

**КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА**

Біологічний факультет

Кафедра зоології

Зав. кафедри: проф. Серебряков В.В.

(звання, прізвище, ініціали)

Протокол № _____ засідання кафедри

від “ _____ ” _____ 200__ р.

**ОСОБЛИВОСТІ ГНІЗДОВОЇ БІОЛОГІЇ
ЛИСКИ *FULICA ATRA*, L. ОЗЕРА ЕНГУРЕ**

Випускна кваліфікаційна робота магістра

студента VI курсу

денної форми навчання

Дебелого Ярослава Юрійовича

Науковий керівник від кафедри

д.б.н., проф. Серебряков В.В

Оцінка захисту роботи: _____

Київ – 2008

Зміст

ВСТУП	3
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	5
1.1. Фізико – географічна характеристика району досліджень.....	5
1.2 Особливості гніздової біології лиски на озері Енгуре.....	9
РОЗДІЛ 2. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНА ЧАСТИНА	13
2.1. Матеріали і методи досліджень.....	13
2.2. Результати та їх обговорення.....	19
2.2.1. Особливості гніздування лиски на озері Енгуре в 2005 – 2007 роках.....	19
2.2.2. Чинники, що впливають на початок і проходження гніздового сезону у лиски на озері Енгуре.....	27
ВИСНОВКИ	36
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	37
ДОДАТКИ	ОШИБКА! ЗАКЛАДКА НЕ ОПРЕДЕЛЕНА.

Вступ

У нашому сучасному суспільстві, де не так давно панувала ідея не гуманного, а, швидше, брутального ставлення до природних ресурсів, усе більше і більше уваги приділяється проблемі їх охорони й раціонального використання.

На жаль, як показує досвід, людина не завжди досягає поставленої мети. Досить сказати, що з кожним роком поповнюється список вимерлих видів рослин і тварин, а чисельність багатьох представників флори і фауни продовжує знаходитися на критично низькому, можна сказати, загрозливому рівні. Тривожним знаком служить факт повсюдного зниження кількості екологічних груп птахів. Повною мірою це має відношення й до водоплавних видів птахів.

Причинами ситуації, що склалася, є і значний пресинг людини на споконвічні місця мешкання цієї групи птахів, інтенсифікація ведення сільського господарства, не контрольоване розмноження хижаків та їх інтродукція на нові території, а також не раціональне ведення мисливського господарства та браконьєрство. На жаль, людина не завжди після появи тривожних симптомів починає вживати заходи по їх ліквідації, тим самим у багато разів збільшуючи масштаби проблеми. У багатьох країнах світу водоплавні птахи є важливим об'єктом полювання і, відповідно, загальне зниження чисельності цієї групи птахів викликає занепокоєння серед населення. У зв'язку з цим виконання робіт по вивченню цієї групи тварин викликає не тільки науковий, але й господарський інтерес.

Ситуація з пташиним грипом, що ускладнилася останніми роками, показала що наші знання мізерні для маніпуляції ситуацією, що склалася практично. Лиска *Fulica atra*, будучи широко поширеним і надзвичайно чисельним водоплавним птахом, теж несе загрозу передачі захворювання людині. Відповідно, наші знання відносно біології цього виду мають бути фундаментальними та вичерпними.

Зараз важливим напрямом роботи популяційних екологів є не тільки збір даних відносно біології певної групи тварин, але й порівняння отриманих результатів із роботами попередників, що дає можливість прослідкувати динаміку та зробити певний прогноз розвитку популяції досліджуваного виду.

Дослідження успіху розмноження лиски на озері Енгуре фундаментально проводилися Петером Блумом в кінці 50-х – 60-х роках 20 століття на всій території Латвії (Блум, 1973; Blums, 1961). Перед нами ж було поставлено завдання порівняти його дані з озера Енгуре (які були найбільш повними в порівнянні з даними з інших озер) з даними, зібраним нами останнім часом.

Результати роботи заслуховували на 5 Всеукраїнських і міжнародних наукових конференціях: Другій міжнародній конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (20–24 березня 2006 року, м. Львів), VI Всеукраїнській конференції студентів і аспірантів «Біологічні дослідження молодих вчених в Україні» (21–22 вересня 2006 року, м. Київ), Другій «Мультимедійній науковій конференції» Ради молодих дослідників Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України (5-6 березня 2007 року, м. Київ), Третій міжнародній конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (23–27 квітня 2007 року, м. Львів), Міжнародній конференції «Біологія XXI століття: теорія, практика, викладання" (1-4 квітня 2007 р., м. Черкаси)».

Розділ 1. Огляд літератури

1.1. Фізико – географічна характеристика району досліджень

Наші дослідження були проведені в 2005 – 2007 роках на озері Енгуре республіки Латвія. Розташовано озеро на південно – західному узбережжі Ризької затоки, на відстані 2 – 4 км. від Балтійського моря. Між озером і затокою знаходиться смуга невисоких піщаних дюн. На північному кінці озеро штучно сполучене з морем (у межах селища Мерсракс). Береги озера пологі й у більшій частині покриті лісами. Східний берег аж до Ризької затоки поріс сосновим бором.

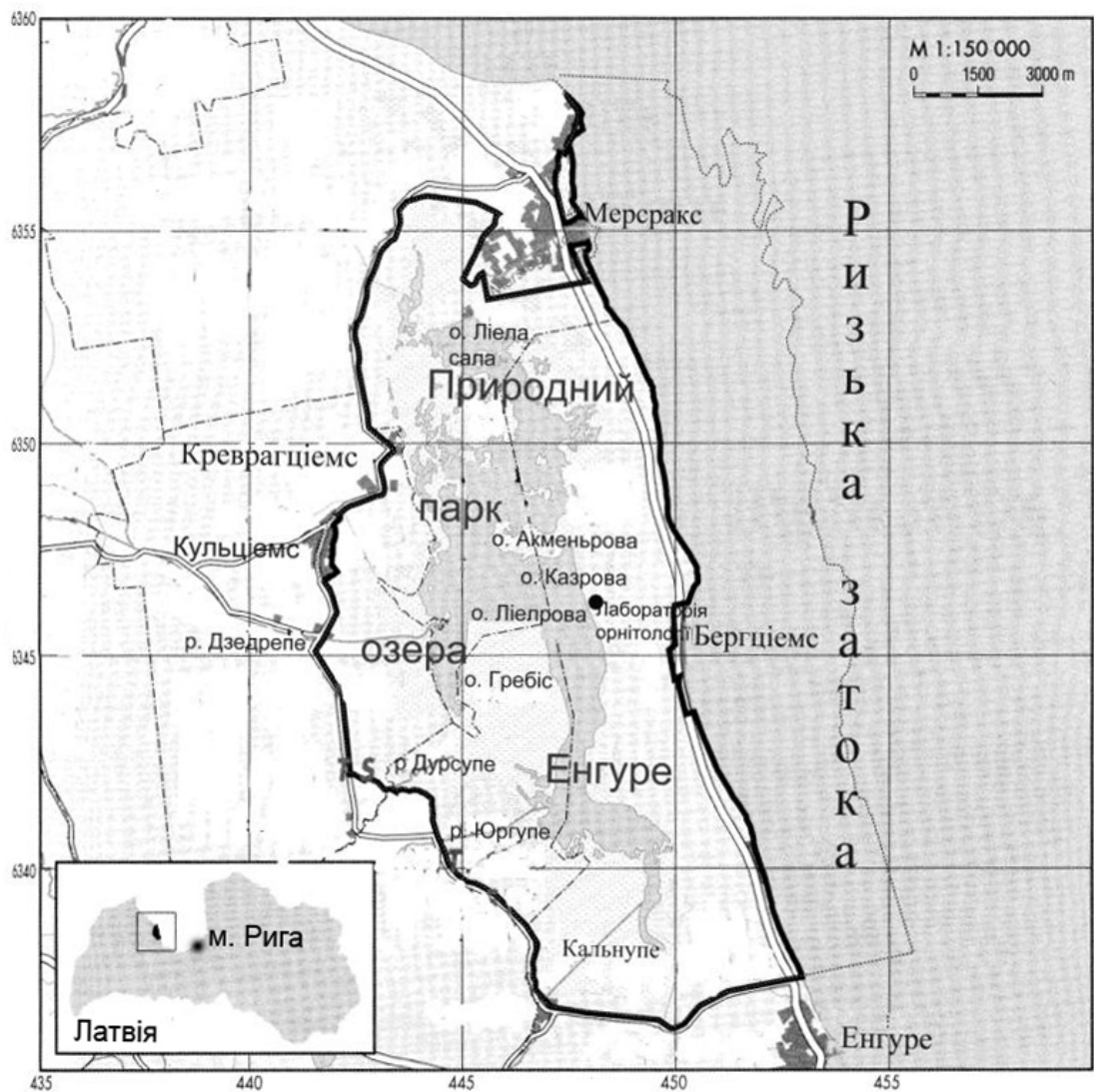


Рисунок 1. Карта – схема національного природного парку озера Енгуре (Important bird areas of European Union importance in Latvia, 2004).

Довжина озера складає 18,8 км., найбільша ширина – 4,6 км. Площа акваторії озера в 1930 році складала 44,3 км²; у результаті інтенсивного заростання й заболочування скоротилася до 35,4 км² (LME, 1967). Середня глибина озера складає близько 1 м, максимальна – 2,5 м, проте в районах плавнів і чагарників надводної рослинності, де знаходяться основні місця гніздування й проживання лиски в період вигодовування пташенят глибина від декількох сантиметрів до 0,5 м. Дно озера покрите шаром мулу завтовшки від декількох сантиметрів до 2 м. У роки з найбільш високим весняним паводком рівень води зазвичай піднімається вище за нормальний літній рівень не більш ніж на 60 – 80 см. У такі роки помітно збільшується кількість гнізд лисок на великих суцільних очеретяних заростях, які заливаються водою і стають придатними для гніздування виду (Блум, 1973).

Велика частина дна озера покрита майже суцільними чагарниками харових водоростей, з яких найбільш поширені *Chara aspera* і *Ch. intermedia* (Спуріс, 1960). Значні площі зайняті крупними надводними рослинами. Озеро поступово заростає. Основними видами крупних надводних рослин є очерет *Phragmites communis*, рогіз вузьколистий *Typha angustifolia* та очерет озерний *Scirpus lacustris*; значно рідше зустрічається рогіз широколистий *Typha latifolia*. На озері також поширені хвощ мулистий *Equisetum limosum* та ін. Серед рослин із плаваючим листям вельми часто зустрічається рдест плаваючий *Potamogeton natans*, а із занурених рослин – рдест блискучий *P. lucens*, рдест різнолистий *P. gramineus* і рдест гребінчастий *P. pectinatus* (Спуріс, 1960; Блум, 1973).

Плавні й чагарники місцями розділені широкими смугами або невеликими плесами відкритої води. Окремі ділянки чагарників, що іноді досягають декількох сотень метрів у діаметрі, найчастіше групуються в більш менш відокремлені райони, розділені один від одного відкритими ділянками води. У чагарниках місцями є окремі плеса відкритої води; зустрічаються також сплавини різної величини. На них часто гніздяться качки (найчастіше черняті) і чайкові птахи розміщують колонії. Найбільша

гніздова щільність лиски спостерігається в чагарниках центральної частини озера й по околицях прибережних ділянок, що безпосередньо прилягають до відкритої води (Блум, 1973).

На озері є сім постійних острівців різної величини та одна мілина. Майже на всіх островах гнідяться водоплавні птахи (у переважній більшості – різні види качок) (Блум, 1973). Проте, з появою нового інтродуцированого хижака – нирки американської, щільність гніздування качиних птахів у деяких, раніше густо заселених ділянках озера, стала значно нижчою.

Через виняткове багатство орнітофауни озера у 1957 році з метою охорони водоплавних птахів, що гніздяться, за пропозицією Інституту біології АН Латвійської СР був організований орнітологічний заповідник.

Найбільш численним видом водоплавних птахів, що гніздується, є озерна чайка *Larus ridibundus*. На початку 60-х років на озері гніздувалось близько 6000 пар цих птахів, у 70-і роки минулого сторіччя – до 25000 (Блум, 1973). Станом на 2005 рік кількість озерних чайок, що гніздяться, також залишається максимальною за відношенням до інших видів, проте загальну їх кількість не перевершує 5000 пар (усн. повідомлення Я. Віксне, М. Янаус). Схожа кількість гнізд цієї групи птахів констатувалася на озері в 2006 і 2007 роках. Другий показник за чисельністю птахів, що гніздяться, на озері посідає лиска (згідно нашим оцінкам – 550 – 800 пар). Звичайними гніздовими видами орнітофауни озера є також річковий крячок *Sterna hirundo* – близько 300 пар, чорний крячок *Chlidonias niger* – 75 пар, малий мартин *Larus minutus* – 74 пари, сріблястий мартин *L. argentatus* – 40 пар і сизий мартин *L. canus* – близько 10 пар (станом на 2005 рік, у 2006 і 2007 роках помітних змін динаміки чисельності цих видів нами не констатувалося; усн. повідомлення Я. Віксне и М. Янаус). Качині також є звичайними гніздовими видами птахів на озері Енгуре. Серед них – чубата черніть *Aythya fuligula*, червоноголовий нирок *A. ferina*, крижень *Anas platyrhynchos*, чирянка мала *A. querquedula* та інші види. Обліки, проведені останнім часом, показали, що загальна кількість качиних птахів, що приступили до гніздування на озері,

знаходиться в межах 800 – 1000 пар (усн. повідомлення А. Медниса і Я. Віксне). Великий норець *Podiceps cristatus*, сірощокий норець *P. grisegena* та ряд інших видів водоплавних і біляводних птахів також належать до категорії видів птахів озера Енгуре, що постійно гніздяться.

1.2 Особливості гніздової біології лиски на озері Енгуре

Лиска – найчисельніший вид пастушкових птахів, що гніздиться на озері Енгуре Республіки Латвія. Її чисельність у різні роки другої половини ХХ століття істотно коливалась у межах 800 – 1200 пар (Viksne, 1997). Максимальна кількість птахів, що приступили до гніздування за один сезон, складала близько 1800 пар – на початку 80-х років (Предниекс и др., 1989).

Як було показано в роботах Петера Блума (Блум, 1973; Blūms, 1961), лиски в Латвії приступають до гніздування у кінці квітня – на початку травня. Цей термін початку гніздування є відносно пізнім, в порівнянні з іншими європейськими країнами, і пояснюється північним розташуванням Республіки Латвія. Скажімо, у Центральній Європі кладку перших яєць можна спостерігати в кінці березня, в Англії – у другій декаді березня (Stamp, 1992).

На озері Енгуре Петером Блумом найбільш ранні кладки відмічались у третій п'ятиденці квітня (1967, 1968 рр.). Також було відзначено, що в роки з пізньою весною початок відкладки яєць може запізнюватись. Найбільш масове відкладання перших яєць лисками, що гніздяться в Латвії, відбувається в першій декаді травня; в окремі роки й на різних озерах ці терміни можуть варіювати від 21 квітня до 15 травня. Починаючи гніздитись відносно рано, лиски схильні до впливу весняних похолодань. Так, на озері Бабітес, навесні 1965 року динаміка початку відкладання яєць лискою мала два піки: перший відмічався 26 – 30 квітня, а другий – 25–30 травня. Петером Блумом (Блум, 1973) було зроблено припущення, що відкладання яєць було перервано швидким похолоданням у першій декаді травня, після того, як частина птахів уже відклала перше яйце (до першого травня до гніздування приступили 16,8 % самок). За 5 днів (із 28 квітня до 3 травня) середня добова температура знизилась із +12° до +2°, і порівняно холодна погода трималась більше двох тижнів. Другий пік не можна пояснити повторними кладками, оскільки в 1965 році на оз. Бабітес відсоток загибелі гнізд не перевищував

звичайного показника відходу. Станом на 15 травня до гніздування приступили тільки 33,6% самок, що було низьким показником за всі роки досліджень.

Повна кладка лиски звичайно містить 6 – 10 яєць (Cramp, 1992). У Латвії відмічались кладки, що містять 4 – 17 яєць (звичайно 7 – 9) (Блум, 1973). Кладки, що містять більше ніж 14 яєць, вірогідно здійснені двома самками (Cramp, 1992). На озері Енгуре середній розмір кладки лиски, на початку 60-х років ХХ століття (1960 – 1964 рр.) складав 9,1 яєць (Блум, 1973).

Насиджує кладку самець і самка. Інкубація яєць триває 21 – 24 дні (Блум, 1973; Cramp, 1992). Різними авторами відмічались різні дати початку насиджування відносно відкладання першого яйця. У південній частині Фінляндії (Nylund, 1945) птахи починають насиджувати після того, як птах знесе 1-е яйце; у Німеччині – після 3 – 5-го яйця, іноді після першого (Ruthke, 1939) або ж з 5–6-го (Kornowski, 1957). Виведення пташенят з яєць не синхронне й може тривати від 2 до 8 днів, зазвичай 4 – 6 днів. Тривалість вилуплення зростає у міру того, як зростає кількість яєць у кладці. Так у невеликих кладках (5 – 6 яєць) усі птахи вилуплюються в середньому за 3 – 4 дні, у великих кладках (10 – 12 яєць) – за 6 – 7 днів (Блум, 1973) (фото 2).

Перші пташенята в гніздах лиски в Латвії в окремі роки (1961, 1967 рр.) з'являлись уже в першій декаді травня, але частіше – з 15 по 25 травня. Масове виведення перших пташенят із яєць, у середньому, за всі роки відмічалось в останній декаді травня – на початку першої декади червня. В окремі роки й на різних озерах ці терміни можуть варіювати від 16 травня до 14 червня (Блум, 1973).

Пташенята виводкові. Обоє батьків турбуються про нащадків. Перші 3 – 4 дні після вилуплення пташенят самка піклується про них на гнізді, тоді як самець приносить корм. Пізніше виводок може бути розділений між двома батьками, де кожен вигодовує своїх «власних» пташенят (Cramp, 1992). Звичайно в кінці періоду насиджування неподалік від основного гнізда

самець будує додаткову гніздову платформу, що служить для обігріву й відпочинку пташенят (Блум, 1973; Stamp, 1992). Дорослі птахи поступово, у міру вилуплення, відводять туди пташенят. Перший час про них піклується переважно самець. Після того, як останні пташенята виведуться, птахи залишають основне гніздо; проте іноді після виведення пташенят воно може використовуватися ще довгий час (Блум, 1973). Потурбувавши дорослих птахів із виводком після того, як вони покинуть гніздо, можна чути характерні позивні звуки занепокоєння, які можуть видавати як самець, так і самка. Звучать вони як часто повторюване «кйек». Спрямовані ці звуки для інформування молодих пташенят про небезпеку і сигналізують про необхідність причаїтися (Stamp, 1992).

Зовсім маленькі пуховички (у віці до 4 днів) у разі небезпеки поспішно покидають гніздо й уміло ховаються де–небудь поблизу. Перш за все вони прагнуть заховати свою яскраво забарвлену голову. З 5 – 7-денного віку пташенята лиски, рятуючись від ворогів, зазвичай пірнають. Найчастіше вони залізають у густі водорості й залишаються під водою, іноді досить довго – до 3 – 4 хв. (Блум, 1973).

Покинувши гніздо, лиски ведуть прихований спосіб життя й рідко з'являються на відкритих плесах. Тільки наприкінці липня, приблизно в двомісячному віці, молоді птахи починають впливати на відкриті плеса, де вдосталь вегетують харові водорості. У цей період, через з посилену витрату енергетичних ресурсів (бурхливий ріст махового пір'я), в очеретяних і рогозових заростях лиски відчують нестачу корму. Після цього виводки починають поступово збиратися в зграї. До самого відльоту лиски живуть зграями (Блум, 1973).

Аналізуючи успіх розмноження лиски в різних частинах ареалу, можна сказати, що він істотно різниться. На жаль, не у всіх доступних джерелах можна було знайти детальний аналіз причин загибелі окремих яєць, кладок і пташенят. Але, судячи з усього, на кількість загиблих на різних стадіях яєць і пташенят можуть впливати як окремі чинники, так і їх дія в

комплексі. Відповідно, для отримання адекватного висновку вкрай необхідно проводити глибокий аналіз дії різного роду (іноді, на перший погляд, не пов'язаних один з одним) чинників на популяцію в цілому.

Також можна відзначити, що на різних територіях причини загибелі пташенят і кладок істотно різняться. Так із 343 яєць, відкладених 70 гніздовими парами в Англії в 60–х роках ХХ століття, 116 (33,8 %) вивелись, і 71 молодий птах піднявся на крило (20,7 % відкладених яєць, або 61,2 % пташенят, що вивелись). Причинами загибелі яєць і пташенят були: затоплення гнізд (33%), дорослі птахи кидали гнізда, яйця виносились за межі гнізда батьками, яйця знищені батьками (17 %) і хижаками (16%) (Cramp, 1992). Р. Алес і Г. Бойдом (Alley, Boyd, 1947) були одержані подібні дані по успіху гніздування лиски в Англії. Із 121 відкладеного яйця 42 вивелось (35 %) і 28 молодих птахів піднялись на крило (23 % відкладених яєць, 67 % пташенят, що вилупились). Проте головними причинами загибелі пташенят були хижаки, що знищували гнізда (58 %); також мало місце покидання дорослими птахами кладок і загибель пташенят (23 % випадків). У Чехословачії (у 50 гніздах із 353 яйцями) з різних причин загинуло 56,4 % усіх знесених яєць: 12,5 % з цього загального числа було знищено воронами, 2,2 % іншими хижаками; 15,6 % яєць загинуло від несприятливих погодних умов (зміни рівня води) і 8,2 % – з вини дорослих лисок (кладки кинуті, яйця опинялись поза межами гнізда та ін.) (Cramp, 1992).

Розділ 2. Експериментальна частина

2.1. Матеріали і методи досліджень

Матеріал, який став основою для написання даної роботи, був зібраний нами за час виробничої практики, що проходила на базі Лабораторії орнітології Інституту біології Латвійського університету в період з 11 травня по 26 червня 2005 року, 26 квітня – 26 травня 2006 року, 20 квітня – 10 червня 2007 року.

Головним об'єктом досліджень став номінативний підвид лиски *Fulica atra atra* Linnaeus, 1758 в умовах озера Енгуре республіки Латвія. За час досліджень були використані загальноприйняті методи вивчення водоплавних птахів.

Попередньо на озері були виділені 4 найбільш густо заселені та доступні для досліджень ділянки, які стали дослідними. Дві ділянки: №1 (фото 10) і №2 займали західне положення відносно о-ва Лієлрова, знаходячись на відстані не більше 400 метрів від його берега. Їх площа складає 1,15 га і 2,4 га відповідно. Ділянка №3 (фото 7), площею 1,01 га, була розташована на південний-захід від о-ва Акменьрова, на відстані близько 500 метрів від нього. Ділянка №4 знаходилась на західному боці мілководдя о-ва Казрова, будучи його частиною. Її площа складає 1,23 га. Усі площі пробних ділянок і їх периметри були виміряні за допомогою приладу морської навігації GPS Geramin-65 та програмного продукту ArcView. Графічне зображення розміщення дослідних ділянок представлено на рис. 2.

Усього під постійним контролем, на дослідних ділянках знаходилося 29 гнізд лиски (яка приступила до гніздування) в 2005 році, 25 гнізд у 2006 та 61 в 2007 році. Усі аналізовані гнізда відповідали початку гніздового сезону.

Під час першого огляду кожної ділянки необхідно було виявити всі гнізда лиски. Кожне знайдене гніздо мітили за допомогою невеликої (1,5–2 м в довжину) палиці з номером, яку закріплювали поблизу гнізда. Згідно з

нашими даними, відстані від мітки до гнізда в 1–1,5 м цілком достатньо, щоб не викликати неспокій дорослих птахів і тим самим не провокувати їх кидати кладку.

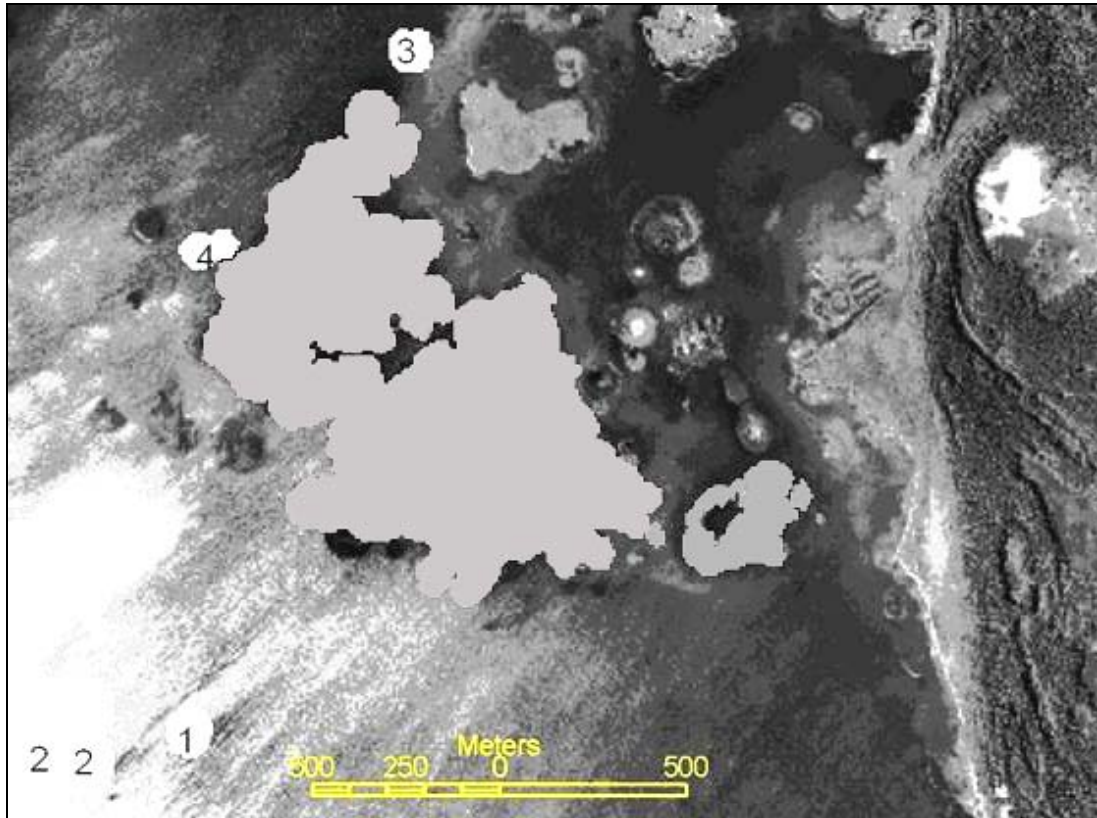


Рисунок 2. Розміщення пробних ділянок для досліджень лиски на озері Енгуре в 2005 році.

У щоденник спостережень за кожним із гнізд заносили його номер, кількість яєць у кладці, а також визначали ступінь насидженості яєць за їх положенням у товщі води – водна проба насидженості яєць (Блум, 1973). Для характеристики розмноження лиски, були використані терміни відкладання першого яйця та вилуплення першого пташеняти. Гнізда, знайдені в період відкладання яєць, не створювали труднощів у визначенні дати початку яйцекладки, оскільки лиски відкладають одне яйце на добу, що було перевірено в ході польових спостережень. Відносно гнізд, для яких відомі тільки терміни вилуплення пташенят, дату відкладання першого яйця

визначали на підставі величини кладки та середньої тривалості насиджування.

Початок яйцекладки для гнізд, які були знайдені в період насиджування яєць (переважна більшість знайдених гнізд) установлювався за ступенем насидженості яєць на основі вимірювання їх плавучості в товщі води (рис. 3, табл. 1), згідно загальноприйнятої методики (Блум, 1973). Проведення неодноразових повторів визначення водної проби яєць (у деяких випадках до 11 разів на гніздо) давало можливість значно підвищити точність розрахунків.

Аналізуючи знайдені кладки, було відмічено, що дорослий птах починає насиджувати кладку за 4–5 днів до кінця яйцекладки. У зв'язку з цим, пташенята знаходяться в гнізді ще 5–6 днів (у більшості випадків 6) після появи першого пташеняти. Ці дані, а ще той факт, що птахи відкладають одне яйце на добу, служили для теоретичного розрахунку головних фенологічних показників гніздування.

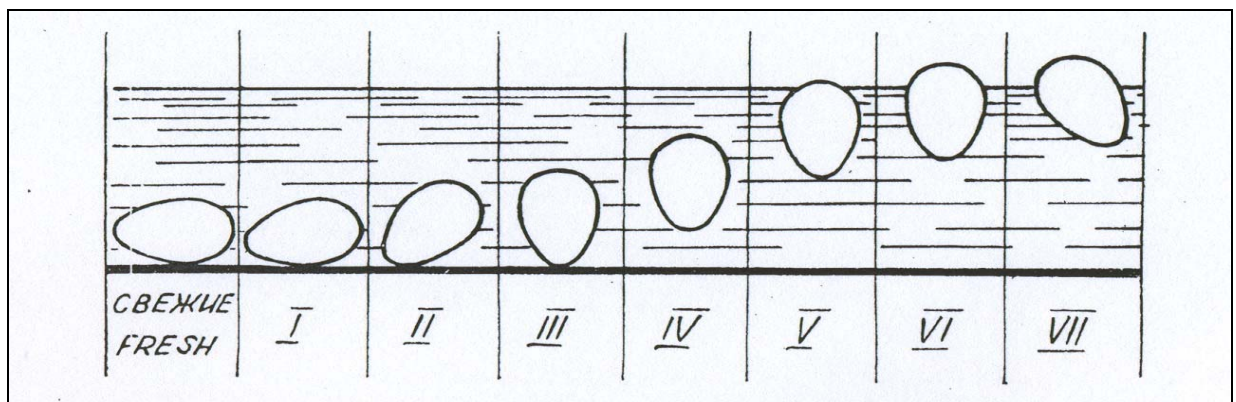


Рисунок 3. Схематичне зображення положення яєць лиски, поміщених у воду, на різних стадіях насиджування (по Блуму, 1973)

Таким чином було доведено, що щільність гніздування лиски на пробних майданчиках наближалася до максимальної в Латвії й на всій території ареалу, згідно з літературними даними (Блум, 1973; Cramp, 1992). Проте така висока щільність відмічена не на всіх на стаціях, придатних для гніздування лиски. Отже, не можна екстраполювати дані щільності

гніздування з дослідних ділянок на всю територію акваторії озера, оскільки результати можуть бути значно завищеними.

Таблиця 1.

Визначення терміну (дні) вилуплення пташенят у лиски залежно від положення яєць, поміщених у воду (Блум, 1973)

Положення яйця у товщі води	Кількість днів до вилуплення	Стадія насиджування (рис. 3)
Тонуть:		
Лежать боком	21 (18–25)	Свіжі
Трохи піднімаючи кінець з повітряною камерою	18 (15–20)	I
Піднімаючи тупий кінець на 45°	14 (12–17)	II
Тупим кінцем догори	11 (9–16)	III
Пірнають:	9 (8–14)	IV
Плавають:		
Тупим кінцем трохи над водою	8 (5–10)	V
Тупим кінцем високо над водою	5 (3–7)	VI
Косо	2,5 (1–3)	VII

Для оцінки мінімальної орієнтовної кількості пар птахів, які приступили до гніздування в обліковому році на всій території озера, була розроблена власна методика, що базувалась на обліку виводків лисок за позивами занепокоєння батьків. Для проведення обліку, у період, коли починають з'являтися пташенята першої кладки, щодня визначали загальний відсоток гнізд на всіх дослідних ділянках, де були успішно виведені пташенята. Цей відсоток служив коефіцієнтом, необхідним для обчислення загальної орієнтовної кількості пар лиски на озері. Облік базується на тому факті гніздової біології лиски, що в період виведення пташенят, у разі небезпеки або занепокоєння, вони подають характерні позивні звуки (позив «кьек», що повторюється), спрямовані на те, щоб попередити пташенят і примусити їх причаїтися, щоб уникнути небезпеки. Після того, як дорослі

птахи з пташенятами покидають гніздо, вони тримаються неподалік – серед густої надводної рослинності, на межі з акваторією. Таким чином, пропливаючи на човні вздовж чагарників, обліковець викликає неспокій дорослих лисок – вони подають позиви занепокоєння. Знаючи кількість дорослих лисок із виводками на певній території, довжину заростей надводної рослинності, де проводиться облік, загальний відсоток лисок, які теоретично мають виводок – отримуваний з дослідних ділянок неважко розрахувати орієнтовну кількість лисух, що розпочали гніздватися на певній території X . Розрахунок проводиться за пропорцією, де кількість птахів із виводками на протяжності обліку – n_1 , відповідає коефіцієнту, що отримується з дослідних ділянок – n_2 , а загальна кількість птахів, що гніздяться (невідоме, X) відповідає 100%:

$$\frac{n_1}{X} = \frac{n_2}{100\%}$$

Відповідно, орієнтовну кількість лисок на озері (значення X), указану в роботі, проводили за стандартною математичною формулою:

$$X = (n_1 * n_2) / 100\% \quad (1)$$

Повторно проведені обліки, при іншому коефіцієнті виведення пташенят, з інтервалом в 3 – 5 днів підтверджували одержане значення орієнтовної кількості гнізд. Таким чином, були одержані дані, для екстраполяції на всю територію водойми.

Також були вивчені морфологічні параметри яєць. Морфометричній обробці піддали 145 яєць з 19 кладок.

При цьому оцінювалися:

1) лінійні розміри, тобто довжина яйця L і максимальний діаметр B за допомогою штангенциркуля (точність вимірювання 0,05 мм).

2) об'єм V яйця обчислювали за формулою, запропонованою Райво Мяндом (1988):

$$V = 0,51 \times L \times B, \quad (2)$$

де: L – довжина, B – максимальний діаметр яйця

Уживання константи 0,51, за даними Д. Хойта (Hoyt, 1979) не дає похибки більше ніж 2% для всіх видів птахів.

3) індекс форми (співвідношення довжини до діаметра):

$$\text{Sph} = L/B, \quad (3)$$

де: L – довжина, B – діаметр яйця

Зібраний матеріал оброблений з використанням загальноприйнятих методів варіаційної статистики (Лакин, 1980).

Для визначення успішності розмноження лиски використаний метод Мейфілда в модифікації В.А. Паєвського (1985).

Схема розрахунків цього показника виглядає таким чином.

Припустимо, що ne – це кількість яєць в гнізді, de – кількість загиблих, не вилупилися яєць, t – тривалості ризику, в днях. Тоді швидкість щоденної смертності яєць (qe) визначається як:

$$qe = \Sigma de / \Sigma (t \times ne), \quad (4)$$

а вірогідність висиджування яйця (se) дорівнюватиме:

$$se = (1 - qe)^{Le}, \quad (5)$$

де: Le – тривалість насиджування яєць.

2.2. Результати та їх обговорення

2.2.1. Особливості гніздування лиски на озері Енгуре

в 2005 – 2007 роках

Терміни прильоту лиски на місця гніздування залежать від скутості водойми кригою, оскільки головним джерелом живлення лиски в цей період служить підводна рослинність. Згідно даних, які були люб'язно нам надані А. Меднісом, крижаний покрив на озері Енгуре в 2005 році спостерігався до 7 квітня, у 2006 до 10 квітня й до 28 березня в 2007 році. На жаль, точної дати появи виду, що вивчається, на озері співробітниками лабораторії визначити не вдалося, але, розраховуючи це значення емпірично, можна стверджувати, що за три роки наших досліджень значення варіює в межах середини I-ої – початку II-ої декади квітня. До такого висновку ми приходимо виходячи з того, що теоретично розрахована дата початку яйцекладки (відкладення птахами першого яйця) по найраніших гніздах припадає на 14 квітня в 2005 році, 11 квітня в 2006 році й 10 квітня в 2007 році.

Виходячи з вищесказаного, можна стверджувати, що птахи відразу після прильоту потенційно можуть здійснювати яйцекладку. На дослідних ділянках відкладання яєць лиски в перших (початкових) кладках було відмічено нами в період з 14 квітня по 27 травня в 2005 році, з 11 квітня по 7 травня в 2006 році і з 10 квітня по 10 травня в 2007 році. На нашу думку, вирішальним чинником, який стимулює дорослих птахів до яйцекладки після прильоту, є довжина світлового дня. Ранні потепління можуть стимулювати яйцекладку, що, власне, і мало місце в 2005 і 2007 роках. Як показано на рис. 4 (температура повітря в Латвії навесні 2005 року; дані А. Медніса), таке потепління мало місце з 12 по 18 квітня 2005 року. Цього чинника виявилось, на нашу думку, достатньо, щоб стимулювати ранній процес яйцекладки лисок на озері. Різке похолодання в період з 19 по 28 квітня, яке тривало всю першу декаду травня, інгібувало вегетацію рослин (листя на деревах почало розвиватися тільки наприкінці II-ї – III-й декаді травня). Таким чином, у 2005

році весна на озері була ранньою для гніздування лиски, але пізньою для початку вегетації рослин (фото 10). Погодні умови в 2006 і 2007 роках були більш стабільними, без різких похолодань і потеплінь, що також відобразилося на показниках успіху розмноження – вони були значно вищі, ніж у 2005 році (див. табл. 3).

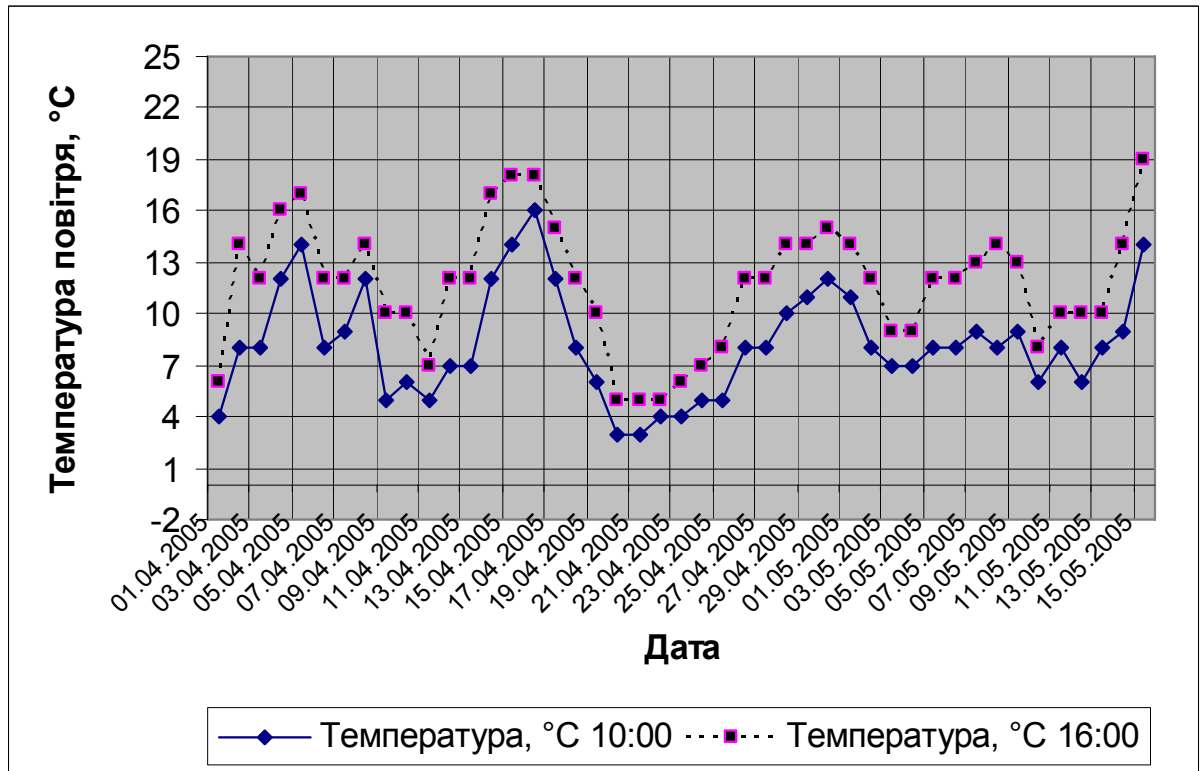


Рисунок 4. Динаміка температури повітря в Латвії (м. Рига, оз. Енгуре) в 2005 році

Аналізуючи терміни початку відкладання яєць лискою, можна відзначити, що вони мають значну дисперсію. Згідно з літературними даними (Блум, 1973), лиска в гніздовий сезон здійснює одну кладку, але в разі невдалого гніздування може повторно здійснювати до 3 – 4 кладок. Для характеристики гніздування лиски на дослідних ділянках брали до уваги тільки найранішні кладки. Проводячи аналіз початку відкладання яєць лисухю на озері Енгуре за 3 останніх роки, можна сказати, що її початок у перших кладках спостерігається в період із 10 по 14 квітня. Пік (максимальна кількість початих кладок) початку яйцекладки доводиться на другу декаду

квітня – початок травня. Динаміка початку відкладання птахами яєць показана на рис. 5. Зіставивши два графіки (рис. 4 і значення 2005 року з рис. 5), не важко помітити, що найбільша кількість птахів на стадії початку яйцекладки, відповідає другому потеплінню, що підтверджує нашу гіпотезу про вплив температури на терміни початку яйцекладки лискою. Проаналізувавши початок яйцекладки лисок у 60-і – 70-і роки ХХ століття й у наш час, можна констатувати, що дорослі птахи почали гніздуватись відносно раніше. Порівнюючи дані Петера Блума (Блум, 1973) й наші дані, з інтервалом у 40 років, найраніші кладки лисух на озері почали фіксуватися на 5-6 днів раніше. Відповідно зміщеним є й пік динаміки початку яйцекладки відносно раніше. Якщо раніше це був кінець квітня – початок і середина травня, то зараз – переважно друга декада квітня (рис. 5). Така картина може бути результатом повсюдного підвищення середньої температури на поверхні Землі внаслідок Глобального потепління.

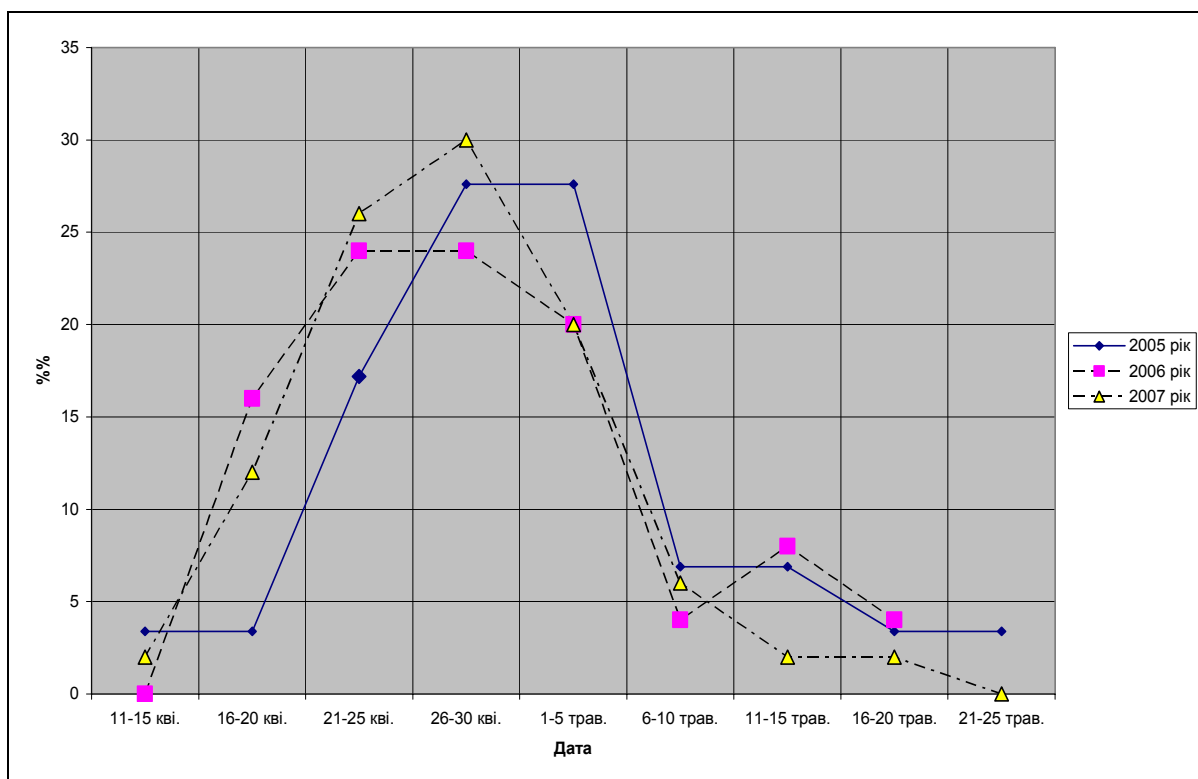


Рисунок 5. Динаміка початку відкладання яєць лискою в 2005 – 2007 роках

Кількість яєць у повних кладках лиски (фото 8) варіювала в межах від 5 до 15, складаючи в середньому $9,16 \pm 0,75$, $n=102$. У 2005 році нами була відмічена одна ненормально велика кладка в 23 яйця, що, імовірно, є наслідком участі двох самок у процесі відкладання яєць в одне гніздо (Блум, 1973; Stamp 1992). Шляхом щоденних спостережень за гніздами нами було відмічено в цілому 10 сумісних кладок лиски в 2006 і 2007 роках, кількість яєць у яких варіювала від 7 до 15. Також у 2006 році була знайдена сумісна кладка лиски й сірошого норця (у гнізді норця), де були 2 яйця лиски й 3 яйця норця (фото 9). Екстер'єрні морфометричні параметри яєць у кладках лиски наведені в табл. 2.

Таблиця 2.

Екстер'єрні морфометричні показники яєць у початкових кладках лиски на озері Енгуре в 2005 – 2007 роках

Показник	N, шт.	Min, мм	Max, мм	M, мм	$\pm m$	CV, %
L (довжина)	423	49,4	58,1	53,14	0,14	0,03
B (діаметр)	423	31,2	39,9	36,67	0,09	0,03
Sph (індекс форми)	423	1,34	1,57	1,45	0,004	0,03
V (об'єм), мм³	423	807,66	1162,37	992,89	4,6	0,06

У 2007 році нами проводилося вимірювання зміни показників маси яєць у лиски у міру насиджування та при його відсутності (фото 1, 2). Передумовою для такого експерименту став той факт, що переважна більшість знайдених нами кинутих дорослими птахами кладок, знаходилась на третій стадії насиджування й практично ніколи не доходила до четвертої (рис. 3). Нами було встановлено, що яйця без насиджування, за час інкубації (24 дні), втрачають не більше 4% власної маси, тоді як нормально інкубовані яйця за той же період – близько 20%. Результати експерименту представлені на рис. 6.

Як видно з таблиці 2, морфометричні показники яєць можуть варіювати. Відповідно, це робить сильний вплив на їх масу. У результаті неможливо проводити порівняння в метричних одиницях. Через це на графіку порівняння проводиться у відсотках; також для порівняння

представлено значення маси недавно (від декількох хвилин до 5 годин після виведення з яйця) пташенят.

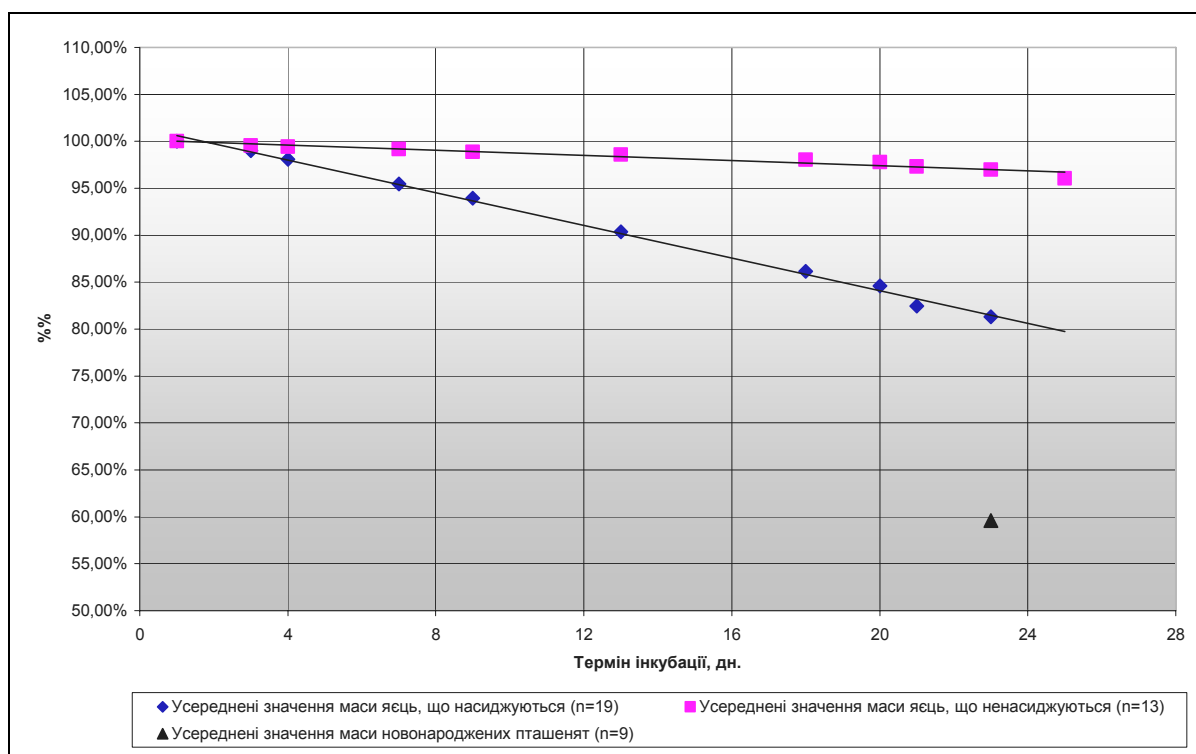


Рисунок 6. Зміна маси яєць у лиски на озері Енгуре при насиджуванні та без насиджування

Аналізуючи дані по відході яєць і гнізд, ми виявили, що відсоток загибелі кладок лиски в 2005 році більш ніж у два рази перевищував відповідний показник, отриманий Петером Блумом в 1960 – 1964 рр. При чому найбільш істотну різницю наших даних і результатів П. Блума склали показники розорення гнізд сірою вороною та іншими видами птахів (табл. 3).

Як нам стало відомо, різниця щільності населення пернатих птахів, що найчастіше розоряють гнізда (сіра ворона й очеретяний лунь), із тих пір і станом на 2005 рік не була настільки очевидною, щоб забезпечувати такий високий відсоток загибелі гнізд лиски (усн. повідомлення А.Медніса, Я.Віксне). Проте, виходячи з вищенаведених фактів, які підтверджують ідею того, що гніздування лисух навесні 2005 року було раннім, можна стверджувати, що такий високий відсоток смертності може бути зумовлений демаскуванням гнізд, унаслідок інгібування розвитку рослинності, спричиненого похолоданням. Лиски, здійснюючи свою першу в сезоні

кладку, починають будувати гніздо на порівняно відкритому місці. Пізніше, коли дорослий птах закінчує кладку (через 12 – 15 днів) піднімається молода поросль очерету, рогозу, яка значно маскує гніздо (фото 11).

Весна 2006 і 2007 років була стабільнішою, без різких змін погодних умов. Відповідно загальний відсоток смертності складав 24 і 16,4 відсотки відповідно, що є ближчими значеннями до результатів, отримуваних Петером Блумом (Блум, 1973).

Таблиця 3.

Причини загибелі гнізд лиски на озері Енгуре в 1960 – 1964 рр.
(дані П. Блума, 1973) і 2005 – 2007 роках (наші дані)

	1960 – 1964 рр.	2005 р.	2006 р.	2007 р.
Кількість перевірених кладок:	721	29	25	61
Кількість загиблих кладок, %	15,4	34,5	24	16,4
Розорених птахами, %				
• лунем болотяним	4,3	6,9	8	8,2
• вороною сірою	0,3	10,3	12	6,6
• невизначеними видами	3,7	10,3	0	0
Разом, %	8,3	27,6	20	14,8
Розорені бракон'єрами, %	1,0	0	0	0
Загинули від коливань рівня води, %	0,1	0	0	0
Яйця кинуті, %			0	0
• після відвідування гнізда людиною, %	1,7	3,4	4	1,6
• з невідомої причини, %	1,3	0	0	0
Яйця зникли з невідомої причини, %	1,9	0	0	0
Гніздо знищено сильним вітром, %	0	3,4	0	0

На жаль, нам не вдалося прослідкувати успіх розмноження лисок після того, як пташенята покидали гніздо (фото 5, 12). Нами були зібрані лише фрагментарні дані загибелі окремих птахів. 06 червня 2005 року при обстеженні гнізда орлана білохвоста *Haliaeetus albicilla*, яке розташовувалось з південного боку озера (за островом Гребіс), серед залишків їжі домінувала лиска (усн. повідомлення Ю. Ліпсберга). Нами ж, на дослідних ділянках, тільки раз спостерігалася загибель дорослого птаха. В одному з гнізд 9 пташенят успішно вивелися й покинули гніздо, тоді як 3 пташенят, які вивелись останніми, загинули від виснаження й довго залишалися неторканими в гнізді (без каліцтв і слідів якої-небудь інфекції).

Ми неодноразово помічали орлана білохвостого біля даної дослідної ділянки. Імовірно, він спіймав дорослого птаха, і пташенят ніхто не зміг прилучити до решти виводку – вони загинули через голод. Можливо, і на інших ділянках також мали місце факти загибелі дорослих лисок (і пов'язана з цим загибель кладок), а нами констатовалось лише розорення кладок, які не насиджуються вороною сірою та луном очеретяним. У 2007 році на першій дослідній ділянці був відмічений яструб великий, що атакував птахів. Хоча його напад виявився безрезультатним (його відігнали озерні мартини), не виключено, що він також харчується лисками на озері. Під час щоденних оглядів середньої частини озера Енгуре в 2007 році нами було знайдено 6 з'їдених лисок, які за характером залишків, імовірно, були спіймані цим хижаком.

Гніздуючись, лиски проявляють надзвичайну обережність. Не рідко палиці, які використовувались як індивідуальні мітки для кожного гнізда, будучи розміщеними поблизу від кладки, ставали причиною того, що дорослі птахи залишали гніздо (особливо на ранній стадії його насиджування) (усн. повідомлення Я.Виксне, власні дані). Ми також відзначали подібну поведінку лиски у через нашу необережну поведінку біля гнізда. Імовірно, причина полягає в тому, що лиски володіють значним запасом (бюджетом) часу для гніздування. Це означає, що вони з мінімальними збитками для себе, у разі щонайменшої небезпеки або натяку на загибель кладки кидають її та здійснюють нову: у деяких випадках до 3 – 4 разів за гніздовий сезон (Блум, 1973; Cramp, 1992). Узагальнюючи успіх розмноження лиски на озері, можна сказати, що швидкість щоденної смертності яєць q_e складає 0,01, а вірогідність висиджування яйця s_e рівна 0,76.

Лиска нерівномірно гніздиться на території озера. Пов'язано це з тим, що не всі стації можуть бути однаково придатними для гніздування цього виду. Розглядаючи дослідні ділянки – одні з найбільш густо заселених лискою на озері стації, можна сказати, що щільність гнізд на них складала від 0,16 до 0,23 на гектар. Проведені попередні підрахунки гнізд лиски на

мілководді о-ва Казрова візуально показали значно меншу щільність розміщення гнізд досліджуваного виду. Для економії часу, в таких (складних для безпосередньої роботи з лискою) ділянках, застосовувався метод обліку виводків за позивами занепокоєння батьків.

На озері проводилися обліки від гирла річки Дзедрупе, уздовж східного берега острова Гребіс. Згідно нашим підрахункам, на вказаному маршруті мінімальна кількість пар лиски, що приступила до гніздування, знаходиться в межах 200-250 пар (2005–2007 року). Також проводились огляди всієї акваторії озера з метою виявити всі придатні для гніздування виду ділянки. Узагальнюючи дані, отримані при обліках, а також власні спостереження, ми оцінили загальну кількість пар лиски, що приступила до гніздування в 2005 році, у межах 650 – 750 пар, 600 – 650 пар у 2006 році і 550 – 600 пар в 2007 році.

Не дивлячись на те, що чисельність лиски істотно зменшилася в порівнянні з 60-ми роками (Блум, 1973), ми не можемо говорити, що наявна чисельність є результатом зменшення розміру гніздового угруповання, а швидше є результатом зменшення площі територій, придатних для гніздування досліджуваного виду. Підтвердженням нашої ідеї є те, що щільність розміщення гнізд на озері доходить до максимально відомої для всього ареалу (Cramp, 1992), і перевищує результати, отримані Петером Блумом у його дослідженнях (Блум, 1973).

2.2.2. Чинники, що впливають на початок і проходження гніздового сезону у лиски на озері Енгуре

Гніздування є одним з найбільш важливих складових річного циклу життя птахів, оскільки дає можливість популяціям різних видів відновити і оптимізувати свою чисельність. Кожен вид, займаючи певну екологічну нішу, перебуває під постійною дією цілого комплексу біотичних і абіотичних чинників (Джиллер, 1988), які за своїм ефектом можуть здійснювати як прискорюючу, так і інгібуючу дію на хід початку гніздування.

Якщо брати до уваги постійну дію чинників на хід гніздування (від формування пар і будівництва гнізд, до повного відділення молодих птахів від дорослих), дію умов середовища можна розділити на такі що поліпшують і погіршують загальні показники успіху гніздування. Також можна виділити чинники, які діють нейтрально на хід гніздування, але метою цього розділу було показати лише ті чинники, які можна прослідкувати прямими або непрямими методами досліджень.

Дія різного роду одиничних або невеликого комплексу чинників неодноразово наголошувалося в подібних дослідженнях багатьма попередниками. Метою даного розділу є виділення й комплексний аналіз чинників, їх дія на процес гніздування лиски на озері Енгуре. Слід зазначити, що в розділ внесені лише ті чинники, дію яких удалося прослідкувати за трирічний період досліджень. Нами також були взяті до уваги ідеї інших орнітологів, чий висновок базувались на дослідженнях цього й інших видів птахів, і, ймовірно, носять загально орнітологічний характер для додання схемі більш повноціннішого змісту. Не виключено, що картина гніздування, вказана в даній роботі, може бути дещо модифікована в подальших дослідженнях, у зв'язку з отриманням нових даних.

Процес гніздування починається в лиски після весняної міграції – важливого етапу річного циклу життя птаха. Через те, що це енергоємний процес, після перельоту лиски повинні відновити запас поживних речовин для здійснення яйцекладки. Виходячи з аналізу отриманих нами результатів,

цей період може мати деяку варіацію (за три роки досліджень різниця між датою звільнення від криги озера, й датою появи перших кладок варіювала від 6 до 13 днів). Досить складно також судити про гніздування лиски повною мірою, не вивчивши весь річний цикл життя птаха, не володіючи відомостями про проходження міграції та линяння в цей період.

У попередніх роботах нами констатовалось, що стимулюючим чинником на початок гніздобудування й відкладання яєць служить сходження криги з водойми. Це обумовлювалось тим, що в 2005 і 2006 роках спостерігалася досить пізня весна. У першій декаді квітня спостерігалось сходження криги, і вже до початку – середини другої декади місяця спостерігались перші кладки. Досить тепла весна 2007 року прояснила дещо іншу картину. Тепла зима й антициклони в березні 2007 року спровокували сходження льоду в кінці третьої декади березня. Проте гніздування лисок спостерігали, як і в попередні два роки, тільки з початку другої декади квітня. Це свідчить, що головним стимулюючим чинником на початок гніздобудування й відкладання яєць у лиски є збільшення довжини світлового дня, доходючи до значення близько 14 годин (12-і квітня; схід: 6:25, захід: 20:26 – повідомлення М.Янаус) в умовах міста Рига.

Переходячи через порогове значення (співвідношення довжини світлої й темної частини доби), яке, на нашу думку, є генетично закладеним, дорослі птахи отримують інформацію про те, що можна розпочинати гніздування. З доступних нам робіт подібна картина показана на канарці. У дослідях Н.Тінбергена (Тінберген, 1985) експериментальним шляхом було показано дію довжини світлового дня на початок вироблення статевих гормонів у канарок.

Аналізуючи терміни початку гніздування лиски на озері Енгуре, показано, що з року в рік початок гніздування може варіювати, але виходячи з доступних нам джерел (Блум, 1973; наші дані), ніколи не може розпочинатися раніше початку другої декади квітня. Порівнюючи результати Петера Блума (Блум, 1973) та наші дані, ми констатуємо, що початок

гніздування лисок змістився на 5 днів раніше. Можна зробити припущення, що це є наслідком збільшення середньої температури повітря на поверхні землі. Таким чином, кліматичні умови, імовірно, діють на гніздування досліджуваного виду.

Далі, на нашу думку, свій вплив роблять температурні умови. Потеплення стимулюють відкладання яєць, похолодання – інгібують. Саме температурний режим визначає ранні або пізні терміни початку гніздування в той або інший гніздовий сезон. Пов'язана з цим інтенсивність початку відкладання яєць може варіювати в тимчасовому діапазоні, показуючи максимальні значення з року в рік у різні часові періоди. Ця ідея не є новою. Вона висловлювалася П.Блумом у його дослідженнях (Блум, 1973), а також нами в минулих роботах.

Виходячи з аналізу наших даних, температура здійснює дещо запізнений ефект. Виразно помітною є реакція організму на потеплення. Необхідно мінімум 4 – 5 днів відносно стабільно теплої погоди, щоб динаміка зміни кількості початих кладок у лиски почала зростати. При стійких похолоданнях нами констатовувалась протилежна картина. Проте дія похолодання відбувається повільніше, що може пояснюватись тим, що стимулюючим чинником все ж таки є стабільна тепла погода, а механізм регулювання процесу відкладання яєць є гуморальним (Дементьев, 1940; Карташов, Иличев, 1982).

Вище наведені чинники: температура та довжина світлового дня, на нашу думку, є ключовими. Вони діють на все гніздове угруповання виду. Комплекс інших чинників, діє переважно не стільки на групу особин, скільки на індивід. Залежать ці чинники переважно від умов проживання й місця, де птах будує своє гніздо.

Розпочавши гніздуватися рано, птахи отримують деяку перевагу відносно до інших птахів свого виду. По-перше, їх пташенята дістануть можливість харчуватися значно більшими запасами корму (не виїденими іншими птахами). По-друге, пташенята, які з'являться в гніздовому сезоні

раніше, матимуть вікову перевагу відносно своїх однорічок в наступному гніздовому сезоні. У випадку з лисками це має велике значення.

Петером Блумом на озері Енгуре (Блум, 1973) було показано, що лиски можуть починати свої кладки з кінця першої декади квітня до початку липня. Ми вважаємо, що вікової різниці майже в три місяці більш ніж достатньо, щоб пташенята, ставши дорослими птахами, мали гніздову перевагу в наступному гніздовому сезоні. Якщо брати до уваги, що головною «метою» кожного птаха є виростити повноцінне потомство, то питання бюджету часу та його використання для гніздування батьками також несе одну з ключових дій.

У цілому для початку відкладання яєць на озері Енгуре лиска має у своєму розпорядженні 89 днів (Блум, 1973, наші дані). Це значення набуває шляхом підсумовування днів між найранішою і найпізнішою датами початку відкладання яєць, відміченими за весь період досліджень біології цього виду на озері Енгуре. Таким чином, з одного боку, дорослі птахи прагнуть загніздитись якомога раніше, з іншого боку, на них діє та обставина, що вони можуть за гніздовий період виростити всього один виводок пташенят. Володіючи запасом часу, вони можуть здійснювати додаткові повторні кладки, у випадку якщо гніздо розорено чи є вірогідність розорення гнізда. Така картина спостерігалася нами, коли близько розташована біля гнізда мітка або зігнаний з гнізда дорослий птах ставали причиною того, що птахи кидали кладку. У результаті птахи втрачають час і енергію, проте отримують деяку перевагу в можливості успішно вивести потомство в поточному гніздовому сезоні.

З іншого боку, на цей показник впливають індивідуальні риси кожного птаха і, ймовірно, отриманий раніше досвід. Таким чином, запас (бюджет) часу є тим часовим ресурсом, який птахи можуть використовувати для успішного гніздування.

Деякі гнізда, у зв'язку з методикою експерименту, нам потрібно було відвідувати щодня; спочатку мітити маркером яйця і надалі проводити

щоденні вимірювання маси яєць. У цілому вся процедура займала близько 20 хвилин на кожне окреме гніздо. Гнізда, які були охоплені таким експериментом, були знайдені під час відкладання яєць – найбільш критичному періоді, коли птахи, налякані людиною, можуть кинути кладку. Проте жодне із спостережуваних нами гнізд не було кинуте (успішно виведено кладку двох із двох гнізд).

Склалося також враження, що дорослі лиски більше звертають увагу на будь-які зміни поблизу гнізда і залишаються індиферентними до зовнішніх змін у самому гнізді. Так ідентифікуючі позначки на яйцях (фото 1) ніяким чином не відбилися на успіху розмноження дорослих птахів – батьки продовжували насиджувати гнізда, не дивлячись на помітні зміни в зовнішньому вигляді яєць.

Лиска є видом, щільність якого, згідно літературним джерелам (Cramp, 1992) та нашим дослідженням не може доходити до значення вище 5 пар на гектар. Якщо сплавина володіє формою, близькою до круга чи овала, то гнізда розміщуються на ній, як правило, по периметру, з одним – двома в центрі сплавини. Подібна картина констатувалась нами на дослідних ділянках №1, 2 і 3. Не дивлячись на територіальність виду, лиска прагне до групового поселення з особинами свого ж виду.

Такі гніздові угруповання найчастіше можна зустріти на акваторіях, де зарості очерету й рогозу виходять на відносно великі плеса відкритої води. У такому разі птахи можуть починати селитися більш скупчено. Також помітними є групові реакції лисок на позивні звуки занепокоєння свого та інших видів птахів. Сумісне проведення часу 3-х і більш лисух на відкритих водних просторах у період насиджування яєць неодноразово фіксувалось нами. При цьому, не дивлячись на конфлікти, які можуть виникати і часто виникають між птахами, при такому проведенні часу їх реакція на позив занепокоєння свого виду завжди є однозначною – птахи ховаються в чагарниках надводної рослинності.

При розгляді зв'язків між дорослими лисками в період гніздування, варто також розглянути значення позивних звуків, якими дорослі птахи примушують молодих ховатися в чагарниках при появі хижака або при небезпеці. Виходячи з того, що ці звуки мають досить гучне звучання (нами не одноразово фіксувалися вони з відстані близько 200 метрів у денний час; у вечірні години, ця відстань могла збільшуватися до 0,5 км.), можна судити, що вони відіграють важливу роль при комунікації дорослих лисок усередині гніздового угруповання.

Досить складно прослідкувати різні зв'язки лисок з іншими видами птахів. По-перше, гнізда лисок можна спостерігати повсюдно, незалежно від того, чи є на території гніздові території свого або інших видів птахів. По-друге, складно прослідкувати індивідуальні риси гніздування кожного птаха, оскільки така картина, імовірно, є результатом отриманого раніше гніздового досвіду, кількістю лисок, що беруть участь у розмноженні на певній території (щільністю гніздування). Через те, що в гніздовий період неможливо візуально відрізнити особину, яка гніздиться вперше (і, відповідно, не володіє гніздовим досвідом), це завдання стає ще складнішим.

Найбільш великі за кількістю гнізд лиски ділянки розміщувалися, як правило, на тих акваторіях, де знаходилися колонії озерних мартинів (фото 4), поодинокі гнізда сріблястих мартинів (фото 3, 6). Поза сумнівом, якщо гніздо лиски (через наявність гнізд вищезгаданих видів птахів) виявляється під захистом озерних або сріблястих мартинів, то вірогідність успішного виведення пташенят стає вищою, ніж у самотніх птахів, які гніздяться окремо на інших ділянках. Якщо розглядати загальну картину розорення таких гнізд на озері Енгуре, то на ділянках, що знаходилися «під захистом» було розорено всього 26% гнізд, від загальної кількості розорень. Решта, 74% розорених гнізд, знаходилися на ділянках, віддалених від гніздових поселень сріблястого та озерного мартинів (усього для аналізу даної статистики було розглянуто 27 випадків розорення гнізд лиски за 3 роки наших досліджень). Нами неодноразово фіксувалися випадки, коли очеретяний лунь, або

воронові птахи були відгані з гніздової території озерним і сріблястим мартинами. Слід зазначити, що сріблястий мартин не харчується яйцями лиски. Проте в 2007 році нами було відмічено 2 факти, коли він поїдав нещодавно виведених з яйця пташенят лиски.

Пролітаючи над гніздом, мартин зависав у польоті помітивши пташенят, сідав на гніздо й брав одного з них у дзьоб, залишаючи гніздову територію. Усього було відмічено два таких випадки, але вони мають місце на озері Енгуре. Таким чином лиска йде на виправдану жертву, отримуючи перевагу під час насиджування, але «програючи» після виведення пташенят.

Також на гніздування лисух на озері чинять вплив і інші хижаки. Їх вплив можна розділити на 2 групи: розорення гнізд та живлення дорослими лисками. Серед головних розорювачів гнізд лиски можна відзначити сороку *Pica pica*, сіру ворону *Corvus corone*, крука *C. corax* та очеретяного луня *Circus aeruginosus*. Згідно з нашими дослідженнями, відсоток розорень цими видами птахів у різні роки варіював від 4,6 до 20% від загальної кількості розорених гнізд.

Серед видів птахів, що поїдають дорослих лисок на озері Енгуре, можна виділити наступні: орлан-білохвіст *Heliaeetus albicilla*, пугач *Bubo bubo*, яструб великий *Accipiter gentilis*. Прослідкувати точний вплив цих видів на гніздування лиски є досить складно. Це вимагає спеціального дослідження, пов'язаного з вивченням як хижаків, так і їх жертв. Перед нами ж стояло дещо інше завдання. Тому за час досліджень відмічались тільки факти поїдання дорослих лисок тими або іншими видами.

Не можна сказати, що це складає істотний відсоток, оскільки на дослідних ділянках зникнення дорослого птаха достовірно фіксувалося лише один раз. На інших ділянках озера за 3 роки досліджень було знайдено 5 з'їдених дорослих птахів у гніздовий період.

Американська норка *Mustela vison*, що активно розоряє гнізда качиних і чайкових видів птахів, вірогідно, не здійснює істотного пресингу

на гніздове угруповання лиски. Нами жодного разу не констатовалися випадки розорення гнізд цим хижаком, хоча не виключаємо таку можливість.

Причиною такого низького розорення гнізд лиски є їх важкодоступність, а також відсутність у цього виду агрегації гнізд на певній невеликій території.

У дослідях Лабораторії орнітології по вивченню успіху розмноження озерного й малого мартина була показана значуща різниця в термінах і успіху розмноження молодих (які гніздяться перший гніздовий сезон) і дорослих (такі, що мають гніздовий досвід) птахів (Viksne, Janaus, 1980, усні повідомлення Я.Виксне, М.Янаус). У результаті відмічена закономірність, що молоді птахи, що вперше гніздяться, мають у середньому нижчий успіх розмноження і приступають до будівництва гнізд пізніше, ніж ті, які вже мають гніздовий досвід.

Проведення подібних досліджень на лисці, через біологічні особливості даного виду – є практично неможливим. Проте в результаті узагальнень отримана досить схожа картина. Є птахи, які починають гніздуватися відносно раніше. У них не констатуються сумісні кладки, їх успіх гніздування є вищим, вони займають сприятливіші стації для гніздування. У той же час пізніше починають гніздуватись особини на менш придатних територіях. Пізні кладки мають успіх розмноження набагато нижчий, ніж ранні. У цих кладках досить часто спостерігається сумісне відкладання яєць двох різних самок лиски в одне гніздо. У 2006 році нами була відмічена сумісна кладка лиски й сірощокого норця в гнізді норця; у 2007 році було знайдено гніздо лиски, у якому за 3-денний інтервал з'явилися 7 яєць, що свідчить про те, що 3 дорослі птахи відклали яйця в це гніздо. Усього за три роки досліджень було відмічено 12 сумісних кладок лисок (10,3 % від загальної кількості обстежених гнізд), і лише одну з них не можна віднести до ранніх.

До інших чинників, які здійснюють непрямий вплив на гніздування лиски можна віднести рівень води й характер сходження криги. Високий

рівень води може підтоплювати певні сплавини, і лиски, таким чином, не мають можливості будувати власні гнізда.

У разі теплої весни має місце нерівномірне танення криги. Великі масиви криги іноді зривають вмерзлу надводну рослинність і також призводять до того, що дорослі лиски не мають можливості гніздитись на певних ділянках, що, власне, і мало місце в 2007 році.

Виходячи зі всього вище наведеного, гніздування у лисок на озері Енгуре є процесом, на який впливає велика кількість чинників живої й неживої природи. Цей процес є складномодельованим, оскільки дія більшості чинників має нелінійний та складно-прогнозований характер.

Схематичне зображення даного процесу представлено на рис. 7.

- Довжина світлового дня;
- Температура оточуючого середовища;
- Рівень води;
- Наявність інших видів (хижаків, нейтральних, свого виду);
- Густина розміщення гнізд;
- Надводна рослинність;
- Турбування людиною;
- Чинники, одержані з досвідом дорослого птаха;

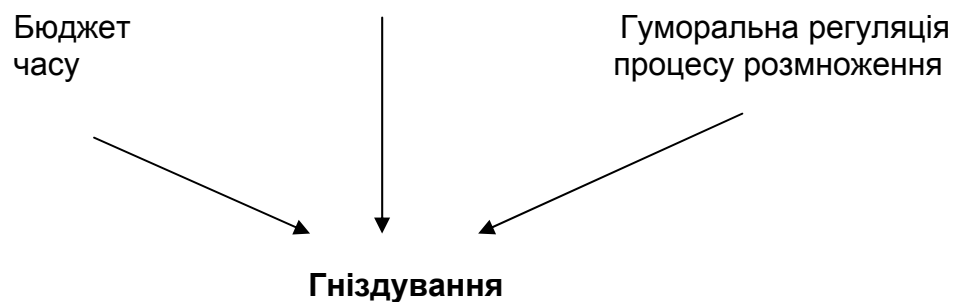


Рисунок 7. Схема дії чинників на процес гніздування лисок на озері Енгуре

Висновки

1. Озеро Енгуре є сприятливим місцем для успішного гніздування й виведення пташенят лиски.

2. Гніздування лисок на озері Енгуре є процесом, на проходження якого впливає велика кількість чинників живої та неживої природи (Довжина світлового дня, температура оточуючого середовища, рівень води, наявність інших видів (хижаків, нейтральних, свого виду), густина розміщення гнізд, надводна рослинність, турбування людиною). Цей процес є складним для моделювання, оскільки дія більшості чинників має нелінійний та складно-прогнозований характер.

3. Початок яйцекладки лисок в 2005 році на озері Енгуре був відмічений упродовж 14 квітня – 20 травня, в 2006 році – 11 квітня – 7 травня та з 10 квітня до 10 травня в 2007 році. Найбільш інтенсивний початок яйцекладки (за ці роки) спостерігали із середини квітня до початку травня.

4. Відсоток відходу яєць і кладок у 2005 році значно перевищував відповідний показник кінця 60-х – початку 70-х років минулого століття. Таке підвищення відсотка загибелі гнізд, очевидно, є результатом погодних умов, що склалися в гніздовому сезоні, 2006 (24%) і 2007 (16,4%).

5. Загальна кількість пар лиски, що приступили до гніздування на озері Енгуре навесні 2005 року, складає близько 650 – 750 пар, у 2006 році – 600 – 650 пар, і в 2007 році – 550 – 600 пар. Таким чином, лиска все ще лишається другим після мартина озерного за чисельністю гніздовим птахом озера Енгуре.

6. Зменшення чисельності лиски, що гніздиться, пов'язано із зменшенням придатних для гніздування територій, а не зменшенням популяції цього виду.

Список літератури

1. Блум П.Н. Лысуха (*Fulica atra* L.) в Латвии. – Рига: Зинатне, 1973. – 156 с.
2. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. Птицы Советского Союза. – Том 3. – М.: Наука, 1951. – 680 с.
3. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. – 184 с.
4. Кошелев А.И. Лысуха в Западной Сибири. – М.: Наука, 1984, – 176 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие для биологич. спец. вузов.– М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
6. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области. – Т.1.– Л., 1983. – 480 с.
7. Мяндр Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. – Таллин: Вагус, 1988.–195с.
8. Паевский В.А. Демография птиц. – Л.: Наука, 1985. – 285 с.
9. Предниекс Я., Страздс М., Страздс А., Петриньш А. Атлас гнездящихся птиц Латвии 1980 – 1984 / Под ред. Я. Вискне. – Рига: Зинатне, 1989. – 352 с.
10. Спурис З.Д. Лимнологическая характеристика озера Энгурес // Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латвийской ССР. – Рига: Зинатне, 1960, – 178 с.
11. Тинберген Н. Поведение животных. – М.: Мир, 1985.– 192 с.
12. Alley R., Boyd H. The Hatching and fledging success of some Coot. – Brit. Birds, 42, – 1947. P.: 225 – 232.
13. Blūms P.N. Lauča lizdošanas biologija. Diplomdarbs: Pētera Stučkas Latvijas valsts universitāte, Rīgā, 1961. – P.: 40 – 58.
14. Cramp S. The Birds of Western Palearctic. – Vol. 2. – Oxford: Oxford Univ. Press, – 1992. P.: 599 – 610.

15. Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // *Auk*, – 1979. – Vol.96 – P.: 73–77
16. Important bird areas of European Union importance in Latvia. Compiled by Edmunds Račinskis. Latvian Ornithological Society, Rīga, – 2004. – 176 p.
17. Kornowski G. Beiträge zur Ethnologie des Bläßhuhns (*Fulica atra* L.) // *J. Ornithol.*, 98, 3, 1957. – 318 – 355.
18. Latvijas Mazā enciklopēdija. – Rīgā, – 1967. 1. sējums
19. Nylund P. Bidrag till kännedomen om sothonans biologi // *Ornis Sennica*, 22, 1945. – P.: 100 – 121.
20. Ruthke P. Beobachtungen am Bläßhuhns (*Fulica atra* L.) // *Ornithol. Monatsber.*, 47, 1939. – P.: 141 – 147.
21. Svensson L., Mullarney K. Bird guide. The most complete field guide to the birds of Britain and Europe. – Collins, London, – 2004, – 392 p.
22. The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. — T & AD Polyser, London, — 1997, — 903 p.
23. J. Viksne, M. Janaus. Breeding success of the Black-headed Gull *Larus ridibundus* in relation to the nesting time. - *Ornis Fennica*. 1980, vol. 57, N 1, pp. 1-10.
24. Viksne Janis. The bird lake Engure. Jana seta: “Publishers and Printers Ltd.”, – 1997. – 110 p.

ДОДАТКИ



Фото 1. Гніздо лиски з міченими яйцями (2007 р.)



Фото 2. Зважування маси яйця лиски (2007 р.)



Фото 3. Мартин сріблястий в момент атаки (2007 р.)



Фото 4. Озерний мартин (2006 р.)



Фото 5. Одноденне пташеня лиски (2007 р.)



Фото 6. Атака сріблястим мартиним озерного мартина (2007 р.)



Фото 7. Третя дослідна ділянка (2007 р.)



Фото 8. Вилуплення пташенят лиски (2007 р.)



**Фото 9. Сумісна кладка лиски та сірошого норця
в гнізді сірошого норця (2006 р.)**



**Фото 10. Перша дослідна ділянка
в момент початку гніздового сезону (2006 р.)**



Фото 11. Повна кладка лиски (2007 р.)

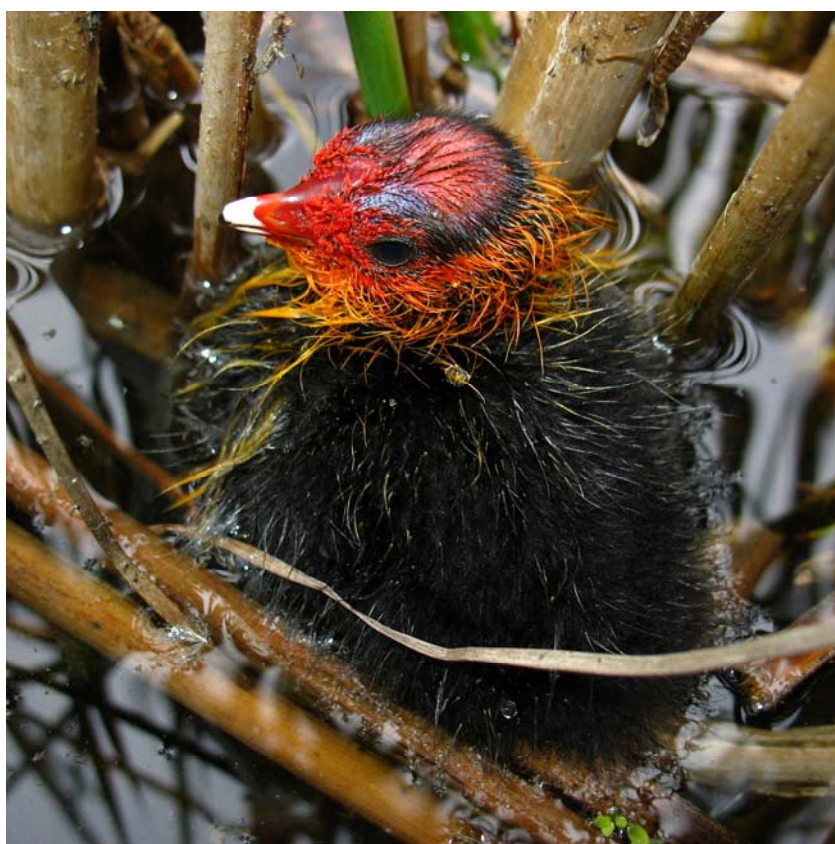


Фото 12. Одноденне пташеня лиски (2007 р.)



Фото 13. Гніздо лиски з пташенятами (2007 р.)