные особенности распространения и экологии поганок Тургайской депрессии // Тезисы докладов научной конференции, посвященной 50-летию КазССР и Компартии Казахстана, физико-математические и естественные науки. – Алма-Ата, 1970. – С. 113-114.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Хрустов И.А. Птицы севере Нижнего Поволжья. Книга I. История изучения, общая характеристика и состав орнитофауны. – Саратов, 2005. – 296 с.
- Иванов А.Л. Анализ флоры Ставрополя // Вестник Ставропольского государственного университета. – Ставрополь, 1996. – №6 – С. 15.
- Ильенко А.И., Буров К.Н. Изменчивость размеров яиц в колониях озерных чаек и черношейных поганок как показатель условий гнездования // Орнитология. – М., 1985. – Вып. 20. – С. 170-172.
- Ильях М.П., Хохлов А.Н. Кладки и размеры яиц птиц Центрального Предкавказья. – Ставрополь, 2006. – 220 с.
- Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х. Рыбоядные птицы в прудовых хозяйствах дельты Дона // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 1991. – Вып. 1. – С. 38-48.
- Караваев А.А., Хаджичиков С.Р. Осеннее и зимнее население водоплавающих птиц на водоемах Карачаево-Черкесии // Фауна Ставрополя. – Ставрополь, 1998. – Вып. 8. – С. 24.
- Кентегулов К. Об экологии большой поганки в дельте Амударьи // Вестник Каракалпакского филиала АН Узбекской ССР. – 1970. – №2. – С. 40.
- Климов С.М., Мельников М.В. Методика исследования формы яйца птиц // Социально-орнитологические идеи и предложения. – Ставрополь, 1996. – Вып. 5. – С. 11-13.
- Климов С.М., Овчинникова Н.А., Архарова О.В. Методические рекомендации по использованию оологического материала в популяционных исследованиях птиц. – Липецк, 1989. – 9 с.
- Климов С.М., Сарычев В.С., Мельников М.В., Землянухин А.И. Фауна птиц бассейна Верхнего Дона. Неворобьиные. – Липецк, 2004. – 224 с.
- Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. – Липецк, 1998. – 120 с.
- Когут І.В. Значення навколишньої рослинності для гніздування великого норця на водоймах Заходу України // Матеріали ІІІ конференції молодих орнітологів України. – 1997. – С. 73-77.
- Когут И.В. Оологическая характеристика кладок большой поганки (*Podiceps cristatus*) на Западе Украины // Актуальные проблемы оологии. – Липецк, 1998. – С. 65-66.

- Когут І.В. Деякі аспекти поведінки то, бюджету часу норців на початку гніздового періода // Екологічні аспекти охорони птахів. – Львів, 1999а. – С. 54-56.
- Когут І.В. Деякі аспекти трофічної поведінки норців на Заході України // Сучасна екологія і проблеми сталого розвитку суспільства Укр. ДЛТУ. – Львів, 1999б. – Вип. 9. – С. 65-66.
- Когут І.В. Етологічні особливості гніздування великого (*Podiceps cristatus*) і чорношийого (*Podiceps nigricollis*) норців // Вестник зоології. – 1999в. – Т. 33, №6. – С. 99-105.
- Когут І.В. Колоніальне гніздування норців на заході України // Мониторинг гніздящихся птиц. – 1999г. – С. 41.
- Когут І.В., Бокотей А.А., Скільський І.В., Химин М.В. Порівняльна характеристика гніздової біології Великого норця (*Podiceps cristatus* L.) на природних і штучних водоймах Заходу України // Наукові Записки Державного природознавчого музею. – 1999. – Т. 14. – С. 41-53.
- Комаров Ю.Е. Антропогенный орнитокомплекс равнинной части Северной Осетии – Алании // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2003. – Вып. 15. – С. 43-60.
- Кононов В.Н. Лесостепь Ставропольской возвышенности // Флора, растительность и растительные ресурсы Северного Кавказа. – Нальчик, 1962.
- Корзун Л.П. Морфобиологические особенности челюстного и подъязычного аппарата поганок и гагар: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1975. – 21 с.
- Косенчук О.Л. Динамика оологических показателей у чомги (*Podiceps cristatus*) в северном Приазовье // Актуальные проблемы оологии. – Липецк, 1998. – С. 32-33.
- Костин Ю.В. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. – Вильнюс, 1977. – Ч. 1. – С. 14-22.
- Кошелев А.И. Размножение поганок на юге Западной Сибири // Экология и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири. – Новосибирск, 1961. – С. 48-66.
- Кошелев А.И. Эволюция колониальности у поганок // Теоретические аспекты колониальности. – М., 1965. – С. 64-67.
- Кошелев А.И. Сезонные миграции поганок в районе оз. Чаны // Миграции птиц в Азии. – Новосибирск, 1977. – Вып. 33. – С. 35-45.
- Кошелев А.И., Черничко И.И. Экологические факторы, определяющие колониальный тип гнездования большой поганки // Теоретические аспекты колониальности. – М., 1985. – С. 67-72.
- Кривоносов Г.А., Звонцов Б.М., Гаврилов Н.Н. О колониальном гнездовании черношейной поганки на озерах Северного Прикаспия // Современная орнитология. – М., 1992. – 287 с.
- Курочкин Е.Н. Гидродинамические особенности разрезной перепонки поганок // Бюллетень МОИП, отд. биолог. – М., 1957. – №3. – С. 128-129.
- Кусенков А.Н. Использование оологических показателей птиц для оценки состояния среды // Вопросы естествознания. – Липецк, 1985. – Вып. 2. – С. 96-98.
- Кучинська І.В. Гніздивання норців (*Podiceps*) на рибогосподарських ставах регіону Розточчя // Проблеми та перспективи розвитку природоохоронних об'єктів на Розточчі. – Львів, 2000а. – С. 152-156.

- Кучинська І.В. Поширення та біологія норців в природних та антропогенних ландшафтах Західної України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 2000б. – 20 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М., 1990. – 352 с.
- Линьков А.Б. Динамика основных фитоценозов соленых водоемов долины Маныча и оптимизация гнездовой водоплавающих птиц // Охрана живой природы. – Новосибирск, 1983. – С. 44-45.
- Лиховид Н.Г. Жизненные формы водных макрофитов в Центральном Предкавказье // Вестник Ставропольского государственного университета. – Ставрополь, 1995. – №6. – С. 38-40.
- Макфарленд Д. Поведение животных: психобиология, этология и эволюция. Пер. с англ. – М., 1988. – 620 с.
- Мальчевский А.С. Орнитологические экскурсии. – Л., 1981. – 296 с.
- Маркузе В.К. К экологии поганок в связи с рыбоводством в дельте Волги // Орнитология. – М., 1965. – Вып. 7. – С. 72-92.
- Мензбир М.А. Птицы России. – М., 1895. – Т. 1. – 336 с.
- Мензбир М.А. Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа. – М., 1902. – Т. 1. – 300 с.
- Миноранский В.А. Еще об орнитофауне озера Маныч-Гудило // Орнитология. – М., 1963. – Вып. 6. – С. 475-476.
- Миноранский В.А., Узденов А.М., Подгорная Я.Ю. Птицы озера Маныч-Гудило и прилегающих степей. – Ростов-на-Дону, 2006. – 332 с.
- Михеев А.В. Экологические адаптации птиц к сезонным миграциям. – Ставрополь, 1994. – 141 с.
- Михеев А.В. Биология птиц. Полевой определитель птичьих гнезд. – М., 1995. – 460 с.
- Мищенко А.Л., Букварева Е.Н. Современное распространение поганок в Московской области // Орнитология. – М., 1983. – Вып. 18. – С. 169-170.
- Мордвинов Ю.Е. Функциональная морфология птиц и полуводных млекопитающих. – Киев, 1984. – 234 с.
- Налобин Б.С., Федоров А.А. К гнездовой жизни чомги юга Красноярского края // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь, 1979. – С. 70-72.
- Нестеров П.В. Истребление чомги // Птицеведение и птицеводство. – М., 1913. – Вып. 2. – С. 165-166.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. Птицы Белоруссии: Справочник-определитель гнезд и яиц. – Минск, 1989. – 453 с.
- Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных животных. – М., 1953. – 502 с.
- Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности. – М., 1995. – 167 с.
- Огарев В.В. Изменение в орнитофауне Маныча после его обводнения // Материалы по изучению Ставропольского края. – Ставрополь, 1954. – Вып. 6. – С. 361-371.
- Олейников Н.С. Рыбоядные птицы и их влияние на рыбное хозяйство манычских водохранилищ // Ученые записки Ростовского университета. – Ростов-на-Дону, 1953. – Т. 19. – С. 127-137.
- Олейников Н.С., Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х. Семейство поганок в фауне Западного Предкавказья // Известия Северо-Кавказского научного центра высшей школы. – 1973. – №3. – С. 51-54.

- Пианка Э. Эволюционная экология. Пер. с англ. – М., 1981. – 400 с.
- Пономарева Т.О. Поведение насиживания, его функции и связь с условиями среды // Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. – Таллин, 1972. – С. 123-125.
- Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. – М., 1982. – С. 288-351.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Семейство Поганковые // Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. – М., 1968. – С. 56-58.
- Радде Г.И. Орнитологическая фауна Кавказа (*Ornis Caucasica*). Систематическое и биолого-географическое описание кавказских птиц. – Тифлис, 1884. – 451 с.
- Рахилин В.К. Пути пролета представителей отряда поганок на Дальнем Востоке // Итоги VI симпозиума по изучению вирусов экологически связанных с птицами. – М., 1972. – С. 67-68.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение и продолжительность ныряния у чомг // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. – Калинин, 1986. – С. 75-78.
- Резник П.А. Определитель позвоночных животных Ставропольского края. Таблицы для определения видов птиц. Отряд Гагарообразные. – Ставрополь, 1962. – С. 21-22.
- Рольник В.В. Биология эмбрионального развития птиц. – Л., 1968. – 435 с.
- Романов А.Л., Романова А.И. Птичье яйцо. – М., 1959. – 620 с.
- Рязанова О.Н. Большая поганка в рыбхозе «Ставропольский» // Экологические проблемы Ставрополья. – Ставрополь, 1999. – С. 9-10.
- Рязанова О.Н. О зимовке поганок на Новотроицком водохранилище в 1998-2001 гг. // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2001. – Вып. 13. – С. 156-157.
- Рязанова О.Н. К гнездовой экологии большой поганки на Ставрополье // Природные ресурсы и экологическое образование на Северном Кавказе. – Ставрополь, 2002г. – С. 89-90.
- Рязанова О.Н. Особенности экологии малой поганки Западного Ставрополья // Птицы Южной России. – Ростов-на-Дону, 2002б. – С. 149-151.
- Рязанова О.Н. О трофическом поведении поганок Центрального Предкавказья // Птицы Южной России. – Ростов-на-Дону, 2002в. – С. 151-155.
- Рязанова О.Н. Современное размещение и численность поганок в Центральном Предкавказья // Экологические проблемы Ставрополья. – Ставрополь, 2002а. – С. 35-36.
- Рязанова О.Н. Фенология годового цикла поганкообразных в Центральном Предкавказье // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2002д. – Вып. 14. – С. 76-80.
- Рязанова О.Н. К истории изучения поганкообразных Центрального Предкавказья и сопредельных территорий // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2003а. – Вып. 15. – С. 117-118.
- Рязанова О.Н. О кормовом рационе большой поганки // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 2003б. – Вып. 15. – С. 118-119.
- Рязанова О.Н. Особенности экологии поганок Центрального Предкавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Краснодар, 2005а. – 16 с.
- Рязанова О.Н. Эффективность размножения большой поганки в Государственном природном заказнике «Кравцово озеро» // Фауна Ставрополья. – Ставрополь, 2005. – Вып. 13. – С. 94-96.

- Рязанова О.Н., Траутвайн И.Г. О гнездовой численности большой поганки на озере Кравцово // Проблемы развития биологии и химии на Северном Кавказе. – Ставрополь, 2001. – С. 132-133.
- Савельева В.В., Магомедов К.А. География Ставропольского края. – Ставрополь, 1987. – 173 с.
- Сатунин К.А. Материалы к познанию птиц Кавказского края. – Тифлис, 1907. – 144 с.
- Сатунин К.А. Систематический каталог птиц Кавказского края. – Тифлис, 1911. – 36 с.
- Сатунин К.А. Систематический каталог птиц Кавказского края. – Тифлис, 1912. – 196 с.
- Сафронов И.Н. Палеогеоморфология Северного Кавказа. – М., 1972. – С. 72.
- Смогоржевский Л.О. Отряд поганки // Наука Украины. – Киев, 1979. – Т. 5, вып. 2. – С. 27-47.
- Степанян Л.С. Материалы к познанию птиц Восточного Предкавказья // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 33, вып. 5. – С. 1126-1132.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). – М., 2003. – 808 с.
- Страутман Ф.И. Птицы западных областей УССР. – Львов, 1963. – 305 с.
- Строков В.Ф. Зимовки водоплавающих птиц у черноморских побережий Кавказа // Орнитология. – М., 1974. – Вып. 12. – С. 274-278.
- Тараканов В.В., Подковыров В.А. Структура изменчивости метрических признаков яйца в колонии черношейной поганки // Экология. – М., 1992. – Вып. 3. – С. 30-37.
- Тертышников М.Ф., Бичерев А.П., Высотин А.Г. Позвоночные животные Ставрополя и Карачаево-Черкесии // Фауна Ставрополя. – Ставрополь, 1992. – Вып. 4. – С. 84-88.
- Тертышников М.Ф., Оноприенко Л.Г., Климашкин О.В. Охота и охотничье хозяйство Ставрополя // Фауна Ставрополя. – Ставрополь, 1995. – Вып. 6. – С. 131-135.
- Тильба П.А. Зимняя орнитофауна низменностей Черноморского побережья Кавказа // Миграции и зимовки птиц Северного Кавказа. – Ставрополь, 1990. – Вып. 11. – С. 215-238.
- Ткаченко А.С. Биоразнообразие Новотроицкого водохранилища // Природные ресурсы и экологическое образование на Северном Кавказе. – Ставрополь, 2002. – С. 26-27.
- Туаев Д.Г., Васильев В.И. Биология большой поганки в условиях Усть-Курунского нерестово-вырастного хозяйства и ее рыбохозяйственное значение // Известия АН Азерб. ССР, серия биология. – 1966. – №2. – С. 39-36.
- Федоров С.М. Птицы Ставропольского края // Материалы по изучению Ставропольского края. – Ставрополь, 1955. – Вып. 7. – С. 165-193.
- Филонов К.В., Лысенко В.И., Рева Д.Н. Гнездование чомги (*P. cristatus*) на Молочном лимане Азовского моря // Вестник зоологии. – М., 1970. – №6. – С. 76-78.
- Флинт В.В. Оологический критерий в систематике птиц // Современные проблемы и методы систематики животных. – М., 1972. – С. 59-61.
- Хлебосолов В.И. Экологические факторы видообразования у птиц. – М., 1999. – 234 с.
- Хохлов А.Н., Бичерев А.П. К летней орнитофауне оз. Соленого // Фауна Ставрополя. – Ставрополь, 1992. – Вып. 4. – С. 121-129.
- Хохлов А.Н., Заболотный Н.Л., Ильях М.П. Кладки и размеры яиц птиц низовой Кубани. – Ставрополь, 1997. – 30 с.
- Хохлов А.Н., Ильях М.П. Позвоночные животные Ставрополя и их охрана. – Ставрополь, 1997. – 103 с.

- Хохлов А.Н., Ильях М.П., Емельянов С.А., Мищенко М.А., Зосимова Е.А., Чурсинова Н.В., Брюханова Т.А., Кармацкая Е.Н., Рязанова О.Н., Хохлов Н.А. К орнитофауне «Халимоновского» озера // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 1999. – Вып. 11. – С. 226-228.
- Хохлов А.Н., Ильях М.П., Рязанова О.Н., Оноприенко Л.Г., Сабельникова-Бегашвили Н.Н. О зимовке большого баклана и поганок в Ставропольском крае // Проблемы развития биологии и экологии на Северном Кавказе. – Ставрополь, 2003. – С. 74.
- Хохлов А.Н., Куликов В.Т. Летняя орнитофауна северного Ставрополя // Фауна, население и экология птиц Северного Кавказа. – Ставрополь, 1991. – С. 43-45.
- Хохлов А.Н., Траутвайн И.Г. К фауне зимующих птиц озера Вшивого // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 1999. – Вып. 11. – С. 70-71.
- Хохлов А.Н., Хохлова З.И., Хохлов Н.А. Зимующие птицы Ставропольского края и сопредельных территорий. – Ставрополь, 2001. – 96 с.
- Хохлов А.Н., Яковлев Н.П. Краткий экологический словарь-справочник. – Ставрополь, 1997. – 68 с.
- Чернобай В.Ф. О некоторых закономерностях формирования орнитофауны региона и населения птиц рыбководных прудов в степной зоне // Антропогенные воздействия на популяции животных. – Волгоград, 1992. – С. 84-88.
- Черновалов М.Д. Место Ставрополя в физико-географическом районировании Предкавказья // Северный Кавказ. – Ставрополь, 1974. – Вып. 3. – С. 15-21.
- Шальнев В.А. Ландшафты Ставропольской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Л., 1966. – 20 с.
- Шерназаров Э.Ш., Снегур Д.Ю. Сведения о зимней численности большой и малой поганки на рыбководных прудах среднего течения реки Сырдарья // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. – Казань, 2001. – С. 650-651.
- Щитов А.С. Климат Ставропольской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Ставрополь, 1957. – 21 с.
- Эдиев М.С., Хохлов А.Н. К фауне зимующих птиц Малой Кабарды // Кавказский орнитологический вестник. – Ставрополь, 1993. – Вып. 5. – С. 102.
- Augusto C.E., Leurenti S. Sulla distribuzione dei componenti ea famiglia dei podicipedidi nelle zone umide dell Italia centralt // Supple. Ric. Boil. Selvages. – 1991. – 17. – P. 504.
- Bochenski Z. Nesting biology of the Black-necked Grebe // Bird Study. – 1961. – 8. – P. 6-15.
- Bochenski Z. The effect of fishponds on the regional bird fauna // Acta Hudrobiol. – 1995. – 37, Suppl. 1. – P. 75-82.
- Boschert M., Dorca U., Münch Ch. Brutvorkommen des Zwergtaucher (*Tachibaptus ruficollis*) in Nordschwarzwald // Ornitol. Jahzesh. Baden-Wurttenberg. – 1991. – 7, №2. – S. 145-148.
- Broekhuysen G. Behaviour respouses of Dabchiks *Podiceps ruficollis* to disturbance while incubation // Ostrich. – 1973. – 44. – P. 111-117.
- Broekhuysen G., Frost P.G.H. Nesting behavior of the Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis* (Brehm) in Southern Africa. 1. The reaction of disturbed incubating birds // Bonn. Zool. Beitr. – 1968. – 19. – P. 350-360.

- Bukacinska M., Bukacinski D., Jablonski P. Colonial and Noncolonial Great Crested grebe (*Podiceps cristatus*) at lake Luknajna: Nest site characteristics, Clac size and Egg biometry // Colonial waterbirds. – 1993. – Vol. 16. – №2. – P. 111-118.
- Calvario E., Sarrocco S. Popolazione nidificante e sveinante di svasso gagliore nel Lazio: considerazioni sul periodo censineno // Suppl. Ric. ornit. Selvages. – 1991. – 16. – P. 301-305.
- Campbell L. The impact of an oilspill in the Firth of Fozth on great crested grebes // Scot. Birds. – 1980. – 11, №26. – P. 43-48.
- Cramp S., Simmons K.E.L. Handbook of the birds of Europe the Middle East one North Africa. – Oxford, 1977. – Vol. 1. – 509 p.
- Faabord J. Habitat selection and territorial behavior of the small grebes of North Dakota // Wilson Bull. – 1976. – 88, №3. – P. 350-399.
- Fiala V. Beitrag zur Brutbiologie des Schwarhalbstauchers (*Podiceps nigricollis*) // Zool. Listy. – 25, №2. – 1976. – P. 157-173.
- Fouarge A.M., Fouarge J.P. Un couple de grebe huppé (*Podiceps cristatus*) prolifique: un nouveau cas de troisième niche // Aves. – 1991. – 28, №4. – P. 226-228.
- Gillieron G. Etude des Grebes castagneux, *Podiceps ruficollis*, hivernant dans la basse plaine an Phone // Nos Oiseaux. – 1974. – 32, №353-354. – P. 207-230.
- Goc M. Colonial versus territorial Breeding of the great crested grebe *Podiceps cristatus* on Lake Druzno // Acta Ornithologica. – 1986. – Vol. 22. – №2. – P. 95-145.
- Golzmann J. Environment preference in the Grebes (Podicipedidae) during breeding season // Ecol. Pol. – 1965. – 13, №16. – P. 290-302.
- Hanzak J. The great crested grebe, its ecology and economic significance // Sb. Narodridonus. Prace. – 1955. – 8 (1). – P. 3-37.
- Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of birds eggs // Auk. – 1979. – Vol. 96. – P. 73-71.
- Joensen A.H. Hunting of divers, grebes, cormorants and auks in Denmark in 1975-76 // Dan. Rev. Game Biol. – 1978. – 10, №9. – P. 2-9.
- Kerantret L. Notes sur la reproduction du Grebe Huppe *Podiceps cristatus* dans le nord de la France // Alauda. – 1976. – 44, №2. – P. 181-186.
- Lammi E., Ulfvens J. Diving times and feeding success in the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*) in a lake and archipelago in Finland // Memoranda Soc. Fauna Fennica. – 1988. – 64. – P. 169-172.
- Lawinczak D. Z ekologii i biologii percoza dwuczubego (*Podiceps cristatus*), percoza idzawoszyjego (*Podiceps griseigena*) na stawach rybnych kolo Nilicra // Acta univ. Wratislaviensis. Prace zoologiczne. – 1982. – P. 63-81.
- Leys H.M., Wilde J.E. Froed-populatiedicht heden van de Funt, *Podiceps cristatus* L., in Neterland // Levende natuur. – 1969. – 72, №9. – P. 201-208.
- Leys H.M., Wilde J.E. Het voorkomen van de fuur *Podiceps cristatus* L. in Nederland // Limoza. – 1971. – 44, №3-4. – P. 133-183.
- Makatsch W. Die Eier der Vogel Europas. – Leipzig, 1974. – Band I. – 468 s.
- Meissner W., Kozakiewicz M., Skakuj M. Akeja Liczenia ptakow wodnych na Zatoce Gdanskiej 1990-1991 // Not. Ornitol. – 1991. – 32, №3-4. – P. 157-161.
- Melde M. Der Haubentaucher. Die Neue Brechm-Bücherei. – Wittenberg-Lutherstadt, 1973. – 180 s.

- Moscalski J., Marszabek J. Effect of habitat and nest distribution on the breeding success of the Great Crested grebe (*Podiceps cristatus*) of Lake Zarnowieckie // Acta ornithologica. – 1986. – Vol. 22. – №2. – P. 23-25.
- Müller H.E.J. Nestverteidigung beim Zwergtaucher // Falke. – 1984. – 30, №2. – S. 48-50.
- Onno S. Eesii pütiliikide võrre võrdlev ökoloogiline Väitekirje: Bioloogiateaduste kandidaati teadusliku kraadi taotlemiseks. – Tartu, 1959. – 376 s.
- Porella S., Cherubini G., Scartov F., Valle R. Censimento di strolaghe (*Gavia* sp. Pl.) e svassi (*Podiceps* sp. Pl.) svernati in Lagunadi Venezia // Riv. Ital. Ornitol. – 1993. – 63, №1. – P. 92-95.
- Present I., Jefferies D.I. Winter numbers, breeding success, and organochlorine residues in the Great Crested Grebe in Britain // Bird study. – 1966. – 16. – P. 168-185.
- Prinsinger R. Der Schwarzhalsttaucher // Die Neue Brehm-Bücherei. – Wittenberg-Lutherstadt, 1979. – 128 s.
- Salonen V., Penttinen A. Factor affecting nest predation in the Great Crested Grebe: field observations, experiments and their statistical analyses // Ornis Fennica. – 1988. – 65. – P. 13-20.
- Simmons K.E.L. Studies on great crested grebes // Avicult. Mag. – 1955. – 61. – P. 195.
- Simmons K.E.L. Adaptations in the reproductive biology of the great crested grebe // But. Birds. – 1974. – 67, №10. – P. 413-437.
- Simmons K.E.L. Throat-touching by grebes // Brit. Birds. – 1979. – 72, №2. – P. 563-569.
- Simmons K.E.L. The great crested grebes // Shire Natural History. – Haverfordwest, 1989. – 37. – 24 p.
- Ulenaers P., Vessen J.V., Dhoudt A.A. Foraging of the great crested grebe in relation to food supply // J. Anim. Ecol. – 1992. – 61, №3. – P. 659-667.
- Ulenaers P., Vessen J.V. Impact of great crested grebe on Fish ponds // Hydrobiologia. – 1994. – P. 279-280.
- Ulfvens J. Comparative breeding ecology of the Hornet Grebe *Podiceps auritus* and the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*: arhipelaga Versus lake habitat // Acta zool. Fennica. – 1988. – 183. – P. 1-75.
- Ulfvens J. Egg covering in the Hornet Grebe *Podiceps auritus* and the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* in a Finnish arhipelago // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. – 1989. – 65. – P. 1-6.
- Wobus U. Der Rothalsttaucher (*Podiceps griseigena*) // Die Neue Brehm-Bücherei. – Wittenberg-Lutherstadt, 1964. – 330. – 103 s.
- Zang H. Die Brutplättle des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) in Niedersachsen im Hinblick auf die geplante zählung 1974 // Vogelkung. Ber. Niedersachsen. – 1974. – 6, №2. – S. 77-79.
- Zang H. Bestandsaufnahme des des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) in Niedersachsen und Bremen 1974 // Vogelkung. Ber. Niedersachsen. – 1976. – 8, №1. – S. 1-8.
- Zang H. Zur frag der Häufigkeit von Zweitbruten beim Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) // J. Orn. – 1977. – 118, №3. – S. 261-267.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ПРОБЛЕМЫ.....	5
Глава 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	9
Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	15
Глава 4. ФАУНА И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ.....	19
4.1. Фаунистический обзор поганок региона.....	19
4.2. Биотопическое размещение в репродуктивный период.....	29
4.3. Биотопическое размещение в зимний период.....	33
Глава 5. ФЕНОЛОГИЯ ГОДОВОГО ЦИКЛА.....	35
Глава 6. ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ.....	41
6.1. Характеристика гнезд.....	41
6.2. Величина кладки.....	45
6.3. Оологическая характеристика.....	51
6.4. Эффективность размножения и лимитирующие факторы.....	57
Глава 7. ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.....	61
7.1. Образование пар и токование.....	61
7.2. Режим насиживания.....	66
7.3. Выкармливание птенцов.....	68
7.4. Особенности кормодобывательного поведения.....	71
7.5. Характеристика суточной активности.....	75
7.6. Особенности суточного бюджета времени.....	79
Глава 8. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ БОЛЬШОЙ ПОГАНКИ ДЛЯ РЫБОВОДСТВА.....	84
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	88
ЛИТЕРАТУРА.....	89

Научное издание

**РЯЗАНОВА Ольга Николаевна**  
**ХОХЛОВ Александр Николаевич**  
**ИЛЬЮХ Михаил Павлович**

**ПОГАНКИ (*PODICEPS*)**  
**ЦЕНТРАЛЬНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ**

Технический редактор М.П. Ильюх

---

Подписано в печать 11.01.2009.  
Формат 60x84 1/16. Усл. печ. л. – 6,25. Уч.-изд. л. – 5,40.  
Бумага офсетная. Печать офсетная. Заказ № 002. Тираж 250 экз.  
ГОУ ВПО «Северо-Кавказский государственный технический университет»  
355029, г. Ставрополь, пр. Кулакова, 2

---

Издательство ГОУ ВПО «Северо-Кавказский государственный  
технический университет»  
Отпечатано в типографии ГОУ ВПО «СевКавГТУ»