

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт экономики, управления и природопользования
Кафедра охотничьего ресурсоведения и заповедного дела

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

 Савченко А.П.

«20»  2016 г.

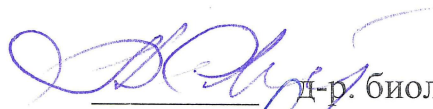
МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Питание и линька рябчика в подтаежных лесах Красноярского края

05.04.06 Экология и природопользование

05.04.06.04 Охрана природы

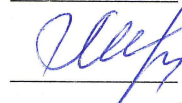
Руководитель



д-р. биол. наук, проф.

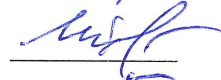
А.П. Савченко

Выпускник



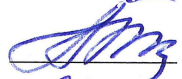
Е.С. Мерзлякова

Консультант



Н.А. Литвиненко

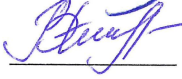
Рецензент



д-р. биол. наук, проф.

А.А. Баранов

Нормоконтролер



ст. преподаватель

В.Л. Темерова

Красноярск 2016

РЕФЕРАТ

Магистерская диссертации «**Питание и линька рябчика в подтаежных лесах Красноярского края**» содержит 74 страниц текстового документа, 38 иллюстраций, 2 таблицы и 108 литературных источников, из них 30 на иностранном языке.

Объект исследования - рябчик *Tetrastes bonasia* (L.).

Целью работы является изучение питания и линьки рябчика в подтаежных лесах Красноярского края.

Задачи исследования:

- изучить ход и характер линьки рябчика, выявить половозрастные различия;
- определить состав кормов, проследить сезонные и межгодовые изменения;
- установить влияние факторов внешней среды на кормовое поведение птиц;
- показать значение гастролитов в питании рябчика на рассматриваемой территории.

В результате проведенных исследований, изучен ход и характер линьки, выявлены половозрастные особенности интенсивности и сроков окончания смены оперения. Установлены сезонные и межгодовые колебания состава кормов, определены доли объектов спектра питания с учетом погодных условий. Проанализирована динамика массы гастролитов в зависимости от характера питания птиц и климатических условий среды.

Результаты исследований, будут использованы, как часть рекомендательных указаний для сотрудников служб контроля и использования объектов животного мира и рядовых охотников.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
1 Обзор литературы.....	6
1.1 Краткая физико-географическая характеристика района работ.....	6
1.2 Характеристика линьки рябчика.....	12
1.3 Питание, гастролиты и их значение в жизни птиц.....	15
2 Материал и методы исследования.....	20
2.1 Объем работ, время и место сбора материала.....	20
2.2 Определение пола и возраста птиц.....	20
2.3 Регистрация, оценка, анализ линьки.....	22
2.4 Определение состава кормов и массы гастролитов.....	23
3 Линька и питание в жизненном цикле рябчика.....	25
3.1 Региональные особенности линьки рябчиков Красноярского края...	25
3.2 Состав кормов, сезонные и межгодовые изменения.....	31
3.2.1 Сезонные изменения рациона.....	31
3.2.2 Межгодовые и географические колебания состава кормов.....	45
3.3 Влияние климатических факторов среды на кормовое поведение птиц.....	50
3.4 Гастролиты рябчика (сезонная динамика массы, связь с характером питания и погодными условиями).....	52
Выводы.....	57
Список использованных источников.....	58
Приложение А.....	68
Приложение Б.....	72

ВВЕДЕНИЕ

Рябчик - *Tetrastes bonasia* (L.) составляющие звено многих наземных экосистем и важный объект охоты. Тем не менее, использование этого вида ведется не рационально, в результате чего, возникла необходимость сохранения его ресурсного потенциала не только на территории нашего региона, но и по всему ареалу обитания, что не возможно без изучения сезонных явлений в жизненном цикле птиц.

В настоящий период, наиболее востребовано изучение биологии вида в связи со все более возрастающей антропогенной нагрузкой.

Одним из наиболее важных периодических явлений в жизненном цикле птиц выступает - линька. Поэтому смене оперения, как процессу, уделялось большое внимание еще в работах Н.А. Северцова (1856 г.), I. Hjorth (1910 г.), Г.П. Дементьева (1940 г.). Тщательный анализ линьки проведен в исследованиях В.Ф. Ларионова (1935 г.) и А.А. Войткевича (1934, 1937, 1940, 1962 гг.).

Тем не менее, линька тетеревиных птиц, несмотря на серию разноплановых работ [34,37,49,51,52,61,62,64,65,77], до сих пор изучена не достаточно.

Практически все исследователи рассматривали отдельные типы линек или их стадий. К тому же многие работы были построены на данных, полученных по наблюдениям за птицами, содержащимися в неволе, и не рассматривали корреляционных зависимостей линьки с другими сторонами жизни птиц и внешними параметрами среды. Видимо поэтому самой не изученной, на данный момент, остается линька рябчика, хуже всего переносящего содержание в неволе.

Не менее важным является изучение питания птиц данного региона, что имеет большое практическое и теоретическое значение, так как установление пищевых связей птиц является во многих случаях определяющим для их практического использования.

Одной из особенностей питания рябчика является резкая смена состава кормов по сезонам года. Изучение этого процесса в широком масштабе и уста-

новление рациона этого охотничьего вида для каждого конкретного месяца, необходимо при организации рационального использования его ресурсов, что не возможно без знаний особенностей их биологии и экологии.

Помимо этого для рябчика характерно постоянное или временное присутствие в мускульном желудке гастролитов, участвующих в пищеварении. Их наличие и доступность оказывает непосредственное влияние на распределение и плотность рассматриваемого вида, что свидетельствует о необходимости накопления таких данных для поддержания численности популяций этого вида на стабильном уровне.

Целью работы является изучение питания и линьки рябчика в подтаежных лесах Красноярского края.

Задачи исследования состояли в следующем:

- изучить ход и характер линьки рябчика, выявить половозрастные различия;
- определить состав кормов, проследить сезонные и межгодовые изменения;
- установить влияние факторов внешней среды на кормовое поведение птиц;
- показать значение гастролитов в питании рябчика на рассматриваемой территории.

Для достижения поставленной цели и задач использовались многолетние полевые данные, обработка и анализ которых велись по общепринятым методам изучения биологии и экологии птиц.

1 Обзор литературы

1.1 Краткая физико-географическая характеристика района работ

Рельеф территории учитывается как фактор распределения растений и важный параметр местообитаний тетеревиных птиц. Наличие многочисленных возвышенностей и водотоков создает, в целом, благоприятные для рассматриваемых видов условия [15].

В общем, рельеф исследуемой территории характеризуется значительной неоднородностью и своеобразием [63].

По физико-географическому районированию районы работ расположены в пределах трех природных регионов: Западно-Сибирской равнины, Средне-Сибирского плоскогорья и Алтае-Саянской горной страны [3].

На территории работ исследования Западно-Сибирская равнина представлена: Сым-Дубчесскими возвышенными равнинами со среднетаежными мелколиственными, светлохвойными и темнохвойными лесами; Кас-Сымскими равнинами со среднетаежными светлохвойными и темнохвойными лесами; Касс-Кетскими равнинами с южно-таежными светлохвойными и темнохвойными лесами; Кеть-Чулымскими возвышенными равнинами с южнотаежными мелколиственными и темнохвойными лесами; Среднеенисейскими высокими равнинами с южнотаежными светлохвойными и темнохвойными лесами и Кеть-Енисейскими высокими равнинами с лесостепями, степями и подтаежными мелколиственными и светлохвойными лесами.

Характер рельефа отражается и на характере почв. Рельеф южной тайги, рассматриваемой территории, возник в результате аккумулятивной деятельности вод и последующей эрозии. Значительные площади сложены зандровыми песками, суглинками и имеют плоско-холмистый или полого-увалистый рельеф [31].

Бассейны р. Сым, Сочур, Большой и Малый Кас представляют собой равнину, расчлененную реками на ряд междуречий и лежащую целиком за преде-

лами оледенений [32]. Подзолистые почвы здесь заменяются дерново-подзолистыми [27].

В подзоне южной тайги развиты дерново-подзолистые и заболоченные почвы [23].

На водоразделах западной, восточной и южной части равнина (бассейн р. Кеть, Кемь и частично Чулым) сложена четвертичными покровными суглинками, а на востоке, в бассейне р. Кемь, широко распространены континентальные песчано-глинистые отложения палеогена [32]. В верховьях рек Мендель, Большая и Малая Кеть выходят на поверхность верхнемеловые, светло-серые пески и разноцветные глины с прослоями конгломератов. Всюду развит песчано-глинистый аллювий [31].

Климат территории резко континентальный. За год здесь выпадает 450-500 мм осадков, фактическое суммарное испарение составляет 375-400 мм. На равнине отсутствуют вечномерзлые грунты, и имеется достаточно развитая речная сеть, дренирующая территорию подзоны [55].

Вегетационный период составляет 140 дней, средние температуры июля 17-18°C. Осень обычно теплая, но иногда дождливая и холодная или очень теплая и сухая. Начинается заморозками в первой декаде сентября. В октябре устанавливается зимний антициклон, в ноябре господствуют погода зимнего типа. Устойчивый снежный покров появляется 25-27 октября. Первый снег отмечается иногда в третьей декаде сентября, а иногда и раньше. Понижение температуры от октября к ноябрю составляет около 11°. Находясь под воздействием западного отрога сибирского антициклона, подзоны южной тайги и подтайги характеризуются преобладанием юго-западных и южных ветров зимой; скорость ветра незначительна. Средняя температура января - 22° С. Нарушение такой погоды происходит при вторжении циклонов, но они никогда не вызывают оттепелей. Осадки зимнего периода составляют около 20% годовых и связаны чаще с западными, юго- и северо-западными потоками воздуха [32]. Высота снежного покрова достигает 90-100 см.

Растительность характеризуется широким спектром лесов, здесь наблюдается набор переходов от темнохвойных до мелколиственных со значительным участием различных сосновых насаждений. Темнохвойные леса и их производные занимают наиболее дренированные территории - склоны речных долин, прирусловые валы и возвышенности на водоразделах. Древесный ярус в коренных массивах темнохвойной тайги представлен кедром, пихтой, реже елью. В северных подзонах для этих лесов характерны разреженный древостой, очень слабое развитие подлеска и травяного яруса (чаще всего таежное мелко-травье). На почве - густой покров из зеленых мхов и лишайников. По мере продвижения на юг густота древесного яруса увеличивается. В наиболее осветленных участках южнотаежных лесов появляется мощное высокотравье, замещаемое разнотравными смешанными и мелколиственными (преимущественно осиново-березовыми) насаждениями на участках темнохвойного леса, измененных пожарами, сплошными и выборочными рубками, повреждениями сибирского шелкопряда и пихтового усача.

В пределах огромных водораздельных пространств р. Сым, Кас, Кеть и Сочур широко представлены сосняки, которые обычно приурочены к песчаным отложениям надпойменных террас в долинах крупных рек. Чаще всего встречаются сосняки-ягельники и брусничники [55].

В бассейнах р. Сым, Сочур, Большой и Малый Кас происходит смена сильно заболоченных среднетаежных лесов верхнего течения р. Сым и Дубчес мало заболоченными лесами с густым травянистым покровом (урманами) [27].

Подзона южной тайги покрыта темнохвойными отравяненными лесами, отличающимися высотой древостоя и быстрой возобновляемостью. Довольно много сфагновых болот рямового типа. Основу травяного покрова лугов составляют овсяница, тимофеевка, ежа, пырей, полевица, щучка, поповник, тысячелистник, тмин, лютик, хвощ, клевер и др.

По долинам рек встречаются заболоченные ельники, по днищам логов - осоково-кочковатые и сфагновые болота. Большую площадь в округе занимают березовые и осиново-березовые леса на серых лесных почвах с травянистым по-

кровом из лугово-лесных форм, среди которых преобладают овсяница луговая, лисохвост луговой, полевица белая, вейник лесной, вейник шилоцветный, хвощ луговой, мышиный горошек, чина луговая, колокольчик скученный, козлобородник восточный, медуница мягкопушистая, василек скабиозолистный, клевер луговой, клевер пятилистный, герань мелкоцветная, лютик многоцветный, лабазник обыкновенный и др. [23].

В подлеске обычны черная и красная смородина, шиповник, таволга иволистная, молодой подрост ели, сосны, березы, осины. На свежих гаях, на почвах с мощным слоем перегноя встречаются густые заросли кипрея [55].

Средне-Сибирское плоскогорье занимает основную территорию края, простираясь к югу до гор Восточного Саяна. В пределах районов исследования представлено Заангарским платом со среднетаежными мелколиственными и светлохвойными лесами, Приангарским платом с южнотаежными мелколиственными и светлохвойными лесами, Канско-Рыбинской котловиной с лесостепями, степями и подтаежными мелколиственными и светлохвойными лесами и северной и южной частями Енисейского кряжа, с горнотаежными мелколиственными, и так же со светлохвойными и темнохвойными лесами [3], в пределах которого и расположены основные районы работ в данной зоне. Протяженность этого кряжа составляет 900 км, среднее высоты колеблются от 800 до 900 м [30]. Слагают его песчаники, известняки, кристаллические сланцы, гнейсы, граниты [33]. В общем, кряж характеризуется низкогорным рельефом - сочетанием невысоких гряд и хребтов, разделенных речными долинами [67]. К долине Енисея кряж обрывается уступами, и его отроги местами переходят на другую сторону реки, образуя пороги Казачинский и Осиновский [33].

Почвенный покров маломощный и хрящеватый. На большей части преобладают горно - таежные кислые неоподзоленные почвы, по долинам рек - дерново - подзолистые на рыхлых отложениях [24].

Средняя годовая температура отрицательная (-1,7 С), сумма температур выше 10° составляет 1500-1600°, годовая сумма осадков в среднем 500 мм, на западных склонах, в связи с ориентированием Енисейского кряжа поперек пу-

ти движения воздушных масс, поступающих с запада, до 800 мм в год [30]. Зимой наблюдаются температурные инверсии: в горах теплее, чем в котловинах [67].

Темнохвойные леса представлены елью и пихтой с примесью сосны сибирской, располагаются они на западных склонах и заходят на восточные лишь по долинам. Ельники занимают нижние части склонов долин и высокие террасы. На восточных более сухих склонах наиболее распространены лиственничные и лиственнично-сосновые леса. Среди лиственничников различаются багульниковые, брусничниковые, моховые, разнотравные, прибрежные. Багульниковые занимают нижний ярус каменистых склонов. Брусничные преобладают на водоразделах дренированных склонах, имеют двухъярусное строение (второй ярус образует ель, береза, сосна сибирская). Зеленомошные занимают невысокие (420-500 м) водоразделы с выходами известняков. Разнотравные расположены на верхних и средних частях склонов. Прибрежные лиственничники занимают не большие площади в долинах и имеют двухъярусное строение (в нижнем ярусе - береза, ель, осина и сибирская сосна) [38].

Большие массивы березовых лесов развиты по юго-восточным окраинам [67].

Алтае-Саянская горная система, расположена в южной части Красноярского края и включает в себя Минусинские котловины, с лесостепями, степями и подтаежными мелколиственными и светлохвойными лесами и Восточный и Западный Саян, с горнотаежными мелколиственными, светлохвойными и темнохвойными лесами, субальпийскими лугами и горными тундрами [3]. Восточный Саян - самая высокая горная система края, протянувшиеся более чем на 1000 км (начинающуюся на левом берегу Енисея, выше Красноярска, близ устья Маны, и тянущуюся на юго-восток до горной системы Забайкалья), где выделены низкогорья и предгорья, отнесенные к подтаежному поясу гор, обрамляющему Канско-Рыбинскую лесостепную равнину, и небольшим участком Балахтинской подтаежной подзоны на востоке Минусинской котловины. Недостаточная влагообеспеченность нижних поясов гор является причиной гос-

подства здесь подтаежного лиственнично-соснового пояса и соответствующих ему типов леса. Западный Саян - сильно расчлененный горный массив, тянувшийся широкой полосой длиной 650 км в северо-восточном направлении от истоков Абакана до верховьев реки Кизир, где соединяется с Восточным Саяном. От района стыка Восточных и Западных Саян тянется цепь гор, состоящая из массивов Канское и Манское белогорья.

Климат характеризуется континентальностью, убывающей по мере увеличения абсолютных высот. Средняя годовая температура отрицательная (-1,2-1,0°C), сумма температур выше 10°C составляет 1500°, сумма годовых осадков 500-700 мм.

Из растительности широко распространены сосняки разнотравные на дерново-подзолистых, слабоподзолистых и скрытоподзолистых щебневато-суглинистых почвах, лиственничники крупнотравные (в значительной степени вырубленные) на серых лесных щебнистых и горных дерново-лесных почвах, осиново-березовые леса восстановительной серии.

Для низкогорного таежного пояса характерны горно-таежные темнохвойные леса: кедровники зеленомошные верхних и нижних частей широких склонов на слабо подзолистой и торфяно-подзолистой почвах и кедровники крупнотравные на дерново-перегнойной почвах; пихтовые зеленомошные леса в каменистых долинах рек и затененных склонах на дерново-перегнойных почвах. Значительные площади занимают сосняки зеленомошные на дерново-скрытоподзолистых почвах [5].

Животный мир района работ в пределах всех рассматриваемых зон представлен в основном сибирской таежной фауной. В распространении животных большое значение имеет Енисей, являющейся естественной границей, которую не переходят многие звери, редко перелетают некоторые птицы [35]. Из класса млекопитающие (*Mammalia*) обитают представители семейств: волчьи *Canidae* - волк *Canis lupus* L., лисица *Vulpes vulpes* L.; медведей *Ursidae* - бурый медведь *Ursus arctos* L.; кошачьи *Felidae* - рысь *Felix lynx* L.; куны *Mustelidae* - соболь *Martes zibellina* L., росомаха *Gulo gulo* L., барсук *Meles meles* L.; зайцевые

Leporidae - заяц-беляк *Lepus timidus* L., заяц-русак *Lepus europaeus* Pall.; бобровые *Castoridae* - бобр восточноевропейский *Castor fiber* Mats.; беличьи *Sciuridae* - белка *Sciurus vulgaris* L.; свиньи *Suidae* - кабан *Sus scrofa* L.; олени *Cervidae* - сибирская косуля *Capreolus pygargus* Pall., лось *Alces alces* L.; марал *Cervus elaphus* Sev. [54]. Орнитологическая фауна представлена в основном отрядами гусеобразные *Anseriformes*; соколообразные *Falconiformes*; курообразные *Galliformes*; журавлеобразные *Gruiformes*; ржанкообразные *Charadriiformes*; голубеобразные *Columbiformes*; кукушкообразные *Cuculiformes*; совообразные *Strigiformes*; дятлообразные *Piciformes*; воробьинообразные *Passeriformes* [56,57].

1.2 Характеристика линьки рябчика

Последовательность смены нарядов рябчика: эмбриональный (пуховой, натальный) - птенцовый (ювенальный) - первый дефинитивный - первый летний - второй дефинитивный (окончательный) - второй летний и т. д. [49,64].

Первый наряд целиком пуховой, только на крыльях в первые сутки появляются кисточки четырех первостепенных маховых перьев (ПМП) и десяти второстепенных маховых перьев (ВМП).

Линька подразделяется на послегнездовую (ювенальную) и годовую (дефинитивную). Первой линькой является послегнездовая, которой предшествует замена зародышевого пуха первым контурным (ювенальным) оперением. С.И. Снигиревский [64,65] разделяет эту линьку на постнатальную и постювенальную.

В процессе первой - постнатальной линьки сначала развиваются маховые перья (за исключением трех наружных), далее появляются перья на спине и боках, затем на брюшке и потом уже на голове и шее. В первый этап этой линьки вырастают перья хохолка, а на самом последнем три ПМП. Постювенальная линька начинается заменой маховых перьев на 16-й или 17-й день жизни. Смена этих перьев типичная для тетеревиных птиц. Почти одновременно с началом

смены ювенальных маховых перьев дефинитивными, начинают расти второе, а затем первое ПМП первой генерации.

В целом, в результате послегнездовой линьки контурные перья, развившиеся у молодых птиц, заменяются перьями взрослой птицы: от ювенального оперения сохраняются лишь 2-3 дистальных (самых наружных) первостепенных маховых. Хотя окраска некоторых перьев тела и хвоста может напоминать ювенальный рисунок [28,64]. Во время такой линьки, наряду с возрастными, выявляются также и половые различия в перьевом покрове [74,85,89,95,102].

Одной из особенностей послегнездовой линьки рябчика является и то, что у птенцов очень рано, по сравнению с ростом контурных перьев на теле, начинают разворачиваться маховые и их кроющие, и птенцы в возрасте около недели способны перепархивать и взлетать на низкие ветви деревьев. Тем самым, эта экологическая специфика уменьшает гибель птенцов от хищников [28].

Второй этап постнатальной линьки - замена перьями пуха головы и шеи и замена пуха брюшной стороны ювенальными пуховыми перьями, когда оперено остальное тело. Более поздние оперение головы и шеи связано, видимо, с особенностями физиологии перьевых фолликулов этих участков кожи и может быть сопоставимо с явлением дополнительной частичной линьки этих же участков у взрослых птиц. У самцов черный цвет на горле появляется сначала полоской на самой середине подбородка, затем двумя полосами по краям горла. Вслед за этой «трехполосной» стадией сменяются и остальные перья горлового пятна.

Эта линька протекает довольно быстро и без перерыва переходит в постювенальную, которая образует осенний наряд и делится на две фазы. В первой происходит линька главным образом верхней части тела, во второй преимущественно нижней. Некоторые перья, сменившиеся в первой фазе, напоминают по рисунку ювенальные, во второй раскраска перьев ближе к взрослой [64].

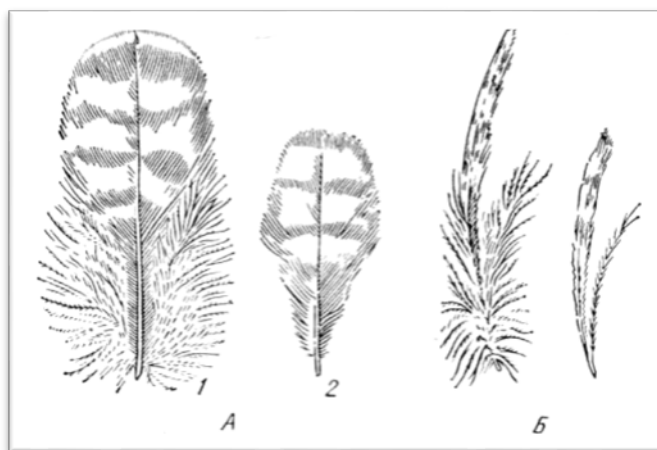
Окончательный взрослый наряд одевается следующим летом во время годовой полной (дефинитивной) линьки, распространяющейся на весь перьевой

покров. Вовремя этой линьки заменяются не только старые перья (прошлогодние) и выросшие в период летней линьки, но и происходит рост пера в изреженных частях птерилий. Начинается годовая линька в конце мая - начале июня с замены десятого ПМП, затем после смены трех-четырех маховых, происходит сбрасывание рулевых. В это время линяет и мелкое оперение. Растягивается эта линька на длительный срок [19,49,64].

Линька взрослых птиц идет по схожей схеме, только у самцов летняя линька под конец смешивается с осенней и переходит в нее, у самок же она достаточно четко отделена от осенней периодом насиживания и вождения птенцов, когда линька практически прекращается. Горловое пятно у самцов линяет сравнительно поздно, в конце августа, предварительно часть черных перьев в нижней части заменяется на летние, пестро окрашенные (бурые с белой вершиной). Затем эта область линяет, как и у молодых птиц (трехполосная стадия), но выпадающие перья заменяются новыми не сразу и во время линьки на горле появляются участки голой кожи [49].

В целом, все виды р. *Tetrastes* имеют один основной (окончательный) наряд, который приобретает осенью после полной линьки. Он не претерпевает никаких изменений с осени до весны, и только летом имеется частичная летняя линька, при которой происходит разреживание плотного зимнего оперения, уменьшение его термоизолирующих свойств и ограниченная смена некоторых перьев основного наряда перьями летнего [49]. По размерам летние перья значительно меньше перьев основного наряда, по окраске напоминают ювенальные перья, а дополнительный стержень или отсутствует или же уменьшен в размерах [64,65,90,97] (рис. 1).

В основном этой линькой затрагиваются голова, шея, зоб, верхняя часть груди и верхняя часть спины. Линяют также отдельные перья на боках и спине до надхвостья включительно. Объем этой линьки зависит, прежде всего, от климатических условий. Чем севернее обитает каждая конкретная популяция, тем меньше у нее проявляется летняя линька [49,64,65].



А - вид спереди: 1 - зимнее перо, 2- летнее; Б - те же перья, вид сбоку

Рисунок 1 - Перья с одного участка кожи [36]

Линька рулевых и маховых перьев имеет свои отличительные особенности. Первостепенные маховые сменяются центробежно - от последнего (10 ПМП) к первому (1 ПМП), и второстепенные - от 13-го внутрь, 11-е и 12-е второстепенные маховые линяют позднее, сначала 12-е, затем 11-е [28,64]. Последними отрастают 1 и 2 ПМП, которые, у молодых птиц могут не сменятся в первую осень и сохраняться до следующей полной линьки [49].

Рулевые перья сменяются центрипетально (центростремительно) т.е. от наружных к внутренним [21,34,64].

1.3 Питание, гастролиты и их значение в жизни птиц

Рябчик преимущественно растительноядный вид, который в теплое время года собирает корм в нижнем ярусе леса, а зимой находит на деревьях и кустарниках [36]. Процент животных кормов особенно высок у птенцов с первых дней жизни и до возраста 0,5-2 месяца, после чего быстро снижается до уровня, характерного для взрослых птиц [49], у которых эти корма являются дополнительными [42]. Через полторы-две недели в рацион птенцов добавляются мелкие семена трав и свежая зелень, хотя основу питания по-прежнему составляют

беспозвоночные [49]. Ягодами молодые птицы начинают питаться по мере их созревания [7].

Основная характерная черта питания рябчика - сезонность и взаимозаменяемость компонентов рациона, что позволяет этому виду вести оседлый образ жизни [4,28,70].

Зимний период. Единственным компонентом питания в этот сезон является зимний корм (почки, сережки, концевые части побегов деревьев), в основном представленный видами из рр. *Betula*, *Salix*, *Populus* [49].

Переход на зимние корма вызывается внутренней потребностью птиц в калорийной пище (которая в данный период представлена веточным кормом) и связан с понижением температуры воздуха ниже 0°C и с удлинением бескормового периода суток - ночи [14,47].

Весенний период. Зимний корм продолжает использоваться птицами до окончательного установления положительных температур и массового начала вегетации [49]. Это сезон комбинированного питания, часть корма поедается с деревьев, часть добывается на земле [70]. Основные кормовые объекты весной - перезимовавшие семена, стебли, листья травянистой и древесно-кустарниковой растительности, ягоды [7], стебли и листья начавших вегетировать растений. Ближе к лету в рацион птиц включаются цветочные почки и завязи, различные беспозвоночные [49].

Летний период. Особенность летнего рациона - заметная доля беспозвоночных: насекомых кл. *Insecta*, пауков отр. *Aranei* и моллюсков тип. *Mollusca*, в основном слизней - р. *Arion* и исключительное разнообразие кормов. Примечательно отсутствие видоспецифичности летнего питания тетеревиных птиц (сем. *Tetraonidae*): одни и те же корма используются различными видами в равной степени [46,49].

Позднее лето - ранняя осень. В этот период в рационе преобладают различные ягоды, от урожая которых, часть авторов считает, что зависит физиологическое состояние птиц перед зимовкой [70]. Использование ягодных кормов продолжается до установления отрицательных температур.

Позднеосенний период. При нарастании отрицательных температур ягоды постепенно выпадают из питания, заменяясь зимними кормами. Замерзшие ягоды почти перестают использоваться, но в случае теплой осени доля ягод в ежедневных рационах остается заметной до наступления зимы, хотя и сильно снижается.

Характеризуя питание рябчика в целом можно отметить следующие его особенности:

1) резко выражена смена объектов питания по сезонам, причем между летним и зимним рационом имеются принципиальные различия;

2) в качестве основного зимнего корма используется древесный корм, малопитательный, грубый, но имеющийся в изобилии и содержащий меньше влаги [49].

Такие резкие колебания характера питания, сопровождаются специфическими сезонными адаптивными изменениями физиологических и биохимических реакций [48].

Большое значение в пищеварении птиц, связанное с механическим размельчением грубых растительных кормов, имеют твердые частицы - гастролиты, постоянно или временно присутствующие в мускульном желудке [26,29,71]. Птицы обычно заглатывают их поздно осенью на галечных косах, гравийных лесовозных дорогах, берегах лесных ручьев и речек, отмелях, песчаных карьерах, обрывах террас, звериных тропах и проселочных дорогах [21,42,47,49,53,61]. Минеральный состав их разнообразен: кварц, полевой шпат, кальцит, риолиты [9].

Птицы могут пополнять запасы гастролитов не только в бесснежный сезон, густая сеть дорог, образующаяся при современном ведении лесного хозяйства, предоставляет неограниченные возможности для сбора гальки и в зимний период [58].

Общая закономерность варьирования массы гастролитов заключается в том, что минимальна она летом, когда в рационе преобладают животные и ягодные корма, косточки которых могут выполнять роль гастролитов, быстро

она увеличивается осенью, достигая максимума в ноябре, с переходом птиц на более грубые древесно-веточные корма; затем снижается и вновь увеличивается весной [47].

Наличие и доступность гастролитов оказывает непосредственное влияние на распределение и плотность рассматриваемого вида. Установлена фактически линейная зависимость между массой гастролитов и плотностью населения рябчика ($r = 0,74$).

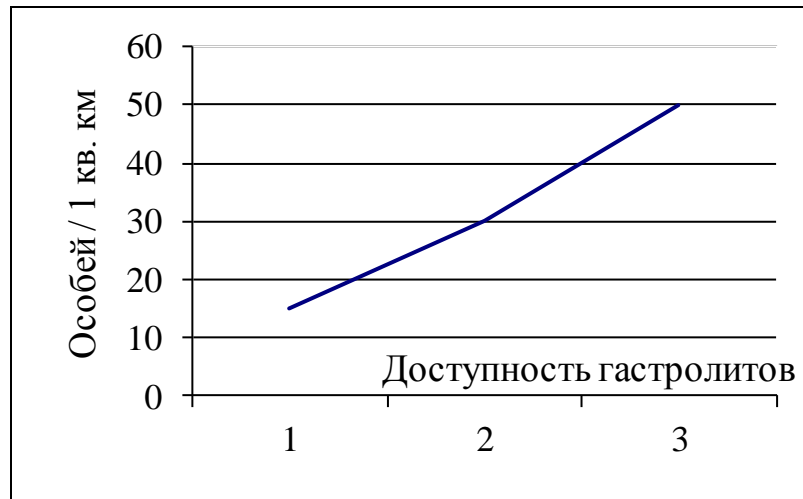
При сравнении птиц, обитающих в одних типах леса, наиболее высокое обилие вида (53 особи / км², бассейн Кеми) отмечено в местах наличия и доступности гастролитов. Масса гастролитов в желудках добытых здесь птиц составила $3,73 \pm 0,34$ гр.

Практически везде выявлены более высокие плотностные показатели у ручьев с каменистым дном, вблизи обрывов с каменистыми обнажениями и даже около гравийных дорог, зачастую в непосредственной близости от населенных пунктов.

Отсутствие камешков может выступать в роли одного из лимитирующих факторов. В противном случае оказывается трудно объяснимым более низкое обилие рябчика в сплошной тайге водоразделов и даже поймах целого ряда сильно меандрирующих рек, в местах, несравненно более удаленных и менее посещаемых людьми.

Так, низкая плотность населения птиц - 13 особей / 1 км² отмечена в сплошных темнохвойных заболоченных участках леса, где камешков не было либо они встречались крайне редко и могли заменяться косточками ягод черемухи. Средняя масса гастролитов у добытых здесь птиц составила $0,42 \pm 0,02$ гр.

Значительно выше - 30 особей / 1 км² плотность рябчика была в елово-березовых лесах с участками обнаженной почвы, где птицы, вероятно, отыскивали гастролиты: их масса равнялась $1,53 \pm 0,32$ г (рис. 2) [59].



1 - нет, либо гастролиты встречаются крайне редко, 2 - встречаются ограниченно,
3 - повсеместно, доступны

Рисунок 2 - Доступность гастролитов и плотность населения рябчика

В отличие от тетерева и глухаря, рябчики не совершают дальних перемещений [20, 49, 53], что также ограничивает возможность поиска и сбора гастролитов [59].

2 Материал и методы исследования

2.1 Объем работ, время и место сбора материала

Работы проводились на территории Красноярского края в Большемуртинском и Туруханском районах (летне-осенний сезон 2013-2015 гг.).

Для сравнения полученных данных использован материал сотрудников кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела ИЭУиП, собранный в 2010-2013 гг.

Сбор и дальнейшая обработка материала проводилась под руководством сотрудников кафедры ОРиЗД ИЭУиП – Савченко А.П., Литвиненко Н.А. и Савченко И.А., с использованием авторских методик регистрации и анализа линьки и питания тетеревиных птиц.

Число обследованных птиц 836 экземпляров.

Показатели среднесуточных температур и количества осадков проанализированы по данным метеостанций (<http://rp5.ru>).

Для статистической обработки данных использован пакет программ «Statistica 7.0».

2.2 Определение пола и возраста птиц

Пол птиц определялся по цвету оперения горла: у самца на горле есть черное пятно, у самки горло светлое или с черными пестринами (рис. 3).

Возраст *Tetrastes bonasia* (L.) устанавливали по окраски второго махового пера, внешнее опахало которого имеет четкий поперечный рисунок, состоящий из светлых полос [18].

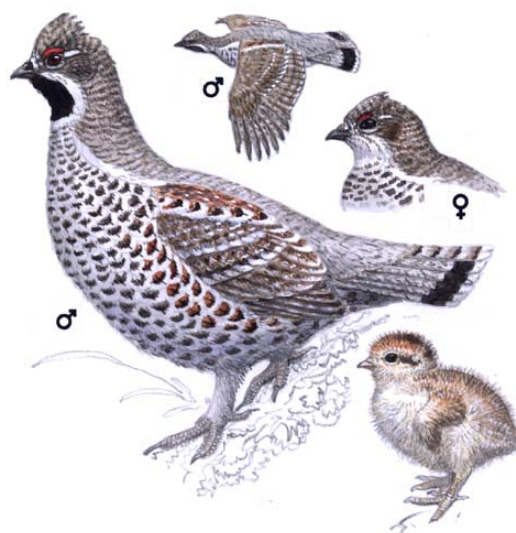


Рисунок 3 - Изменчивость окраски горлового пятна

У взрослых птиц это внешнее часть опахала имеет от 4 до 7 поперечных полосок, либо вся эта часть опахала белая (рис. 4).

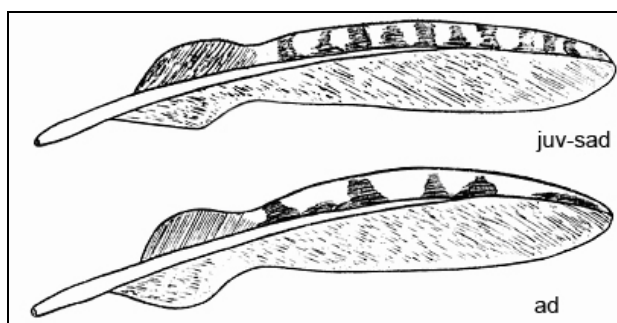


Рисунок 4 - Возрастная изменчивость в окраске второго махового пера молодых (juv-sad) и взрослых (ad) рябчиков (по А.А. Гайдару [18])

У молодых кончики 1-го и 2-го маховых заостренные, у старых - закругленные, как остальные (рис. 5).

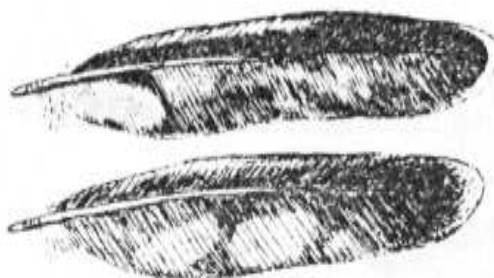


Рисунок 5 - 1-е первостепенное маховое, верху - взрослой особи, внизу - молодой (по Г.В. Кельбергу [28])

2.3 Регистрация, оценка и анализ линьки

Линька наиболее сложное для регистрации и количественного анализа явление вследствие того, что включает в себя много отдельных процессов, которые невозможно суммировать без ущерба для полноты картины [13, 22].

Ее изучение осложнено еще и тем, что, не смотря на значительное количество капитальных исследований, посвященных, как процессу смены оперения в целом [18, 19, 40, 72], так и применению количественных методов описания линьки [44, 45, 78, 79, 88, 91, 92, 93, 99, 101, 103], до сих пор нет единых методик ее измерения, анализа, статистической обработки. В первую очередь это связано с различным характером протекания линьки у разных видов, даже в пределах одного семейства, а иногда и вида.

Различаются и способы нумерация маховых и рулевых перьев, часть авторов маховые перья делят на первостепенные - ПМП и второстепенные - ВТМ [8, 19], а часть выделяют еще и третьестепенные маховые перья - ТМП [11, 12, 13, 45].

Регистрация линьки. Стадии линьки (развития пера) взяты из Н.В. Виноградова, В.Р. Дольник, В.Д. Ефремов и др. [13], с изменениями:

- 1 стадия - все перо в чехле (трубочка);
 - 2 стадия - кисточка (часть пера в чехле, а часть раскрылась) менее 1/3 полной длины пера;
 - 3 стадия - более 1/3 и менее 2/3;
 - 4 стадия - от 2/3 до полной длины;
 - 5 стадия - новое, полностью освободившееся от чехла перо
- Старое или выпавшее перо обозначается цифрой 0.

Оценка и анализ линьки. Дальнейшая регистрация линьки проводилась по методике, разработанной Н.А. Литвиненко, И.А. Савченко [59, 75]. По этому методу просматривались 13 отделов тела (птерилий): крылья, хвост, голова (сверху и с боку), верх шеи, низ шеи, горло, грудь, зоб, брюхо, спина, надхвостье, подхвостье, бока тела.

Каждая стадия линьки оценивалась в % (процент развития - площадь, занятая перьями в каждой конкретной стадии, общая площадь взята за 100%), в пределах одного отдела тела.

Нумерация маховых перьев проводилась сквозным порядком от дистального, наружного края крыла к проксимальному (рис. 6). Этот способ наиболее удобен и снижает возможность ошибки [13, 19]. Рулевые перья нумеровались, так же сквозным порядком от одного края к другому.

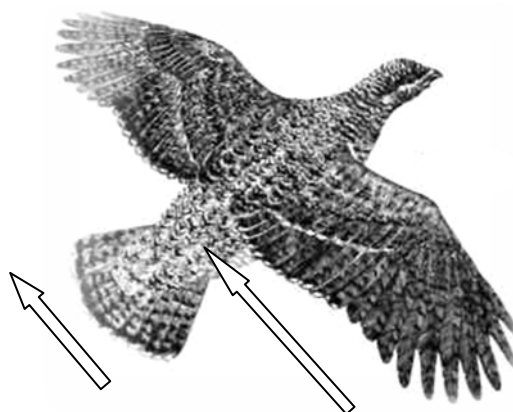


Рисунок 6 - Порядок нумерации маховых и рулевых перьев

Для упрощения некоторых длинных терминов, нами были использованы следующие сокращения:

- ПМП, *ramiges primariae* (первостепенные маховые перья)
- ВМП, *ramiges secundariae* (второстепенные маховые перья)
- РП, *rectrices* (рулевые перья)

Латинские названия даны по А.А. Войткевичу [19].

2.4 Определение состава кормов и массы гастролитов

Видовой состав кормовых объектов рябчика, определялся по содержанию зобов. Кормовые объекты, находящиеся в желудках птиц не учитывались, так как по ним невозможно установить действительную роль отдельных кормов в питание птиц, вследствие того, что в желудках остаются в основном твердые

частицы пищи: семена, более или менее размятые побеги древесно-кустарниковой растительности, остальные корма быстро растираются и не поддаются определению [61].

Количественное соотношение кормов определялось в % от общего объема зоба, взятого за 100 %. При этом, указывалась какая именно часть растения была съедена (листья, цветы, верхушечные побеги, плоды и др.) и жизненная стадия объектов животного происхождения (личинка, имаго - взрослая особь).

Дальнейший анализ питания рябчика проводили по сгруппированному методу, при котором доля растительных кормов определялась соотношением различных частей потребляемых растений, разделенных на 6 групп [72]:

- 1 - листья, стебли, цветы травянистых растений;
- 2 - плоды, семена травянистых растений;
- 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности;
- 4 - семена, хвоя сем. Сосновые;
- 5 - ягоды;
- 6 - зимние корма (сережки, побеги древесной растительности).

Для определения массы гастролитов обрабатывалось содержимое мускульных желудков птиц. Путем промываний гастролиты отделялись от содержимого желудков, после чего высушивались и взвешивались [59].

Достоверность данных, полученных в результате анализа линьки и питания исследуемых объектов, устанавливалась графическим способом, а так же с помощью критерия Фишера (F-распределение) и корреляционного анализа (r), проведенного с помощью программы Statistica 7.0.

Помощь в определении видового состава растительных и животных кормов оказали сотрудники кафедры водных и наземных экосистем СФУ доктор биологических наук, доцент Н.В. Степанов, кандидат биологических наук, доцент В.К. Дмитриенко, кандидат биологических наук, доцент И.П. Филиппова, инженер кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела Н.А. Литвиненко.

3 Линька и питание в жизненном цикле рябчика

3.1 Региональные особенности линьки рябчика Красноярского края

В результате исследований рябчиков *Tetrastes bonasia* (L.) (n=398), добытых в летне-осенний период, прослежен ход линьки взрослых и молодых птиц, установлены сроки ее завершения, выявлены половозрастные различия.

Осенняя линька птерилий туловища. В августе у всех половозрастных групп идет интенсивная смена оперения, наблюдаются все стадии линьки, доля 5 - заключительной стадии линьки выше у взрослых самцов (рис. 7).

Так, у этой половозрастной группы, хоть и отмечены все стадии смены пера, но процент 5 стадии в третьей декаде августа уже достигает значения 47,8 %.

Доля остальных стадий, в течение месяца, напротив, сокращается вдвое, исключение составляет только 4 стадия, (предшествующая 5 ст.), значение которой уменьшилось незначительно (с 25,0 до 23,3 %).

Молодые самцы, как первого (juv), так и второго года жизни (sad) так же имеют все стадии линьки, с большим процентом развития. Заключительная стадия начинает незначительно преобладать лишь к концу месяца и то, только у сеголетков (sad) - 31,6 %. Доля остальных стадий у этой группы птиц немного снижается, за исключением 0 стадии (перо выпало или старое), процент которой уменьшается в 2,5 раза и 4 стадии, значение которой немного возрастает.

У птиц, появившихся в этом году (juv), процент развития 5 стадии даже в середине августа остается минимальным - 4,8 %, и к концу месяца увеличивается всего до 14,7 %. Преобладающее значение имеет 0 стадия (32,0 %), к концу месяца ее доля снижается до 22,1 %, что соответствует значению 4 стадия - 25,0 %, процент развития которой к этому периоду немного возрастает.

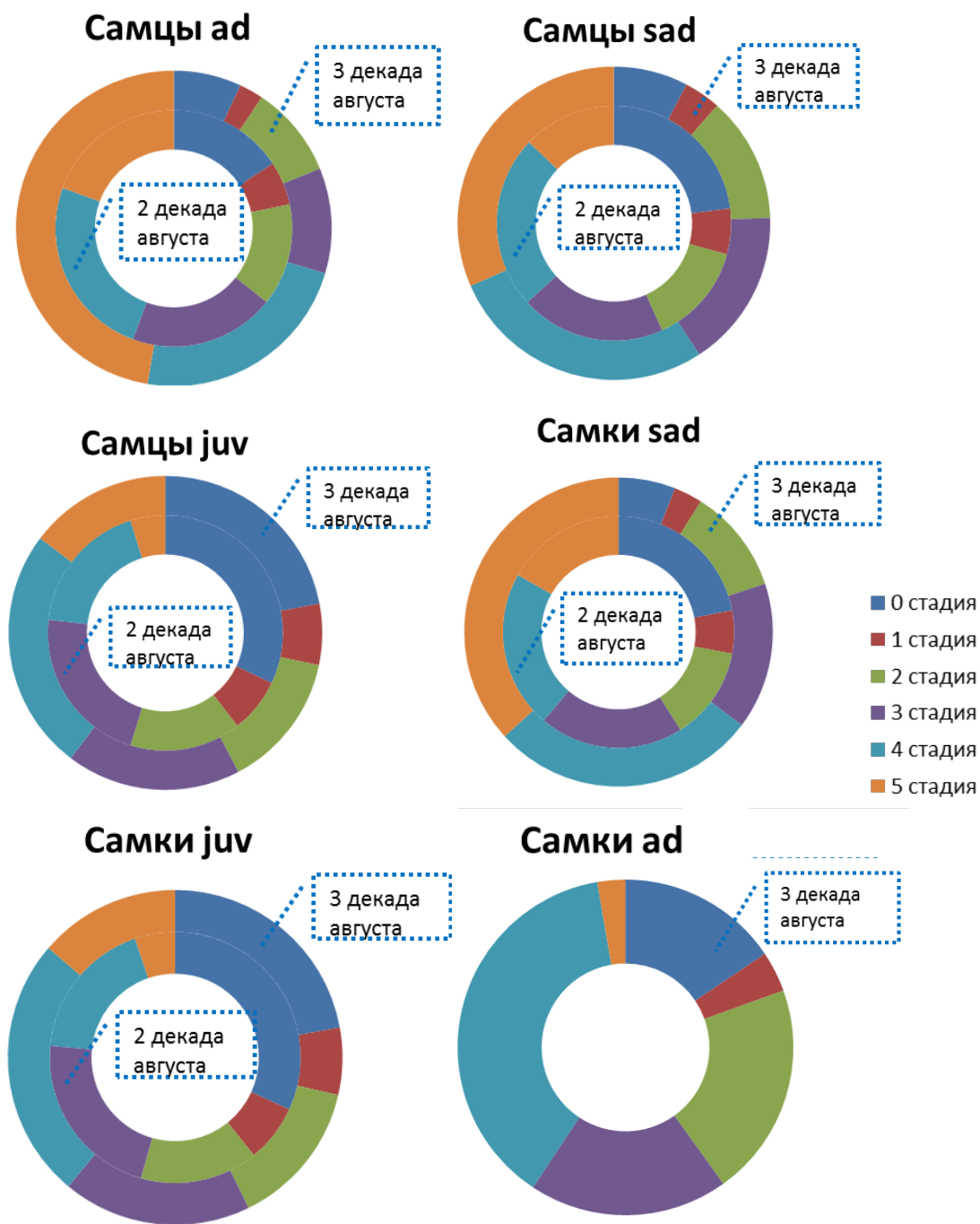


Рисунок 7 - Линька птерилий тела рябчика в августе

Линька молодых самок по интенсивности протекания идентична линьки молодых самцов, присутствуют все стадии смены оперения, заключительная стадия начинает доминировать над остальными лишь в конце месяца и только у особей второго года жизни - 36,9 %. Остальные стадии, за исключением четвертой, к третьей декаде августа постепенно снижаются.

У самок первогодок (juv) значение 5 стадии, хоть и увеличивается к концу месяца, но все равно не превышает более 13,7 %. Преобладающее значение даже в этот период имеет 0 стадия - 22,2 % и 4 стадия - 25,4 %, процент которой к этому времени немного увеличивается. Процент развития остальных стадий, как и у более старших особей, постепенно снижается.

Линька взрослых самок протекает более сложно, что в первую очередь связано с их участием в размножении и выводом птенцов, затягивающим ход линьки. У самок, участвующих в размножении даже в конце августа, процент развития 5 стадии, не превышал 2,7 % и был самым низким среди всех обследованных половозрастных групп птицы. Преобладающее значение имели остальные стадии.

В общем, в августе у рябчика наблюдаются все стадии линьки. Заключительная стадия (5 ст.), начинает преобладать только в третьей декаде месяца и не у всех особей.

В сентябре у взрослых самцов отмечено увеличение процента заключительной стадии с 74,3 % в начале месяца, до 98,3 % в конце. Начальные стадии (1-2 ст.) составляют незначительный процент и отсутствуют в большинстве отделов тела, а 0 стадия отмечена только в начале месяца, но в незначительном количестве - 0,3 %. Доля развития остальных стадий (3 и 4 ст.) также значительно сокращается (рис. 8).

У молодых самцов, так же, еще в первой декаде сентября, по-прежнему, встречаются все стадии линьки, включая и 0 стадию. Доминирующее значение имеет 4 и 5 стадия, со значительным преобладанием последней у сеголетков - 30,2 и 50,1 % соответственно и небольшим, у птиц первого года жизни - 31,8 и 32,6 %.

В целом у молодых самцов, процент развития 0-4 стадий в течение месяца значительно снижается, а доля 5 стадии возрастает и уже к концу месяца достигает значения - 96,6 % у самцов второго года жизни (см. рис. 12) и 90,7 % у первогодков.

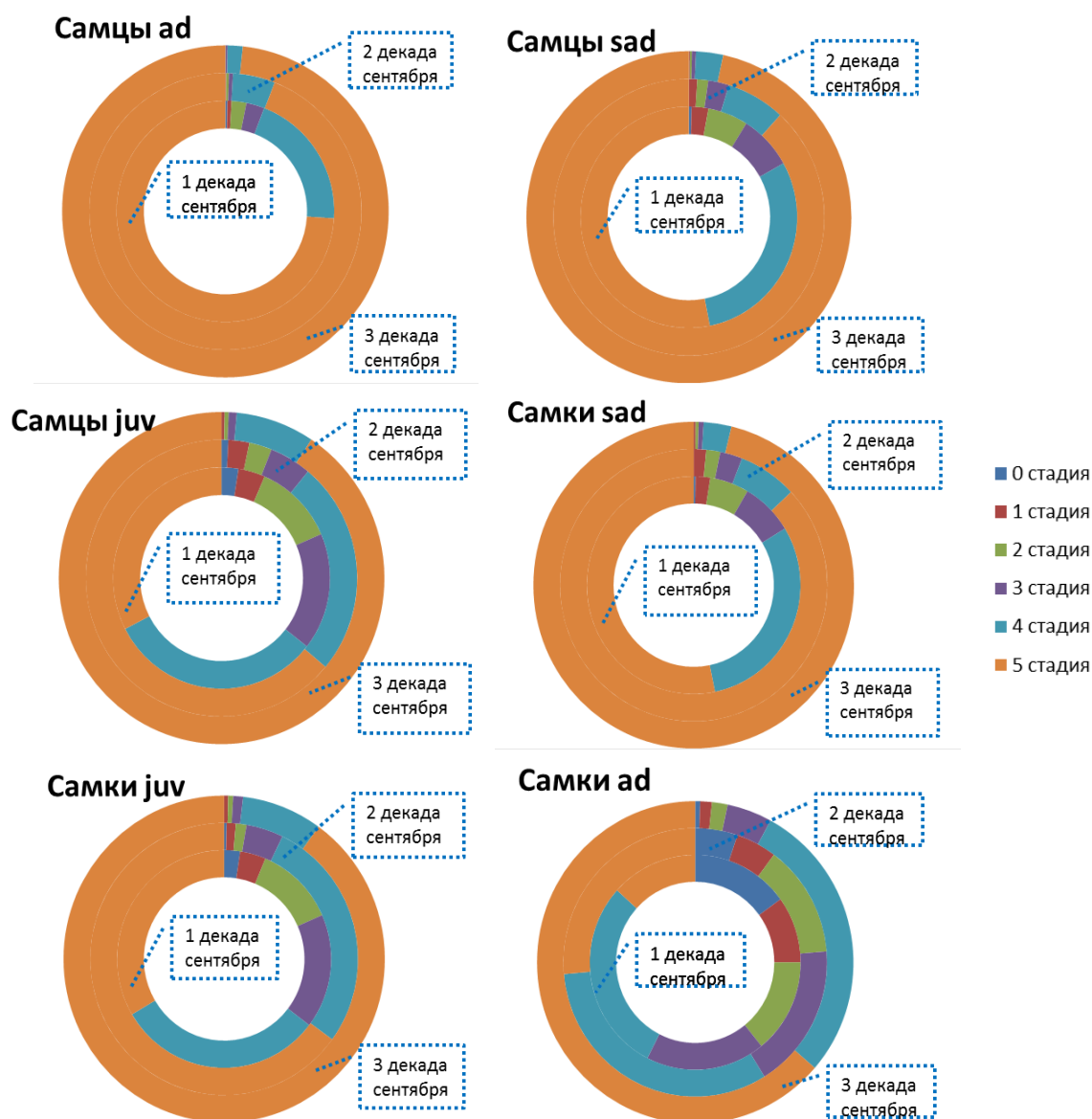


Рисунок 8 - Линька птерилий тела рябчика в сентябре

У молодых самок, так же, как и у молодых самцов, в первой декаде сентября все еще наблюдаются все стадии роста пера, хотя и с явной тенденцией уменьшения, но доминирующее значение все таки имеет 5 стадия. У второгодок этот показатель более значительный - 53,2 %, а к концу месяца становится еще больше - 96,2 %.

Первогодки в сентябре линяют немного медленнее, процент развития 5 стадии у этой половозрастной группы хоть и преобладает, но не незначительно - 33,5 %, но уже во второй декаде месяца этот показатель увеличивается в 2 раза - 65,5 %, а к третьей возрастает до 90,0 %.

Взрослые самки, в сентябре, имеют все стадии линьки, которые встречаются даже в третьей декаде месяца. Линька самок и в этом месяце намного отстает от других особей. Заключительная стадия у них начинает преобладать лишь к концу сентября, но и в этот период ее показатель не превышает 63,7 %, хотя доля нулевой (0 ст.), начальных (1,2 ст.) и промежуточной (3 ст.) стадий, к этому периоду значительно снижается. Тем не менее, 4 стадия еще занимает большой процент развития - 28,5 %.

В общем, у рябчика в течение сентября отмечено значительное уменьшение всех стадий за исключением заключительной, доля которой к концу месяца, по сравнению с началом сентября, увеличивается на 20-60%.

В октябре у взрослых самцов наблюдается полное завершение смены оперения отделов тела, приходящееся на середину первой - начало второй (в этот период происходит в основном долинивание части перьев) декад месяца (рис. 9).

У молодых самцов завершение линьки так же наблюдается в октябре, но сроки более растянуты. Особи с полностью новым оперением начинают встречаться с первой декады октября, в основном это самцы - *ad*, приобретающие второй дефинитивный (окончательный) наряд и птенцы из ранних выводков. У остальной части годовиков - *juv*, в некоторых отделах тела, еще присутствуют 2 и 3 стадии. Полное завершение смены оперения, у основной массы 2-летних птиц, как и у взрослых особей этого пола, приходится на середину первой-второй декады месяца.

Более молодые особи (*juv*) заканчивают линьку чуть позднее - конец первой-второй декады октября. Единичные особи со следами линьки встречаются и в третьей декаде месяца.

Сроки полного завершения смены оперения у молодых самок, как и интенсивность смены оперения, и в октябре, идентична молодым самцам. Самки *ad* заканчивают линьку в середине первой - второй декады октября.

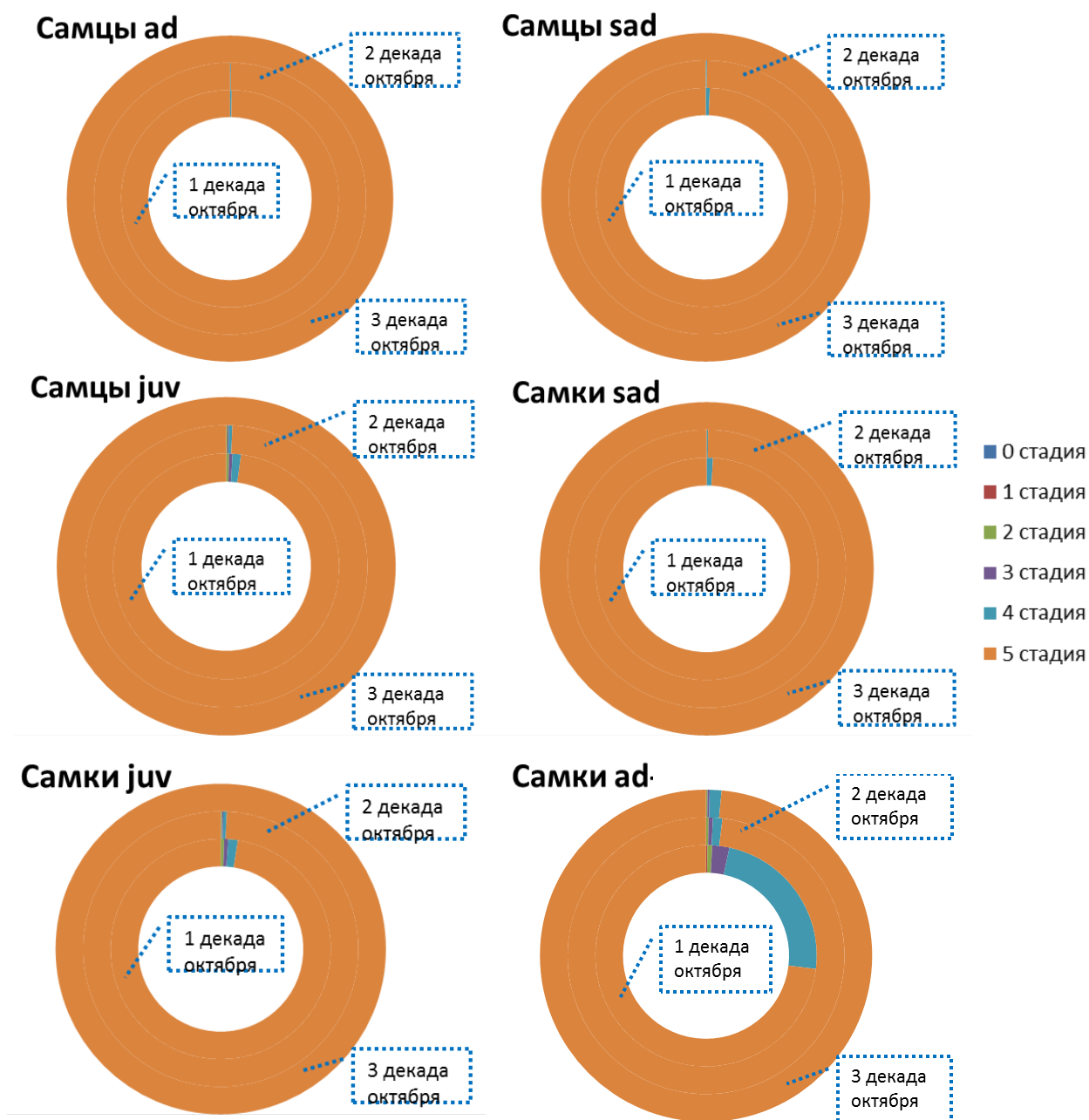


Рисунок 9 - Линька птерилий тела рябчика в октябре

Самки первого года жизни линяют более продолжительно, полностью новое оперение у этой половозрастной группы появляется в конце первой-второй декаде месяца, а еще в начале октября наблюдается присутствие 2,3 и 4 стадии.

Завершение линьки взрослых самок растянуто до конца октября, и зависит от их участия в размножение и выводе птенцов. Еще в первой декаде октября, у выводящих потомство самок, идет интенсивная линька, а 5 стадия не пре-

вышает 73,1 %, а к третьей декаде достигает всего 98,5 %. Тем не менее, завершение линьки у этой группы птиц ограничено концом октября.

В целом, в течение октября у птиц всех половозрастных групп наблюдается полное завершение линьки по всем отделам тела. Только единичные, линяющие особи встречаются в ноябре, в основном это взрослые самки и молодые особи из поздних выводков или по каким-то причинам отставшие в развитии.

Полученные данные полностью соответствуют, срокам и ходу линьки птиц, изученных в более ранние года в пределах исследуемой территории (Савченко, Кизилова, 2005; Литвиненко, Савченко, 2015) [75, 76], что говорит о стабильном состоянии, на данный момент, популяции рябчика таёжных лесов и необходимости дальнейшего мониторинга смены оперения для определения аномалий и сдвигов хода линьки.

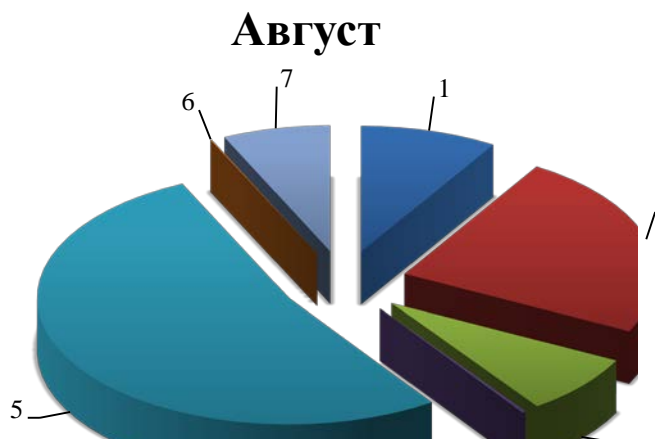
3.2 Состав кормов, сезонные и межгодовые изменения

Состав кормов рябчика Красноярского края довольно разнообразен и включает около 200 наименований (приложение А и Б), что позволяет виду использовать взаимозаменяемость кормов в зависимости от изменений условий обитания [46, 59]. Основную долю в рационе занимают растительные корма, представленные 40 семействами из класса двудольные *Magnoliopsida*, листостебельные мхи *Bryopsida* и папоротники *Polypodiopsida*. В группе животных кормов отмечены 11 отрядов: насекомые кл. *Insecta*, паукообразные кл. *Arachnidae*, многоножки кл. *Myriapoda*, моллюски, брюхоногие кл. *Gastropoda*.

3.2.1 Сезонные изменения рациона

Сезонная динамика состава кормов, прослежена по данным, полученным в летне-осенний, зимний и весенний период 2010-2015 гг. на территории Большемуртинского района.

Установлено, что в августе основу рациона рябчика составляли ягодные корма, доля которых занимала в этот период 52,6 % от остальных групп потребляемых объектов (рис. 10).



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 10 - Долевое соотношение кормов рябчика, август

Представлены они смородиной красной - *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark. и черной *Ribes nigrum* L., рябиной сибирской *Sorbus sibirica* Hedl., малиной обыкновенной *Rubus idaeus* L., шиповником *Rosa* L. майником двулистным *Maianthemum bifolium* Schmidt., боярышником кроваво - красным *Crataegus sanguinea* Pall. свидиной белой - *Swida alba* (L.) Opiz. и калиной обыкновенной - *Viburnum opulus* L. Преобладающее значение имели ягоды боярышника кроваво - красного *Crataegus sanguinea* Pall. и малины обыкновенной *Rubus idaeus* L.

Из других групп растительного спектра питания преобладали семена, плоды травянистой растительности - 23,7 % (репейничик волосистый *Agrimonia pilosa* Ledeb, фиалка *Viola* L., кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L.).

Остальные группы занимали относительно меньший процент: листья, стебли травянистых растений - (8,8 %); листья древесно-кустарниковой расти-

тельности - (7,7 %). В незначительной доле отмечена хвоя ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. (0,23 %), зимние корма отсутствовали вовсе.

Животные корма, в рационе рябчика в данный период, занимали относительно небольшой процент - 6,9 %. В основном были представлены личинками совок сем. *Noctuidae*, и, в незначительном количестве, взрослыми особями пауков сем. *Araneidae*.

В сентябре в питание рябчика наблюдалось снижение процента ягодных кормов до 14,7 %. Уменьшилась доля семян и плодов травянистых растений - 9,3 %, но увеличилось потребление листьев травянистых растений - 14,51 % (рис. 11). Основу рациона птиц составили сережки, верхушечные побеги березы *Betula* L. и ивы *Salix* L. (57,1 %), что указывает на начало постепенного перехода рябчика на питание зимними кормами.



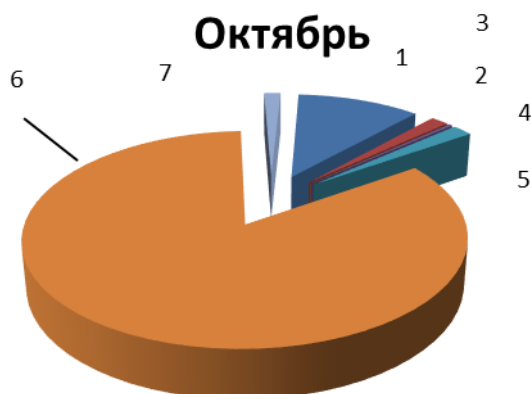
1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 11 - Долевое соотношение кормов рябчика, сентябрь

Как и в августе, в незначительной доле отмечена хвоя сем. Сосновые *Pinacea*, представленная одним видом - пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. (0,28 %).

Доля животных кормов, по отношению с их количеством в августе, снизилась в два раза и составила 3,6 %. В составе преобладали взрослые особи сеннокосцев сем. *Phalangidae* и имаго насекомых п/кл. *Pterygota*.

В октябре доля зимних кормов в питание рябчика увеличилась еще больше и составила 84,1 % (рис. 12).



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 12 - Долевое соотношение кормов рябчика, октябрь

Помимо сережек и верхушечных побегов березы *Betula L.* и почек ивы *Salix L.*, в их составе присутствовали побеги рябины сибирской *Sorbus sibirica Hedl.*, но не в большом количестве.

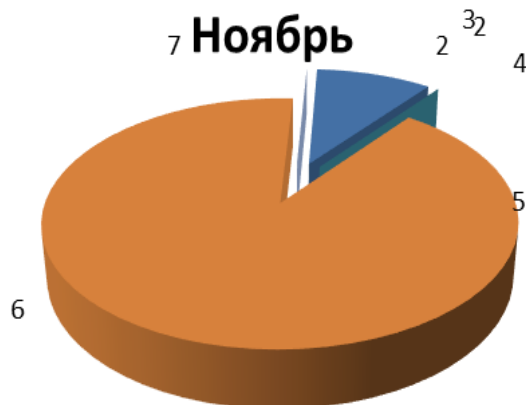
Из других групп растительных кормов отмечены листья травянистой растительности - 10,8 % (клевер *Trifolium L.*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella L.*, горошек *Vicia L.*, земляника *Fragaria L.*), ягоды - 1,8 % (рябина сибирская *Sorbus sibirica Hedl.*) и плоды, семена травянистых растений - 1,6 % (фиалка *Viola L.*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella L.*). За исключением первой группы, доля этих кормов по отношению к их проценту в сентябре значительно снизилась.

Помимо этого, в этот месяц, как и в двух предыдущих отмечена и хвоя сем. Сосновые *Pinacea*, но доля ее по-прежнему очень мала - 0,31 %.

Встречались в октябре и животные корма, но уже в незначительном количестве - 1,5 %, хотя их потребление наблюдалось в течение всего месяца.

Представлены они, по-прежнему, взрослыми особями сенокосцев сем. *Phalangidae* и имаго насекомых п/кл. *Pterygota*.

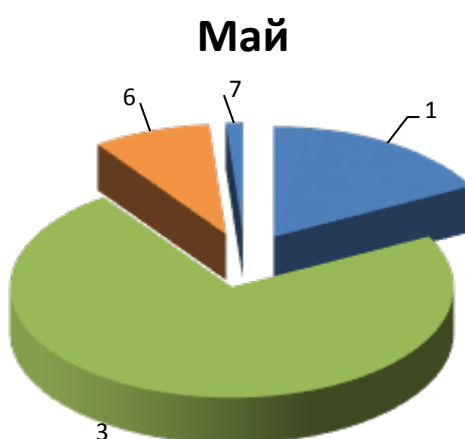
В ноябре значение зимних кормов в рационе рябчика возросло до 90,4%, а со второй декады этого месяца они стали основными объектами питания птиц (рис. 13).



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сучья деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 13 - Долевое соотношение кормов рябчика, ноябрь

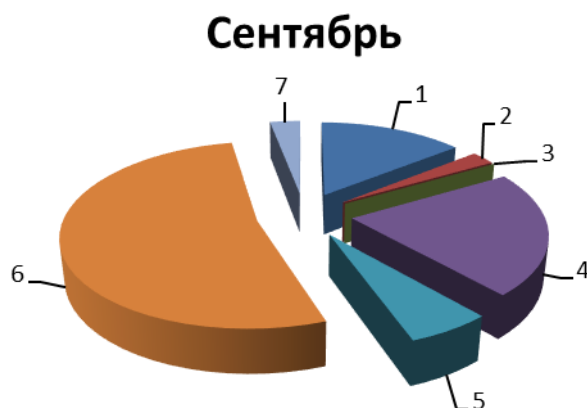
К маю в питание птиц возросла доля потребления вегетативных частей древесной растительности, в основном представленной распускающимися сучьями и почками ивы *Salix L.* (рис. 14).



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сучья деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 14 - Долевое соотношение кормов рябчика, май

В сентябре 2011 г. основу рациона птиц (52,5 %) составили сережки, верхушечные побеги березы *Betula L.* и ивы *Salix L.*, что указывает на начало постепенного перехода птиц на питание зимними кормами, характерного для третьей декады сентября (рис. 15).



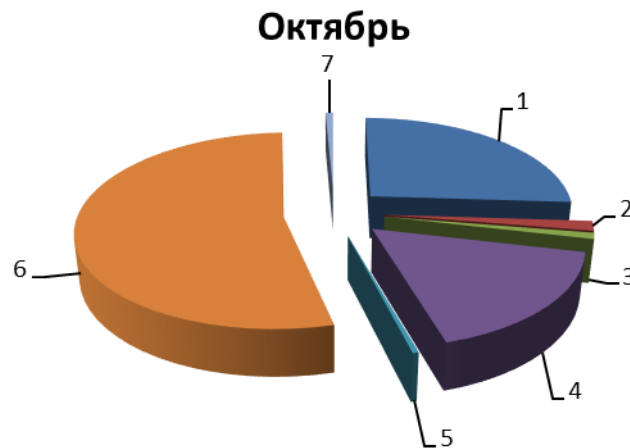
1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 15 - Долевое соотношение кормов рябчика (сентябрь, 2011 г.)

В значительной доле отмечены и семена сосновых сем. *Pinacea*, представленные одним видом - сосна сибирская *Pinus sibirica Ledeb.* (21,8 %). В меньшей степени потреблялись листья травянистой растительности – 14,3 % и ягодные корма (рябина сибирская *Sorbus sibirica Hedl.* и др.) - 6 %.

В других группах растительных кормов отмечены животные корма - 3 % (сенокосцы - сем. *Phalangiidae*, имаго крылатых насекомых - п/кл. *Pterygota*), плоды, семена травянистых растений - 2,4 % (кислица обыкновенная *Oxalis acetosella L.* и др.). Совсем не было встречено листьев и побегов древесно-кустарниковой растительности.

В октябре в рационе рябчика доля зимних кормов увеличилась еще больше и составила 53,3% (рис. 16). Помимо сережек и верхушечных побегов березы *Betula L.* и почек ивы *Salix L.*, в их составе присутствовали побеги рябины сибирской *Sorbus sibirica Hedl.*, но не в большом количестве.



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сержки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 16 - Долевое соотношение кормов рябчика (октябрь, 2011 г.)

Из других групп растительных кормов отмечены листья травянистой растительности – 26 % (кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L., чина *Lathyrus* L., клевер *Trifolium* L., хвощ *Equisetum* L.), семена, хвоя представителей сем. Сосновые - *Pinaceae* 17 % (ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., сосна сибирская - *Pinus sibirica* Ledeb.) и плоды, семена травянистых растений – 1,6 %. За исключением зимних кормов и листьев травянистой растительности, доля остальных кормов, по отношению к их проценту в сентябре, снизилась.

Встречались в октябре и животные корма, но уже в незначительном количестве – 0,7 %, хотя их потребление наблюдалось в течение всего месяца. Представлены они, по-прежнему, взрослыми особями сенокосцев сем. *Phalangidae* и имаго насекомых п/кл. *Pterygota*.

За последнее время, аномалии среднесуточных температур встречаются настолько часто, что полный переход птиц на питание зимними кормами значительно растянут по времени, и даже в ноябре птицам доступны и другие корма.

Таким образом, несмотря на то, что основу питания птиц в ноябре 2011 года составили зимние корма - 92 % (сержки и почки березы *Betula* L., верхушечные побеги рябины сибирской *Sorbus sibirica* Hedl., почки черемухи обыкновенной *Padus avium* Mill. (рис. 17), в первой декаде месяца отмечались и

ягодные корма – 8 %, представленные черемухой обыкновенной - *Padus avium* L.



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 17 - Долевое соотношение кормов рябчика (ноябрь, 2011 г.)

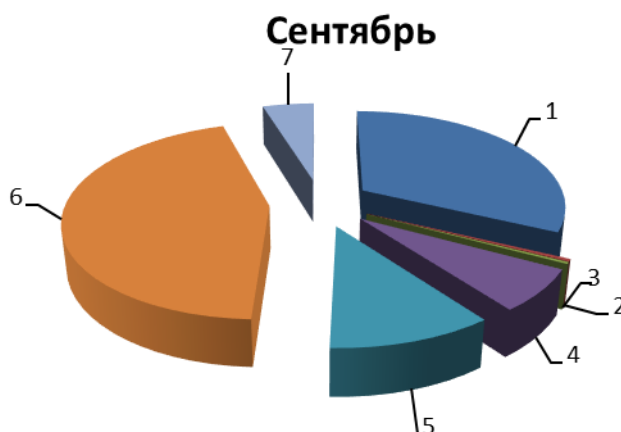
В декабре (рис. 18) отмечалось однообразие потребления зимних кормов, что обусловлено высокой калорийностью почек и сережек, так необходимой в условиях пониженной температуры воздуха и короткого светового дня.



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 18 - Долевое соотношение кормов рябчика (декабрь, 2011 г.)

Основу рациона птиц в сентябре 2013 года (рис. 19), как и в остальных рассматриваемых годах составили зимние корма (41,7 %): сержки, верхушечные побеги березы *Betula L.*, почки рябины сибирской *Sorbus sibirica Hedl.*



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сержки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 19 - Долевое соотношение кормов рябчика (сентябрь, 2013 г.)

Хотя и переход к зимним кормам уже присутствовал, но доля листьев травянистой растительности оставалась довольно велика (32,1 %). Среди них отмечены кислица обыкновенная *Oxalis acetosella L.*, земляника *Fragaria sp.*, чина *Lathyrus L.*, клевер *Trifolium L.* и др.

Ягоды (шиповник *Rosa sp.* и др.) занимали значительно меньший процент - 10,9 %, а семена, плоды травянистых растений и листья, побеги древесно-кустарниковой растительности практически не потреблялись, их доля не превышала 0,4 % и 0,3 % соответственно.

Встречались в этом году и семена сем. Сосновые *Pinaceae*, но не в значительном количестве - 6,9 %. Доля животных кормов составляла 4,8 %, в это период рябчиками потреблялись взрослые особи сенокосцев сем. *Phalangidae* и имаго и личинки насекомых п/кл. *Pterygota*.

В октябре доля зимних кормов в питание рябчика увеличилась еще больше и составила 78,3 % (рис. 20).

Видовой состав их довольно разнообразен: береза *Betula* L., ива *Salix* L., рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl., осина обыкновенная *Populus tremula* L. Соответственно остальные группы кормов в октябре оказались ничтожно малы.



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 20 - Долевое соотношение кормов рябчика (октябрь, 2013 г.)

Лишь листья травянистой растительности и животные корма имели по 9,2 %, из-за употребления их птицами в первой и второй декаде месяце в результате установления теплой погоды: среднесуточная температура в этот период периодически поднималась до 9-14 С. (рис. 21).

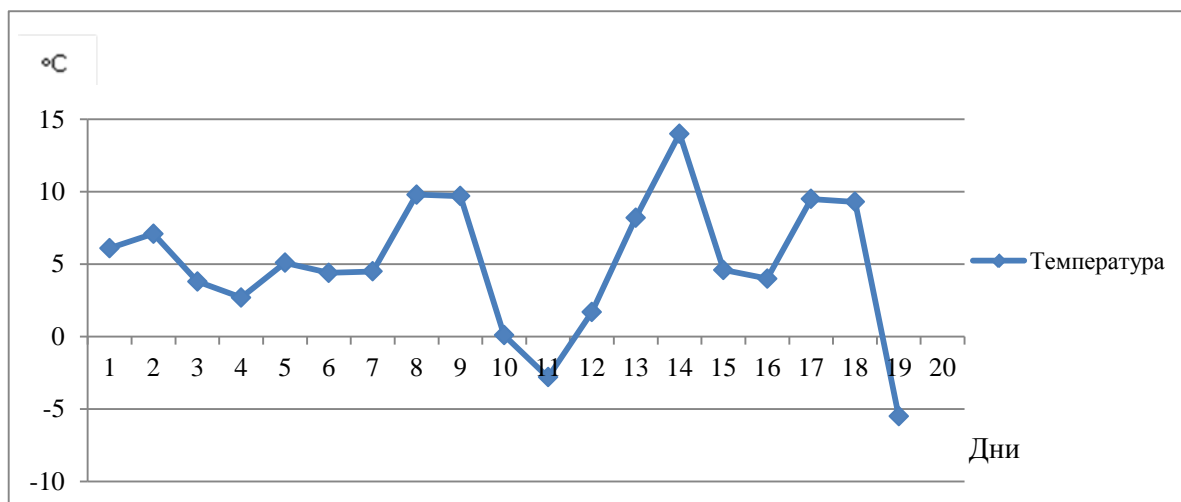


Рисунок 21 – Дневная температура первой и второй декад октября по дням, Большемуртинский район, 2013 г.

Листья травянистых растений были представлены кислицей обыкновенной *Oxalis acetosella* L. и Бобовыми сем. *Fabaceae*. Среди животных кормов отмечены взрослые особи сенокосцев сем. *Phalangidae*, имаго и личинки насекомых п/кл. *Pterygota*, а так же многоножки н/кл. *Myriapoda*.

Плоды и семена травянистой растительности снизились в рационе еще больше и составили всего - 0,08% (кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L.).

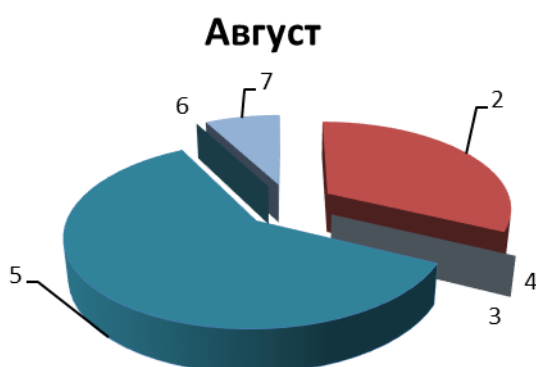
Листья и побеги древесно-кустарниковой растительности немного возросли в рационе - 1,9 % за счет включения оголившихся побегов малины обыкновенной *Rubus idaeus* L.

Семена представителей Сосновые сем. *Pinaceae*, хоть и встречались, но потреблялись так же единично, их процент упал до 1 %: ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., сосна сибирская *Pinus sibirica* Ledeb.

Доля ягодных кормов так же значительно упала, составив всего 0,25%, среди них отмечены лишь ягоды шиповника *Rosa sp.*

В августе 2014 году основу рациона рябчика составляли ягодные корма (рис. 22), доля которых занимала в этот период 60,1 % от остальных групп потребляемых кормов.

Состав их довольно разнообразен: смородина *Ribes sp.*, малина обыкновенная *Rubus idaeus* L., майник двулистный *Maianthemum bifolium* Schmidt., шиповник *Rosa sp.*



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сержки деревьев); 7 - животные корма.

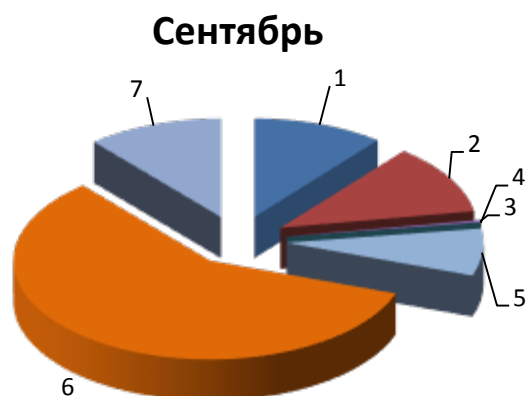
Рисунок 22 - Долевое соотношение кормов рябчика (август, 2014 г.)

Значительна была потребления птицами и семян травянистых растений (32,2 %), таких как подорожник *Plantago sp.*, василистник *Thalictrum sp.*, двулепестник *Circaea sp.*, осока *Carex subgen L.* Остальные группы растительных кормов не обнаружены.

Животные корма составили 7,8 %, представлены они были Совки - сем. Noctuidae, Пильщик- сем. Tenthredinidae. Остальные группы отсутствовали совсем.

В сентябре резко возрос процент зимних кормов - 58,4 % (рис. 23), которые уже в первой декаде месяца составили основу рациона (сережки березы *Betula sp.*).

Остальные группы кормов, за исключение листьев древесно-кустарниковой растительности (0,4 %) имели схожий процент потребления - 7,7-11,5 %.



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 23 - Долевое соотношение кормов рябчика (сентябрь, 2014 г.)

Ягодные корма заметно снизились до 7,7 %, среди них отмечены только ягоды смородина *Ribes sp.*

Листья травянистой растительности, напротив, потреблялись птицами более охотно по отношению к предыдущему месяцу - 10,8 %: клевер *Trifolium sp.*, земляника *Fragaria sp.*

Плоды и семена травянистой растительности составили 11,5 %, т.е. их доля упала в 2 раза. Семена Сосновых - сем. Pinaceae и в этом месяце не отмечены. Доля животных кормов немного возросла и составила 11,2 %, представлены они клопами отр. *Hemiptera* и личинками чешуекрылых отр. *Lepidoptera*.

В октябре доля зимних кормов возросла до 95,5 % (рис. 24) и уже в начале месяца наблюдался почти полный переход рябчика на питание данными кормами: сережки, верхушечные побеги березы *Betula L.* Из других групп кормов встречались семена - 4 % (осока *Carex subgen L.*) и листья травянистой растительности - 0,5 %.

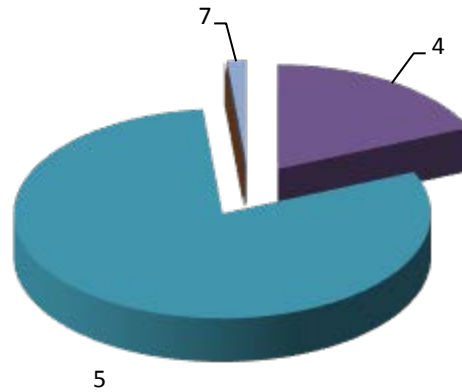


1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 24 - Долевое соотношение кормов рябчика (октябрь, 2014 г.)

В августе 2015 года основу рациона рябчика составляли ягодные корма (рис. 25), доля которых занимала в этот период 80 % от остальных групп потребляемых кормов. Представлены они рябиной сибирской *Sorbus sibirica Hedl.*, свидиной белой - *Swida alba (L.) Opiz.* и др.

Август



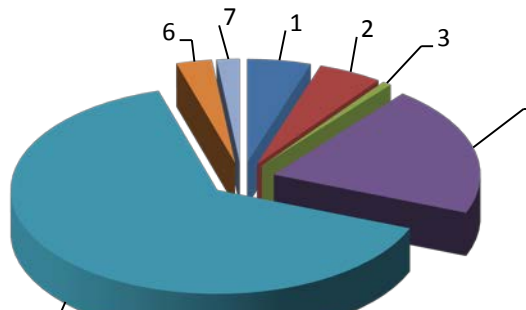
1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сержки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 25 - Долевое соотношение кормов рябчика (август, 2015 г.)

Из других групп растительных кормов отмечены семена ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. - 18,5 %. Доля животных кормов составила 1,5 % (жужелицы - сем. *Carabidae*, личинки чешуекрылых - отр. *Lepidoptera* и др.)

В сентябре в рационе рябчика доля зимних кормов составила - 2,8% (рис. 26). Помимо сержек и верхушечных побегов березы *Betula* L. и почек ивы *Salix* L., в их составе присутствовали побеги рябины сибирской *Sorbus sibirica* Hedl., но не в большом количестве.

Сентябрь



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сержки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 26 - Долевое соотношение кормов рябчика (сентябрь, 2015 г.)

Из других групп растительных кормов отмечены листья травянистой растительности – 5 % (кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L., клевер *Trifolium* L., хвощ *Equisetum* L.), семена травянистых растений – 5 % (горец птичий *Polygonum aviculare* L. и др.) и семена ели сибирской - 20,3 %. Не значительный процент занимали листья древесной растительности - 0,7 и животные корма - 1,8. Основу рациона рябчика в этом месяце составляли ягодные корма, доля которых занимала в данный период 64,4 % от остальных групп потребляемых кормов.

В октябре по сравнению с сентябрем возросла доля зимнего корма с 2,8 % до 20 %. В то же время доля ягодных кормов сильно не изменилась и составила 65 % (рис. 27). Напротив, доля семян хвойных, снизилась до 5 %.



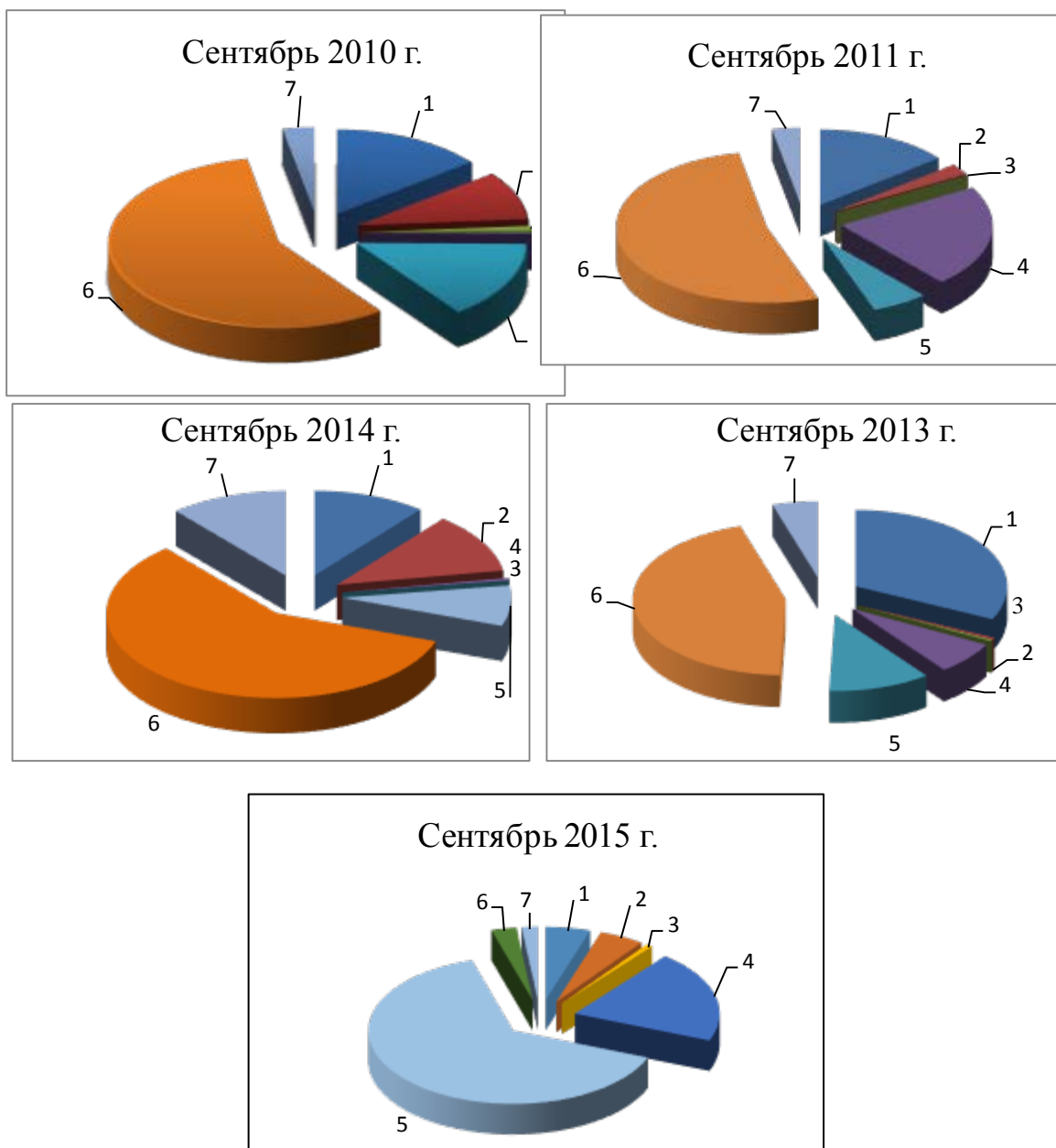
1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сержки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 27 - Долевое соотношение кормов рябчика (октябрь, 2015 г.)

3.2.2 Межгодовые и географические колебания состава кормов

Межгодовые колебания состава кормов. Для питания рябчика характерны не только сезонные, но и межгодовые изменения и порой различия потребления групп кормовых объектов могут быть очень значительными. Так среди четырех

анализируемых годов (2010, 2011, 2013, 2014, 2015 гг.), в пределах Большемуртинского района, наибольшее количество ягодных кормов, в сентябре, потреблялось рябчиками в 2010 (14,7%), 2013 (10,9%) и 2015 (64,4 %) годах, в то время как в 2011 г. и 2014 гг. их доля была в несколько раз ниже и составляла 6-7,7 % (рис. 28).



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма.

Рисунок 28 - Долевое соотношение кормов рябчика в сентябре 2010-2015 гг.

Подобная тенденция прослеживается и в отношении семян хвойных, урожайность которых из года в год сильно изменчива. Соответственно употребляются они рябчиками в разных количествах. Так в 2014 году в рационе птиц они не отмечены вовсе, а в 2010 году их доля не превысила 0,3 %. В то же время в 2011 и 2015 годах они занимали значительный процент - 21,8 и 20,3, в 2013 – 6,9 %.

Процент потребления зеленых частей травянистых растений изменчив в меньшей степени: в 2010 г. – 14,5 %, в 2011 г. – 14,3 %, в 2014 - 10,8 %. Лишь в 2013 г. этот показатель составил – 32,1 % из-за меньшей доли потребления птицами зимних кормов, по сравнению с сентябрем остальных годов и в 2015 - 5%, на фоне повышенного потребления ягод. Питание листьями древесно-кустарниковой растительности носит схожий характер. В исследуемых годах процент этих кормов везде был одинаково низок и не превышал 2 %.

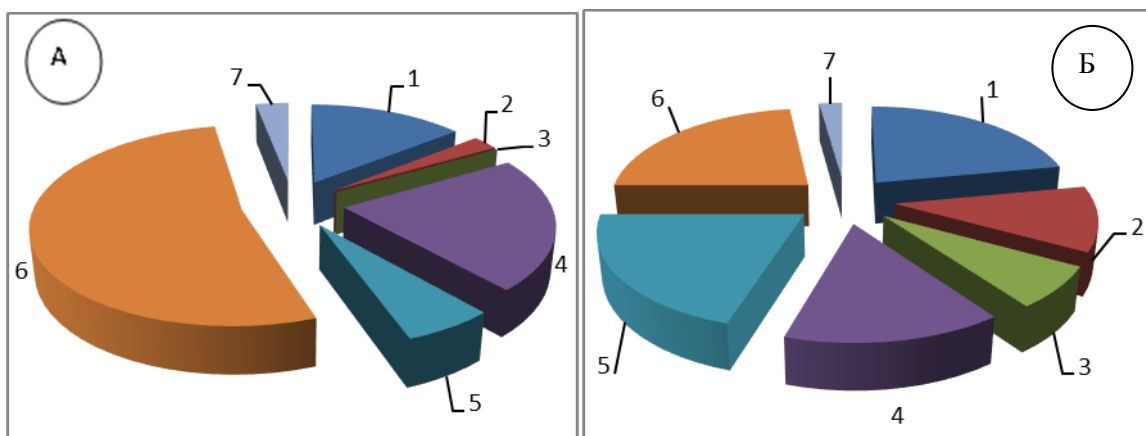
Среди семян и плодов травянистой растительности наиболее массово рябчиками поедаются плоды кислицы обыкновенной *Oxalis acetosella* L., фиалки *Viola* L. репейничка волосистого *Agrimonia pilosa* Ledeb., осоки *Carex subgen* L. и горца птичьего *Polygonum aviculare* L. Наибольшее потребление этих кормов отмечено в 2011 г. - 9,3 и 2014 - 11,5 %, в остальных годах их доля не превышала 5 %.

Относительно постоянен объем потребления животных кормов - 1,8-11,4 % (в среднем 4,8 %), который в основном зависит от погодных факторов, так как подвижность беспозвоночных напрямую связана со среднесуточной температурой воздуха и осадками.

Наименьшее колебание выражено в группе зимних кормов - 44,6-58,4 % (в среднем 53,2 %), потребление которых носит адаптивный характер и связано с продолжительностью светового дня и планомерным понижением среднесуточных температур. Однако в урожайные на ягодные корма годы, рябчики могут долгое время игнорировать менее питательный веточный корм, что и было отмечено осенью 2015 г.

Географические различия питания. Рацион рябчика, как оказалось, имеет и географические различия, при этом они в одном и том же месяце могут быть очень значительны (рис. 29).

Так, в 2011 году в самом южном из рассматриваемых нами районов (Берёзовский район) видовой состав кормов отличался большим разнообразием, чем в более северном Большемуртинском районе (рис. 48), где основным кормом для рябчика, в рассматриваемый период, являлись зимние корма - 52,5 % (береза *Betula L.*, рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl.) на долю которых в Берёзовском районе приходилось всего 22,8%.



А - Большемуртинский р-н, окр. с. Таловка, Б - Берёзовский р-н, окр. с. Береть:
 1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений;
 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые;
 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 29 - Процентное соотношение кормов рябчика в сентябре 2011 г.

Напротив, ягоды в Большемуртинском районе занимали только 6 % рациона (рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl.), в то время как в Берёзовском районе - 20,3 % (рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl., малина *Rubus sp.*).

Различен процент потребления и листьев травянистой растительности: Большемуртинский район - 14,3 %, что почти в два раза меньше такового в Берёзовском районе – 22%.

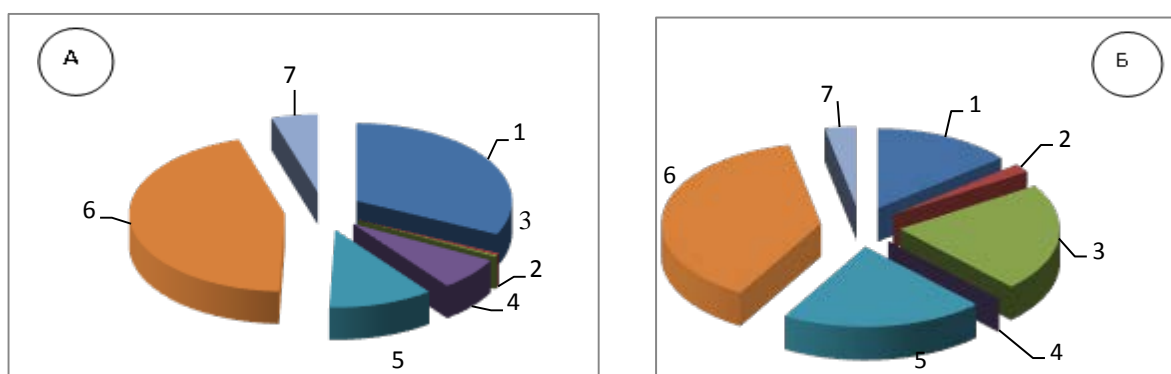
Что касается потребления листьев и побегов древесно-кустарниковой растительности, то в Большемуртинском районе они не отмечены вовсе, а в Бе-

рѐзовском районе были представлены побегами черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. и составляли – 7 %. Та же картина наблюдалась и с семенами травянистой растительности: в Большемуртинском районе они обнаружены в незначительном объеме – 1,5 %, в то время как в Берѐзовском районе их доля составила 11 %.

Процент потребления остальных групп кормов был более схож. Семена сем. *Pinaceae* в Берѐзовском районе занимали 14,7% (сосна сибирская *Pinus sibirica* Ledeb.), в Большемуртинском районе их количество оказалось немногим больше - 20,8 %.

Животные корма в Большемуртинском районе составили 3% (сенокосцы сем. *Phalangiidae*, имаго крылатых насекомых п/кл. *Pterygota*), в Берѐзовском районе их количество оказалось примерно таким же - 2,2 % (сенокосцы сем. *Phalangiidae*, многоножки н/кл. *Myriapoda*).

При сравнении питания рябчика Большемуртинского и более северного Туруханского района виднеется немного иная закономерность (рис. 49). Процентное содержание зимних кормов схоже в первой декаде сентября у рябчиков Туруханского района - 37,4 % и третьей декаде этого месяца у птиц Большемуртинского района - 44,6 %. Более северном районе среднесуточные температуры снижаются в более короткие сроки, соответственно переход птиц на зимние питание тоже происходит раньше, что и было отмечено.



А - Туруханский район, с. Ворогово, Б - Большемуртинский район, окр с. Таловка
 1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений;
 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые;
 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сучья деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 30 - Процентное соотношение кормов рябчика в сентябре 2013 г

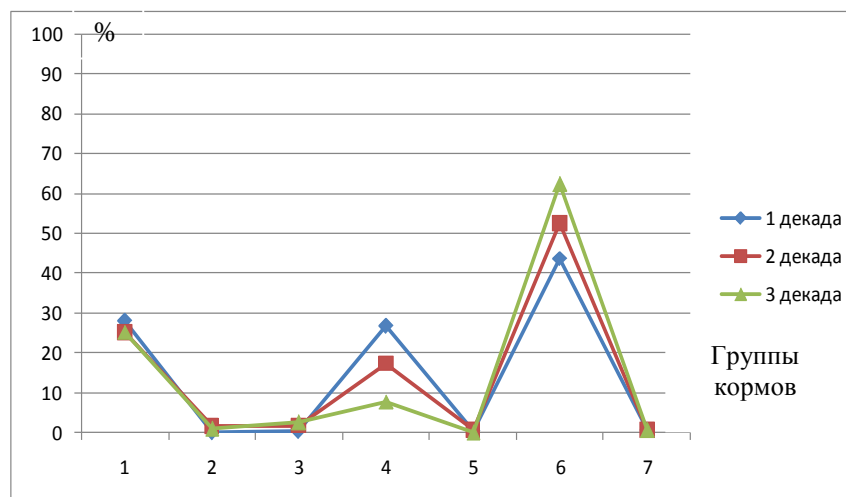
3.3 Влияние климатических факторов среды на кормовое поведение

птиц

Основным эволюционным «маркером» изменения кормового поведения птиц выступают зимние корма [46-48]. Ряд исследователей тетеревиных птиц [14, 49, 70], связывают переход птиц на питание грубым веточным кормом с понижением среднесуточной температуры воздуха ниже 0°C и установлением постоянного снежного покрова, и чем холоднее осень, тем быстрее происходит этот переход. В качестве модельных годов для анализа влияния климатических факторов среды на кормовое поведение птиц нами взяты, два противоположных года - 2011 и 2014 гг.

Полный переход рябчика на питание зимними кормами должен происходить в течение октября-ноября, тем не менее в связи с участвовавшими природными аномалиями, изменяется и кормовое поведение птиц.

Особо выделяется октябрь 2011 года, в котором рацион питания рябчика, в течение месяца, колебался незначительно (рис. 31).



1 - листья, стебли, цветы травянистых растений; 2 - семена, плоды травянистых растений; 3 - листья, побеги древесно-кустарниковой растительности; 4 - семена, хвоя сем. Сосновые; 5 - ягоды; 6 - зимние корма (побеги, сережки деревьев); 7 - животные корма

Рисунок 31 - Динамика питания рябчика в течение октября 2011 г.
(Большемуртинский район)

Увеличение потребления зимних кормов происходило лишь за счет уменьшения в рационе семян ели (сем. *Pinacea*), доступное количество которых, закономерно уменьшалось к концу месяца. В результате чего и произошла взаимозаменяемость объектов питания рябчика, вполне характерная для данного вида птиц. Незначительное колебание кормов в течение октября вероятней всего произошло из-за аномально тёплой погоды (рис. 32), не характерной для данного периода. Среднесуточная температура месяца составила $4,2^{\circ}\text{C}$, при норме равной 1°C .

В первые две декады октября температура стояла довольно тёплой для октября, температура в течение дня колебалась в диапазоне от $8,1^{\circ}\text{C}$ до $3,9^{\circ}\text{C}$ и лишь с 19 октября понизилась до $0,8^{\circ}\text{C}$, достигнув минусовой отметки ($-0,8^{\circ}\text{C}$) только 25 числа.

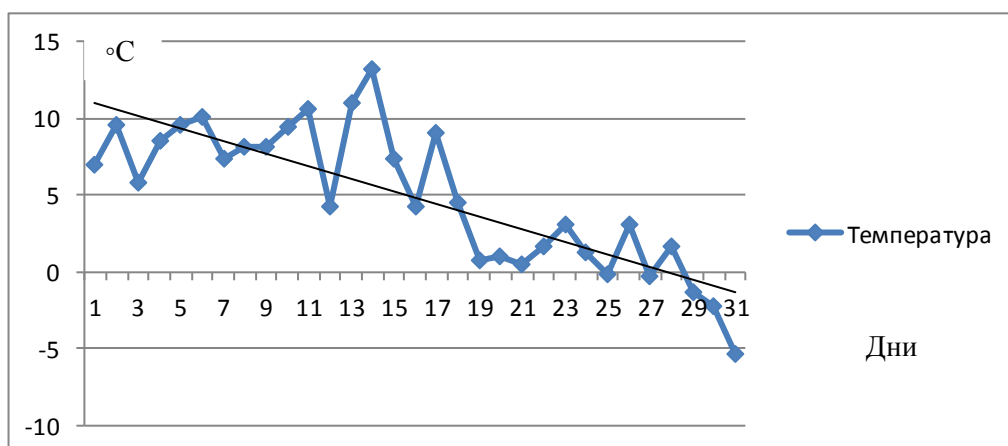


Рисунок 32 - Среднесуточная температура октября в Большемуртинском районе, 2011 г.

Аномально высокой была доля потребления зимних кормов в 2014 году. Уже в первой декаде октября процентное содержание этого корма в рационе составило более 95 % от общего объема. Среднесуточная температура октября этого года оказалась ниже нормы и составила $-0,3^{\circ}\text{C}$, а понижение до нуля и ниже уже отмечалось в конце первой декады месяца (рис. 33).

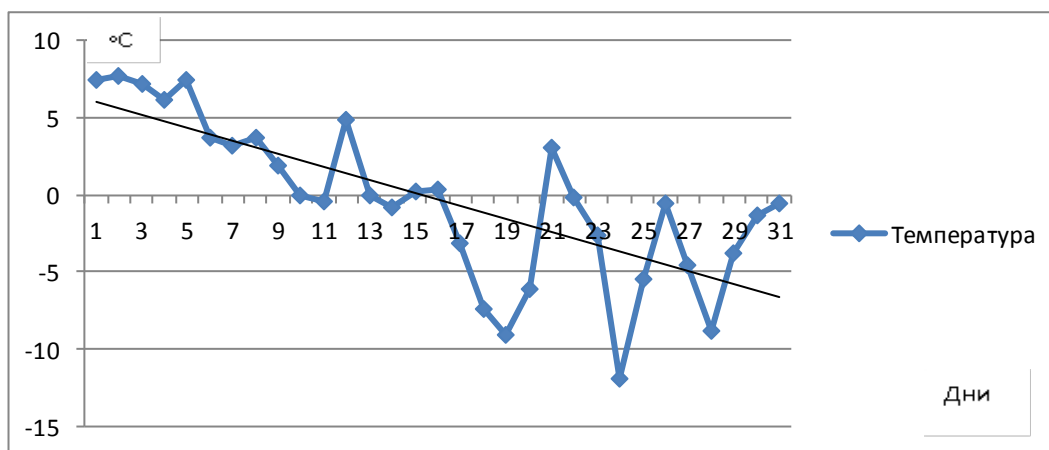


Рисунок 33 - Среднесуточная температура октября в Большемуртинском районе, 2014 г.

3.4 Гастролиты рябчика (сезонная динамика массы, связь с характером питания и погодными условиями)

Динамика гастролитов рябчика, с учетом колебания рациона птиц и погодными условиями прослежена нами в течение летне-осеннего и зимне-весеннего сезонов 2010-2014 гг.

Так, как в наибольшей связи со стороны питания масса гастролитов, зависит от наличия ягод, и связана с переходом на потребление грубых зимних кормов, дальнейший анализ произведен по наличию в рационе птиц этих двух групп питания.

Сезонная динамика массы гастролитов, с тенденцией ее естественного увеличения в течение летне-осеннего периода (август - октябрь), снижением в зимний период и увеличением в весенний, встречается редко или частично, в первую очередь это вызвано погодными аномалиями, часто регистрируемыми в последние десятилетия.

Сезонная динамика гастролитов рябчика. Интересно, отметить, что в течение третьей декады августа-первой декады сентября 2010 г. (рис. 34) пополнение птицами гастролитов, практически не происходило $0,03 \pm 0,03 - 0,05 \pm 0,03$ г.

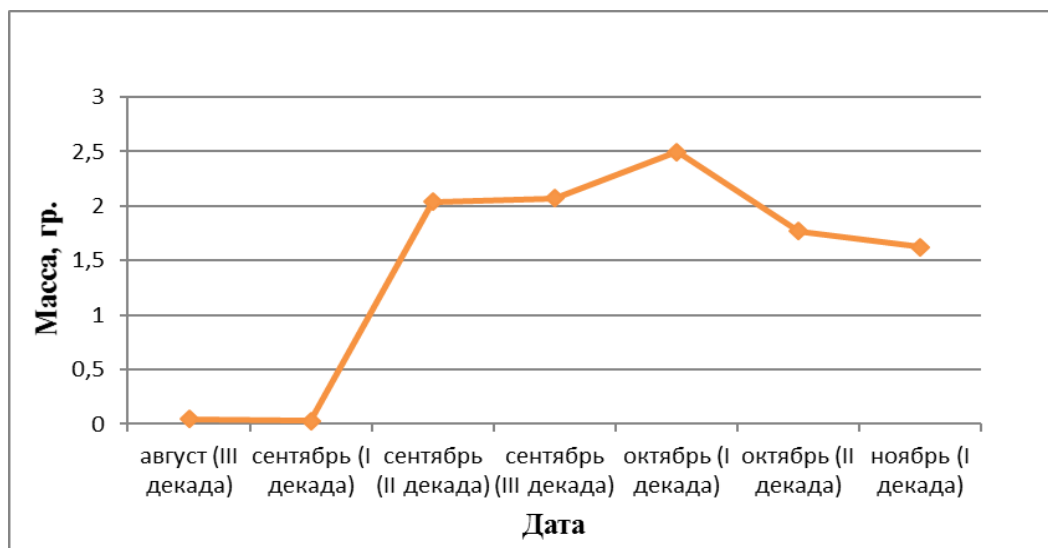


Рисунок 34 - Динамика массы гастролитов рябчика (Большемуртинский район, 2010 г.)

В рационе рябчика в это время преобладали ягоды, а зимние корма были отмечены только в первой декаде сентября в количестве - 15,5 %.

Значительное увеличение массы гастролитов наблюдалось во второй декаде сентября - $2,1 \pm 0,31$ гр., состав кормов в этот период был очень разнообразен, тем не менее, преобладающие значение имели зимние корма - 48,4 %, ягоды занимали меньший процент - 23,0 %, а у части птиц в зобах были только се-режки и побеги березы *Betula L.*

В третьей декаде сентября питание птиц, как и во второй декаде, оказа-лось очень разнообразным, но преобладали зимние корма - 70,2 %. Самое высо-кое содержание гастролитов наблюдалось нами в первой декаде октября $2,5 \pm 0,5$ гр. Закономерно этому, основу питания в рассматриваемый период составили зимние корма - 85,6 %, ягоды отмечены единично. Ко второй декаде октября наблюдается снижение массы гастролитов до $1,8 \pm 0,6$ гр.

Зимние корма хоть и преобладали, но уже 8 октября был зарегистрирован первый снегопад, выпал снег высотой в 1 см., в результате чего динамика гас-тролитов плавно пошла вниз и уже в начале ноября снизилась до $1,6 \pm 0,6$ гр.

Противоположную картину показал октябрь 2011 г. (рис. 35).

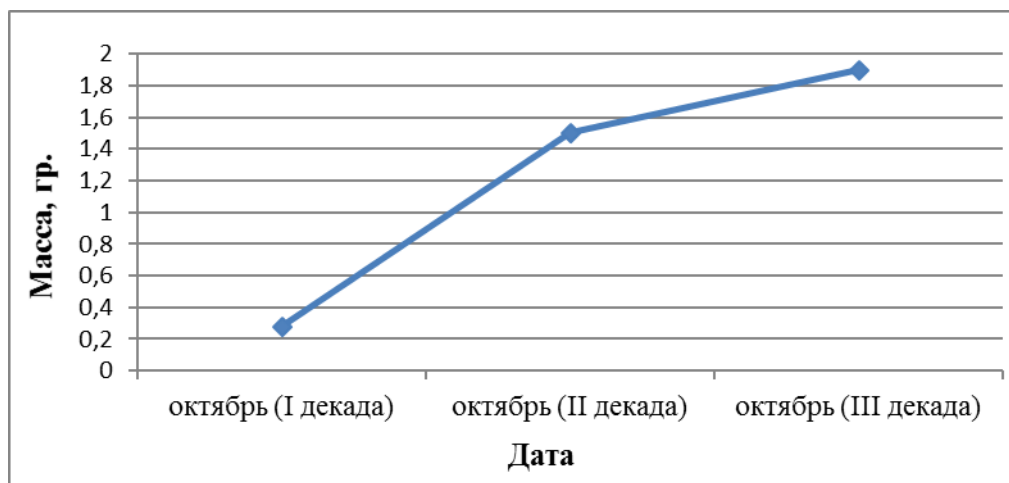


Рисунок 35 - Динамика массы гастролитов рябчика (Большемуртинский район, 2011 г.)

Наблюдается планомерное естественное увеличение массы гастролитов, без каких-либо видимых колебаний. В первой декаде октября количество гастролитов было минимально и составило $0,2\pm 0,05$ гр.

Во второй декаде октября количество гастролитов резко возросло до $1,4\pm 0,1$ гр. Что связано с обильным потреблением зимних кормов 53,5%, доля ягод была минимальна, закономерно увеличилось и количество гастролитов. В третьей декаде октября количество гастролитов продолжало расти и достигло отметки в $1,9\pm 0,2$ гр.

С одной стороны в этом году отмечался очень низкий процент потребления птицами ягодных кормов – 0,4 %, с другой в этом году первый, не продолжительный снежный покров появился только 19 числа, после высотой в 1 см только 29 октября, в результате чего, гастролиты были доступны птицам в течение всего месяца. Относительно большой снег высотой 4 см выпал только 31 октября этого года.

В 2014 г. динамика потребления гастролитов рябчиком (рис. 36) оценивалась нами в летне-осенний период (август- октябрь).

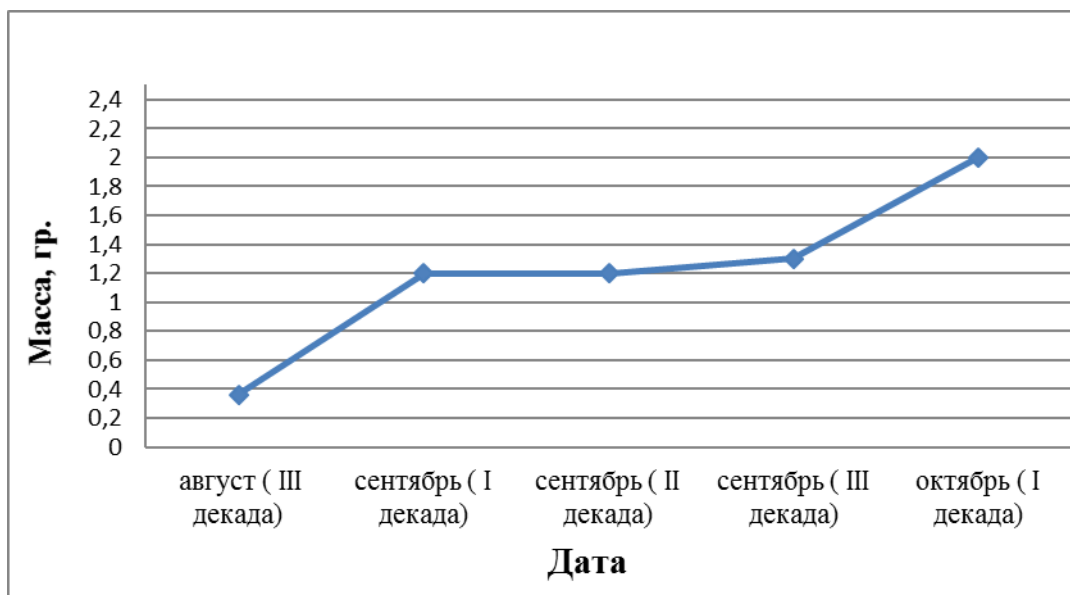


Рисунок 36 - Динамика массы гастролитов рябчика (2014 г.)

В третьей декаде августа наличие гастролитов было минимально $0,35 \pm 0,05$ гр. Так как в летне-осенний период гастролиты заменяют костянки ягод, а в августе наличие ягод составило 50,1 %, зимние корма отсутствовали вовсе.

В первой декаде сентября количество гастролитов возросло до $1,1 \pm 0,1$ гр., что связано с постепенным переходом птиц на зимние корма, которые составили в это время 59,5 % и спадом потребления ягод до 15,3%. Во второй ($1,2 \pm 0,09$ гр.) и третьей ($1,3 \pm 0,07$ гр.) декаде сентября количество гастролитов было почти одинаковым и превысило содержание гастролитов первой декады месяца всего на $0,02 \pm 0,01$ гр.

В первой декаде октябре количество гастролитов увеличилось $2 \pm 0,5$ гр., так как рябчик почти полностью перешел на зимний корм.

Все выше сказанное, указывает на то, что масса гастролитов находится в прямой зависимости ($r = - 0,90$) от количества ягодных кормов (рис. 37), твердые костянки которых заменяют гастролиты в определенные моменты жизни птиц.

Оказывает влияние на массу гастролитов и погодный фактор ($r = - 0,73$), выражаемый в выпадении твердых осадков в виде снега и установлении посто-

янного снежного покрова, затрудняющего или полностью препятствующего доступ птиц к гастролитам, в результате чего их масса планомерно снижается, вплоть до полного нуля (рис. 38).

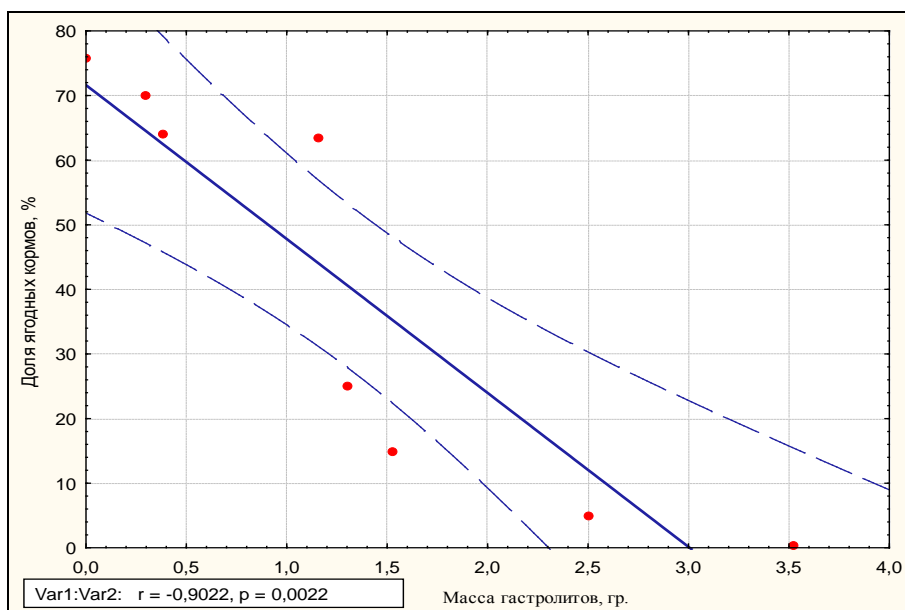


Рисунок 37 - Корреляционная зависимость массы гастролитов рябчика от процентного содержания в рационе птиц ягодных кормов

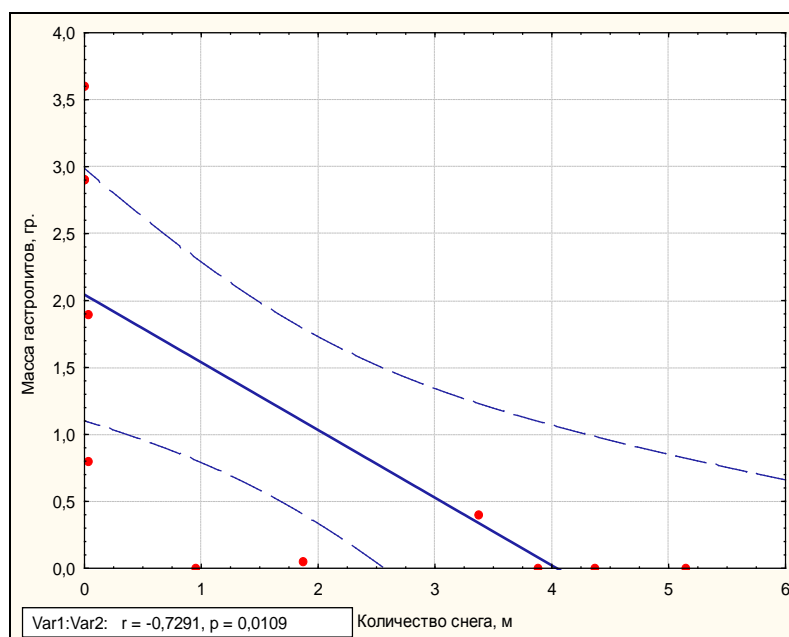


Рисунок 38 - Корреляционная зависимость массы гастролитов рябчика от количества выпавших осадков в виде снега

Напротив, при повышении среднесуточных температур воздуха и обнажение почвы от снежного покрова, доступ птиц к гастролитам увеличивается и рябчики даже в зимний сезон способны пополнять запас гастролитов.

ВЫВОДЫ

1. В августе у всех рябчиков идет интенсивная смена оперения, имеются все стадии линьки, доля заключительной стадии (5-й) выше у взрослых самцов, у молодых особей она начинает преобладать с конца месяца. Самый низкий процент 5-й стадии отмечен у самок, имеющих выводок. В сентябре доля начальных стадий линьки значительно сокращается вплоть до полного отсутствия у части особей, а доля птиц в 5-й стадии увеличивается на 20-60 %. Полное завершение линьки происходит в течение октября, первыми вылинивают взрослые самцы, затем молодые особи, последними завершают линьку размножающиеся самки.

2. Состав кормов рябчика подтаёжных лесов Красноярского края довольно разнообразен и включает не менее 200 наименований. Питание рябчика значительно варьирует в течение года. В августе его основу составляют ягоды, семена, листья трав и древесно-кустарниковой растительности; в сентябре появляются зимние корма, доля которых в зависимости от условий года может достигать 60 %. В октябре-ноябре значение зимних кормов возрастает до 70-100 %. Весной состав кормов резко меняется, рябчики начинают активно потреблять появляющуюся зелень. В летний сезон значительную долю в питании составляют животные корма, по мере созревания семян и ягод заметно увеличивается их участие в рационе птиц.

3. Выявлены значительные межгодовые и географические колебания в составе основных кормовых объектов рябчика, что указывает на широкий спектр его адаптаций в подтаёжных лесах Красноярского края, что обеспечивает как его широкое распространение, так и высокую численность.

4. Масса гастролитов имеет сезонную динамику с тенденцией увеличения в летне-осенний период, снижения в зимний, и увеличения в весенний, что положительно коррелирует с рационом птиц, зависящим от кормов, их доступности и погодных факторов. Наибольшая зависимость выявлена между массой гастролитов и долей потребляемых ягод. Повышение температуры до плюсовых значений и обнажение почвы от снега, увеличивает доступ птиц к гастролитам. Даже в морозные дни рябчики стремятся пополнить их запас.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алексеев, В.Н. К экологии рябчика в Южно-Уральском заповеднике и на прилежащих территориях / В.Н. Алексеев // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: сб. науч. трудов. - Уфа: «Информреклама», 2008. - Вып. 3. - С. 181 - 197.
2. Андреев, К.И. Изменение упитанности рябчика в течение года / К.И. Андреев // Экология животных лесной зоны: межвузовский сб. науч. трудов. - Москва: МОПИ им. Н.К. Крупской, 1990. - С. 77 - 79.
3. Атлас Красноярского края и Республики Хакасии / Под ред. В.И. Иванова. - Новосибирск: Новосиб. картограф, фабрика Роскартографии, 1994.- 83 с.
4. Баяндин, О.В. Питание некоторых видов куриных Томского Приобья / О.В. Баяндин, С.П. Борец // Птицы Сибири: Тез. докл. 2-ой сибирской орнитол. конф. - Горно-Алтайск, 1983. - С. 127-128.
5. Безруких, В.А. Физическая география Красноярского края и Республики Хакасия / В.А. Безруких, М.В. Кириллов. – Красноярск: Красн. кн. изд-во, 1993. – 165 с.
6. Бельский, Н.В. Питание у птиц на разных стадиях их развития / Н.В. Бельский // Доклады АН СССР, 1949. - Т. 68. №3. - С. 621-624.
7. Беме, Р.Л. Птицы СССР: курообразные, журавлеобразные / Р.Л. Беме, Н.П. Грачев, Ю.А. Исаков. - Ленинград: Наука, 1987. - 528 с.
8. Беме, Р.Л. Энциклопедия природы России: Птицы / Р.Л. Бёме, В.Л. Динец, В.Е.Флинт, А.Е.Черенков. - Москва, 1996. - 432 с.
9. Борщевский, В.Г. К проблеме использования ресурсов глухарей в РСФСР / В.Г. Борщевский // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР: сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. - Москва, 1989. - С. 5-20.
10. Борщевский, В.Г. Популяционная биология глухаря, принцип структурной организации. / В.Г. Борщевский. - Москва: ЦНИЛ охотничьего хоз-ва и заповедников, 1992. - 268 с.

11. Бутурлин, С.А. Полный определитель птиц СССР (гагаровые, веслоногие, цапли, пластинчатоклювые, куриные, пастушки и триперстки) / С.А. Бутурлин. - Москва: КОИЗ, 1935. - Т. 2. - 280 с.
12. Валуев, В.А. К условным обозначениям оперения / В.А. Валуев // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 2-й Междунар. науч.-практ. конф. - Москва, МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007. - С. 351 - 352.
13. Виноградова, А.В. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР / А.В. Виноградова, В.Р. Дольник, В.Д. Ефремов, В.А. Паевский. - Москва: Наука, 1976. - 189 с.
14. Владышевский, Д.В. Птицы в антропогенном ландшафте / Д.В. Владышевский. – Новосибирск: Наука, 1975. – 199 с.
15. Владышевский, Д.В. Экология лесных птиц и зверей кормодобывание и его биоценотическое значение / Д.В. Владышевский. - Новосибирск: Наука, 1980. - 264 с.
16. Войткевич, А.А. Влияние гипофиза на процесс смены оперения у птиц / Войткевич А.А. // Докл. АН СССР. Новая сер. - 1940. - Т.26. - №4. - С.414-416.
17. Войткевич, А.А. Значение гуморальной среды и проницаемости ткани в явлениях физиологической регенерации / А.А. Войткевич // Зоологический журнал, 1937 - Т.16. - №1. - С.45-54.
18. Войткевич, А.А. К вопросу о взаимодействии частей при регенерации оперения / А.А. Войткевич // Биологический Журнал, 1934. - Т. 3. - Ч. 1. - С. 30 - 40.
19. Войткевич, А.А. Перо птицы / А.А. Войткевич. - Москва: АН СССР, 1962. – 288 с.
20. Гайдар, А.А. Рябчик - *Tetrastes bonasia* (L.) / А.А. Гайдар // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. - Москва: Наука, 1982. - С. 205-209.

21. Дементьев, Г. П. Руководство по зоологии / Г. П. Дементьев // Птицы. - Москва-Ленинград, 1940. - Т. 6. - 140 с.
22. Дольник, В.Р. Полуколичественный метод регистрации линьки у воробьиных птиц / В.Р. Дольник, В.М. Гаврилов // Орнитология, 1974. - Вып. 11. - С. 110-125.
23. Елизарьева, М.Ф. Растительность плоско-волнистого ландшафта ледниковой зоны восточной части Западно-Сибирской низменности / М.Ф. Елизарьева, // Уч. зап. Краснояр. гос. пед. ин-та. - Красноярск, 1961. - 279 с.
24. Ерохина, А.А. Почвенный покров южной и средней горной тайги Заангарья / А.А. Ерохина // Природное районирование центральной части Красноярского края и некоторые вопросы пригородного хозяйства. - Москва: АН СССР, 1962. - С.112-118.
25. Залетаев, В.С. Шкала балльной оценки упитанности птиц / В.С. Залетаев // Зоологический Журнал. – 1956. - Т. XXXV. - Вып. 3. - С. 441-444.
26. Зверев, П.А. Охота на рябчика / П.А. Зверев. - Москва: Вече, 2005. - 192 с.
27. Ивановский, Л.Н. Террасы долины Енисея от Енисейска до устья р. Большой Кае / Л.Н. Ивановский // Труды Томск. ун-та. Сер. геол.- Томск, 1954. - Т.132. - 409 с.
28. Ильичев, В.Д. Общая орнитология / В.Д. Ильичев, Н.Н. Карташев, И.А Шилов. - Москва: Высшая школа, 1982. - 464 с.
29. Иноземцев, А.А. Птицы и лес / А.А.Иноземцев. - Москва: Агропромиздат, 1987. - 302 с.
30. Кириллов, М.В. География Красноярского края / М.В. Кириллов, П.Г. Матушанская, С.П. Тихонова. - Красноярск: Кр. книж. изд-во, 1970. - 176 с.
31. Кириллов, М.В. К познанию географии почв Красноярского края / М.В. Кириллов // Труды Томск. ун-та. - Томск, 1957. - Т.140. - С.140-148.
32. Кириллов, М.В. Красноярский край. Природное и экономико-географическое районирование / М.В. Кириллов, Ю.А Щербаков. - Красноярск: Кн. изд-во, 1962.- 404 с.

33. Кириллов, М.В. Природа Красноярского края и ее охрана / М.В. Кириллов. – Красноярск: Кр. книж. изд-во, 1983. - 168 с.
34. Кирпичев, С.П. О линьке глухарей / С.П. Кирпичев // Орнитология, 1972. - №10. - С. 303 - 319.
35. Ковалев, В.А. Сибирская Италия / В.А. Ковалев // О природе. - Красноярск, 1986. - С.5-18.
36. Колосов, А.М. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР / А.М. Колосов, Н.П. Лавров, А.В. Михеев. - Москва: Высшая школа, 1983. - 312 с.
37. Крутовская, Е.А. Опыт одомашнивания и полувольного разведения глухаря / Е.А. Крутовская, Е.В. Крутовская // Преобразование фауны позвоночных нашей страны. - Москва, 1953. - С. 201 - 234.
38. Крылов, Г.В. Леса Сибири и Дальнего Востока, их лесорастительное районирование / Г.В. Крылов. - Москва: Гослесбумиздат, 1960. - 205 с.
39. Ларионов, В.Ф. Об изменении скорости роста во время линьки / В.Ф. Ларионов, Н.Ф. Позигун // Труды ин-та эспер. морфогенеза, 1935. - Т.3. - С.215-222.
40. Ларионов, В.Ф. Смена покровов и ее связь с размножением у птиц / В.Ф. Ларионов // Ученые записки Московского университета – 1945. - Вып. 88. - С. 1 - 95.
41. Литвиненко, Н.А. Межгодовые колебания в питании рябчика *Tetrastes bonasia* L. Обь-Енисейского междуречья / Н.А. Литвиненко, И.А. Савченко // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: X Международная школа-конференция студентов и молодых ученых, Абакан 22-25 ноября 2006 г. - Абакан: ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2006. - С. 103-104.
42. Михеев, А.В. Охота на рябчиков. / А.В. Михеев. - Москва: Физкультура и спорт, 1952. - 48 с.
43. Назаров, А.А. Распространение и численность глухаря в СССР / А.А. Назаров, О.Н. Шубникова // Материалы междунар. совещ. по глухарю. - Москва: Россельхозиздат, 1984. - С. 5-10.

44. Носков, Г.А. К методике описания состояния линьки у птиц / Г.А. Носков, А.Р. Гагинская // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц, 1972. - Вып. 14. - С. 85-112.
45. Носков, Г.А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц / Г.А. Носков, Т.А. Рымкевич // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. - Вильнюс, 1977. - С. 37 - 48.
46. Отчет по НИР // Численность, питание и линька рябчика на территории Центральной Сибири: Литвиненко Н.А., Савченко И.А., Савченко А.П. / под ред. А.П. Савченко; Сиб. Фед. ун-т. – Красноярск, 2005-2013 гг. – 210 с.
47. Потапов, Р.Л. Адаптация семейства Tetraonidae к зимнему сезону / Р.Л. Потапов // Исследования по биологии птиц. - Ленинград: Наука, 1974. - С. 207-251.
48. Потапов, Р.Л. Жизнь наших птиц и зверей: тетеревиные птицы / Р.Л. Потапов. - Ленинград: Лен. ун-т., 1990. - В.11. - 240 с.
49. Потапов, Р.Л. Фауна СССР. Отряд Курообразные (Galliformes), семейство Тетеревиные (Tetraonidae) / Р.Л. Потапов. - Ленинград: Наука, 1985.- Т. 3. - Вып. 1. - Ч. 2. - 638 с.
50. Рогачева, Э.В. Птицы Эвенкии и сопредельных территорий / Э.В. Рогачева, Е.Е. Сыроечковский, О.А. Черников. - Москва, 2008. - 772 с.
51. Родионов, М.А. Линька и возрастные признаки тетерева (*Lyrurus tetrix L.*) / М.А. Родионов // Ученые записки Ленинградского Гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена, 1963. - Т. 230. - Вып. 9. - С. 167 - 178.
52. Родионов, М.А. О питании, линьке и размножение куриных птиц северо-западных областей СССР / М.А. Родионов // Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. - Таллин: Валгус, 1967. - С. 105 - 123.
53. Романов, А.Н. Некоторые черты экологии глухаря в связи с вырубками в северной тайге / А.Н. Романов. - Труды Коми филиала АН СССР, 1960. – № 9. - С. 61-73.

54. Савченко, А.П. Ресурсы охотничьих зверей Красноярского края (анализ состояния основных видов) / А.П. Савченко, М.Н. Смирнов, А.Н. Зырянов, Г.А. Соколов, А.В. Беляков, Н.И. Мальцев, А.В. Янгулова., В.В. Кожечкин, И.А. Минаков, В.С. Окаемов, А.П. Суворов, О.А Тимошкина. - Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2002. - 162 с.
55. Савченко, А.П. Животный мир Енисейской равнины: Монография: земноводные, пресмыкающиеся, птицы / А.П. Савченко, В.Н. Сидоркин, А.В. Беляков. - Краснояр. гос. ун-т. - Красноярск, 2001. - Т.1. - 279 с.
56. Савченко, А.П. Перечень охотничьих птиц и зверей Красноярского края / А.П. Савченко, Н.И. Мальцев, И.А. Савченко. - Красноярск: Краснояр. гос. ун-т., 2001. - 386 с.
57. Савченко, А.П. Ресурсы охотничьих птиц Красноярского края (2002-2003 гг.) / А.П. Савченко, В.И. Емельянов, Н.В. Карпова, А.В. Янгулова, И.А. Савченко. - Красноярск: Краснояр. гос. ун-т., 2003. - 326 с.
58. Савченко, И.А. Значение гастролитов в жизни тетеревиных птиц Центральной Сибири / И.А. Савченко, А.П. Савченко, Н.А. Литвиненко // Вестник КрасГУ. - Красноярск: КрасГУ, 2009. - № 11. - С.112-117.
59. Савченко, И.А. Рябчик (*Tetrastes bonasia* L.) в Красноярском крае: экология, ресурсы, методы изучения / И.А. Савченко, А.П. Савченко, Н.В. Карпова, Н.А. Литвиненко, Е.В. Хоботов - Красноярск, 2010. - 62 с.
60. Северцов, Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии / Н.А. Северцов. - Москва, 1856. - 168 с.
61. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Экология боровой дичи Лапландского заповедника / О.И. Семенов-Тянь-Шанский // Труды Лапландского государственного заповедника. - Москва, 1938. - Вып. 4. - С. 217 - 306.
62. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Экология тетеревиных птиц / О.И. Семенов-Тянь-Шанский // Труды Лапландского государственного заповедника. - Москва, 1959. - Вып. 5. - С. 1 - 319.
63. Сердюк, Н.К. Геоморфологическое строение окрестностей Красноярска / Н.К. Сердюк. - Красноярск: Кн. Изд-во, 1995. - 105 с.

64. Снигиревский, С.И. Линька тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) / С.И. Снигиревский // Русский орнитологический журнал: экспресс-выпуск, 2008. - Т. 17. - Вып. 434. - С. 1203-1230.
65. Снигиревский, С.И. Линька тетеревиных (сем. Tetraonidae, отр. Galliformes) / С.И. Снигиревский // Сборник памяти акад. П.П. Сушкина. - Москва, 1950. - С. 215 - 236.
66. Соколов, Е.А. Охотничьи животные: корма и питание промысловых животных и птиц. - Москва, 1949. - Вып.7. - 256 с.
67. Средняя Сибирь. - Москва: Наука, 1964. - 480 с.
68. Теплов, В.П. Глухарь в Печеро-Илычском заповеднике / В.П. Теплов // Труды Печеро-Илычского заповедника. - Москва, 1947. - Вып. 4. - Ч. 1. - С. 3 - 76.
69. Чельцов-Бебутов, А.М. Экология птиц / А.М. Чельцов-Бебутов. - Москва: МГУ, 1982. - 128 с.
70. Шапарев, Ю.П. Биология рябчика Нижнего Приангарья / Ю.П. Шапарев // Охрана лесных ресурсов Средней Сибири. - 1980. - С. 135 - 142.
71. Шапарев, Ю.П. Экологическая оценка местообитаний тетеревиных птиц в Южной тайге Средней Сибири / Ю.П. Шапарев // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. - Новосибирск: Наука, 1987. - С. 137-146.
72. Штрайх, Г.Г. Факторы, определяющие процесс смены оперения / Г.Г. Штрайх, Е.А. Светозаров // Известия АН СССР (серия биология), 1937. - Т.3. - С. 533 – 558.
73. Юргенсон, П.Б. Охотничьи звери и птицы (прикладная экология) / П.Б. Юргенсон. - Москва: Лесная промышленность, 1968. - 308 с.
74. Кизилова Н.А. Питание тетеревиных птиц Енисейской равнины / И.А. Савченко, Н.А. Кизилова // Орнитологические исследования в Северной Евразии: тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. - Ставрополь, 2006. - С.466 - 467.

75. Литвиненко Н.А. О линьке рябчика в Центральной Сибири / Н.А. Литвиненко, И.А. Савченко // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. - Алматы, 2015. - С. 300-301.
76. Савченко И.А. Линька тетеревиных птиц Енисейской и Центральной групп районов Красноярского края / И.А. Савченко, Н.А. Кизилова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. - Абакан: ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2005. - Т.2. - Вып.9. - С.36-37.
77. Савченко И.А. Предзимние корма и их влияние на состояние ресурсов рябчика (*Tetrastes bonasia* L.) / И.А. Савченко, Н.А. Кизилова // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: Материалы международной научно-практической конференции, Иркутск 26-30 мая 2005 г. - Иркутск: ИрГСХА, 2005. - С. 295-299.
78. Савченко И.А. Особенности питания рябчика (*Tetrastes bonasia* L.) на юге Енисейской равнины / И.А. Савченко, Н.А. Кизилова // Фауна и экология животных Юга Средней Сибири: межвузовский сборник научных трудов. - Красноярск, 2006. - С.169-181.
79. Bendell, F. Age, moult and weight characteristics of blue grouse / F. Bendell // Condor, 1955. - Vol. 57. - N. 6. - P. 354 - 361.
80. Boback, A.F. Das Auerhuhn. Die Neue Brehn-Bucheei / A.F. Boback, 1966. - №86. - 118 s.
81. Dolnik, V.R. Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch and some other temperate-zone passerine birds / V.R. Dolnik, T.I. Blyumental // Condor, 1967. - Vol. 69. - P. 435 - 468.
82. Dwight, J. The moult of the North American Tetraonidae (quails, partridges and grouse) / J. Dwight // Auk, 1900. - Vol. 17. - N. 1. - P. 34 - 51.
83. Evans, P.R. Autumn movements moult and measurements of the Lesser Redpoll / P.R. Evans // Ibis, 1966. - Vol. 108. - P. 183 - 216.
84. Foster, M.S. Moulting cycles in the Orange-crowned Warbler / M.S. Foster // Condor, 1967. - Vol. 69. - P. 169 - 200.

85. Gross, R. Water soluble compounds (non-keratins) associated with the plumage of the pigeon / R. Gross // Austral. J. Exptl. Biol. and Med. Sci. – 1956. - Vol. 34. N. 1. - P. 65-69.
86. Gwinner, E. Circannual clocks in avian reproduction and migration / E. Gwinner // Ibis – 1996. - Vol. 138. - P. 47-63.
87. Hjorth, I. Reproductive behavior in Tetraonidae / I. Hjorth // Viltrevy, 1910. - Vol. 7., N. 4. - P. 184 - 596.
88. Hohn, E.O. Evidens for iron staining as the cause of rusty discoloration of normally white feathers in anserine birds / E.O. Hohn // Auk. - 1955. - Vol. 72. N. 4. - P. 414.
89. Kendeigh, S.C. Avian energetic / S.C. Kendeigh, V.R. Dolnik, V.M. Gavrillov // Granivorous birds in ecosystems. - 1977. - Vol. 12. - P. 127 - 204.
90. Kipp, F.A. Progressive Merkmale des Jugendkleides bei den Spechten / F.A. Kipp // Ornithol., 1956. - Vol. 97. - N. 4. - P. 403 - 410.
91. Koch, E.L. Zur Frage der Beeinflussbarkeit der gefiederfarber der Vogel / E.L. Koch // Z. wiss. Zool., 1939. - Bd. 152. - N. 1. - S. 27 - 82.
92. Krukenberg, C. Die Feder Farbstoffe der Psittaciden / C. Krukenberg // Vergl.-physiol. studien. - Heidelberg, 1882. - Bd. 29. - S. 36 - 42.
93. Leshner, S.W. Effect of photoperiod on moulting of feathers / S.W. Leshner, S.C. Kendeigh // Wilson Bull., 1941. - Vol. 53. - P. 169 - 180.
94. Lloyd-Jones, O. The development of nesting feathers / O. Lloyd-Jones // Lab. Bull. Oberlin coll., 1907. - №. 13. - P. 3 - 18.
95. Lonnberg, E. Zur Kenntnis der Lipochrome der Vogel / E. Lonnberg // Archiv Zool., 1930. - Bd. 21A. - №. 11. - S. 1 - 12.
96. Mewaldt, Z.R. Pterylography, natural and experimentally induced molt in Clark's Nutcracker / Z.R. Mewaldt // Condor, 1958. - Vol. 60. - P. 165 - 187.
97. Mogilner, A.E. On quantitative patterns of moult dynamics (about techniques of studying moult in birds) / A.E. Mogilner, T.A. Rymkevich // Proc. XX Meet. Work. Group on the Project: Species and its Productivity in the Distribution Area. - Vilnius, 1990. - P. 43 - 52.

98. Morton, M.L. Some effect of castration on a migratory sparrow (*Zonotrichia atricapilla*) / M.L. Morton, L.R. Mewaldt // *Physiol. Zool.*, 1962. - Vol. 35. - P. 237 - 247.
99. Murphy, M.E. Energetics and nutrition of moult / M.E. Murphy // *Avian energetics and nutritional ecology*. - New York, 1996. - P. 158-198.
100. Parkes, K.C. Post-juvenal wing moult in the bobolink / K.C. Parkes // *Wilson Bull.*, 1952. - Vol. 64. - №2. - P. 161 - 162.
101. Podhradsky, J. Der Einflub des Milieus auf Entwicklung der Integumentfarben der Taube / J. Podhradsky // *Biologia*. - Bratislava, 1953. - Bd. 8. - S. 109 - 132.
102. Salomonsen, F. Moults and sequence of plumage in the rock ptarmigan, *Lagopus mutus* (Montin) / F. Salomonsen // *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistoriks forening*, 1939. - Vol. 103. - P. 1 - 491.
103. Sauermann, C. Uber die Wirkung organischer Farbstoffe auf das Gefieder der Vogel bei stomachaler Parreicherung / C. Sauermann // *Arch. Anat. u. Physiol.*, 1889. - P. 543 - 549.
104. Sikamaki, P. A trade-off between current reproduction and moult in the pied flycatcher - an experiment / P. Sikamaki, M. Hovi, O. Ratti, // *Funct. Ecol.*, 1994. - Vol. 8. - P. 587 - 593.
105. Supplee, W.C. Zinc and potassium effects on bone formation, feathering and growth of poults / W.C. Supplee, G.F. Combs, D.L. Blamberg // *Poultry Sci.*, 1958. - Vol. 37. - № 1. - P. 63 - 67.
106. Weise, C.M. Nightly unrest in caged migratory sparrows under outdoor condition / C.M. Weise // *Ecology*, 1956. - Vol. 37. - P. 274 - 287.
107. Westerskov, K. Notes on the post-juvenile moult and first winter plumage in the pheasant / K. Westerskov // *Brit. Birds*, 1955. - Vol. 48. - № 7. - P. 308 - 311.
108. Zimmerman, J.L. Bioenergetics of the Dickcissel / J.L. Zimmerman // *Physiol. Zool.* - 1965. - Vol. 38. - P. 370 - 389.