

УДК 59.009

ГНЕЗДОВАЯ БИОЛОГИЯ ЧЕШУЙЧАТОГО КРОХАЛЯ (*MERGUS SQUAMATUS*, MERGINI, ANATIDAE) В ПРИМОРЬЕ

© 2019 г. Д. В. Соловьёва¹, *, С. Л. Варганын², **

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

²Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт
им. Н.А. Шило ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

*e-mail: diana_solovyova@mail.ru

**e-mail: sergey-vartanyan@mail.ru

Поступила в редакцию 07.02.2018 г.

После доработки 20.03.2018 г.

Принята к публикации 12.04.2018 г.

Представлены результаты 17-летнего (2001–2017 гг.) исследования гнездовой биологии чешуйчатого крохала (*Mergus squamatus*) при его гнездовании в дуплянках разных типов и естественных дуплах в Приморском крае. Дупляночное хозяйство было развернуто на 15 реках. Всего нами было описано 205 гнезд, из них 190 гнезд в дуплянках и 15 гнезд в естественных дуплах. Занимаемость дуплянки конструкции “ящик” составила в среднем 27.8% и была достоверно выше, чем занимаемость дуплянки конструкции “труба” в 20.2%. Средний размер кладки 11.08 ± 0.05 яйца. Оценены внутри- и межвидовой гнездовой паразитизм и его влияние на успех гнездования. Выявлена тенденция более раннего начала гнездования (средняя по срокам, т.е. медианная, кладка) в последние годы исследования по сравнению с начальными годами. Успех гнездования (70–75%) не зависел от типа укрытия, т.е. гнездование в естественных дуплах и гнездование в дуплянках было одинаково успешным. Дупляночное хозяйство оказалось эффективным средством для увеличения численности редкого вида птиц. За 2002–2017 гг. в дуплянках достоверно вылупилось 1334 птенца.

Ключевые слова: чешуйчатый крохаль, *Mergus squamatus*, Приморье, дуплянка, размер кладки, фенология гнездования, успех размножения, хищники

DOI: 10.1134/S004451341902017X

Чешуйчатый крохаль (*Mergus squamatus*) – эндемик восточной Азии – гнездится в поймах горных рек юга Дальнего Востока России (практически исключительно на хребте Сихоте-Алинь), в двух изолированных анклавах на севере Китая (массив Чанбайшань и одна речная система в Малом Хингане) и, предположительно, на севере Северной Кореи (Solovyeva et al., 2014). Численность мировой популяции в предгнездовой период оценивается в 1937 пар, или 4664 особей, включая неполовозрелых птиц возраста 1–2 года, не принимающих участие в размножении, но прилетающих в пределы гнездового ареала. Большая часть мировой популяции чешуйчатого крохала (85%) гнездится в России, где численность на некоторых реках испытывает слабый рост после заметного спада в 1960–1980-е (Solovyeva et al., 2014). Чешуйчатый крохаль внесен в Красную Книгу МСОП (категория Endangered; IUCN, 2016) и Красную Книгу РФ (категория 3 – редкий вид, Сурмач, 2000). Эта птица – облигатный дуплогнездник, для гнездования которого необходимы дуплистые лиственные деревья с внутренним

диаметром дупел более 20 см (Шибнев, 1976; Коломийцев, 1992; Yelsukov, 1994; Zhao et al., 1994; Соловьёва и др., 2005). Описание гнездовых дупел и их типизация, средний размер кладки и яиц, продолжительность инкубации и период между откладкой последовательных яиц у этого вида были исследованы в 1981–1988 гг. в бассейне р. Кивевка, Южное Приморье и в горах Чанбайшань в 1976–78 и 1986–91 гг. (Коломийцев, 1992; Zhao et al., 1994).

Настоящая работа представляет результаты 17-летнего (2001–2017 гг.) исследования гнездовой биологии чешуйчатого крохала при его гнездовании в дуплянках разных типов и естественных дуплах в Приморье. Материалы по биологии гнездования частично опубликованы нами (Соловьёва и др., 2005; Solovieva, Shokhrin, 2008; Solovyeva et al., 2013). Многолетние данные по фенологии гнездования, размеру кладки, внутри- и межвидовому гнездовому паразитизму, успеху размножения и причинам гибели кладок, а также анализ этих данных публикуются впервые.

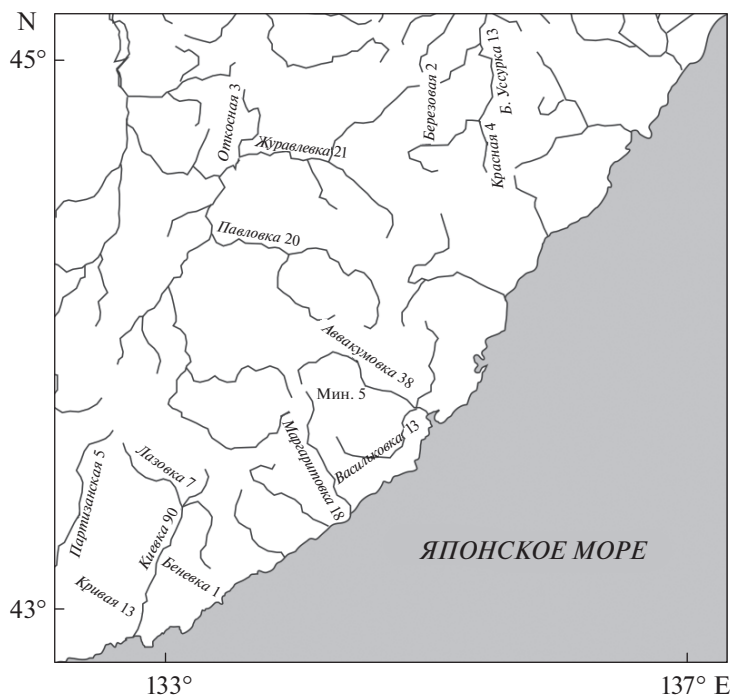


Рис. 1. Карта района работ с указанием рек и числа дуплянок на каждой из рек (число после названия реки).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Дупляночное хозяйство для чешуйчатого крохала было развернуто на 15 реках Приморского края (рис. 1). Первые дуплянки были повешены в 2000 г. и до 2003 г. мы использовали только конструкцию гнездовая труба (здесь и далее “труба”). С 2003 г. мы ввели в обращение ящики-гоголятники высотой 65 см, с 2008 г. — удлинители ящики до 85–90 см, а с 2012 г. стали использовать длинные ящики с дополнительным боковым летком, предназначенным для выхода самки в случае проникновения хищника через основной леток. Трубы представляют собой открытый сверху цилиндр (бочку) с диаметром дна 27 см, высотой 85–95 см, повешенный на ветку дерева под углом от 30° до 70°. На дно дуплянок любой конструкции насыпали 5–10 см опилок. Подробно конструкция труб и ящиков (кроме ящиков с боковым летком, введенных позже) описана в статье Соловьёвой с соавторами (Solovyeva et al., 2013). Всего нами было повешено 253 дуплянки разных типов, продолжительность работы дуплянки не превышала 14 лет для ящиков и 8 лет для труб, скорость и причины разрушения дуплянок проанализированы в нашей предшествующей работе (Solovyeva et al., 2013).

Поиск естественных гнездовых дупел проводили только на р. Киевка и ее притоках. В поиске участвовали от 2 до 5 человек, которые распределялись вдоль реки и следили за самкой, возвращающейся в гнездо после кормежки. Начиная с

2010 г. в ходе поиска дупел мы стали регистрировать самок, гнездящихся преимущественно в дуплянках, и прекратили поиск естественных дупел.

Проверка дуплянок на занимаемость проводилась в первой и второй декадах мая каждого года. До 2014 г. наблюдатель поднимался на дерево при проверке дуплянки и, соответственно, выпугивал насиживающую птицу. С 2014 г. мы начали практиковать использование видеокамеры для проверки дуплянок, в этом случае наседка не всегда покидала гнездо. Такой способ не позволял точно определить размер и дату начала кладки; таким образом, кладки, осмотренные только видеокамерой, не используются в анализе. Стадию насиженности яиц определяли водным тестом (Westerskov, 1950). Дату начала откладки яиц определяли по стадии насиженности обратным отсчетом от момента посещения гнезда. Мы использовали продолжительность инкубационного периода в 34,5 дней, полученную нами эмпирически для гнезд с известной датой откладки яиц и известной датой вылупления ($N = 15$). Интервал между последовательными откладками яиц был принят за 1,5 суток (Коломийцев, 1992). Успех гнездования (в процентах) определяли при повторном посещении гнезда после предсказанной даты вылупления. После вылупления птенцов из яиц в гнезде остаются подскорлуповые мембраны. Гнездо считали успешным, если хотя бы один птенец вылупился и покинул гнездо. Гнездо считали уничтоженным хищником, если (а) в гнезде была

Таблица 1. Число гнезд чешуйчатого крохали в дуплянках (ящиках и трубах) и естественных дуплах, Приморье, 2002–2017 гг.

Год	Число гнезд			всего
	в трубах	в ящиках	в естественных дуплах	
2002	3	0	0	3
2003	4	1	1	6
2004	3	2	3	8
2005	3	2	3	8
2006	7	3	2	12
2007	8	4	2	14
2008	6	5	1	12
2009	8	6	1	15
2010	10	7	2	19
2011	2	9	0	11
2012	2	5	0	7
2013	4	8	0	12
2014	3	9	0	12
2015	8	15	0	23
2016	7	11	0	18
2017	12	13	0	25
Всего	90	100	15	205
Доля, %	43.9	48.8	7.3	100

найлены скорлупа от съеденных яиц; (б) в гнезде не было найдено ни одной подскорлуповой мембраны. Гнездо считали брошенным, если яйца были холодными, и самка не была отмечена на гнезде при повторном посещении, при каждом случае брошенной кладки мы старались определить причину (внутри- и межвидовой гнездовой паразитизм, спугивание самки наблюдателем в момент откладки ею яйца, отлов самки). Мы считали, что самка погибла в ходе насиживания (убита хищником или людьми), если гнездо было осмотрено без спугивания самки (самки не было на гнезде в ходе осмотра), но полная кладка оказалась брошенной при повторном посещении. Гибель самки мы предполагали также в случае,

если при первом посещении гнезда насиженная кладка была уже брошена без причины, и яйца не были повреждены хищниками. При таком способе оценки мы можем переоценивать гибель самок и недооценивать беспричинное бросание кладок, но, учитывая пресс хищничества и браконьерства на реках Приморья, первое кажется нам более вероятной причиной отсутствия самки.

Занимаемость дуплянок рассчитывалась как отношение занятых чешуйчатым крохалем дуплянок к числу доступных дуплянок данного типа в сезоне (в %). Недоступными для крохали были дуплянки, занятые другими видами животных: гнездами шершней предыдущего лета; зимними и родовыми гнездами белок и летяг; гнездами сов. С 2007 г. мы начали практиковать чистку части дуплянок в марте, до прилета чешуйчатого крохали на гнездовые реки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Занимаемость дуплянок

Всего нами было описано 205 гнезд чешуйчатого крохали, из них 190 гнезд – в дуплянках и 15 гнезд в естественных дуплах. Число гнезд в дуплянках разных типов (труба и ящик) за все годы наблюдений представлено в табл. 1. Мы использовали только данные о дуплянках вдоль рек с нарушенными (вырубленными) пойменными лесами для сравнения занимаемости дуплянок по типам. На р. Партизанская дуплянки не занимались крохалем никогда, тогда как на остальных реках с вырубленными поймами занималось от 1.5 до 85.7% дуплянок. Занимаемость дуплянок достоверно различалась на разных реках ($P < 0.03$, ANOVA ящики Киевка + Аввакумовка, 15 лет; ANOVA ящики + трубы, все реки, первые 4 года; табл. 2).

Размер кладки, внутри- и межвидовой гнездовой паразитизм

Полные кладки чешуйчатого крохали насчитывали в среднем 11.08 ± 0.05 (SE) яйца ($N = 145$, пределы 7–18 яиц). Размер кладки по годам показан на рис. 2. В случае внутривидового гнездового паразитизма достоверно можно отличить только

Таблица 2. Занимаемость дуплянок разных типов (%) чешуйчатым крохалем в Приморье, среднее по рекам за 2002–2017 гг.

Дуплянка	Реки					
	Аввакумовка	Киевка ¹	Маргаритовка	Партизанская	Павловка	Журавлевка ²
Ящики	23.8	25.3	9.1	0	Не исп.	24.6
Трубы	1.4	22.4	1.5	0	11.2	12.6

¹ С притоками: реки Кривая, Лазовка и Беневка.

² С притоком: река Откосная.

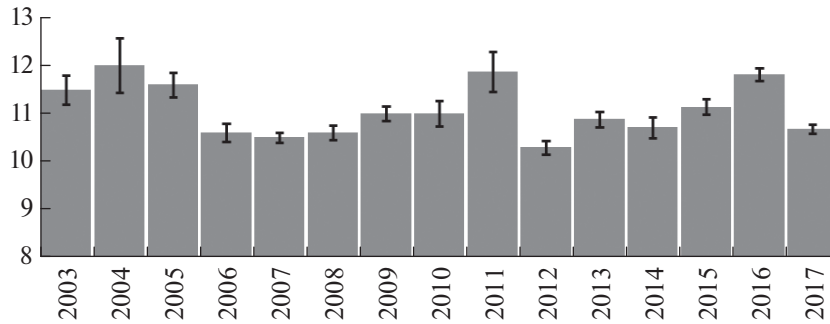


Рис. 2. Средний размер кладки чешуйчатого крохалея (яиц) по годам (планка погрешностей – величина стандартной ошибки) в Приморье.

яйца, подложенные другими самками после начала насиживания, такие яйца оказываются насиженными слабее. Подкладные яйца, отличающиеся от собственных по стадии насиживания, были выявлены в 2015–2017 годах, в среднем доля таких яиц составила 4.1% (3–4.7%) от всех яиц с известной стадией насиживания. В случае, если подкладывание произошло в ходе откладки, подкладные яйца выявить невозможно. В 2011 г. две кладки крохалея содержали по 16 и 18 яиц каждая, однако все яйца были насижены одинаково. Наша попытка отличить подкладные яйца от собственных яиц самки по размерам не увенчалась успехом (Соловьёва и др., 2005). Таким образом, мы не можем утверждать, что кладки, использованные для расчета размера кладки, не содержат подкладных яиц. Кладка из 21 яйца (отложены, как минимум, двумя самками) не насиживалась ни одной из самок.

Из уток только мандаринка (*Aix galericulata*) подкладывает яйца в гнезда чешуйчатого крохалея:

из 205 гнезд крохалея, осмотренных нами за весь период работ, 10 содержали яйца мандаринки. В одном из этих гнезд кладку насиживала мандаринка, в двух случаях кладки были брошены до начала насиживания, в остальных 7 случаях насиживали самки крохалея. В этих 7 кладках содержалось в среднем по 3.3 (от 1 до 5) яйца мандаринки. В кладке, насиживаемой мандаринкой, было 11 яиц мандаринки и 10 яиц крохалея. В первые годы существования дуплянок на реке, мандаринки не подкладывали яйца в гнезда крохалея. В бассейне р. Киевка подкладывание яиц мандаринками впервые было отмечено в 2011 г., т.е. на 11-й год существования дуплянок и далее регистрировалось практически ежегодно. На р. Аввакумовка первое (и единственное) подкладывание яиц мандаринки случилось в 2010 г. – на 10-й год работы дупляночного хозяйства. На р. Журавлевка, где дупляночное хозяйство существует только с 2013 г., межвидовой гнездовой паразитизм еще не наблюдался. Межвидовой гнездовой паразитизм при гнездовании чешуйчатого крохалея в естественных дуплях нами отмечался только один раз.

Фенология гнездования

Для чешуйчатого крохалея характерно несинхронное начало гнездования, в среднем период между началом откладки яиц самых ранних и самых поздних кладок составил 33.9 ± 2.3 ($N = 136$) суток в 2003–2017 годах (табл. 3). Рано гнездящиеся самки начинают откладывать яйца в середине марта, т.е. практически сразу после прилета на гнездовые реки, который происходит также в середине марта (Solovyeva et al., 2012). Нами зарегистрирован аномальный случай откладки яиц после 3 августа. Вероятно, эта кладка была отложена молодой самкой, кладка не насиживалась и состояла из 3 яиц (рис. 3).

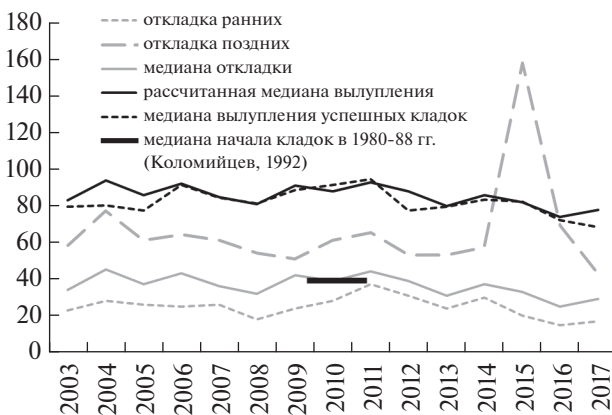


Рис. 3. Сроки начала откладки яиц в ранних и поздних кладках чешуйчатого крохалея и медиана, медиана вылупления птенцов, рассчитанная для всех кладок с известной фенологией, и медиана вылупления успешных кладок; Приморье, 2003–2017 гг. По оси ординат – число дней от 1 марта.

Таблица 3. Сроки начала гнездования чешуйчатого крохали в Приморье, 2003–2017 гг.

Год	Начало откладки яиц				Число гнезд
	самая ранняя кладка	самая поздняя кладка	продолжительность периода (сутки)	медиана	
2003	21 марта	25 апреля	35	4 апреля	6
2004	28 марта	16 мая	49	15 апреля	7
2005	26 марта	30 апреля	35	7 апреля	6
2006	25 марта	3 мая	39	13 апреля	11
2007	26 марта	1 мая	35	6 апреля	13
2008	18 марта	22 апреля	36	2 апреля	12
2009	24 марта	20 апреля	27	12 апреля	14
2010	28 марта	30 апреля	33	9 апреля	11
2011	7 апреля	5 мая	28	14 апреля	7
2012	1 апреля	23 апреля	22	9 апреля	7
2013	24 марта	23 апреля	29	31 марта	4
2014	30 марта	26 апреля	27	7 апреля	8
2015	20 марта	4 августа	137	3 апреля*	12
2016	15 марта	8 мая	54	25 марта	7
2017	17 марта	12 апреля	26	29 марта	11

* Кладка от 4 августа не учитывается.

Успех гнездования

В среднем за все годы прямой успех гнездования составил $70.4 \pm 4.0\%$ ($N = 181$) (рис. 4). Основными причинами гибели кладок были: (1) хищничество: поедание яиц, убийство самок в дуплах и дуплянках, а также, вероятно, гибель самок от хищников на реке во время кормежки, суммарно 17.7% гнезд; (2) бросание кладки: как в результате спугивания или отлова самки наблюдателями, так и в результате внутри- и межвидового гнездового паразитизма, суммарно 11.1% гнезд (табл. 4). Единственный случай разрушения (сбрасывания людьми) дуплянки с гнездом крохали произошел в 2008 г. Убийство самки в дуплянке (ящик) и естественном дупле отмечено дважды, в обоих случаях наиболее вероятным хищником была харза (*Martes flavigula*) или соболь (*M. zibellina*). Оба эти вида, вероятно, ответственны за разорение большинства гнезд уток-дуплогнездников в Приморье. Фотоловушка, установленная возле одного из гнезд чешуйчатого крохали в 2010 г., зафиксировала разорение этого гнезда харзой: зверю потребовалось менее 2 часов (26 апреля с 18:57 до 21:18 по местному времени), чтобы съесть и унести полную кладку крохали. В одном из разоренных гнезд крохали в 2017 г. нами была найдена шерсть, предположительно, амурского лесного кота (*Prionailurus bengalensis*). Амурский полоз *Elaphe schrenckii* — один из типичных хищников на кладках дуплогнездников в Приморье. Полозы отмечались нами в 7 гнездах уток (6 гнезд крохали и 1 гнездо мандаринки), в дуплянках — 4 случая, в естественных дуплах — 3 случая. При условии, что

мы посещаем гнезда 2–5 раз в течение сезона, проводя у гнезда не более 30 мин., частота регистрации полозов очень высока. Амурский полоз не способен проглотить яйцо чешуйчатого крохали целиком, но способен проглотить яйцо мандаринки. Ненасиживаемые яйца крохали могут быть добычей амурского полоза, в этом случае полоз разбивает яйцо головой и потом выпивает его, такой случай был отмечен в мае 2013 г., полоз произвел все эти действия в дуплянке в присутствии наблюдателя. Полоз опасен для вылупившихся птенцов чешуйчатого крохали (Соловьёва и др. 2005). Реакцию самок крохали на присутствие полоза в гнездах мы наблюдали дважды: в первом случае самка боялась вернуться на кладку и вернулась только тогда, когда мы изъяли полоза из дупла; во втором случае самка насиживала кладку, поверх которой обвился небольшой полоз. Насиживание кладки со змеей вызывало стресс у самок, вероятно в результате стресса она потеряла значительное количество кроющих перьев спины, спина птицы была почти голой.

Массовое разорение гнезд крохали отмечено в 2010 г., когда были разорены 9 из 15 гнезд (табл. 4). В остальные годы разорению подвергались не более 2–3 гнезд. В бассейне р. Киевка и на р. Журавлевка разорение гнезд наблюдалось после 3 лет существования дуплянок (с 2004 г. на р. Киевка и с 2017 г. на р. Журавлевка). На р. Аввакумовка гнезда крохали хищниками не разорялись.

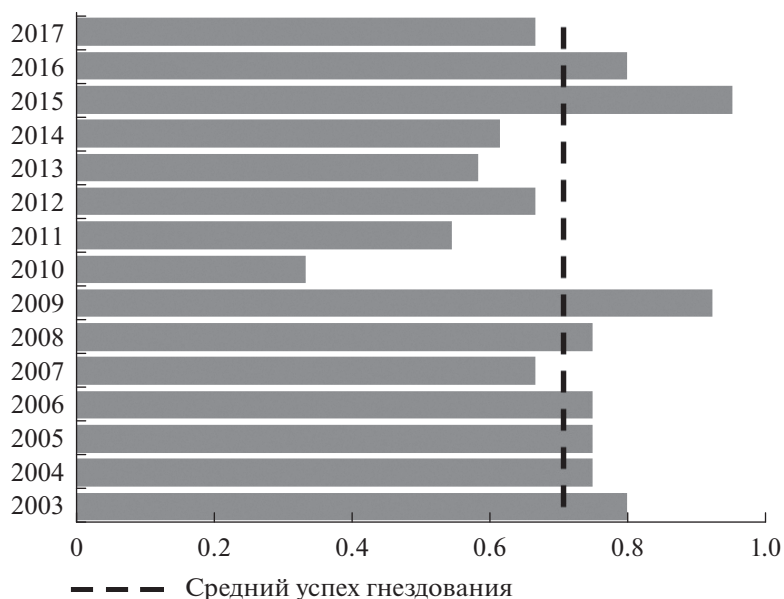


Рис. 4. Доля успешных гнезд (ось абсцисс) от общего числа гнезд чешуйчатого крохали в Приморье, 2003–2017 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Занимаемость дуплянок

Опыт привлечения чешуйчатого крохали в искусственные гнездовья (дуплянки) впервые был использован Коломийцевым (1986; 1992), который в период с 1981 по 1985 годы развесил около

60 дуплянок в бассейне р. Киевка. Этим же автором была предложена и конструкция оптимальной дуплянки для чешуйчатого крохали, т.н. “гнездовая труба” (Коломийцев, 1986), впоследствии усовершенствованная нами (Solovyeva et al., 2013). Дуплянки привлекали чешуйчатых крохалей только на реках с вырубленными пойменными

Таблица 4. Успех гнездования чешуйчатого крохали и причины гибели гнезд в Приморье, 2003–2017 гг.

Год	Число гнезд						
	успешных	разоренных	брошенных	разрушение дупла	гибель самки	гнездовой паразитизм	всего
2003	4	0	1	0	0	0	5
2004	6	1	1	0	0	0	8
2005	6	0	2	0	0	0	8
2006	9	1	0	0	2	0	12
2007	8	1	2	0	1	0	12
2008	9	0	1	1	1	0	12
2009	12	0	0	0	1	0	13
2010	5	9	0	0	0	1	15
2011	6	0	3	0	1	1	11
2012	4	2	0	0	0	0	6
2013	7	3	1	0	1	0	12
2014	8	2	2	0	0	1	13
2015	20	0	1	0	0	0	21
2016	12	1	0	0	0	2	15
2017	12	3	1	0	2	0	18
Всего	128	23	15	1	9	5	181
Доля, %	70.7	12.7	8.3	0.6	5.0	2.8	

ми лесами по берегам, в нетронутых рубками поймах крохали (как и другие животные) не гнездились в дуплянках, вероятно предпочитая многочисленные естественные дупла (Solovyeva et al., 2013). Коломийцев (1992) полагал, что “широкое входное отверстие, обеспечивающее достаточно хорошую освещенность гнезда”, является значимым для этого вида. Наши данные противоречат этому заключению: ящики с летком 9×12 см занимались более активно, чем открытые трубы с диаметром входа 30 см. В 2006–2017 гг. в бассейне р. Киевка занимаемость ящиков составила в среднем 27.8% по сравнению с занимаемостью труб в 20.2% (t-test, $P = 0.021$). Для анализа использованы только данные из бассейна р. Киевка, где оба типа дуплянок существуют давно (трубы с 2001 г., ящики с 2003) и в большом количестве (рис. 1), причем учтены только годы, когда занимаемость стабилизировалась. В первые годы занимаемость дуплянок низка, птицам требуется время, чтобы найти новые гнездовые укрытия и освоиться с ними (Solovyeva et al., 2013). На остальных реках мы использовали преимущественно один тип дуплянок (ящики – Аввакумовка, трубы – Павловка и Журавлевка). В 1960-е на р. Киевка использование ящиков чешуйчатым крохалем не отмечено, что мы можем объяснить как низкой численностью этого вида в то время, так, возможно, и размерами ящиков, предназначенных для мандаринок (Поливанов, 1981; Коломийцев, 1992). Размер и конструкция гнездового ящика и размер летка имеют значение для чешуйчатого крохали. В Китае ящики с очень большим летком не занимались крохалем, хотя дупляночное хозяйство существовало с 2006 по 2016 г. (П. Ли и Ч. Цинь, личные сообщения). Развешивание в 2016 г. в Чанбайшане 10 длинных ящиков с овальным летком (размером 9×12 см) обусловило немедленное гнездование в одном из них крохали (в первый же год) и первое успешное вылупление птенцов в дуплянке в Китае (General Motors Green, 2015). Невольный эксперимент с дуплянками, проведенный природоохранными службами в Китае, показал, что размер летка для чешуйчатого крохали не должен превышать размер тела самки со сложенными крыльями. Этот вид не отличается от остальных дуплогнездников, предпочитающих укрытие с размером летка минимально возможным для проникновения самки, но создающим препятствие при проникновении крупного хищника.

В работе Коломийцева (1992) отсутствуют данные о доли дуплянок, занятых чешуйчатым крохалем в годы его исследования, поэтому мы не можем провести сравнительный анализ занимаемости дуплянок в разные периоды. За 9 лет в 1980–1988 гг. в бассейне р. Киевка было осмотрено 17 гнезд чешуйчатого крохали, т.е. в среднем по 2 гнезда в год (Коломийцев, 1992). С 2001 по 2017 гг.

в этом же бассейне мы исследовали 163 гнезда, т.е. в среднем 10 гнезд в год. Таким образом, наблюдается зависимость между числом гнезд (5-кратное увеличение) и числом пар (3–5-кратное увеличение).

Размер кладки, внутривидовой и межвидовой гнездовой паразитизм

Как и большинство уток-дуплогнездников, чешуйчатый крохаль имеет относительно большую кладку (см. обзор размера кладок водоплавающих птиц в Alisauskas, Ankney, 1992), по массе соизмеримую с массой тела самки (Solovieva, Shokhrin, 2008). Средние размеры кладок в разные годы были достоверно различными (рис. 2; ANOVA, $P < 0.03$). Сравнение размера кладки в искусственных и естественных гнездовых полостях в период 2003–2008 гг. (годы, когда мы имели возможность осмотреть естественные дупла) показало отсутствие различий в среднем размере кладок в дуплянках ($n = 37$) и естественных дуплах ($N = 10$) (t-test, $P = 0.36$). Внутривидовой гнездовой паразитизм типичен для чешуйчатого крохали, как и для остальных уток-дуплогнездников (Jones, Leopold, 1967; Andersson, Ericsson, 1982; Mallory, Weatherhead, 1990; Dugger et al., 1999; Соловьёва и др., 2005). В целом внутривидовой паразитизм оказывает незначительное влияние на успех гнездования у этого вида, за весь период наших наблюдений была брошена только одна кладка. Эта кладка содержала 21 яйцо, насиживать ее самка не могла, поскольку яйца занимали всю площадь дуплянки и располагались вертикально. В остальных кладках, для которых влияние внутривидового паразитизма доказано, из подложенных после окончания основной кладки яиц просто не вылуплялись птенцы. В случае межвидового паразитизма более крупный чешуйчатый крохаль почти всегда выигрывает у мандаринки. Обе смешанные кладки, брошенные еще на стадии откладки, вероятно, находились в гнездах мандаринки, по крайней мере, в годы, предшествовавшие смешанным кладкам, в обеих этих дуплянках гнездились мандаринки. Таким образом, это мандаринка бросала кладку, когда туда подкладывал яйца крохаль, а не наоборот. В семи гнездах крохали были яйца мандаринки, что не мешало самкам крохали насиживать. Вылупление птенцов в этих гнездах со смешанными кладками либо не было прослежено (исследователи посещали гнезда через несколько дней после того, как самка вводила птенцов и когда судьба каждого яйца не понятна), либо мы изымали яйца мандаринки до момента вылупления, чтобы самка крохали не успела увести птенцов мандаринки и бросить собственных невылупившихся птенцов. В единственном случае насиживания смешанной кладки мандаринкой (11 собственных и 10 кроха-

Таблица 5. Судьба гнезд чешуйчатого крохала в Приморье в зависимости от типа гнездового укрытия, 2003–2017 гг.

Судьба гнезда	Тип гнездового укрытия		
	труба	ящик	естественное
Успешное	56 (0.71)	63 (0.70)	9 (0.75)
Разорено	16 (0.20)	6 (0.07)	1 (0.08)
Брошено	2 (0.03)	11 (0.12)	2 (0.17)
Дупло разрушено	1 (0.01)	0 (0.0)	0 (0.0)
Самка погибла	4 (0.05)	5 (0.06)	0 (0.0)
Гнездовой паразитизм	0 (0.0)	5 (0.06)	0 (0.0)

В скобках — доля гнезд с данной судьбой от числа всех гнезд в данном типе укрытия.

линых яиц) вылупились только мандаринки, все яйца крохала погибли.

Фенология гнездования

Выявлена тенденция более раннего начала гнездования (средняя по срокам, т.е. медианная, кладка) в последние годы исследования по сравнению с начальными годами (регрессия медиана начала откладки — годы; $F = 5.49$, $P = 0.036$; рис. 3). Интересно, что начало появления ранних гнезд не имеет достоверной связи с годами ($F = 1.00$, $p = 0.334$), т.е. первые птицы всегда начинают гнездиться в одни и те же даты. Значит, за смещение медианы ответственны не те особи, которые гнездятся первыми, а остальные птицы. В 1980–1988 гг. самая ранняя кладка была начата 2 апреля, самая поздняя кладка — 27 мая, медиана начала кладок рассчитана нами как 14 апреля (Коломийцев, 1992). В годы нашего исследования самая ранняя откладка 15 марта, самая поздняя — 16 мая, медиана между годами — 6 апреля; кладка в августе исключена из анализа (табл. 3, рис. 3). В 1980-е годы откладка яиц чешуйчатым крохалем в бассейне Кивки происходила позже, чем в 2000-е.

В противоположность предположению Коломийцева (1992) мы не предполагаем, что самки, потерявшие кладки на ранней стадии, могут повторно гнездиться, по крайней мере, таких данных у нас нет. Все самки, чей бюджет времени нам известен (данные геолокации, 17 годовых записей от 11 самок, неопубликованные данные), откладывали яйца только в течение одного цикла за сезон.

Насиживание яиц начинается после откладки предпоследнего яйца (Коломийцев, 1992). На откладку 11 яиц (средняя кладка) самка затрачивает 15 суток. Соответственно насиживание начинается в среднем через 14 суток после начала откладки, т.е. во второй-третьей декада апреля по медиане (табл. 3). Насиживание продолжается в среднем 34.5 суток (пределы 31–39 суток). Период

вылупления птенцов растянут от первых чисел мая до конца июля, разброс по времени появления между ранними и поздними кладками (33.9 суток) приблизительно равен периоду инкубации (34.5 суток), и птенцы в ранних гнездах появляются тогда, когда поздние самки только приступают к инкубации (рис. 3). Медиана вылупления птенцов в успешных гнездах не отличалась достоверно от медианы, рассчитанной для всех гнезд (и успешных и не успешных), это означает, что ранние гнезда не имеют выигрыша в успехе по сравнению со средними (t -test, $P = 0.097$; рис. 3).

Успех гнездования

Успех гнездования у чешуйчатого крохала в 24.5–95.5% (рис. 2) оказался ниже, чем у родственного капюшонового крохала (*Lophodytes cucullatus*) — 63–100%, также гнездящегося в дуплянках (Zicus, 1990). Как и у капюшонового крохала, основной причиной неуспешного гнездования было разорение гнезд хищниками (табл. 4). В Северной Америке основным хищником, разоряющим гнезда в дуплянках, является енот-полоскун (*Procyon lotor*), животное неповоротливое и плохо лазающее по деревьям (по сравнению с куницами). Защита дуплянок от енота в виде металлического конуса вокруг дерева давно разработана и применяется в большинстве дупляночных хозяйств (Cottigan et al., 2011). За все годы работы нам не удалось разработать способы защиты дуплянок от таких искусных древолазов, как харза и соболь (испробованы черный перец, ринардин, металлическая колючая сеть и жестяной полозок вокруг дерева).

Успех гнездования чешуйчатого крохала не зависел от типа укрытия (от 0.70 до 0.75), т.е. гнездование в естественных дуплах и гнездование в дуплянках было одинаково успешным (табл. 5). Мы не анализируем причины неуспешного гнездования, не зависящие от типа укрытия (гибель самки, разрушение укрытия). Разорение гнезд было более высоким при гнездовании в трубах —

20% по сравнению с 8 и 7% в естественных дуплах и ящиках, соответственно. Объяснить, почему трубы оказались более заметными (привлекательными) для хищников, чем ящики, мы затрудняемся. При этом внутривидовой гнездовой паразитизм отмечен только в ящиках и не отмечен в других типах укрытий, паразитизм мандаринки в ящиках так же был существенно выше, чем в трубах. Возможно, что входное отверстие ящиков, небольшое по размеру и хорошо заметное с реки, делает их более привлекательными для всех уток, в том числе молодых самок, подбрасывающих яйца в чужие гнезда. Бросание гнезд было высоким в ящиках (12%) и в естественных дуплах (17%) и низким в трубах (3%). Одной причиной этого является бросание кладок в результате паразитизма в ящиках. Другой причиной может быть боязнь самки быть пойманной хищником в укрытии с одним узким входом (ящики и естественные дупла). Два случая убийства самок хищниками произошли в ящике и естественном дупле, имевшем единственный терминальный вход, в таких укрытиях самка не может покинуть гнездо при проникновении хищника, хищник закрывает весь вход своим телом. В трубе с широким входом самка может очень быстро вылететь до того, как хищник закроет леток, или даже перескочить через него.

В целом, несмотря на имеющиеся проблемы с защитой дуплянок, работа дупляночного хозяйства в 2001–2017 гг. оказалась эффективным средством для увеличения численности редкого вида птиц – чешуйчатого крохля. За все годы в наших дуплянках достоверно вылупилось 1334 птенца, с учетом гнезд с неизвестной судьбой это число возможно достигает 1850.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы крайне признательны коллегам-зоологам, принимавшим активное участие в работе: В.П. Шохрину, А.Г. Дондуа, Д.Н. Кочеткову. Эта работа была бы невозможна без помощи волонтеров проекта, среди которых О.Н. Вороной, С.В. Немеров, П.Н. Кауров.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Треста Водоплавающих птиц и Водноболотных угодий (Wildfowl and Wetlands Trust, UK), фонда Рафффорд (Rufford Foundation, UK) и Лесного Бюро Совета по сельскому хозяйству Правительства Тайваня (Forestry Bureau, Council of Agriculture, Taiwan).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коломийцев Н.П., 1986. Факторы, лимитирующие численность чешуйчатого крохля *M. squamatus* и рекомендации по его охране и рациональному использованию // Изучение птиц в СССР, их охрана и ра-

циональное использование. Тез. докл. Т. 1. Л. С. 36–37.

Коломийцев Н.П., 1992. К биологии чешуйчатого крохля в бассейне р. Киевка (Южное Приморье) // Орнитологические исследования в заповедниках. Отв. ред. Соколов В.Е. М.: Наука. С. 68–83.

Поливанов В.М., 1981. Экология птиц-дуплогнездников Приморья. М.: Наука. С. 1–171.

Соловьева Д.В., Шохрин В.П., Вартамян С.Л., Дондуа А.Г., 2005. Чешуйчатый крохаль (*Mergus squamatus*) в бассейне реки Киевка: численность, биология и успехи дупляночного хозяйства // Научные исследования природного комплекса Лазовского заповедника. Труды Лазовского гос. прир. зап-ка. Вып. 3. Владивосток: Русский остров. С. 188–202.

Сурмач С.Г., 2000. Чешуйчатый крохаль *Mergus squamatus* // Красная Книга Российской Федерации. Животные. Т. 1 Режим доступа: <http://biodat.ru/db/rb/rb.php?src=1&vid=270>. Дата доступа: 06.02.2018.

Шубнев Б.К., 1976. Краткие сообщения о чешуйчатом крохале на р. Бикине // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. Рязань. С. 73–74.

Alisauskas R.T., Ankney C.D., 1992. The cost of egg-laying and its relationship to nutrient reserves in waterfowl // Ecology and management of breeding waterfowl. Batt B.D.J. (Eds). Minneapolis: University of Minnesota Press. P. 30–61.

Andersson M., Eriksson M.G., 1982. Nest parasitism in Goldeneyes *Bucephala clangula*: some evolutionary aspects // American Naturalist. V. 120. P. 1–16.

Corrigan R.M., Scrimgeour G.J., Paszkowski C., 2011. Nest boxes facilitate local-scale conservation of common goldeneye (*Bucephala clangula*) and bufflehead (*Bucephala albeola*) in Alberta, Canada // Avian Conservation and Ecology. V. 6. № 1. <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00435-060101>

Dugger B.D., Bollmann L.C., Fredrickson L.H., 1999. Response of female hooded mergansers to eggs of an interspecific brood parasite // Auk. V. 116. № 1. P. 269–273.

Yelsukov S.V., 1994. The scaly-sided merganser *Mergus squamatus* (Gould) in the Central Sikhote-Alin mountains, Far-East Russia // The Scaly-sided Merganser *Mergus squamatus* in Russia and China. Hughes B., Hunter J. (Eds). TWRG Special Publ. № 1. Slimbridge: Wildfowl and Wetlands Trust. P. 18–21.

General Motors Green. 2015. Режим доступа: http://www.generalmotors.green/product/public/us/en/GMGreen/resource_preservation.detail.html/content/Pages/news/us/en/gm_green/2015/0729-merganser.html. Дата доступа: 06.02.2018.

IUCN., 2016. Red List. Режим доступа: <http://www.iucnredlist.org/details/22680488/0>. Дата доступа: 24.01.2018.

Jones R.E., Leopold A.S., 1967. Nesting interference in a dense population of Wood Ducks // Journal of Wildlife Management. V. 31. P. 221–228.

Mallory M.L., Weatherhead P.J., 1990. Effects of nest parasitism and nest location on eggshell strength in waterfowl // Condor. № 92. P. 1031–1039.

Solovieva D., Shokhrin V., 2008. Egg size, weight and fresh egg density of the Scaly-sided Merganser *Mergus squa-*

- matus* in South Primorye, Russia // Wildfowl. V. 58. P. 106–111.
- Solovyeva D.V., Afanasiev V., Fox J.W., Shokhrin V., Fox A.D., 2012. Use of geolocators reveals previously unknown Chinese and Korean scaly-sided merganser wintering sites // Endangered Species Research. V. 17. P. 217–225.
- Solovyeva D.V., Vartanyan S.L., Vartanyan N. I-F., 2013. Artificial nest-sites for Scaly-sided Merganser *Mergus squamatus* (Gould, 1864) – a way to breeding habitat restoration // Amurian zoological journal. № 2. 201–207.
- Solovyeva D.V., Liu P., Antonov A.I., Averin A.A., Pronkevich V.V. et al., 2014. The population size and breeding range of the Scaly-sided Merganser *Mergus squamatus* // Bird Conservation International. V. 24. № 4. P. 393–405.
- Westerkov K., 1950. Methods for determining the age of game bird eggs // Journal of Wildlife Management. V. 54. P. 627–628.
- Zhao Z.J., Zhang X.L., Zhang S.H., Wu J.C., Liu P.Q. et al., 1994. The breeding biology and foraging ecology of the Scaly-sided Merganser *Mergus squamatus* in the Chang-bai Mountains. China // The Scaly-sided Merganser *Mergus squamatus* in Russia and China. Hughes B., Hunter J. (Eds). TWRG Special Publ. № 1. Slimbridge: Wildfowl and Wetlands Trust. P. 24–28.
- Zicus M.C., 1990. Nesting Biology of Hooded Mergansers Using Nest Boxes // Journal of Wildlife Management. V. 54. № 4. P. 637.

NESTING BIOLOGY OF THE SCALY-SIDED MERGANSER (*MERGUS SQUAMATUS*, MERGINI, ANATIDAE) IN PRIMORYE, RUSSIA

D. V. Solovyeva^{a,*} and S. L. Vartanyan^{b,**}

^aInstitute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Science, Magadan 685000, Russia
^bN.A. Shilo North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute, Far East Branch, Russian Academy of Science, Magadan 685000, Russia

*e-mail: diana_solovyova@mail.ru

**e-mail: sergey-vartanyan@mail.ru

The nesting biology of the Scaly-sided merganser (*Mergus squamatus*) was investigated over 17 years (2001–2017) both in artificial and natural nest sites in Primorye, Far East, Russia. Artificial nest sites of different constructions (boxes and tubes) were provided along fifteen breeding rivers. A total of 205 nests were recorded: 190 nests in artificial sites and 15 in natural cavities. The occupation rate of nest boxes (27.8%) was significantly higher than that of nest tubes (20.2%). Clutch size averaged 11.08 ± 0.05 ($N = 145$) eggs. Inter- and intraspecific nest parasitism was described, and the effect of parasitism on nest success evaluated. Advanced clutch onset during the study period was significant. Apparent nest success ($70.4 \pm 4.0\%$, a proportion of nests that produced at least one young) was independent of cavity type, with no significant difference noted between artificial and natural sites. The artificial nest program is an effective way to increase the productivity of this endangered species. A total of 1334 ducklings hatched in artificial nest sites during 2002–2017.

Keywords: Scaly-sided merganser, *Mergus squamatus*, Primorye, artificial nest, clutch size, nesting phenology, nest success, predators