

Рабочая группа по журавлям Евразии
Crane Working Group of Eurasia

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
A.N. Severtsov' Institute of Ecology and Evolution RAS

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation

Государственный природный биосферный заповедник "Даурский"
Daursky State Nature Biosphere Reserve

Амурский филиал ВВФ России
Amur Branch of WWF Russia

ЖУРАВЛИ ЕВРАЗИИ

(БИОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗВЕДЕНИЕ)

Выпуск 5

**СБОРНИК ТРУДОВ IV МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
"ЖУРАВЛИ ПАЛЕАРКТИКИ: БИОЛОГИЯ, ОХРАНА, УПРАВЛЕНИЕ"**

**Государственный природный биосферный заповедник "Даурский",
ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ
1-4 СЕНТЯБРЯ 2015 г.**



CRANES OF EURASIA

(BIOLOGY, DISTRIBUTION, CAPTIVE BREEDING)

ISSUE 5

**PROCEEDINGS OF THE IV INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE
"CRANES OF PALEARCTIC: BIOLOGY, CONSERVATION, MANAGEMENT"**

**DAURSKY STATE NATURE BIOSPHERE RESERVE,
ZABAIKALSKY KRAI, RUSSIA
1-4 SEPTEMBER 2015**

Москва - Нижний Цасучей, 2015
Moscow - Nizhny Tsasuchey, 2015

**Журавли Евразии (биология, распространение, разведение). 2015.
(Е.И. Ильяшенко, С.В. Винтер, ред.). Вып. 5. М.-Нижний Цасучей. 504 с.**

Сборник трудов IV Международной научной конференции “Журавли Палеарктики: биология, охрана, управление” включает статьи по биологии, распространению, численности, миграциям, зимовкам, разведению, реинтродукции, управлению популяциями журавлей и экологическому просвещению.

Корректор английского текста: Беверли Пфистер

Фотография на передней обложке: О.А. Горошко: Гнездование даурского журавля в Монголии в период засухи

Издано при финансовой поддержке Государственного природного биосферного заповедника “Даурский”, Российского фонда фундаментальных исследований (проект 15-04-20636) и Амурского филиала WWF России (грант WWF673/RU009606-15/GLM)

Утверждено к печати Учёным советом ИПЭЭ РАН

Рецензенты: д.б.н., проф. А.Ф. Ковшарь, к.б.н. В.А. Зубакин

© коллектив авторов, 2015

© Рабочая группа по журавлям Евразии, 2015

© ИПЭЭ РАН, 2015

© Государственный природный биосферный заповедник “Даурский”, 2015

**Cranes of Eurasia (Biology, Distrubution, Captive Breeding). 2015.
(E.I. Ilyashenko, S.W. Winter, eds). Vol. 5. Moscow-Nizhny Tsasuchei, 504 p.**

Proceedings of the IV International Scientific Conference of “Cranes of Palearctic: Biology, Conservation, Management” include scientific articles on crane biology, distribution, number, migrations, captive breeding, reintroduction, population management, ecological education.

Editor of English text: Beverly Pfister

Photo on the front cover by O. Goroshko: Breeding of the White-naped Crane in Mongolia during drought

Supported by Daursky State Nature Biosphere Reserve, Russian Foundation for Basic Research (the project 15-04-20636) and Amur Branch of WWF Russia (the project WWF673/RU009606-15/GLM)

Approved for printing by Scientific Council of A.N. Severtsov’ Institute of Ecology and Evolution RAS

Reviewers: Dr. A.F. Kovshar, Dr. V.A. Zubakin

© team of authors, 2015

© Crane Working Group of Eurasia, 2015

© A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, 2015

© Daursky State Nature Biosphere Reserve, 2015

Журавли Евразии - 5 : Cranes of Eurasia - 5

БИОЛОГИЯ BIOLOGY

ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ ЧЁРНЫХ ЖУРАВЛЕЙ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ ПРИМОРЬЕ

С.В. Винтер¹, Ю.А. Андриющенко², П.И. Горлов³, Ю.Б. Шибнев⁴

¹Франкфурт-на-Майне, Германия

²Азово-Черноморская орнитологическая станция, Мелитополь, Украина

³НИИ биоразнообразия наземных и водных экосистем Украины, Мелитополь, Украина

⁴Заповедник «Кедровая падь», БПИ ДВО РАН, Владивосток

E-mail: sergej.winter@onlinehome.de

Резюме

По результатам наблюдений за чёрными журавлями (*Grus monacha*) в долине р. Бикин (1975–1988 гг., северо-западное Приморье, Россия) описаны их гнездовые станции, кладки, птенцы, фенология размножения и соседи по биотопу.

100-часовое хронометрирование (16–21.05.1988 г.) позволило составить бюджет времени в последнюю декаду насиживания птиц и детально описать их поведение. Впервые сравнили бюджет времени нормального (наши данные) и аномального (при беспокойстве наблюдателями) насиживания. Соотношение времени обогрева кладки самкой и самцом при нормальном насиживании — 49.0:51.0, а при аномальном — 16.0:84.0%. Впервые для чёрных журавлей отмечены ночные смены насиживавших птиц. Показана зависимость поведения размножавшейся пары (режим инкубации) от погоды. Во время дождя поворачивание яиц происходило в 2.6, а смены насиживающих птиц — в 2.0 раза реже, чем в безосадочный период.

Ключевые слова: чёрный журавль, местообитания, гнезда, яйца, птенцы, бюджет времени периода насиживания, северо-запад Приморья, Дальний Восток России

Введение

Чёрный журавль (*Grus monacha*), включенный в красные книги МСОП и России, — один из наименее изученных видов семейства в Палеарктике. К настоящему времени из долины р. Бикин в северо-западном Приморье описаны три гнезда с тремя кладками, проведены наблюдения за последней декадой насиживания двух пар (Пукинский, Ильинский, 1977; Пукинский и др., 1982; Fujimaki et al., 1989).

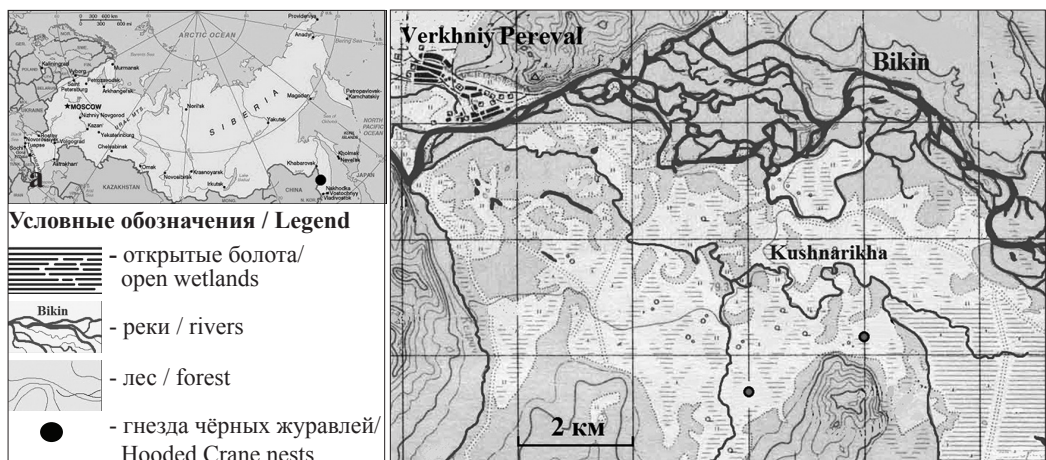


Рис. 1. Район исследований (●) (а) и схема станций чёрного журавля на Кушнарихской мари (b)
Fig. 1. Investigation area (●) (a) and Kushnarihskaya wetland and Hooded Cranes' nests (b)

Материал и методики

Наблюдения проведены с 6.05. по 6.06.1988 г. на Кушнарихской мари (размером 2 x 3 км), у с. Верхний Перевал, на левобережье поймы р. Бикин, в Пожарском р-не северо-западного Приморья (рис. 1). С 9.05. проведены экскурсии в поисках гнезда, обнаруженного 15.05., а со второй половины дня 16 до 22.05. поведение обеих птиц хронометрировали всё светлое время суток. Непрерывные наблюдения составили более 103 ч и охватили последнюю декаду насиживания. Наблюдения вели в 7 и 20-кратные бинокли из лабаза, скрытого в кроне монгольского дуба, в 40 м вглубь от края рёлки (граничащей с лиственничной марью), в 8 м над землей, в 350–400 м от гнезда. К гнезду подходили лишь однажды, при обнаружении. В период наблюдений и позднее, вне пределов видимости с гнездового участка, проводили ежедневные экскурсии на другие участки мари, где в 1.8–2.0 км, 28.05 обнаружена вторая пара с двумя птенцами.

С любезного согласия Ф. Нисидзимы, И. Фудзимаки и В.М. Храброго, использованы их дневниковые данные. В тот же сезон с 16 по 24.05 они вели наблюдения за гнездом этого вида на соседней Змеиной мари (Fujimaki et al., 1989), в 15 км восточнее, в долине той же реки. Продолжительность их наблюдений – более 50 ч.

Наблюдения в 1988 г. организованы последним из авторов, познакомившим на экскурсиях обе группы коллег со станциями вида, известными ему по полевым работам в 1975, 1977, 1978, 1980 и 1984 гг. За этот период им собрана информация о размножении 10 пар на Кушнарихской, Змеиной и Нюдихезской марях, включённая в эту работу.

Результаты

Общие сведения о гнездовании в Северо-Западном Приморье

К 1993 г. было известно расположение 16 гнёзд чёрного журавля в долине р. Бикин: девять — на Змеиной (Fujimaki et al., 1989; наши данные), четыре — на мари Модягоу (Пукинский, Ильинский, 1977), три — на Кушнарихской мари (наши данные). 13 из них были расположены среди угнетённого и редкого лиственничника,

карликовых березок, кустарников, у границы и в 100 м вглубь от кромки открытой части сфагнового болота; незначительная часть гнёзд (два — на Змеиной и одно — на Кушнарихской марях) были размещены среди открытого верхового болота, в 70, 100 и 300 м от ближайших участков более или менее густой древесно-кустарниковой растительности. Каждое гнездо окружал небольшой участок воды, лишённый травянистой растительности, свидетельствующий о предпочтительном месте сбора птицами материала для гнезда.

Размеры гнёзд: внешний диаметр — 55–80 x 61–95; диаметр лотка — 40–60 x 45–60; верхняя кромка гнезда возвышается над водой на 4–25 см (в среднем, по 5 измерениям — на 12.1 см).

Размеры кладки и яиц. Фенология размножения

Известны размеры 13 кладок: 11 — содержали по два, а две — по одному яйцу, в среднем — 1.85 (Пукинский, Ильинский, 1977; Пукинский и др., 1982; Fujimaki et al., 1989; наши данные). Промерены 14 яиц из восьми кладок: длина (L) — 85.0–97.4, в среднем — 91.64 ± 0.96 ; максимальный диаметр (B) — 54.4–62.1, в среднем — 57.86 ± 0.74 мм; индекс овоидности (B/L x 100) — 58.2–69.4, в среднем — $63.21 \pm 0.95\%$; объём ($V = 0.51 L \times B^2$) — 140.3–191.6, в среднем — 156.89 ± 4.73 см³. Расчётная масса свежих яиц этих параметров — 154–211 г.

В 9 гнёздах 15 яиц снесены в апреле: 17 и 18 (по одному), 19 и 20 (по два), 21 и 22 (по одному), 23 (два), 24 (одно), 25 (три) и 28 (одно) (Пукинский, Ильинский, 1977; Пукинский и др., 1982; Fujimaki et al., 1989; наши данные). Эти данные охватывают значительную часть долины р. Бикин: Кушнарихская марь — семь яиц (четыре кладки), Змеиная — пять (три), Модягова марь — три (две).

Гнездовые станции, гнёзда и птенцы на Кушнарихской мари

Места гнездования для Модяговой и Змеиной марей описаны (Пукинский, Ильинский, 1977; Пукинский и др., 1982; Fujimaki et al., 1989), поэтому остановимся лишь на особенностях Кушнарихской мари (рис. 1). С севера её ограничивает широкая пойма р. Бикин, занятая широколиственным лесом. Участки, прилежащие к реке, заняты сплошным лесом, который южнее, по мере приближения к мари, распадается на небольшие лесные острова, занимающие возвышения по северной границе мари. С запада марь ограничена долиной р. Канихеза, впадающей с юга в р. Бикин; южная граница мари занята пологими сопками, покрытыми хвойно-широколиственным лесом. По южной периферии мари даурские лиственницы (*Larix dahurica*) местами образуют сплошные древостои, высотой 10–12 м. К центру мари сплошные «языки» лиственничников постепенно редуют и обрываются, переходя в угнетённый древостой, в котором отдельные деревья в 2–3 м высотой расположены в 20–30 м друг от друга. Средняя часть мари занята сфагновым болотом и представляет собой открытый ландшафт, с редкими угнетёнными лиственницами и березами Миддендорфа (*Betula middendorffii*) в 1.5–2.0 м высотой, растущими в 40–50 м одна от другой. Поверхность болота выровненная, плоско-волнистая; пологие «подушки» округлых сфагновых кочек с клюквой (*Oxycoccus quadripetala*), хамедафне и карликовыми березками (*Betula ovalifolia*) имеют диаметр от одного до нескольких метров и чередуются с естественными понижениями, ограничивающими каждую кочку. Перепады высот между «подушками» сфагнума и понижениями — 15–20, редко до 40 см. В таких понижениях между кочками нередко звериные

тропы, расположенные в стороне от гнезда журавлей; глубина воды на них больше. Здесь же обычны и более обширные понижения, поросшие очень редким тростником (*Phragmites communis*), которые полностью или частично залиты водой, глубина которой в середине мая была 10–50 см.

Известное нам гнездо было построено на одном из таких понижений, размером 3 x 5 м, водное зеркало вокруг гнезда — 1.7 x 2.5 м свидетельствовало о месте преимущественного сбора строительного материала. От гнезда радиально отходили пять журавлиных троп, до соединения с ближайшими звериными тропами (в 30–40 м от него), заметно более широких и глубоких. Тропы у гнезда характерны и для других журавлей, занимающих переувлажненные станции с мягким субстратом; они обязательный атрибут окружения гнёзд серого (*Grus grus*), японского (*G. japonensis*) и даурского (*Antigone vipio*) журавлей (С.М. Смиренский, М.Д. Валеева, личн. сообщ.). На гнездовом участке серого журавля тропы сохраняются более года, вплоть до окончания вегетации травянистых растений в следующем за гнездованием сезоне.

Верхняя кромка гнезда возвышалась над водой на 5–7 см, лоток был плоским, глубиной 1–2 см, внешний диаметр гнезда — 82 x 87 см, а внутренний (по верхней кромке платформы) — 59 x 61 см. К концу мая – началу июня, со снижением уровня воды в р. Бикин, микропонижения между кочками освободились от воды, которая незначительно сохранилась лишь кое-где на участках с тростником.

Материал гнёзд на Кушнарихской и Змеиной (за которым наблюдали Ф. Нисидзима и коллеги) марях был нами собран, высушен, разобран по компонентам и взвешен. На Кушнарихской мари гнездо располагалось на пологой кочке, толщина сильно утрамбованной выстилки колебалась от 3 до 6 см. Значительно более массивное гнездо на Змеиной мари было построено на двух пологих кочках, толщина его выстилки — 6–12 см. Состав и масса компонентов гнёзд представлены в табл. 1, соотношение их массы — 1.0 : 5.6.

Единственное яйцо в гнезде на Кушнарихской мари было удлиненно-остро-овальной формы (по терминологии Makatsch, 1974). По грязно-зеленовато-белому фону его скорлупы (имевшей 15.05. слабый маслянистый блеск) относительно равномерно разбросаны три типа пятен: поверхностные светло-ржавчато-коричневые и светло-коричневые, и глубокие светло-красновато-бурые. Относительная плотность рисунка — 20% (по Костин, 1977). Пятна сгущались на «тупом» полюсе, образуя «шапочку» в 30 x 30 мм; размеры яйца 93.0 x 56.9 мм, масса 15 мая — 151.4 г, удельная масса — 0.9859 г/см³, объём — 153.6 см³.

Яйцо из краеведческого музея с. В. Перевал, доставленное Ю.Б. Шибневу в 1973 г. удэгейцами, имело размеры 88.1 x 56.5 мм, нормально-овальную форму, с резко выраженным «острым» полюсом; по грязно-зеленовато-белому фону его скорлупы также разбросаны три типа пятен: поверхностные красновато-коричневые и светло-коричневые (первых — в два раза больше, чем вторых) и глубокие размытые светло-красновато-бурые (их столько же, сколько поверхностных 1-го типа). Пятна образуют «шапочку» диаметром 35 мм на «тупом» полюсе. Плотность рисунка яйца — 30%.

На Кушнарихской мари свободный от насиживания журавль (замечен с дерева в 1.5 км) кормился в 500 м от гнезда, у залитого водой участка (30 x 50 м) болотной дороги. В 500 м от группы из трёх человек он взлетел, сделал полукруг над открытым участком болота, а когда присаживался в 600 м от гнезда к основанию осиново-белоберезовой рёлки, насиживавший встал, осмотрелся (наблюдатели залегли на

Таблица 1. Материал гнёзд чёрного журавля на Кушнарихской и Змеиной марях
Table 1. Nest materials of Hooded Cranes in the Kushnarikhskaya and Zmeinaya wetlands

№ N	Материал Nest materials	Кушнарихская марь Kushnarikhskaya wetlands		Змеиная марь Zmeinaya wetlands	
		абс., г abs., g	в % от общей % of total	абс., г abs., g	в % от общей % of total
1	Сфагнум, <i>Sphagnum sp.</i>	52.5	13.8	149.1	7.0
2	Ветви кустарничков, кустарников и деревьев Sticks of shrubs, dwarf shrubs and trees	206.3	54.4	907.0	42.8
a)	клюква, <i>Oxycoccus quadripetata</i>	0.7	0.2	—	—
b)	багульник болотный, <i>Ledum palustre</i>	3.7	1.0	1.1	0.1
c)	ива черничная, <i>Salix myrtilloides</i>	—	—	3.2	0.2
d)	хамедафне, <i>Chamedaphne sp.</i>	190.1	50.1	701.3	33.1
e)	берёза Миддендорфа, <i>Betula middendorfi</i>	11.8	3.1	80.3	3.8
f)	лиственница даурская, <i>Larix dahurica</i>	—	—	121.1	5.6
3	Стебли и листья травянистых растений stems and leaves of grass	41.7	11.0	530.0	25.0
a)	вейник незамечаемый, <i>Calamagrostis neglecta</i>	5.2	1.4	1*	1*
b)	осока, <i>Carex sp.</i>	36.5	9.6	1*	1*
c)	тростник обыкновенный, <i>Phragmites communis</i>	—	—	1*	1*
d)	касатик гладкий, <i>Iris laevigata</i>	—	—	1*	1*
4	Смесь из мелких листьев, частей стеблей сфагнома, кустарничков Mixture of small leaves, sphagnum and dwarf shrubs' stems	79.0	20.8	531.5	25.2
	Итого / Total:	379.5	100.0	2117.6	100.0

1* - отмечены, но отдельно не взвешены / marked, but not separately weighed

дороге), повернул яйца и сел. Когда два человека направились к гнезду, птица поднялась в 50 м от них и полетела к партнёру. Обнаружение и промеры гнезда и яйца заняли 33 мин (15.05., середина дня), а ещё через 23 мин, когда трое человек отошли от гнезда на 600 м, одна из птиц облетела полукруг над гнездом, приземлилась в 350 м от него и подошла к кладке.

В ночь с 21 на 22.05. яйцо этой пары уничтожено неизвестным хищником, за день—два до вылупления птенца (о чем свидетельствовали остатки эмбрионального пуха на гнезде); таким образом его вылупление произошло бы 22–23.05.

Утром и вечером 28 и вечером 29.05. в 1.8–2.0 км западнее известного гнезда, встречена вторая пара с двумя 4–6-дневными птенцами. Семья держалась на грани-

це редкого угнетённого листовенничника и открытого сфагнового болота. Размеры и масса птенцов 5–6-дневного возраста (29 мая, 18:30): клюв, до передней кромки отверстия ноздрей — 13.5 и 13.7 мм, до опушения лба — 24.9 и 27.6 мм; плюсна — 47.6 и 49.0 мм; средний (3-й) палец, с когтем — 39.9 и 42.9 мм, без когтя — 35.8 и 36.7 мм; масса тела — 125.1 и 126.1 г. Зная динамику изменения массы у других видов рода, прибавим, что эти птенцы вылупились из более мелких, чем в кладке на Змеиной мари яиц (Fujimaki et al., 1989), а старший из них (его размеры приведены вторыми) вылупился из более легкого и мелкого яйца кладки; сроки их вылупления — 23–24.05. Интересно, что вылупление в трёх гнёздах, известных в 1988 г., проходило почти одновременно (Fujimaki et al., 1989; наши данные).

Внешность пуховых птенцов совпадала с известным описанием (Пукинский, Ильинский, 1977), к которому прибавим следующее. В возрасте 5–6 суток желточные мешки птенцов полностью спали, латеральные части их сошлись по средней линии брюшка, сморщились, образовав бахромчатый край. Яйцевой «зуб» имел форму колпачка, с острой белой вершиной, «надетого» на кончик клюва; основание колпачка прозрачное, но с рельефной границей (рис. 2). Ноги птенцов грязновато-желтые, без намёка на лиловый оттенок (вопреки описанию Т.А. Кашенцевой и Е.Н. Копниной, 1995), причем участки по передней стороне голени и плюсны, верхне-

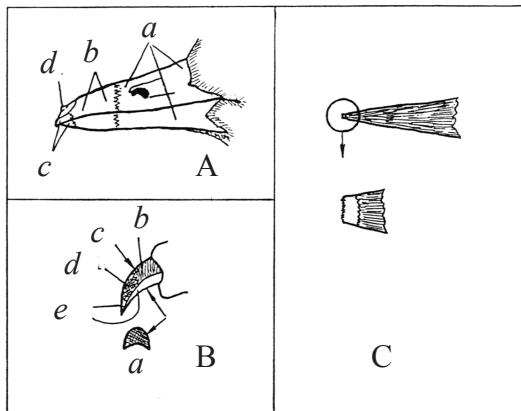


Рис. 2. Особенности морфологии 5-дневного птенца черного журавля:

А – клюв сбоку: а) оранжевато-желтый; б) светло-грязновато-бурый; в) желтовато-«телесный»; д) яйцевой «зуб»;

В – окраска когтя III пальца: а) профиль поперечного разреза когтя посередине длины (с); б) черновато-бурый; в) светло-серый; е) светло-«роговой», белесый;

С – кончик языка.

Fig. 2. Morphological features of Hooded Crane's downy chick of 5 days old:

A – lateral view of the beak: a) orange-yellow; b) drab; c) fleshy-yellow; d) egg tooth;

B – claw (III) colour: a) cross-section in the middle (c) of the claw; b) blackish-brown; d) light gray; e) chalky, of light «horn» colour;

C – tip of the tongue

не-передней стороне пальцев имеют заметный грязно-бурый оттенок; они темнее, чем суставы ноги, задняя сторона плюсны, голени, нижняя сторона пальцев и «подшвы» ног, которые такие же желтые как веки птенцов. Когти ног окрашены неравномерно: кончик каждого когтя и вся его нижняя сторона белесые (рис. 2), светло-«рогового» цвета; а верхняя треть основания — темная, черновато-бурая, без резкой границы переходящая в светло-серый на верхней срединной части когтя. Полость рта и язык розово-«телесные». Кончик языка резко уплощен, бахромчатый на конце, просвечивает. Клюв оранжевато-жёлтый от основания до передней кромки ноздрей. Оранжевый оттенок резко выражен по коньку надклювья. Его участок между задней кромкой колпачка яйцевого «зуба» и несколько не доходя до передней кромки ноздрей, — светло-грязно-бурый, причем кончик клюва в районе яйцевого «зуба» значительно светлее, желтовато-«телесный» (рис. 2). Радужина глаза тёмно-коричневая, зрачок «свинцового» цвета.

Поведение взрослых в период насиживания

Описания и продолжительность отдельных ансамблей двигательной активности встречается в литературе о журавлях с 1920–1930-х гг. (Heinroth, 1928; Schuster, 1931; Sieber, 1931; 1932; Christoleit, 1939) и до настоящего времени (1993 г.: Пукинский, Ильинский, 1977; Винтер, 1977; Винтер, Леженкин, 1988; Prange et al., 1989; Ковшарь, Берёзовиков, 1989; 1991), однако существенный недостаток этих работ — отсутствие цельной картины затрат времени на разные типы активности в течение суток, представляющих то или иное звено годового цикла. Исключение — работы испанских (Alonso et al., 1986) и японских (Tomioka et al., 1990) коллег, дающие полную картину суточной активности зимующего серого и размножающегося японского журавлей.

Вслед за Т.А. Ильиной и Л.В. Федорянской (1982), формы двигательной активности разделены на группы: а) нерепродуктивного (связанного с необходимостью самоподдержания особи, ее индивидуальным существованием) и б) репродуктивного (связанного с размножением) поведения. Такое разделение условно, из-за полифункциональности как элементарных двигательных актов, так и ансамблей двигательной активности самых высоких уровней (Панов, 1978). Так, свойственное журавлям периодическое осматривание местности «обслуживает» обе группы (а и б), поскольку несёт как самоохранительную, так и защитную (по отношению к кладке) функции, которые не могут быть разделены в реальной обстановке. Точно так же ансамбль двигательной активности, связанной с поворачиванием яиц, входящий в состав более высокоорганизованного ансамбля инкубации, включает в себя действия, направленные и на обслуживание кладки и на самоподдержание. Поэтому разделение во времени ансамбля поворачивания яиц в разные группы (а и б) возможно, но при этом мы разобьем целостный функциональный блок на единицы поведения более низкого ранга, которые сами по себе уже не несут функции всего блока, и тем самым — «обесмыслим», дефункционалируем экологическую сторону наблюдений.

Поскольку, в задачи исследования не входило специальное изучение поведения на этологическом или энергетическом уровнях (Панов, 1978; Дольник, 1980), а преследовались задачи аутоэкологии, взаимодействие птиц с естественными и антропогенными факторами, возможные половой диморфизм или видоспецифичность поведения журавлей и последующее сравнение с наблюдениями других авторов, наша классификация форм поведения основывалась, прежде всего, на броских, четко разграничиваемых во времени ансамблях двигательной активности разных уровней организации поведения (Панов, 1978). Существенную роль при этом играла «экологическая функциональность» тех или иных ансамблей, возможность их выделения в дальнейшем и другими исследователями.

Затраты времени на двигательную активность в последнюю декаду насиживания самцом и самкой чёрных журавлей отражает табл. 2, из которой видно, что различия между полами невелико.

Нерепродуктивное поведение

Бросается в глаза существенное превышение расходов времени на нерепродуктивные формы поведения над репродуктивными (табл. 2). При этом, общая сумма затрат времени на первое значительно занижена из-за невозможности вывести из ансамблей двигательной активности, составляющих раздел репродуктивных рас-

Таблица 2. Бюджет времени чёрного журавля в третью декаду насиживания
Table 2. Hooded Crane's time budget in the third decade of incubation

№ N	Ансамбль поведения Behavioural pattern	Пол Sex	Число дней Days	Светлое время суток/ Light time in 24 h				Полные сутки ¹ , в % 24 h, %
				Изменчивость параметров Indices variability, limit	Средняя Mean, M ± mx	Коэффициент вариации Coefficient of variation, Cv, %	Стандартное отклонение Standard deviation, σ	
I	Нерепродуктивное поведение Nonreproductive behaviour	♀	5.4	–	54.35	–	–	54.74
		♂	5.4	–	52.12	–	–	52.45
1	Ночной отдых Night rest	♀	3.0	–	0.44	–	–	18.80
		♂	–	–	–	–	–	17.68
2	Ходьба, кормление Walking, feeding	♀	5.0	25.9–55.0	43.01 ± 5.95	27.69	11.91	28.67
		♂	5.0	25.9–54.9	41.71 ± 5.66	27.13	11.32	27.81
3	Осматривание Examinations	♀	5.0	4.3–9.5	7.22 ± 1.04	28.86	2.08	4.81
		♂	5.0	4.8–9.0	6.96 ± 0.84	24.24	1.69	4.64
4	Чистка оперения Preening	♀	5.0	1.8–4.1	3.07 ± 0.47	30.35	0.93	2.05
		♂	5.0	2.1–3.8	2.96 ± 0.34	22.94	0.68	1.98
5	Полёт Flight	♀	5.0	0.2–1.1	0.61 ± 0.21	68.60	0.42	0.41
		♂	4.0	0.1–1.1	0.51 ± 0.26	88.30	0.45	0.34
II	Репродуктивное поведение Reproductive behaviour	♀	5.4	–	45.65	–	–	45.26
		♂	5.4	–	47.86	–	–	47.55
6	Согревание кладки Clutch warming	♀	5.0	25.7–64.7	42.90 ± 8.05	37.52	16.10	42.88
		♂	5.0	30.2–60.1	44.69 ± 5.81	26.00	11.62	44.68
7	Поворачивание яиц Eggs turning	♀	5.0	0.7–2.8	1.58 ± 0.47	59.61	0.94	1.58
		♂	5.0	0.8–4.0	2.22 ± 0.64	58.03	1.29	2.22
8	Территориальные конфликты Territorial conflicts	♀	1.0	–	0.89	–	–	0.60
		♂	1.0	–	0.64	–	–	0.43
9	Агонистическое поведение Agonistic behaviour	♀	3.0	0.01–0.1	0.03	–	–	0.03
		♂	1.0	–	0.04	–	–	0.04
10	Танцы Dancing	♀	1.0	–	0.18	–	–	0.12
		♂	1.0	–	0.18	–	–	0.12
11	Унисональный дуэт Unison call	♀	4.0	0.1–0.2	0.06 ± 0.03	70.97	0.05	0.04
		♂	4.0	0.1–0.2	0.08 ± 0.04	60.48	0.06	0.05
12	Другие типы вокализации Other vocalization types	♀	3.0	0.01–0.1	0.01	–	–	0.01
		♂	3.0	0.01–0.1	0.01	–	–	0.01

¹Расчётные данные / Estimates

ходов, часть ансамблей, имеющих нерепродуктивное значение, без потери экологического смысла отдельными графами репродуктивного раздела (подробнее при характеристике соответствующих разделов).

Ночной и дневной отдых

Наступление темноты однажды застало самку кормящейся в 300–400 м от гнезда, в четырёх случаях — она кормилась или стояла в 10–60 м (в среднем, — 28.8 м) от сидевшего на кладке самца. Последний лишь однажды встретил сумерки на кормовом участке, в 500 м от насиживавшей самки.

При сопоставлении ролей самца и самки в процессе насиживания у японского журавля, один из авторов, так же как Ю.В. Пукинский и И.В. Ильинский (1977) для чёрного журавля, считал, что ночью на гнезде сидит птица, оставшаяся там с вечера (Винтер, 1977). Однако, ежедневные наблюдения на Кушнарихской мари показали, что на рассвете следующего дня на гнезде ни разу не было птицы, оставшейся там на ночь: лишь в одну из шести ночей на кладке оставалась самка (самец — пять раз), а утром на гнезде пять раз была самка и один — самец. Таким образом, каждой ночью происходила хотя бы одна смена партнёров! Сходное явление отмечено нами и для серого журавля (1989–1991 гг., юг Харьковской обл.): в 9 из 19 ночей птицы совершали минимум одну смену. Эти данные вынуждают отказаться от мнения, что всю ночь насиживает птица, оставшаяся на кладке с вечера. До сих пор наблюдения проведены только в светлое время суток, поэтому до появления данных о ночных наблюдениях мы вправе достоверно судить лишь о бюджете дневного насиживания.

Затраты времени на ночной отдых во много раз выше, чем приведённые в правой части табл. 2. Эту графу составили затраты времени на стояние в сумерках (и до полной темноты, в 22 ч 10 мин – 22 ч 15 мин) свободной от насиживания птицы неподалёку от гнезда с насиживавшим партнёром.

Учитывая ночные смены, и исходя из ролей партнёров в насиживании, можно лишь прикинуть затраты времени самцом и самкой ночью, при условии, что они поворачивают кладку и насиживают, пропорционально наблюдаемому дню. Вероятно, ночью птицы не занимаются ходьбой и кормлением, но отдыхают (стоя неподалёку от гнезда), согревают кладку, поворачивают яйца, защищают кладку от врагов и не тратят времени на территориальные конфликты, унисональный дуэт, танцы (хотя роль этих ансамблей двигательной активности в затратах времени настолько невелика, что ими можно пренебречь). При таких допущениях и одной смене ночью, птицы могут затратить на ночной отдых 7.8–7.9 ч (32.6–32.8% времени суток), причем 3.4–3.6 ч из них будут совмещены с обогревом кладки (табл. 2).

Из-за удаленности засидки, фиксация дневного сна насиживавшей птицы была затруднена, однако её общая неподвижность (с периодической работой только мышц шеи и головы) между вставаниями, позволяет говорить о совмещении, по крайней мере, части дневного отдыха с насиживанием. Визуальное разделение времени согревания кладки на дневной отдых и «готовность действовать» (Дольник, 1982) невозможно без использования радиотелеметрических методов, которые показывали бы частоту сокращений сердца (Kanwisher et al, 1978).

Свободная от насиживания птица периодически отдыхает при чистке оперения, затрачивая на неё, в среднем 2.96–3.07% светлого времени.

Ходьба, кормление

Эти ансамбли двигательной активности занимают столько же времени, как согревание кладки, значительно доминируя над остальными (табл. 2). К сожалению, наши данные не позволяют разделить во времени эти связанные между собой действия.

Свободная от насиживания птица почти всё светлое время суток проводит в неспешной ходьбе и кормлении в 300–800 м от гнезда; очень редко она отходит на 1000 м, преимущественно же — держится на расстоянии видимости от гнезда, на открытых участках болота. Расхаживая по болоту, она взбирается на пологие, холмообразные «подушки» сфагнома с клюквой, или спускается на обильные звериные тропы (протоптаные многочисленными, кормящимися здесь сибирскими косулями), исчезая из виду. Время кормления на тропах и кочках примерно равно; интервалы между соседними (по времени) восхождениями на кочки составляли 50–56 с, в среднем (по трём измерениям утром 21.05) — 52.7 сек. Взбираясь на кочку, птица осматривалась 2–5 с и столько же перед спуском на тропу; при этом ноги и шея полностью выпрямлялись (фото на с. 12; Пукинский, Ильинский, 1977) и птица поворачивала голову влево-вправо. Продолжая кормление, журавль принимал «повседневную позу»: горизонтальное положение тела, при полусогнутой (S-образно) и чуть втянутой в плечи шее; голова при этом находится почти вровень со спиной (рис. 50 ж; Флинт, 1987).

Кроме указанных, «функционально-выраженных» осмотров, птицы следят за окружением, лишь поднимая голову при полусогнутой шее, в промежутках между сериями клевков. Такой беглый осмотр, длящийся 1–2 с, птицы совершают 5–11 (в среднем, по трем подсчётам — 8) раз в минуту, при ходьбе и кормлении на кочках и тропах. Однако, такие осмотры трудно идентифицировать, так как при отсутствии корма под ногами птица вынуждена поднимать голову, а не смотреть вокруг она не может. Поэтому, при подсчёте затрат времени на осмотры, мы пренебрегли последними, учтя лишь «функционально-выраженные» варианты, составившие в среднем — 13.3% времени ходьбы и кормления.

В зависимости от ситуации, скорость ходьбы меняется в значительных пределах. Наиболее быстро птицы подходили к гнезду для смены или уходили от него, после неё; либо при вынужденных или спонтанных сходах с гнезда: частота шагов при этом — 76–85, в среднем (по трем измерениям 18 и 20.05.) — 81.3 шага в мин. Переход отходящей от гнезда (и обычно ничего не склёвывающей при этом) птицы к кормлению хорошо заметен по снижению скорости хода и появлению частых остановок.

Кормящаяся птица неспешно, часто останавливаясь и задерживаясь на отдельных местах до 10–15 с, ходит по кормовому участку, делая 30–50 шагов в мин, при этом она неторопливо склёвывает под ногами клюкву и насекомых. Частота клевков колебалась от 6 до 41, в среднем (по пяти измерениям 18 и 20.05.) — 16.6 раз в мин. При кормлении ни разу не отмечены преследование или попытки схватывания быстрой, подвижной добычи; во всех ситуациях журавли неторопливо собирали неподвижный или малоподвижный корм. Об этом же свидетельствует и содержимое экскрементов, основную массу которых составляли семена клюквы, остатки растений и в незначительном количестве — хитин насекомых, преимущественно мелких жесткокрылых (Coleoptera).

Чистка оперения и осмотры

При ходьбе и кормлении птица изредка останавливается, взбирается на кочку и чистится 1–2 мин; значительно реже, в дождливые дни, отмечены тщательные чистки оперения, с использованием секрета копчиковой железы, продолжавшиеся 7–12 мин. В типичном случае такая продолжительная чистка выглядела так: 20.05., накануне ночью и утром, до 7 ч 30 мин, шел морозящий дождь; в 7 ч 43 мин свободная птица взшла на кочку и начала чистить оперение (табл. 3).

В среднем, на чистку оперения журавли затрачивали 5.67% времени ходьбы и кормления; днём чистка занимала 3.0% времени (табл. 2).

Кроме того, чистка оперения и осмотры включены и в ансамбли, представляющие раздел репродуктивного поведения. Согревавшая кладку птица, не реже раза в минуту высоко поднимала голову на выпрямленной шее и осматривалась, однако, из-за близости к гнезду поросли берёзы Миддендорфа, этот ансамбль фиксировали не всегда, поэтому он не включен в суммарную длительность соответствующего раздела нерепродуктивного поведения, как и чистка оперения насиживавшей птиц.

Таблица 3. Вариант продолжительной чистки оперения свободным от насиживания чёрным журавлем
Table 3. Typical examples of Hooded Cranes' long-term preening

	Участки чистки, действия Preening areas, activity types	Время чистки, сек. Time intervals preening, sec	Время осмотров Time examinations
1	Левый бок тела / The left side of the body	40	3
2	Правый бок тела / The right side of the body	93	9
3	Достаёт секрет копчиковой железы; правое крыло приспущено, голова и шея повернуты вправо Reaches for oil gland secret; right wing slightly folded; head and neck turned to the right	36	3
4	То же, но приспущено левое крыло, голова и шея повернуты влево Reaches for oil gland secret; left wing slightly lowered; head and neck turned to the left	40	3
5	Грудь и брюхо / Breast and belly	56	6
6	Почёсывает «подбородок» правой ногой Scratches the «chin» with the right leg	15	6
7	Смазывает оперение вдоль средней линии спины и по её сторонам, ближе к хвосту секретом копчиковой железы; голова повернута влево Greases the feathers with oil along the middle line of the back and on its sides, near the tail; head turned to the left	120	18
8	Потягивается и осматривается Stretches and looks round	15	5
	Итого / Total	415	53

**Таблица 4. Чистка оперения и осмотры при поворачивании яиц
 насиживающими чёрными журавлями**

Table 4. Preening and examinations during egg turning by incubating Hooded Cranes

№ N	Ансамбли двигательной активности Locomotory activity ensembles	Пол Sex	Число дней Days, n	Изменчи- вость параметров Indices variability, limit	Среднее Mean $M \pm m_x$	Стандарт- ное отклоне- ние Standard deviation, σ	Кoeffици- ент вариации Coefficient of variation, C_v , %
1	Чистка оперения на гнезде, сек. Preening on the nest, sec	♀♂ ♀♂ ♂	5	30–125	73.0 ± 19.6	39.1	53.6
			4	5–65	37.5 ± 4.4	25.0	66.7
			4	30–65	53.8 ± 9.2	16.0	29.8
2	Частота чистки оперения (число чисток/ число ан- самблей поворачи- вания яиц) Preening frequency (number of preen- ing / number of egg turning)	♀ ♂	4	0.25–0.75	0.465 ± 0.135	0.2335	50.2
			4	0.22–0.40	0.333 ± 0.047	0.0806	24.2
3	Относительная про- должительность чистки оперения при поворачивании яиц (время пово- рачивания – 100%) ¹ Relative preening duration during egg turning (egg turning time is 100%) ¹	♀ ♂	4	0.01–0.05	0.033 ± 0.010	0.0171	51.7
			4	0.02–0.07	0.040 ± 0.012	0.0216	54.0
4	Число осмотров при поворачивании яиц Examinations number during egg turning	♀♂ ♀♂ ♂	6	24–128	59.0 ± 18.6	41.62	70.6
			6	8–35	21.0 ± 5.1	11.37	54.1
			6	12–101	38.0 ± 18.3	40.95	107.8
5	Частота осмотров: Examinations frequency:						
	а) число осмотров за один ансамбль поворачивания яиц a) examination num- bers during one egg turning behavioral ensemble	♀♂ ♂	6	1.5–4.4	3.00 ± 0.42	0.94	31.3
			6	0.7–3.5	2.82 ± 0.94	2.09	74.2
	б) число осмотров за 1 мин поворачи- вания яиц b) examinations num- ber during 1 minute of egg turning	♀ ♂	6	1.1–2.4	1.57 ± 0.22	0.50	31.7
			6	0.7–3.5	1.58 ± 0.46	1.04	65.7

¹См. разд. 2 табл. 9 и разд. 3 табл. 10 / See Table 9, section 2 and Table 10, section 3

Соотношение этих ансамблей в графе «Поворачивание яиц» отражено в табл. 4. Прибавим, что при поворачивании яиц птицы чистили оперение лишь в каждое третье-пятое вставание на гнезде. В единичных случаях чистка занимала 45–60 с, в остальное время она сводилась к «поправке» отдельных перьев, продолжаясь 5–10 с. Регулярному осматриванию птицы отводили 7–9% времени поворачивания яиц. Учитывая же, что последний ансамбль занимал лишь 1.6–2.2% светлого времени, мы не стали выводить из него время на осмотры и чистку оперения, сохранив цельность легко фиксируемого комплекса.

Полёт

За период наблюдений отмечен 51 перелёт птиц с места на место. Во всех случаях они взлетали без разбега, прежде приняв характерную «предвзлетную» позу (р. 849, fig. 44; Masatomi, Kitagawa, 1975; p. 231, fig. 12; Ellis et al., 1991), за которой следовал прыжок (толчок двумя ногами) и взмахи крыльями. Полёт проходил на высоте 3–5 м, значительно реже (преодоление массива леса) они поднимались на 10–30 м. Распределение перелётов по назначению отражено в табл. 5. Наиболее часто птицы перелетали от гнезда на кормовой участок и обратно (70.6% всех полётов).

В среднем за день ($n = 5.36$ дней) самка пролетала 2.66 , самец — 2.26 км, длина однократного перелёта соответственно 509 ± 43 ($n = 28$) и 526 ± 55 ($n = 23$) м. Днём самка затрачивала на полёт 0.61, самец — 0.51% времени (за сутки — 0.41 и 0.34%).

Таблица 5. Полёты чёрных журавлей на гнездовом участке: распределение по назначению
Table 5. Flights of Hooded Cranes in the nesting territory: their destination

№ N	Назначение полёта Flight destination	Число полётов Number of flights	
		абс. abs.	в % от общего % of the total
1	Возвращение к гнезду с кормового участка Returning to the nest from the feeding site:	18	34.3
	а) для смены насиживающего партнёра a) to change the incubating partner	16	31.4
	б) для ночёвки / b) for roosting	2	3.9
2	Отлёт от гнезда на кормовой участок после смены партнёра Flight to the feeding site from the nest after change the incubating partner	14	27.5
3	Перелёт с одного участка кормления на другой Flight from one feeding site to the other	5	9.8
4	Сопровождение «чужой» пары при территориальном конфликте «Strange» pair accompanying during the territorial conflict:	9	17.6
	а) по участку / a) along the territory	5	9.8
	б) возвращение к гнезду по окончании конфликта b) returning to the nest after the conflict	4	7.8
5	Отлёт от гнезда при беспокойстве людьми Nest leaving due to disturbance by people	4	7.8
6	Преследование врагов / Pursuit of the enemies	1	2.0
	Итого / Total	51	100.0

Репродуктивное поведение

Затраты времени на этот раздел двигательной активности значительно уступали нерепродуктивному поведению (табл. 2).

Обогрев кладки

Птица сидит на гнезде, периодически осматриваясь и вставая для поворачивания яиц в среднем, каждые 36–48 мин.

Поворачивание яиц. Сходы с гнезда

Насиживавшая особь периодически вставала, осматривалась, наклонялась, опуская вытянутую вниз шею и начинала, приставляя выпрямленные ноги, поворачиваться вокруг кладки, по кромке гнезда. Снова осматривалась, иногда чистила оперение, ещё раз наклонялась и поворачивала яйца, осматривалась и медленно опускалась на кладку. В спокойной обстановке (спонтанные сходы; строка 1, табл. 6) в среднем, 3.2 раза в день птица сходила с гнезда на 10–30 м (при этом практически не кормилась), пила воду, возвращалась, ещё раз поворачивала яйца, осматривалась и садилась на кладку.

Ансамбль поворачивания яиц занимал в среднем — 1.6–2.2 мин. Самка поворачивала яйца, в среднем — 7.0, самец — 13.6 раз в день.

Охлаждение яиц происходило не только при их поворачивании, но и во время сходов птиц с гнезда, по разным причинам.

Нами отмечены 26 сходов с гнезда насиживавших птиц (табл. 6). В среднем за день они сходили с гнезда 4.9 раз на 87.8 мин. Как видно из табл. 6, наиболее продолжительные сходы совершались птицей, испугавшейся проходивших мимо в 200 м одного–двух людей. Если птиц беспокоили утром или в середине дня, число последующих спонтанных сходов с гнезда возрастало.

Испугавшись людей, насиживавшая птица сходила с гнезда и перелетала на кормовой участок к партнёру, потом они пешком подходили к гнезду и одна из них усаживалась на кладку.

При приближении вертолёт (17.05. в 17 ч 55 мин он пролетел в 200 м над гнездом), самка сошла с гнезда на 20 м и залегла в траве на тропе¹. Двумя часами позже, птица сошла с гнезда на 2 м и вернулась, в ответ на гудение вертолёт, пролетавшего на той же высоте, но в полукилометре от гнезда.

Средняя продолжительность спонтанных сходов — 14.9 (n = 17), вызванных антропогенными факторами — 26.0 мин (n = 7).

Территориальные конфликты

Заметим, что «стремление осадить у гнезда с кладкой пролетающих мимо особей своего вида», как и «кормление одного из членов пары в районе гнезда в обществе двух–трёх других чёрных журавлей» (Пукинский, Ильинский, 1977) – нонсенс, не имеющий отношения к действительности. «Стремление осадить пролетающих» относится к агонистическому поведению и известно для других журавлей, и скорее несет функцию предупреждения о занятом участке и угрозы в территориальных отношениях (charge; Voss, 1976). А «кормление на собственном гнездовом участке в обществе чужих особей» выглядит таковым (если между птицами не происходит

¹Идентичная реакция отмечена прежде Ю.А. Андрущенко у насиживавших красавок (*Anthropoides virgo*) на проезжавший в 100 м от гнезда грузовик.

Таблица 6. Сходы с гнезда насиживающих черных журавлей (число сходов / их продолжительность, мин)
 Table 6. Nest leavings of incubating Hooded Cranes (Number of leavings / duration of leavings, min.)

№ N	Дата наблюдений Date of observation	16.05. 16 May	17.05. 17 May	18.05. 18 May	19.05. 19 May	20.05. 20 May	21.05. 21 May	Сумма Sum	Средняя продолжи- тельность одного схода Average dur- ation of single nest leaving	В % от об- щего числа и времени сходов % of the total number and duration of nest leaving
								536%		
	Продолжительность наблюдений, в % от светлого времени суток Duration of observations (% of daytime)	36%	100%	100%	100%	100%	100%			
	Характер сходов / Type of nest leaving									
1	Спонтанные сходы (без видимой причины) Spontaneous (without any apparent cause)	1/9.0	3/11.0	3/37.7	2/13.0	2/112.0	6/70.0	17/252.7	14.9	65.4/53.7
2	Сходы при территориальных конфликтах During territorial conflict	-	-	1/34.0	-	-	-	1/34.0	34.0	3.8/7.2
3	Реакция на потенциальных врагов Reaction on potential enemies	-	-	1/2.0	-	-	-	1/2.0	2.0	3.8/0.4
4	Реакции на антропогенное воздействие: Reaction on anthropogenic factor	-	4/52.0	1/44.0	-	-	2/86.0	7/182.0	26.0	27.0/38.7
	a) на пролетающий вертолет a) reaction on passing helicopter	-	2/11.0	-	-	-	-	2/11.0	5.5	7.7/2.4
	b) люди открыто проходят в 200 м b) reaction on people passing within birds' sight in 200 m	-	1/25.0	1/44.0	-	-	2/86.0	4/155.0	38.8	15.5/32.9
	c) звуки рубки дерева в 400 м от гнезда c) sounds of timber cutting 400 m away	-	1/16.0	-	-	-	-	1/16.0	16.0	3.8/3.4
	Итого, за день / Total (in 1 day)	1/9.0	7/63.0	6/117.7	2/13.0	2/112.0	8/156.0	26/470.7	18.1 (87.8)	100.0/100.0

агрессивных столкновений, маркирующих конфликт) лишь на первый взгляд. На самом деле, поза сопровождающего чужую пару журавля достаточно специфична: птица держит шею вытянутой вверх и немного вперед (а не втягивает ее в плечи как при спокойной ходьбе), передвигается на почти прямых ногах, оперение её плотно прижато к телу, при этом голова и клюв наклонены под углом в 20–30° к поверхности земли; особь напряжена, отчего движения скованы (рис. 50, в; Флинт, 1987). Если в такой ситуации птица «склёвывает что-то», то на самом деле она лишь касается земли или вырывает пучок травы, бросая его, однако функционально-выраженного кормления при этом не происходит.

Единственный территориальный конфликт произошёл утром 18.05. и продолжался 48 мин (с 10 ч 23 мин до 11 ч 11 мин; температура воздуха = 17.5–18.5°C; переменная облачность, слабый ветер); в нём участвовали оба партнёра наблюдаемой пары и пара птиц во взрослом наряде. Общая схема перемещений конфликтующих особей

Таблица 7. Затраты времени (мин) на ансамбли двигательной активности и комплекты поз при территориальном конфликте чёрных журавлей
Table 7. Time (min.) spent on locomotory activity ensembles and posture sets in territorial conflicts of Hooded Cranes

№ N	Ансамбли двигательной активности и комплекты поз Locomotor activity ensembles and posture sets	«Чужая» пара «Strange» pair		Пара хозяев Resident pair		Всего: Total:	
		♀	♂	♀	♂	мин min.	в % %
1	Ходьба (неторопливая в напряженной позе, быстрая – преследование, удираание) Walking (slow in tense posture, quick-pursuit, retreat)	18.22	17.42	18.08	3.69	57.41	41.15
1a	Быстрая ходьба в угрожающей позе Quick walking in threat posture	–	0.2	–	–	0.2	0.15
2	Напрыгивание с выбрасыванием ног Jumping with legs thrust	–	–	0.02	0.01	0.03	0.02
3	«Нырки» /“Dives”	0.2	0.2	0.3	0.2	0.9	0.65
4	Припадание к земле /Squatting	–	0.1	–	–	0.1	0.07
5	Унисональные серии Unison call	0.5	0.5	0.5	0.5	2.0	1.43
6	Кормление / Foraging	–	–	21.5	21.5	43.0	30.82
7	Нормальная чистка оперения Normal preening	–	–	–	3.0	3.0	2.15
8	Смещённая «чистка» оперения Displaced preening	1.0	1.5	0.5	0.5	3.5	2.51
9	Предвзлётная поза и взлёт Preflight posture and take-off	0.08	0.08	0.1	0.1	0.36	0.26
10	Полёты / Flight	7.5	7.5	7.0	7.0	29.0	20.79
	Итого / Total	27.5	27.5	36.5	48.0	139.5	100.0

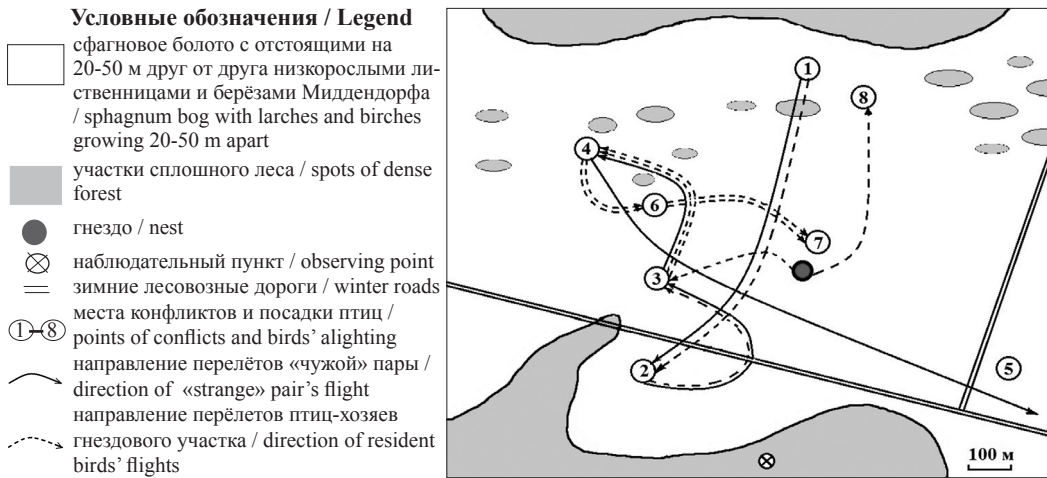


Рис. 3. Схема района территориального конфликта

Fig. 3. Schematic sketch of territorial conflict area

показана на рис. 3. Пространственно-временная схема ситуаций, возникших между особями показана на рис. 4; ниже — кратко и последовательно описаны действия птиц. Таблица 7 отражает хронологические отношения комплектов поз и ансамблей двигательной активности, использованных птицами при конфликте.

Хроника территориального конфликта

1 (рис. 3): кормившаяся до этого самка-хозяин, замечена летящей в 10 м позади пары, в 10 м над землей. Они пересекают гнездовой участок (в 150 м левее насидывающего самца) с севера на юг, пролетая на виду 1200 м, и приземляются в той же последовательности.

1 (рис. 4): 10 ч 23 мин – 10 ч 24 мин.

2 (рис. 3), 2–3 (рис. 4): 10 ч 24 мин – 10 ч 39 мин; сразу за приземлением следуют «нырки»¹ (charge; Voss, 1976), вначале «чужих», потом — самки-хозяйина; затем последняя принимает унисональную позу самца и издаёт «свою» часть унисональной серии² (unison call; Walkinshaw, 1973; Archibald, 1975). Чужая пара отвечает унисональной серией.

4 (рис. 4): самка-хозяин подходит в напряжённой позе (поза тревоги; Флинт, 1987, с. 295, рис. 50, В) на 5 м к чужому самцу — тот ложится на землю (припадание к земле; stouch-threat, Voss, 1976). Тогда самка-хозяин делает ещё несколько шагов, подпрыгивает, взмахивая крыльями и, выбрасывая вперед ноги, пытается ударить лежащего чужого самца (напрыгивание; attack; Voss, 1976) — тот вскакивает, разворачивается и в угрожающей позе (high-bowing, но крылья чуть приспущены вниз; p. 859, fig. 76–77; Masatomi, Kitagawa, 1975) бегом преследует самку-хозяйина, отбегающую на десяток шагов в сторону. За этим в напряженной позе наблюдают чужая самка, а самец-хозяин — с гнезда.

5 (рис. 4): чужой самец останавливается в 5 м от самки-хозяйина и смещённо «чистит» сгиб крыла спереди (display-preening; Johnsgard, 1983).

6 (рис. 4): самка-хозяин разворачивается, подходит к чужому самцу, проходит в 2–3 м и идет в напряжённой позе к чужой самке, отбегающей от неё. Едва приближается самка-хо-

¹В спокойной обстановке, после перелёта на гнездовом участке, птицы идут или начинают кормиться, но обычно не делают ныряющих движений.

²При унисональном дуэте, самка обычно не приспускает вниз концы крыльев, прижатых к бокам тела, как это делает самец (см. разд. «Унисональный дуэт»).

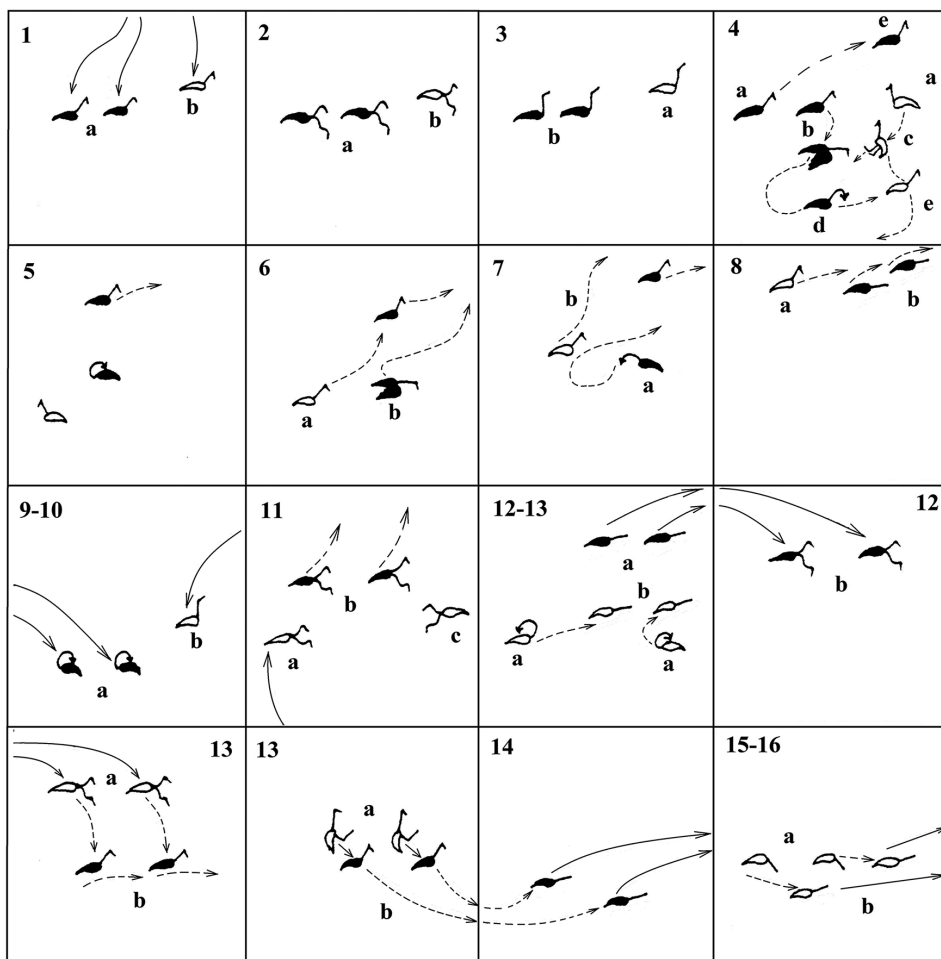















Рис. 4. Пространственно-временная схема территориального конфликта на гнездовом участке черного журавля

Fig. 4. Spatial-temporal schematic sketch of territorial conflict in the Hooded Crane nesting territory

Условные обозначения / Legend

- | | |
|---|--|
|  пара хозяев / resident pair |  «чужая» пара / «strange» pair |
|  унисональные серии / unison calls |  «нырки» / «dives» |
|  напрыгивание с выбрасыванием ног / jumping with legs thrust |  припадание к земле / squatting |
|  смещённая «чистка» оперения / displaced «preening» |  напряжённая поза / tense posture |
|  предвзлетная поза и взлет / preflight posture and take-off |  кормление / foraging |
|  угрожающая поза / threat posture |  ходьба / walking |
| a - e последовательность действий / sequence of acts |  полёты / flights |
| |  10 м / 10 m |

зьян, чужой самец припадает к земле, встает и идёт вперед, вправо от нападавшей.

6–7 (рис. 4): чужая самка быстро идёт за партнёром, который разворачивается и в угрожающей позе набегает на самку-хозяйина, отбегающую на несколько шагов в сторону.

8 (рис. 4): чужая пара, продолжая двигаться вправо (самка-хозяйин идет в 10 м позади), делает 15 шагов, принимает предвзлётную позу (preflight posture) и взлетает (10 ч 39 мин), приземляясь в 300 м (10 ч 40 мин), и

9–10 (рис. 4): смещённо «чистят» оперение.

3 (рис. 3): самка-хозяйин в наряжённой позе наблюдает за перелетающими.

9–10 (рис. 4): до сих пор внимательно наблюдавший за происходящим самец-хозяйин (10 ч 40 мин), сходит с гнезда на 10–12 м и летит к чужой паре, присаживаясь в 10 м правее от них. Он издает «свою» часть унисональной серии в соответствующей позе.

11 (рис. 4): самка-хозяйин, наблюдавшая за происходящим с места 2 (рис. 3), взлетает, присаживаясь в 10 м левее чужих. Она «ныряет», то же делают все остальные птицы (10 ч. 43 мин).

12–13 (рис. 4): чужие делают несколько шагов, принимают предвзлётные позы и взлетают, перелетают 600 м, присаживаясь у основания рёлки (10 ч 44 мин – 10 ч 45 мин), «ныряют».

4 (рис. 3) (10 ч 45 мин – 10 ч 48 мин) Пара-хозяйин смещённо «чистится» 30–40 с,

13 (рис. 4) принимают предвзлётные позы и взлетают, присаживаясь в 10 м от чужих, «ныряют», делают по десятку шагов к чужим и каждый напрыгивает на чужого, которые отбегают и

14 (рис. 4) взлетают (10 ч 48 мин), летят в 10 м от земли на восток, к пересечению дорог более 1 км (10 ч 50 мин),

5 (рис. 3) скрываясь из виду.

15 (рис. 4) (10 ч 48 мин – 10 ч 58 мин): пара хозяев кормится на том же месте, 4 (рис. 3).

6 (рис. 3) (10 ч 58 мин – 10 ч 59 мин): хозяйева перелетают на 250 м ближе к гнезду, где кормятся до 11 ч 10 мин.

16 (рис. 4) (11 ч 10 мин – 11 ч 11 мин): пара хозяев перелетают ещё 300 м к гнезду:

7 (рис. 3) (11 ч 11 мин – 11 ч 14 мин) самка поворачивает яйца, садится, самец чистится в 20 м от гнезда.

8 (рис. 3) (11 ч 14 мин – 11 ч 16 мин): самец летит 800 м, в 5–7 м от земли на кормовой участок, севернее гнезда.

Общая продолжительность конфликта — время между появлением самки, сопровождавшей в полёте чужую пару, до возвращения хозяев к гнезду.

Особенности смены партнёров

Смена птиц на гнезде — это промежуток времени между вставанием насиживавшего и усаживанием на кладку сменившего партнёров. Число и продолжительность смен в период наблюдений отражены в табл. 8. Отмечены несколько вариантов смены насиживающих. Наиболее обычный из них: на высоте 3–5 м сменяющий подлетает с кормового участка, удаленного на 300–500 м, приземляется в 10–100 м от гнезда и идет к нему или пешком (с места кормления) приходит к гнезду. Насиживавший встает, поворачивает яйца, осматривается, сходит с гнезда на 10–100 м и пешком или в полёте направляется на кормовой участок. Сменяющий заходит на гнездо, поворачивает яйца и садится.

Иногда, прежде чем насиживавший отходил от гнезда, птицы издавали унисональную серию. В 14 из 19 случаев смена происходила по этому сценарию. Продолжительность таких «нормальных» смен — 0.5–6.0, в среднем — 2.3 мин. Ва-

риации такого сценария смены сводятся к тому, что в одних случаях сменяющий подходил с кормового участка пешком, в других — подлетал к гнезду, а смененный уходил пешком или улетал. Сменяемый, вставая на гнезде, осматривался, поворачивал кладку, а потом сходил с гнезда, либо сходил сразу, без поворачивания яиц. Либо сход с гнезда насиживавшего происходил, когда партнёр подходил вплотную, или — приземлялся в 100 м от гнезда, на виду у насиживавшего.

Однажды 18.05., из-за участия птиц в территориальном конфликте, смена затянулась на 34 мин, а 21.05. (в 8 ч 51 мин и 18 ч 06 мин) смены были спровоцированы двумя людьми, проходившими по зимней дороге на открытом болоте в 200 м от гнезда (рис. 3). После удаления людей, птицы подлетали к гнезду и сменялись, но время смены затягивалось до 31–55 мин. В первом случае (табл. 8) насиживавшую самку согнали с гнезда через 30 мин после первой нормальной смены. Спустя 31 мин на кладку сел самец, просидел 3 ч и улетел к кормившейся в 500 м самке. Через 30 мин они подлетели к гнезду и самка сменила самца. Спустя 2 ч покормившийся самец сменил насиживавшую самку за 2 мин. А через 3 ч насиживавший самец снова слетел с гнезда, испугавшись проходивших в 200 м людей. Через 55 мин после нормализации обстановки, птицы подошли к гнезду, на которое уселась самка (19 ч 01 мин). В 21 ч 03 мин она сошла с гнезда, полетела к кормившемуся самцу, сменив-

Таблица 8. Смены насиживавших чёрных журавлей
Table 8. Nest exchanges in Hooded Cranes

Дата / Date	16.05. ¹	17.05.	18.05.	19.05	20.05.	21.05.
Число смен партнёров Number of partner changes in the nest	1	3	3	3	3	6
Продолжительность смены, мин (факторы, спровоцировавшие смену) Nest exchange duration (min.) (provocative factors)	2.0	0.5 2.0 1.0	1.0 34.0 (территор. конфликт) (territorial conflict) 0.5	3.5 6.0 3.5	1.0 3.0 3.0	3.0 31.0 (беспокойство людьми) (disturbance by people) 30.0 (спонтан. уход с гнезда) (spontaneous leaving of nest) 55.0 (беспокойство людьми) (disturbance by people) 15.0 (спонтан. уход с гнезда) (spontaneous leaving of nest)
Общая продолжительность смен Total duration of changes	2.0	3.5	35.5	13.0	7.0	136.0

¹Продолжительность хронометрирования в этот день – 36 % светлого времени, или 345 мин.

¹The duration of timing on this day - 36% of day time or 345 min

шему её через 15 мин. Просидев на кладке 20 мин, самец улетел к самке, кормившейся в 300 м; они вернулись к гнезду и самец снова уселся на кладку через 12 мин.

Как видно из ситуаций 18 и 21.05., сходные по продолжительности смены были вызваны разными факторами. В первом случае, отлучка из-за территориального конфликта на сказалась на дальнейшем режиме насиживания (табл. 8). Во втором — двухкратное воздействие внешнего фактора, каждый раз увеличивало продолжительность и число следующих смен, вероятно из-за того, что сменявшие друг друга птицы были голодны. Из-за доминирования эндогенного фактора, следующие (за спровоцированными людьми) смены и сходы с гнезда казались спонтанными, не связанными с какими-то внешними обстоятельствами, а по продолжительности почти не уступали сменам после испуга насиживавшей людьми. Продолжительность смен, следовавших за спровоцированными (табл. 8), носила затухающий характер, что вероятно было связано со стабилизацией обстановки и снижением обеспокоенности птиц.

Дуэт и другие типы вокализации

Свойственный и другим представителям семейства вариант «парного пения», названный Л. Вокиншоу (Walkinshaw, 1973) унисональным дуэтом (криком), известен для чёрного журавля по исследованиям Дж. Арчибальда (Archibald, 1975), проведённым на зимовках этого вида и в неволе. О дуэте в гнездовой период известно лишь то, что он слышен с расстояния до 2 км и издается чаще в предрассветных сумерках и при встречах и сменах партнёров на гнезде (Пукинский, Ильинский, 1977).

По нашим наблюдениям, распределение унисональных серий ($n = 17$) по времени суток было следующим: между 5–8 и 12–16 ч унисональных серий не было; между 8–10 ч — одна, 10–12 ч — пять, 16–18 — три, 18–20 — две, 20–23 ч — шесть. Таким образом, наиболее часто они звучали перед полуднем (10–12 ч) и вечером (после 16 ч).

Унисональный дуэт — редкий вариант двигательно-вокальной активности, отмечен с 9 по 29.05. лишь 18 раз, в 15 из них в нём участвовали размножавшиеся пары, кричавшие в последнюю декаду насиживания — первую декаду жизни птенцов.

Варианты положений партнёров при унисональной серии ($n = 15$) были следующими:

1. Пара стоит в 1–2 м друг от друга, у гнезда или на кормовом участке (9 серий).
2. Самец стоит, самка сидит на гнезде в нескольких метрах (2).
3. Партнёр исполняет только свою часть дуэта, второй — молчит:
 - а) самец кричит, стоя у гнезда в 300 м от молчащей самки, участвующей в территориальном конфликте, или кормящейся (3);
 - б) самка кричит при территориальном конфликте в 600 м от гнезда с согревающим кладку и молчащим самцом (1). Интересно, что в этом случае самка принимала позу самца: приподнимала сведенные локти над спиной, приспуская крылья.

Ситуации, в которых прозвучал унисональный дуэт ($n = 16$):

1. При смене насиживающего у гнезда (4 серии).
2. У гнезда в сумерках пара кричит в ответ на серию унисональных криков соседей или после предупреждающих криков одиночки неподалёку от гнездового участка (2).
3. Перед сменой, в отсутствие партнёра, подлетавшего после криков (2).
4. Во время территориального конфликта на гнездовом участке самка (или самец) в одиночку издают «свою» часть дуэта, находясь в 300–600 м от сидящего на кладке или стоящего на другой части участка партнёра (2).

5. На кормовом участке, в 300 м от оставленного на время гнезда (2).

6. Пара на кормовом участке отвечает на серию другой пары, находящейся неподалеку от гнездового участка хозяев (1).

7. Перед сменой самец отлетел на 300 м от гнезда к кормящейся самке. Они издали унисональный дуэт, а потом танцевали (1).

8. Вторгшаяся на занятый участок пара – в ответ на сольную серию самца-хозяина (1).

9. Пара с 5–6-дневными птенцами, на кормовом участке, перед танцами, возможно, в ответ на появление в 500 м людей (1).

Мы затрудняемся однозначно подтвердить или отвергнуть тезис о большей молчаливости чёрного журавля (Пукинский, Ильинский, 1977), в сравнении с серым. Наблюдавшаяся пара чёрных журавлей за 5.36 сут. последней декады насиживания издала 15 унисональных серий (2.8 – в день). Пять пар серого журавля на этом этапе насиживания, за 12 дней издали лишь 18 серий (1.5 – на пару в день). Эти данные как будто свидетельствуют о большей молчаливости серых журавлей. Однако отдельные пары этого вида демонстрировали значительный разброс интенсивности унисональных серий: от 0 серий за 4 дня, до 9 — за два дня. Итак, для репрезентативного сравнения необходимы данные о большем числе пар чёрного журавля. А заметные отличия в суточной активности пар на Модяговой и Кушнарихской марях также можно отнести к их индивидуальным особенностям.

Не уступающий по громкости унисональному, чистый трубный одиночный или повторяющийся крик птицы издавали в следующих ситуациях:

1. Самец, кормившийся в густом тумане, в 700 м от гнезда с насиживающей самкой, с интервалом в 21 мин (5 ч 45 мин и 6 ч 06 мин) издал одиночные крики.

2. Один из партнёров издавал одиночные крики при смене на гнезде:

а) самка — дважды за одну минуту (17.05., 20 ч 50 мин);

б) самец — то же, перед отлётом от гнезда на кормовой участок (21.05., 8 ч 17 мин), а 18.05. он стоял на гнезде и смотрел за перелетавшей на кормовой участок самкой и, едва она приземлилась, издал тройной крик;

в) насиживавшая самка сошла с гнезда, издала 4 крика и улетела на кормовой участок к самцу (он подлетел к гнезду через несколько секунд, после взлёта самки).

3. Насиживавший самец сошёл с гнезда и улетел к кормившейся самке (18.05., 15 ч 48 мин), испугавшись двух проходивших мимо по открытому месту людей. Когда люди прошли в 200 м от гнезда и удалились на 250 м, одна из птиц прокричала 8 раз с интервалами в 1 с.

4. Сошедшая с гнезда на 300 м самка издала одиночный крик в момент, когда большеклювая ворона (*Corvus macrorhynchos*) села на лиственницу в 30 м от кладки; ворона сразу улетела.

Самец из пары с 5–6-дневными птенцами, при беспокойстве людьми, пытался обратить на себя внимание, расхаживая в 50–70 м, и издавал отрывистое раскатистое «рррааа», напоминающее усиленный звук, издаваемый озёрной лягушкой (*Rana ridibunda*), когда ее держат подмышки; звучание этого крика совершенно не сходно с описанными выше¹. При этом самка перелетала с места на место в 100–150 м, издавая беспокойное «кррр».

¹Идентичный крик издавал серый журавль, обеспокоенный появлением человека возле 4–5-дневных птенцов (5.05.1993 г., юг Харьковской области Украины).

Танцы

Занимали незначительную часть дня (отмечены 21.05., 21 ч 38 мин). Насиживавший самец сошёл с гнезда, перелетел 300 м к кормившейся самке, они издали унисональную серию и танцевали 9 мин. Птицы приседали, «ныряли» с поворотами корпуса, подпрыгивали, распластывая крылья в 1.5–2.0 м от земли и плавно опускались. Потом они перелетели к гнезду. Вероятно, в данном контексте танцы были следствием напряжения, возникшего после двухкратного схода с гнезда насиживавшей птицы из-за проходивших в 200 м людей.

В другом случае отмечены унисональные крики и танцы пары, водившей 5–6-дневных птенцов, продолжавшиеся несколько минут, в ответ на приближение людей, вероятно замеченных журавлями с расстояния в 500 м, сквозь просветы в редком лиственничнике.

Агонистическое поведение

Помимо отмеченных в разделах «Территориальные конфликты» и «Вокализация», отмечен ещё один случай: насиживавшая самка, сошедшая с гнезда, возвращалась к нему пешком, когда пролетавшая большеклювая ворона резко спикировала на гнездо журавлей. Самка слёту в 3 м от земли атаковала ее, та присела на лиственницу, в 30 м от гнезда журавлей, а самка перевернула яйца и села. А 18.05. (с 9 ч 20 мин до 9 ч 22 мин) насиживавший самец вставал, принимая предупреждающую позу (р. 871, fig. 119; Masatomi, Kitagawa, 1975; рис. 4, 1; Винтер, 1977), когда мимо в 50 м и в 3 м над землей пролетал охотившийся самец пегого луня (*Circus melanoleucus*). В тот же день (с 9 ч 42 мин до 9 ч 43 мин), в 50 м от свободной самки, кормившейся в 300 м от гнезда, неторопливо пролетал в 5 м над землей самец пегого луня: журавль остановился, принял предупреждающую позу и смотрел на приближавшегося, а потом удалявшегося хищника.

Соседи по биотопу. Птицы

Видовой состав птиц, соседствовавших с чёрными журавлями на сфагновом болоте с редкими угнетенными лиственницами, на удивление беден. Ежедневно с рассвета до 8–9 ч на зимней дороге среди лиственничной мари, в 300 м от гнезда журавлей токовали 10–15 тетеревов (*Lyrurus tetrrix*). А на залитых участках этой дороги, в 200 м от гнезда, утром и вечером, до полудня, трижды кормился чёрный аист (*Ciconia nigra*). Каждый день над гнездовым участком журавлей охотился самец пегого луня, изредка здесь токовали дальневосточные кроншнепы (*Numenius madagascariensis*), по несколько раз в день курсировали мимо большеклювые вороны. По периферии лиственничной мари гнездились редкие здесь пятнистые сверчки (*Locustella lanceolata*), и черноголовые чеканы (*Saxicola torquata*).

Млекопитающие

Ежедневно, утром и вечером на гнездовом участке журавлей кормились 1–5 сибирских косуль (*Capreolus capreolus*), нередко приближавшихся к гнезду или кормившемуся журавлю. Так, 20.05. в 7 ч 59 мин к чистившему оперение в 250 м от гнезда самцу на 15 м подошел козел косули: он взбрыкивал и бодал кочку, поднимая сноп брызг. Птица прекратила чистку и внимательно рассматривала его, не принимая предупреждающей позы. А 21.05. в 7 ч 02 мин самка косули чесала бок о

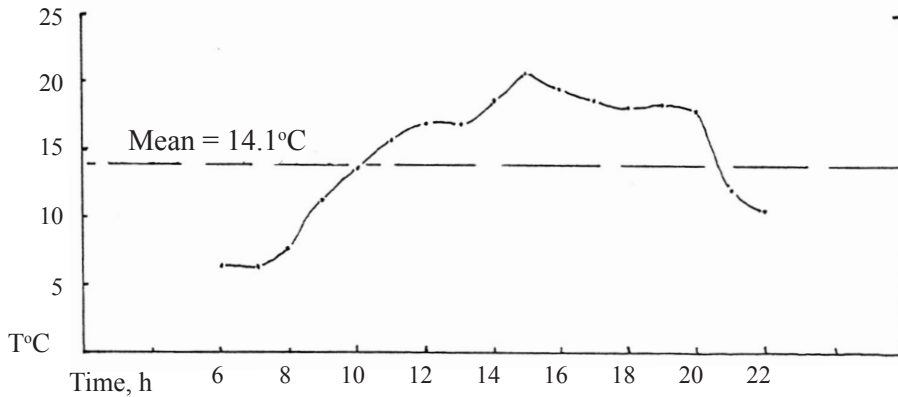


Рис. 5. Дневные температуры воздуха в период наблюдений (16–21.05.1988 г.)
 Fig. 5. Diurnal air temperatures over the observation period (16–21.05.1988)

лиственницу в 50 м от гнезда, а потом щипала траву в 6 м от него (7 ч 14 мин).

Утром 28.05. в 7 ч 40 мин взрослый бурый медведь (*Ursus arctos*) пересекал лиственничную марь в 100 м от гнезда журавлей и в 200 м от другой пары, водившей птенцов.

Поведение журавлей и погода периода наблюдений

Для возможностей пересчёта бюджета времени в бюджет энергии, а также детализации экологической обстановки, каждые час–два измеряли температуру воздуха (14–23 раза в день), фиксировали облачность, туман, направление и силу ветра, интенсивность и продолжительность осадков.

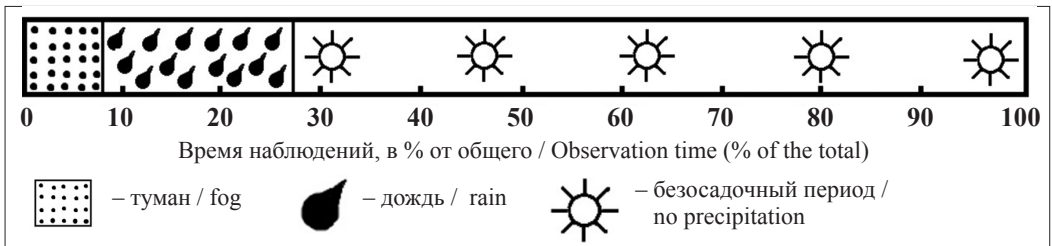


Рис. 6. Соотношение времени разных погодных явлений в период наблюдений (16-21 мая 1988 г.)
 Fig. 6. Proportion of different weather conditions over the observation period (16 till 21 May 1988)

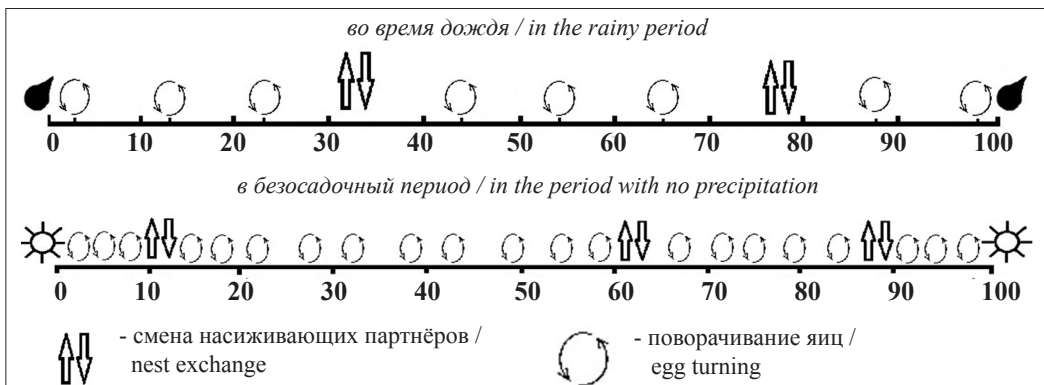


Рис. 7. Поворачивание яиц и смены насиживающих чёрных журавлей
 Fig. 7. Egg turning and nest exchanges in incubating Hooded Cranes

Температура воздуха в светлое время суток (с 5 до 22 ч) колебалась от 0°C (6 ч 30 мин, 21.05.), до 24° (17 ч 00 мин, 16.05.); заморозки на почве и в воздухе не отмечены. Среднедневные температуры колебались от 12.3°C (19.05.) до 16.4°C (17.05.) и составили в среднем (по 95 измерениям за 5.36 дней) — 14.12°C. Как видно из рис. 5, между 10 ч 00 мин и 20 ч 30 мин температура воздуха была выше среднедневной, в остальное время — ниже.

Три из шести дней характеризовались осадками в виде дождя разной интенсивности: от ливней (без грозовых явлений) до редкого моросящего дождя. Непрерывный дождь отмечен с 15 ч 44 мин 19.05. до 7 ч 43 мин 20.05., в течение почти 16 ч. В общей сложности, дождь шёл в разные дни от 149 мин (20.05.) до 411 мин (19.05.), что составило 17.4% времени наблюдений.

В три из шести дней (17, 18 и 19.05.), с восхода до 7 ч 10 мин (18.05.) — 9 ч 12 мин (17.05.) гнездовой участок был скрыт плотным туманом, не позволявшим наблюдения от 70 до 192 мин, что в общей сложности составило 7.9% времени наблюдений (рис. 6).

Проанализируем, в какой мере параметры насиживания изменялись в зависимости от погоды. За весь период наблюдений (4738 мин) птицы поворачивали яйца, в среднем через 42.7, сменяли друг друга на кладке — через 249.4 мин. За период без осадков (3841 мин) эти параметры составили — 37.7 и 225.9 мин, а во время дождя (897 мин) — 99.7 и 448.5 мин. Итак, при дожде поворачивание яиц происходило в 2.6, а смены насиживающих — в 2.0 раза реже, чем в безосадочный период наблюдений (рис. 7).

Таким образом, осадки и сопутствующее им понижение температуры существенно меняют режим инкубации и бюджет времени насиживающих, снижая частоту смен и переворачивания (охлаждения) яиц журавлями (подробнее для четырёх видов журавлей см. Winter et al., 1999).

Обсуждение

Известны наблюдения, в каждом случае — за одним гнездом, на Модяговой и Змеиной марях, расположенных в долине р. Бикин, соответственно, на расстоянии 60 и 15 км от Кушнарихской. Время наблюдений в двух последних точках почти совпадало (с 16 по 24.05. и с 16 по 22.05.1988 г.: Fujimaki et al., 1989; наши данные). Поскольку авторы не указывают сроков наблюдений на Модяговой мари, но гнездо обнаружено ими 11.05., а птенцы вылупились 20–22.05., следовательно они проведены на третьей декаде насиживания, не ранее, чем с 12.05.1975 г. (Пукинский, Ильинский, 1977).

Наблюдения проведены из скрадка на земле, установленного на Модяговой мари сначала в 30, позже — в 15 м от гнезда (Пукинский, Ильинский, 1977), а на Змеиной мари — сначала в 85, затем — 35 м (Fujimaki et al., 1989). На Кушнарихской мари наблюдали с дерева, в 350–400 м от гнезда. Это позволяет сравнить поведение трёх пар в последнюю декаду насиживания в относительных «опыте» и «контроле».

В последнем случае за птицами наблюдали с большого расстояния весь день (с 5 по 22 ч); наблюдатели сменяли друг друга в темноте. В двух других — засидка находилась рядом с гнездом, наблюдатель приходил и уходил днем, на виду у птиц, в одиночку или в сопровождении 2–3 спутников; а наблюдения вели попутно с кино- и фотосъемкой, между 10 и 20 ч.

Таблица 9. Насиживание чёрного журавля на Змеиной маре¹
Table 9. Incubation of Hooded Cranes in the Zmeinaya wetland¹

№ N	Дата / Date	Пол Sex	16.05.	20.05.	21.05.	23.05.	24.05.
	Хронометраж, мин /Timing, min.		540	420	540	355	480
1	Время согревания кладки: Clutch warming duration:	♀♂	57.59	76.67	56.85	66.48	70.42
1a	в % от времени наблюдений % of observation time	♀ ♂	11.85 45.74	32.14 44.52	0.74 56.11	— 66.48	— ² 70.42
1b	в % от общего времени обогрева, принятого за 100 % % of total clutch warming duration (100 %)	♀ ♂	20.58 79.42	41.93 58.07	1.30 98.70	— 100.0	— 100.0
1c	однократные обогревы кладки: single warming of a clutch						
	число однократных обогревов number of single clutch warmings	♀ ♂	3 7	4 6	1 7	— 11	— 11
	среднее время обогревов, мин. ³ average duration of single clutch warming, min	♀ ♂	21.33 35.28	33.75 31.17	— 43.28	— 21.92	— 22.00
2	Время поворачивания яиц: Egg turning duration:						
2a	в % от времени наблюдений % of observation time	♀♂	2.59	10.48	6.11	10.99	10.0
		♀	0.74	5.71	0.93	—	—
		♂	1.85	4.76	5.19	10.99	10.0
2b	в % от общего времени поворачивания, принятого за 100% % of total egg turning duration (100 %)	♀ ♂	28.57 71.43	54.55 45.45	15.15 84.85	— 100.0	— 100.0
2c	число поворачиваний яиц number of egg turning	♀ ♂	2 5	3 4	1 5	— 9	— 11
2d	среднее время одного поворачивания, мин. average duration of single egg turning, min	♀	2.00	8.00	—	—	—
		♂	2.00	5.00	5.60	4.75	4.37
3	Время отсутствия птиц на кладке, в % от времени наблюдений Duration of birds' absence on the clutch, % of observation time	♀♂	42.41	23.33	43.15	33.52	29.58

¹Данные Х. Нисидзимы, В.М. Храброго и И. Фудзимаки. / Data from H. Nisijima, V. Khabry, I. Fujimaki.

²Самка держалась с птенцом в окрестностях гнезда. / Female with chick were near the nest.

³Секунды выражены в долях минуты. / The seconds are expressed as parts of a minute.

Таблица 10. Насиживание чёрного журавля на Кушнарихской мари
Table 10. Incubation of Hooded Cranes in the Kushnarikhskaya wetland

№ N	Дата / Date	Пол Sex	16.05.	17.05.	18.05.	19.05.	20.05.	21.05.
	Хронометраж, мин Timing (min.)		345 ¹	960	960	960	960	960
	Средняя Т°С воздуха днем Diurnal air temperature, °С		20.50°	16.42°	13.04°	12.28°	15.33°	14.35°
1	Время согревания кладки: Clutch warming duration:							
1a	в % от времени наблюдений % of observation time	♀♂	92.75	89.83	85.80	95.03	86.53	79.25
		♀	81.16	39.06	25.67	64.84	44.06	27.14
		♂	11.59	50.76	60.13	30.18	42.47	52.12
1b	в % от общего времени обогрева, принятого за 100% % of total clutch warming duration (100%)	♀	87.50	43.49	29.92	68.24	50.91	34.24
		♂	12.50	56.51	70.08	31.76	49.08	65.76
1c	число однократных обогревов number of single clutch warming	♀	9	7	4	10	8	10
		♂	1	23	13	9	9	17
		♀♂						
1d	среднее время однократных обогревов кладки, мин. ² average duration of single clutch warming, min	♀	31.12	53.57	61.60	62.25	52.88	26.05
		♂	40.00	21.18	44.40	32.20	45.30	29.43
2	Время поворачивания яиц: Egg turning duration:							
2a	в % от времени наблюдений % of observation time	♀♂	3.62	2.38	1.76	2.17	0.98	2.43
		♀	6.67	0.73	0.69	2.91	0.99	1.88
		♂	0.58	4.03	2.84	1.43	0.97	2.99
2b	в % от общего времени пово- рачивания, принятого за 100% % of total egg turning duration (100%)	♀	92.0	15.33	19.45	67.07	50.59	38.57
		♂	8.0	84.67	80.55	32.93	49.41	61.43
2c	число поворачиваний яиц number of egg turnings	♀	8	4	3	10	8	9
		♂	1	21	13	9	10	15
2d	среднее время одного поворачивания, мин. average duration of single egg turning, min	♀	2.88	1.75	2.20	2.80	1.18	2.00
		♂	2.00	1.83	2.10	1.53	0.93	1.92
3.	Время отсутствия птиц на кладке, в % от времени наблюдений Duration of birds' absence on the clutch, % of observation time	♀♂	7.25	10.17	14.20	4.97	13.46	20.75

¹Время наблюдений: 16 ч 15 мин – 22 ч 00 мин. / Time of observation 16:15 – 22:00.

²Секунды выражены в долях минуты. / The seconds are expressed as parts of a minute.

Сравнению таких данных в значительной мере препятствует то, что поведение журавлей высоко индивидуально, однако, в некоторых отношениях это может быть компенсировано повторяемостью и продолжительностью наблюдений. Сопоставление наших данных с наблюдениями на Модяговой мари затруднены и особенностями разных сезонов, с вероятно различными температурами периода насиживания, что могло сказаться на общих параметрах инкубации. Например, для красавки и серого журавля в период затяжного дождя характерно плотное согревание кладки, а переворачивание яиц и смена партнёров происходили существенно реже, чем в сухие периоды погоды.

Несмотря на разность методик наблюдений и фиксации данных, некоторые параметры насиживания на Змеиной мари отражены в табл. 9. Расхождение этих данных с опубликованными (Fujimaki et al., 1989; p. 205) связаны с разным обчётом хронометража. Когда группа сопровождала наблюдателя к засидке, насиживавшая птица покидала гнездо. Одна из птиц возвращалась к нему после ухода людей, ходила рядом, а потом усаживалась на кладку. При составлении табл. 1 (Fujimaki et al., 1989) коллеги «включали» секундомер, когда после ухода людей птица появлялась в поле зрения наблюдателя. Так, 23.05. группа людей подошла к засидке в 10 ч 00 мин, в 10 ч 47 мин они ушли (предварительно взвесив яйца в гнезде), а в 10 ч 55 мин к гнезду подошёл самец, усевшийся на кладку в 11 ч 15 мин. В этой ситуации секундомер «включен» в 10 ч 55 мин. С позиций «нормализации» наблюдений такой отсчёт времени логичен, однако, из-за беспокойства людьми, до включения таймера птицы не обогревали кладку уже 55 мин. Таким образом, только в начальной части наблюдений в графу «Отсутствие птиц на кладке» табл. 9 попали лишь 20 мин, но не включены ещё 55 мин. Просидев на кладке 24 мин (11 ч 15 мин — 11 ч 39 мин), самец сошел с гнезда на 5 мин и сел в 11 ч 44 мин. Кроме того, насиживавший самец 9 раз вставал и поворачивал яйца, затратив на это 39 мин. Следовательно, птицы не грели кладку 34.4% времени; обогревал её только самец в течение 236 мин (65.6% времени наблюдений). Если не разделять время обогрева и охлаждения кладки, мы получим цифру, указанную в табл. 1 (Fujimaki et al., 1989).

Данные табл. 9 и 10 сопоставлены в табл. 11. Как видно из неё, нормальное (наши наблюдения, табл. 10) и аномальное (И. Фудзимаки с соавторами, табл. 9) насиживание существенно различаются.

Обеспокоенность журавлей ежедневным появлением людей и близостью засидки изменяет режим инкубации, соотношение периодов обогрева и охлаждения кладки. При нормальном насиживании, птицы затрачивали от 79.3 до 95.0% светлого времени суток (в среднем — 87.65%) на обогрев кладки и от 5.0 до 20.8% (в среднем — 12.35%) — на её охлаждение. У обеспокоенных птиц первый показатель снижался до 56.9–76.7% (среднее — 65.60%), а второй — возрастал до 23.3–43.2% (среднее — 34.40%). Эти преобразования в бюджете насиживания происходили на фоне резкого изменения роли партнёров: при беспокойстве самка согревала кладку меньше, а самец — значительно больше, чем при нормальном насиживании. Так, в спокойной обстановке самка грела кладку в среднем — 42.9, а самец — 44.8% светлого времени. Обеспокоенная самка на Змеиной мари опасалась садиться на кладку, но когда это происходило, согревала её в среднем 11.20% времени; последние три дня (22, 23 и 24.05.) она вообще не садилась на гнездо, причём это не было связано с вылуплением птенцов, первый из которых освободился от скорлупы только в ночь с

Таблица 11. Сопоставление аномального и нормального насиживания
Table 11. Comparison of normal and unnormal incubation

	Даты наблюдений <i>Dates of observation</i>	Пол <i>Sex</i>	Нормальное насиживание Normal incubation		Аномальное насиживание ¹ Abnormal incubation ¹	
			16–21.05.		16–24.05.	
	Расстояние от засидки до гнезда, м / Distance from shelter to the nest, m		350		35	
	Хронометраж, мин Timing (min.)		5145 средние параметры Average indices	Пределы параметров Indices variability, limit	2335 средние параметры Average indices	Пределы параметров Indices variability, limit
1	Время согревания кладки / Clutch warming time:					
1a	в % от времени наблюдений % of observation time	♀♂ ♂♀	87.65 42.90 44.75	79.25–95.03 25.67–64.84 30.18–60.13	65.60 11.18 56.65	56.85–76.67 0.0–32.14 44.52–70.42
1b	в % от общего времени обогрева % of total warming time	♂♀	48.95 51.05	29.92–60.24 31.76–70.08	15.95 84.05	0.0–41.93 58.07–100.0
2	Однократные обогревы кладки / Single clutch warmings:					
2a	их число number of single clutch warming	♂♀	7.8 14.2	4–10 9–23	1.6 8.4	1–4 6–11
2b	время однократного обогрева, мин ² duration of single clutch warming, min ²	♂♀	47.92 35.42	26.05–62.25 21.18–45.30	19.70 29.05	4.00–33.75 21.92–43.28
2c	в % от времени бесшменного насиживания % of incubation time without nest exchange	♂♀	11.90 6.79	9.35–24.35 3.74–10.64	19.89 10.31	16.67–44.44 7.59–14.84
3	Время поворачивания яиц / Egg turning dutation:					
3a	в % от общего / % of the total	♀♂	4.78	1.75–7.25	8.03	2.59–10.99
3b	в % от времени бесшменного насиживания % of the incubation time without nest exchange	♂♀	3.81 3.82	0.97–7.59 2.23–6.82	11.11 10.29	3.13–55.56 3.61–16.55
3c	Число поворачиваний (в день) number of egg turning (during one day)	♂♀	7.0 13.6	3–10 9–21	2.00 ³ 6.8	1–3 4–11
3d	Среднее время поворачивания, мин. average duration of egg turning, min	♂♀	2.13 1.72	1.18–2.88 0.93–2.10	5.50 4.27	2.00–8.00 2.00–5.60
4	Время охлаждения кладки, в % от времени наблюдений Clutch cooling time: % of observation time	♀♂	12.35	4.97–20.75	34.40	23.33–43.15

¹Данные Ф. Нисидзимы, В.М. Храброго и И. Фудзимак

¹Data by F. Nishijima, V.M. Kharbry and I. Fujimaki.

²Секунды выражены в долях минуты / The seconds are expressed as parts of a minute.

³Сравнение числа однократных обогревов кладки и поворотов яиц при нормальном и аномальном насиживании не правомерно, из-за неполных дней наблюдений аномального насиживания .

³Comparing the number of single heating of clutches and egg turns in the normal and abnormal incubating is not justified, because of the incomplete observations of anomalous days of incubation.

23 на 24.05. и лишь с 13 ч 55 мин 24.05. самка начала сопровождать его возле гнезда. Самец же согревал кладку дольше, чем при нормальном насиживании, в среднем 56.7% времени. Соотношение времени обогрева кладки самкой и самцом при нормальном насиживании — 49.0 : 51.0, а при аномальном — 16.0 : 84.0%.

При беспокойстве птиц баланс обогрева и охлаждения кладки сильно изменялся, и время последнего значительно увеличивалось. Так при нормальном насиживании, самец и самка затрачивали на поворачивание яиц в среднем 3.2–4.61, а при аномальном — 10.29–24.56% времени пребывания на гнезде (из-за малой выборки, разница средних не достоверна). Анализ этих параметров показывает, что коэффициент вариации (C_v , %) времени поворачивания яиц у самок, в обоих случаях был в 2.2–2.3 раза выше, чем у самцов (соответственно — 71.8 и 111.9, против 32.6 и 48.8%), из чего можно заключить, что этот ансамбль двигательной активности у самцов более стабилен и менее подвержен изменчивости, чем у самок.

Наблюдения на Змеиной и Кушнарихской марях позволяют попытку проведения количественного анализа исследовательского пресса. Зная время обогрева кладки в нормальной (87.7%) и аномальной (65.6%) обстановке, прикинем затраты времени на обогрев в последнюю декаду насиживания. И здесь возможны два крайних варианта. В первом, минимальном, допустим, что пара на Змеиной мари в отсутствие наблюдателей (беспокойства) согревала яйца с той же интенсивностью, что и на Кушнарихской мари. Этот подсчёт показывает, что снижение относительного времени обогрева кладки на 7.1% и перераспределение ролей самца и самки всё же не привели к гибели птенцов, что свидетельствует об устойчивости системы «насиживающие взрослые — кладка». Исходя же из реального опыта, показавшего болезненную реакцию пары на двухкратное беспокойство (причем, более слабого антропогенного фактора!) прохожими (см. выше наблюдения 21.05. на Кушнарихской мари), с большей вероятностью предположим, что на Змеиной мари, и в отсутствие наблюдателей у гнезда, режим обогрева кладки не нормализуется. Поэтому, логичнее сравнить реальное относительное время, затраченное парой на обогрев кладки у этих гнезд, тогда разница составит 22.1% (87.7 минус 65.6%)! Заметим, что на столько же увеличилось и время охлаждения кладки, изменив режим инкубации (табл. 10). А это свидетельствует о ещё большей устойчивости насиживающих чёрных журавлей к исследовательскому прессу в конце насиживания.

Описанная реакция птиц на беспокойство и близость засидки не видоспецифична и отмечена нами ранее для красавки, позднее — для серого журавля. Исключением из этой общей тенденции выглядят лишь данные Ю.Б. Пукинского и И.В. Ильинского (1977): ежедневное беспокойство птиц человеком на Модяговой мари привело к необычному эффекту. В согревании яиц большую роль стала играть самка! Однако из-за фрагментарности данных этой работы, обсуждение этого феномена невозможно, но остановимся на других замечаниях общего характера.

Как видно из табл. 9 и 10, данные И. Фудзимаки с соавторами (Fujimaki et al., 1989) и наши противоречат утверждению (Пукинский, Ильинский, 1977), что «основная роль в насиживании отводится самке», а «самец сменяет её лишь утром и вечером на 40–60 мин». В гнездах на Змеиной и Кушнарихской марях относительное время обогрева кладки самцом было больше, чем у самки. Необычность наблюдений на Модяговой мари подтверждают и данные о роли партнёров в насиживании у других видов журавлей: при беспокойстве людьми самцы чаще обогревали

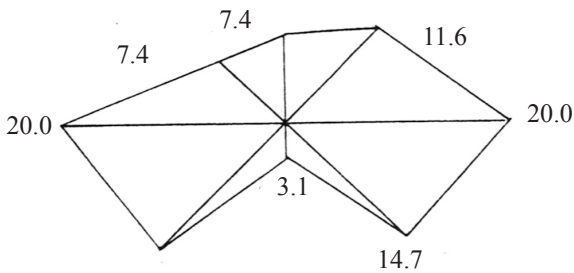


Рис. 8. Ориентация тела насиживающего чёрного журавля по сторонам света (в % от общего: 95 позиций за 5 дней наблюдений)

Fig. 8. Incubating Hooded Crane's orientation (% of the total: 95 positions in 5 days of observations)

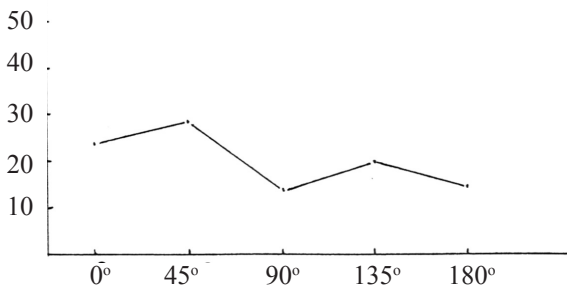


Рис. 9. Изменение положения корпуса на гнезде насиживающими чёрными журавлями

Fig. 9. Changes in incubating Hooded Crane's body orientation in the nest

Вертикальная ось: число изменений положения корпуса, в % от общего

The number of body's orientation changes, % of the total;

Горизонтальная ось: угол, изменения положения тела в плоскости гнезда

Body turning angle (degrees).

нием яиц) колебалась у самки от 26 до 62 мин (в среднем – 47.3 мин; $n = 48$), а у самца – от 21 до 44 мин (в среднем — 31.9 мин; $n = 72$); а тенденции в его сокращении не отмечено.

Замечено, что усаживаясь после поворачивания яиц, птица изменяла ориентацию тела в плоскости гнезда на 180° (Пукинский, Ильинский, 1977). Мы специально фиксировали ориентацию севшей на гнездо птицы после поворачивания яиц или смены партнёров. Отмечены 95 смен ориентации насиживавшей в гнезде. Голова и шея сидящей на кладке особи чаще всего были ориентированы на запад, восток, юго-запад и юго-восток (70.5% случаев), реже — на юг, север, северо-запад (17.9% случаев; рис. 8). Изменение ориентации корпуса птицы (усаживавшейся после поворачивания яиц или смены партнёров) в плоскости гнезда, колебалось от 45° до 180° . В 22 случаях (23.2%) сажающаяся не меняла ориентации корпуса, чаще же (по сравнению с предшествующим положением) она поворачивалась на 45° (рис. 9). Вероятно,

кладки (Schuster, 1931; Moll, 1963; Walkinshaw, 1973; Винтер, 1977; Винтер, Леженкин, 1988).

Необходимо предупредить читателей статьи Ю.Б. Пукинского и И.В. Ильинского (1977) о неверном восприятии контекста. На с. 11 сказано, что авторами обнаружены два гнезда с кладками: первая – 18.05.1974 г. взята в коллекцию, а за второй, «обнаруженной (годом позднее) 11.05.1975 г.», проведены наблюдения. Вылупление птенцов здесь произошло 20–22.05., следовательно авторы наблюдали за последней декадой насиживания. Поэтому контекст их статьи на с. 12 («Первоначально самка, в период насиживания днем...») следует воспринимать: «В первые дни последней декады насиживания», а не «в первые дни насиживания» (сравните с. 293; Флинт, 1987). Далее следует, что в начале последней декады насиживания поворачивание яиц происходит через 3–4 ч, а в «последнюю неделю перед вылуплением» – через 1–1.5 ч. (Пукинский, Ильинский, 1977). Наши данные не подтверждают сказанного. Как видно из табл. 10 и 11, продолжительность однократных обогревов кладки (время между поворачива-

угол поворота садящейся на кладку птицы определялся конкретным окружением и обстановкой вокруг гнезда, являясь компромиссом последних и монокулярным зрением, свойственным и другим журавлям.

Учитывая противоречивость данных о роли партнёров в насиживании на Модяговой и Змеиной марях, доминирование задач фото- и киносъёмки, и близость засидки к гнезду (Пукинский, Ильинский, 1977; Fujimaki et al., 1989), а также то, что «незасвеченные» наблюдения поведения проведены пока лишь над парой на Кушнархской мари, отметим следующее.

Днем самец и самка чёрного журавля затрачивают на обогрев кладки сходное время (табл. 10). В четыре из пяти полных дней наблюдений происходили по три смены насиживавших, а в один день — шесть смен, две из которых — спровоцированы людьми. Первые смены ($n = 5$) происходили в 8 ч 17 мин – 10 ч 56 мин, промежуточные — в 11 ч 14 мин – 17 ч 59 мин, а последние — в 20 ч 51 мин – 21 ч 55 мин (однажды птицы сменились последний раз в 13 ч 10 мин).

Благодарности

Авторы искренне благодарны Ф. Нисидзуме, И. Фудзимаки, В.М. Храбромому, Ш. Ханаве, К. Озаки, О. Юноки и Ю.Б. Старикову за данные дневников, а И. Фудзимаки, — за любезный перевод их статьи с японского на английский, Б.К. Шибневу (†), С.В. Тупикову — за помощь в организации работы, а А.М. Волоху и П.И. Наливайко — за участие в полевых работах, С.М. Смиренскому и М.Д. Валеевой — за данные о тропях у гнёзд даурского журавля.

Наконец, значительная часть этих наблюдений обрела знакомство с англоязычной аудиторией, благодаря Анастасии Поповкиной (Winter et al., 1999), переведшей резюме и к этой работе. Авторы исключительно ей признательны.

Литература

- Березовиков Н.Н., Ковшарь А.Ф. 1991. Гнездование журавля-красавки в агроценозах Юго-Восточного Казахстана. — Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: 84–95.
- Винтер С.В. 1977. Гнездование японского журавля в Среднем Приамурье. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 82 (1): 39–53.
- Винтер С.В., Леженкин О.М. 1988. Биология журавля-красавки, *Anthropoides virgo* (Linnaeus), в Запорожской области. — Журавли Палеарктики. Владивосток: 35–48.
- Дольник В.Р. 1980. Коэффициенты для расчёта расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности. — Орнитология, 15: 63–74.
- Дольник В.Р. 1982. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц в природе. — Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Тр. ЗИН АН СССР, 113: 3–37.
- Ильина Т.А., Федорянская Л.В. 1982. Бюджет времени и энергии у самца и самки зяблика, в гнездовой период. — Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Тр. ЗИН АН СССР, 113: 109–124.
- Ковшарь А.Ф., Берёзовиков Н.Н. 1990. Журавль-красавка. — Редкие животные пустынь. Алма-Ата: 135–147.
- Костин Ю.В. 1977. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов. — Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Ч.1, Вильнюс: 14–22.
- Панов Е.Н. 1978. Коммуникация у птиц. М., 478 с.

- Пукинский Ю.Б., Ильинский И.В. 1977. К биологии и поведению чёрного журавля в период гнездования (Приморский край, бассейн реки Бикин). — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 82 (1): 5–17.
- Флинт В.Е. 1987. Чёрный журавль, *Grus monacha*. — Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные. Л.: 289–296.
- Alonso J.A., Veiga J.P., Alonso J.C. 1986. Time budgeting and social structure of Common Cranes (*Grus grus*) wintering in Iberia. — Proc. 1. Conf. Birds Wintering in the Mediterr. Reg. Aulla. Italy: 17–25.
- Archibald G.W. 1975. The evolutionary and taxonomic relationships of cranes as revealed by their unison calls. Thesis ...Dr. Phil., Cornell Univ., 155 pp.
- Archibald G.W. 1976. Crane taxonomy as revealed by the unison call. — Proc. Internat. Crane Workshop, 3-6 Sept.1973, ICF, Baraboo, Wisconsin, USA: 225–251.
- Christoleit W. 1939. Zur Brutbiologie des Kranichs. Beitr. Fortpfl. — Vögel, 15: 1–8; 63–71; 119–124; 151–162.
- Ellis D.H., Archibald D.W., Swengel S.R., Kepler C.B. 1991. Compendium of Crane Behavior. — Proc. 1987 Internat. Crane Workshop, Baraboo, Wisconsin, USA: 225–234.
- Fujimaki Y., Hanawa S., Ozaki K., Yunoki O., Nishijima F., Khrabryi V.M., Starikov Y.B., Shibnev Y.B. 1989. Breeding of the Hooded Crane, *Grus monacha* along the Bikin River in the Far East of the USSR. — Strix, 8: 199–217.
- Heinroth O., Heinroth M. 1928. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin-Lichtenfelde. Nachdruck, Bd.3, Leipzig-Jena-Berlin: 87–114.
- Hoyt D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of birds eggs. — Auk, 96: 73–77.
- Johnsgard P.A. 1983. Cranes of the World. Bloomington, 258 pp.
- Kanwisher J.W., Williams T.C., Teal J.M., Lawson Jr K.O. 1978. Radiotelemetry of heart from free-ranging gulls. — Auk, 95 (2): 288–293.
- Makatsch W. 1974. Die Eier der Vögel Europas. Bd.1, Radebeul, 468 p.
- Masatomi H., Kitagawa T. 1975. Bionomics and sociology of Tancho or the Japanese Crane, *Grus japonensis*. H.Ethogram. J.Fac.Sci.Hokkaido Univ.Ser.VI.Zool., 19 (4): 834–878.
- Moll K.H. 1963. Kranichbeobachtungen aus dem Müritzgebiet. — Beitr.Vogelk., 8: 221–253; 368–388; 412–439.
- Prange H. u.a. 1989. Der Graue Kranich, *Grus grus*. Wittenberg Lutherstadt. Ziemschen, 272 p.
- Prange H., Henne E. 1989. Verhaltensbeobachtungen in der Fortpflanzungsperiode des Grauen Kranichs. Unferöff. (цит. по Prange et al., 1989).
- Schuster L. 1931. Ein Beitrag zur Brutbiologie des Kranichs (*Megalornis g. grus*). — Beitr.Fortpfl. Vögel, 7: 174–181; 201–214.
- Sieber H. 1932. Beobachtungen über die Biologie des Kranichs. — Beitr.Fortpfl.Vögel, 8:134–139; 176–180.
- Sieber H., Nordmark v.d.H. 1931. Der Kranich von Eichheide. — Dtsch. Jäger-Ztng., 96: 45; 63; 79; 99; 117; 135; 157 (цит. по Prange et al., 1989).
- Voss K.S. 1976. Behavior of the Greater Sandhill Crane. M.S. Thesis, Univ. of Wisconsin, Madison, 137 p.
- Walkinshaw L.H. 1973. Cranes of the Wolrd. New York. Winchester Press, 370 p.
- Winter S.V., Andryushchenko Y.A., Gorlov P.I. 1999. The behavior of breeding Hooded Cranes. — Proc. 3rd European Crane Workshop 1996 (eds. H.Prange, G.Nowald, W.Mewes), Halle-Wittenberg: 293–320.
- Winter S.V., Gorlov P.I., Andryushchenko Yu.A. 1999. Neues aus der Forschung an paläarktischen Kranichen. — Vogelwelt, 120: 367–375.

ECOLOGY AND BEHAVIOR OF BREEDING HOODED CRANES IN NORTHWESTERN PRIMORYE

S.W. WINTER¹, YU.A. ANDRYUSCHENKO², P.I. GORLOV³, YU.B. SHIBNEV⁴

¹Frankfurt Main, Germany

²Azov-Black Sea Ornithological Station, Melitopol, Ukraine

³Ukrainian Research Institute of Biodiversity of Terrestrial and Aquatic Ecosystems,
Melitopol, Ukraine

⁴Kedrovaya Pad State Nature Reserve, Institute of Biology and Soil Sciences,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

E-mail: sergej.winter@onlinehome.de

Summary

Nesting sites, clutches, chicks, breeding phenology, associated species of the same habitats, and behavior of the Hooded Crane (*Grus monacha*) are described on the basis of field observations made in 1975–1988 in the Bikin River Valley (northwestern Primorye, Russia).

Locations of 16 nests of this species in the Bikin River Valley were known by 1993, 9 of them on the Zmeinaya boggy land overgrown with shrubs and larches (Fujimaki et al., 1989; our data), four on the Modyagou boggy land (Pukinskiy, Ilyinskiy, 1977), and three on Kushnarikhskaya boggy land (our data). The majority of them (13) were located amidst stunted larch wood at the edge of the peat moss bog and 100 m away from it. Three nests (two of them on the Zmeinaya and one on the Kushnarikhskaya boggy lands) were situated on the open bog 70, 100, and 300 m away from the patches of tree and shrub vegetation.

Eleven clutches contained two eggs each; only one egg was found in each of two more nests; average number of eggs in a clutch was 1.85 (n = 13) (Pukinskiy, Ilyinskiy, 1977; Pukinskiy et al., 1982; Fujimaki et al., 1989; our data). The following measurements of 14 eggs from 8 clutches were taken: the length (L) — 85.0–97.4 mm (mean — 91.64 ± 0.96 mm); the largest diameter (B) — 54.4–62.1 mm (mean — 57.86 ± 0.74 mm); ovoid index (B/L x 100) — 58.2–69.4 (mean — 63.21 ± 0.95%); volume (V = 0.51 L x B²) — 140.3–191.6 cm³ (mean — 156.89 ± 4.73 cm³).

In 9 nests, 15 eggs were laid on the following dates: 17 and 18 (one each day), 19 and 20 (two each day), 21 and 22 (one each day), 23 (two), 24 (one), 25 (three), and 28.04 (one) (Pukinskiy, Ilyinskiy, 1977; Pukinskiy et al., 1982; Fujimaki et al., 1989; our data).

Behavior of incubating cranes was timed during more than 100 hours (16–21.05.1988); birds were observed from a shelter constructed on the tree 8 m above the ground 350–400 m away from the nest.

The impact of researcher's presence on cranes was quantitatively analyzed for the first time. Time budgets of normal (our data) and abnormal incubation (in cranes disturbed by the observer) were compared. On the Zmeinaya boggy land, the shelter was placed on the ground 85 and, later, 35 m away from the nest (Fujimaki et al., 1989).

Undisturbed birds spent on average 87.65% of daytime on clutch warming and 12.35% on its cooling. In cranes experiencing human disturbance, the first parameter dropped down to 65.60%, whereas the second one increased up to 34.40%.

Disturbance by daily presence of people and proximity of the shelter resulted in noticeable shifts in partners' roles: the female spent less time on clutch warming than during normal process

of incubation, and vice versa with the male. Similar reaction on disturbance and proximity of the shelter is not species-specific and was observed earlier in the Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*) and Common Crane (*Grus grus*).

Proportion of time spent on clutch warming by female and male was 49.0 : 51.0 during the normal incubation process and 16.0 : 84.0% during abnormal. The birds spent on average 3.82–4.61% of incubation time under normal conditions and 10.29–24.56% if they were disturbed.

Decrease of relative amount of time spent on clutch warming by 22.1% and rescheduling of male's and female's inputs, however, caused no problems with survival of chicks in the nest under study, which could be the evidence of stability of the system "incubating adults — clutch".

The idea of partners' roles in natural incubation in Hooded Cranes found in the literature (Pukinskiy, Ilyinskiy, 1977; Flint, 1987) is far from reality: the male and the female spend similar amounts of time on clutch warming.

Night shifts of incubating Hooded Cranes were recorded for the first time. Time budget in the last ten-day period of incubation and behavior of birds is described in detail.

Dependence of behavior of the nesting pair (incubation schedule) on the weather conditions was revealed. Three out of six days of observations (17.4% of time) were rainy; on these days the cranes turned eggs 2.6 times and the parents shifted on the nest 2.0 times less frequently than in the period without precipitation.

Keywords: Hooded Crane, breeding, behaviour, habitats, north-western Primorye, Russian Far East, Bikin, chicks, eggs, nests, clutches