

С. А. Коузов

ЛЕБЕДЬ-ШИПУН (*CYGNUS OLOR* GMELIN 1789) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА: ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ ПТИЦ И БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Описываются основные особенности размножения лебедя-шипун в восточной части Финского залива: сроки появления, пространственное и биотопическое распределение на гнездовании, сроки и успешность размножения, особенности поведения птиц. Проведено сравнение с данными из других частей ареала. Успешность гнездования в открытых биотопах морских островов обусловлена поведенческой пластичностью вида. Особенности экологии местных птиц наиболее сходны с таковыми у лебедей из Эстонии, Финляндии, Швеции и Дании. В пределах Балтийского региона отмечается запаздывание сроков размножения и уменьшение средней величины кладки у северных популяций по сравнению с южными, что говорит об ошибочности заключений ряда авторов об однородности репродуктивных показателей шипунов Каспийской и Балтийской популяций. Библиогр. 76 назв. Ил. 13. Табл. 10.

Ключевые слова: Anserinae, Cygnini, лебедь-шипун, *Cygnus olor*, Ленинградская область, Финский залив, Кургальский полуостров, размножение, репродуктивный успех, территориальность, поведение, колониальность, динамика ареалов.

S. A. Kouzov

MUTE SWAN (*CYGNUS OLOR* GMELIN 1789) IN THE EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND: HISTORY OF DISPERSION, DISTRIBUTION OF BREEDING BIRDS AND FEATURES OF BIOLOGY

St. Petersburg State University, 7–9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; skouzov@mail.ru

The description of the main events of a Mute swan reproduction in the eastern part of Gulf of Finland is given: terms of arrival, spatial and biotopical distribution on nesting, terms and success of reproduction, features of bird behavior. A comparison with data from other parts of an area is carried out. Success of nesting in open biotopes of sea islands is caused by behavioural plasticity of Mute swan. Features of ecology of local birds are most similar to those of swans from Estonia, Finland, Sweden and Denmark. Large delay of dates of reproduction start and marked reduction of average size of laying from southern populations to northern populations are noted in the eastern part of Baltic region that speaks about an inaccuracy of the conclusions of some authors about uniformity of reproductive indicators of Mute swan of the Caspian and Baltic populations. Refs 76. Figs 13. Tables 10.

Keywords: Anserinae, Cygnini, Mute Swan, *Cygnus olor*, Leningrad region, Gulf of Finland, reproduction, reproductive success, territoriality, coloniality, dynamics of areas.

Введение

Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin 1789) — вид, распространенный преимущественно на водоемах аридной и семиаридной зон Палеарктики, а также в ряде регионов Западной Европы, акклиматизирован в Северной Америке, Южной Африке, Австралии и Новой Зеландии. В отличие от большинства птиц южного происхождения, расселяющихся в Балтийском регионе с середины XIX — начала XX в. по мере развития многовековой теплой фазы климата [1–3], лебедь-шипун в Северной Европе (Швеция и Голландия) по данным археологии отмечается по крайней

С. А. Коузов (skouzov@mail.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

мере с раннего железного века [4, 5]. В конце XIX — первой половине XX в. он был крайне редок на большей части своего ареала [6, 7]. С середины XX в. на фоне потепления климата и улучшения охраны у шипуна отмечались многократный рост численности и расширение ареала на север [3, 8], в том числе и в восточной Балтике [9–15]. В последние годы этот вид стал обычным на гнездовании в восточной части Финского залива [16–20]. Небольшой очаг размножения и линьки шипунов образовался даже в дельте Печоры [21, 22]. Объяснение причин и механизмов столь мощной экспансии следует искать в особенностях его биологии в новых областях обитания.

Материал и методика

Основной материал собран на Кургальском п-ове в 1990, 1993–1999 и в 2005–2015 гг. В 1994–1996 и 2006–2008 гг. наблюдения велись с третьей декады мая до конца августа и на коротких 4–10-дневных круглогодичных выездах. В остальные годы проводились только краткие выезды длительностью от 3 до 12 дней от 10 до 14 раз в год.

Проводили учет, замеры и описание гнезд, определение величины кладок и замеры яиц. Сроки откладки яиц определяли по водному тесту и возрасту выводков. Величину кладок определяли только для найденных на начальных стадиях инкубации кладок, чтобы избежать погрешностей, вызванных похищением яиц наземными хищниками и выкатыванием (уплыванием) части яиц при подтоплении гнезд. Для анализа данных использовали тест Манна—Уитни, *t*-критерий для независимых выборок и критерий Хи-квадрат [23].

Кладку считали успешной, если в ней вылупился хотя бы один птенец. Число и долю таких кладок определяли в общей выборке всех найденных кладок. Успешность вылупления определяли по наличию в гнездах эмбриональных оболочек, яиц с погибшими эмбрионами и следов разорения. В то же время долю успешных вылуплений в успешных кладках мы определяли только по выборкам кладок, подробно прослеженных с начала периода инкубации, изначальная величина которых была достоверно определена. Вычисленную таким способом величину экстраполировали на всю выборку успешных кладок исходя из предположения, что успешные кладки, найденные в конце периода насиживания, составляли меньше 5% всех найденных успешных кладок и вряд ли могли сильно отличаться по показателям отхода от всей выборки.

Успехом насиживания считали долю успешных вылуплений среди всех яиц, снесенных во всех кладках, сформировавшихся за исследуемый период (пятидневку, декаду, год или более длительный отрезок времени). Поскольку точное число всех снесенных яиц неизвестно (из-за части кладок, найденных в конце насиживания), то общий успех насиживания мы вычисляли умножением процента успешных кладок на процент успешных вылуплений среди всех яиц в подробно прослеженных успешных кладках.

Выживаемость птенцов определялась как доля птенцов (%), поднявшихся на крыло, от числа всех вылуплений. Общим репродуктивным успехом считалась доля поднявшихся на крыло птенцов от всех снесенных яиц, которую определяли путем перемножения величины успеха насиживания и выживаемости птенцов.

Учеты выводов проводились с моторной лодки вдоль всего побережья полуострова. Поведение птиц изучалось при наблюдениях из укрытия — 2644 часа за разные годы.

В 2008–2015 гг. проводились водные и автомобильно-пешие учеты, охватившие в разные годы большую часть побережий Финского залива (рис. 1). В 2010–2015 гг. проведено 25 маршрутов на яхтах «Мирабель» и «Маньяна», парусном катамаране «Центаур», катерах «Ястреб» и «МСН», судах «Коневец», «Соболец» и «ГС-4» продолжительностью 3–8 дней с высадкой на большинстве островов Финского залива (рис. 1).

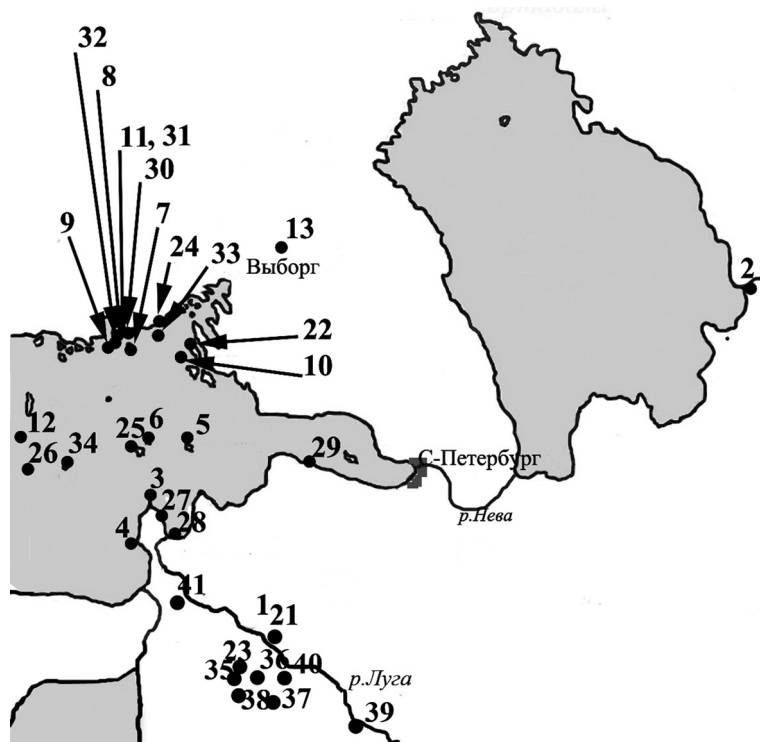


Рис. 1. История находок гнезд и выводков лебедя-шипунa *Cygnus olor* в Ленинградской области: ссылки на номера точек находок см. в тексте.

В работе использовались 20× бинокль, 100× подзорная труба, фотоаппарат Nikon-D90 с объективами Nikkor 300:4 и Sigma 150–500:5,6.

Результаты

История заселения и находок

В Ленинградской области залеты лебедя-шипунa стали отмечаться с начала 70-х годов прошлого века [24] в восточной части Финского залива и на Нарвском разливе [25]. С начала 80-х годов пары и группы из 3–6 птиц отмечают на прудах в долине р. Волхов, в верхнем течении р. Нева в месте впадения р. Самарка, в низо-

вьях р. Свирь, в пойме р. Луга у дер. Бежаны, на озерах Бабинское, Врево, Череме-нецкое, на прудах у поселков Лопухинка и Шувалово, а также на островах Зеленцы в Шлиссельбургской губе Ладожского озера [25].

В 1987 г. на карьерах у пос. Большой Сабск в долине р. Луга и в низовьях р. Свирь в районе пос. Заостровье (Лодейнопольский р-н) встречены нелетные выводки шипунов (рис. 1, точки 1 и 2) [25]. В этом же году на о. Хангелода у северного побережья Кургальского п-ова впервые в регионе найдено гнездо лебедя-шипунa (рис. 1, точка 3) [25, 26]. К сожалению, описание находки, сделанное В. А. Бузуном, имеет неточности. Так, он указывает, что гнездо располагалось в 28 м от воды на песке среди валунов и редкой поросли тростника [25]. Однако, согласно нашим более поздним детальным обследованиям, на данном расстоянии от уреза воды на острове таких биотопов нет, эти участки заняты только низкотравными луговинами с примесью редкого колосняка и с отдельными кустами шиповника. Судя по всему, в этом районе птицы начали гнездиться несколько раньше, поскольку по сведениям местных жителей одна пара птиц гнездилась уже с 1985 г. в бухте Кирьямо рядом с о. Реймосар на западном побережье полуострова приблизительно в 20 км к югу от о. Хангелода (рис. 1, точка 4). В июле 1989 г. на акватории Кургальского рифа впервые отмечен линник из 118 птиц [26].

В 1990–1993 гг. вдоль западного и северного побережий Кургальского п-ова размножались от 17 до 24 пар, и 60–140 птиц собирались на линьку. В 1994–1999 гг. здесь ежегодно отмечалось от 50 до 63 размножающихся пар и 190–260 линяющих птиц [16, 17].

В 1991–1992 гг. гнездование шипуна отмечено на арх. Сескар (рис. 1, точка 5) [27]. По опросным сведениям первые лебеди на Сескаре начали гнездиться в те же годы, что и на Кургальском п-ове. В 1992 г. здесь размножались 13 пар [27], в 1994 г. отмечено уже 22 пары и до 200 линяющих птиц [28], в 1997 г. — 15–20 пар [29].

В 1994–1995 гг. гнезда и выводки шипунов отмечены на о. Малый (рис. 1, точка 6) и на островах у северного побережья Финского залива: Большой Фискар, Орлиный, Долгий Риф и Малый Березовый (рис. 1, точки 7, 8, 9 и 10) [20, 30].

В 2005–2006 гг. гнездование двух пар отмечено на о-вах Крутояр и Виргины (рис. 1, точки 11 и 12). В 2004–2007 гг. пара шипунов размножалась на озере Большое Градуевское на севере Выборгского района [20] (рис. 1, точка 13). В 2007 г. наблюдали повторное заселение парой шипунов пруда в долине р. Луга у пос. Большой Сабск (рис. 1, точка 21) [31]. В 2009 г. найдено гнездо на о. Северный Березовый [20] (рис. 1, точка 22). С 2010 г. отмечается размножение одной пары на озере Пенино на юго-западе Ленинградской области (рис. 1, точка 23) [32].

В 2012–2015 гг. одна пара птиц размножалась в бухте Портовой на севере Финского залива [20, 33] (рис. 1, точка 24). В 2013–2015 гг. отмечено размножение 4–6 пар на о. Мощный [20, 34] (рис. 1, точка 25). В 2013 г. по одному выводку отмечено на о. Малый Тютерс [20, 35], на восточном берегу Кургальского п-ова, в вершине Лужской губы и в плавнях у дер. Черная Лахта [20, 36] (рис. 1, точки 26, 27, 28 и 29). Последнее место является в настоящее время самой восточной точкой гнездования шипуна в регионе. В 2014 г. гнезда шипунов были найдены на о-вах Рябинник, Галочий и Восточный Гребень [20] (рис. 1, точки 30, 31 и 32). В 2015 г. гнездо лебедя-шипунa также было впервые найдено на о. Малый Фискар [20, 33] (рис. 1, точка 33) и 2 гнезда — на о. Большой Тютерс [35] (рис. 1, точка 34). Кроме новых

мест размножения в 2013–2015 гг. обнаружены также новые места линочных скоплений в центральной и северной частях Финского залива: о. Мощный — 6–32 птицы, о. Малый — 12 птиц, о. Увалень рядом с арх. Большой Фискаар — 12 птиц [20]. В 2015 г. были также обнаружены размножающиеся пары лебедей-шипунов на озерах Самро, Залустежское, Сяберо, Спас-Которское, Омчино и на старице р. Саба у дер. Псоедь на юго-западе Ленинградской области в Лужском районе [37].

Предгнездовой период

Весной первые взрослые пары без птенцов обычно появляются у мест гнездования сразу после образования первых полыней на прибрежных мелководьях (рис. 2). Наиболее рано это происходит у западного побережья Кургальского п-ова: в годы со средним ходом весны — в третьей декаде марта, в годы с ранним сходом льда — в второй декаде марта, в годы с поздним наступлением весны — во второй пятидневке апреля. В годы, когда ледовый покров не образовывался, или в годы с аномально ранним сходом льда прилет птиц отмечался уже в третьей декаде февраля — начале марта (2008, 2014 и 2015 гг.). Если в конце первой декады апреля у побережья еще держится сплошной ледовый покров, то прилетевшие птицы отлетают на судоходный фарватер или открытую морскую акваторию у границы сплошных льдов, где кормятся плавающими у поверхности воды растительными обрывками. Пары с прошлогодними птенцами обычно появляются на пять-семь дней позже первых птиц. У северного побережья Финского залива сплошной ледовый покров обычно начинает сходить в начале мая, в эти же сроки отмечаются первые встречи шипунов (по сообщениям Т. А. Рымкевич и М. А. Антипина). Поскольку первые кладки начинаются в этом районе буквально через несколько дней после появления птиц, можно полагать, что до этого времени местные шипуны также держатся на ближайшей открытой морской акватории у фарватеров.



Рис. 2. Пара лебедей-шипунов *Cygnus olor* на первых полынях в Гакковской бухте у западного побережья Кургальского п-ова. 7 апреля 2012 г.

Гнездовой период

Сроки размножения. На Кургальском п-ове в 1993–2014 гг. кладки шипунов начинались с 10 апреля и продолжались по 6 июня (табл. 1), 84,60% кладок ($n = 708$) были начаты в период 16 апреля — 10 мая. Массовая откладка яиц начиналась через 5–10 дней после начала первых кладок и происходила обычно в течение 10–15 дней (табл. 1). В годы с поздней весной откладка яиц начиналась на 10–15 дней позже, чем в годы с ранней весной (табл. 1).

Таблица 1. Сроки начала откладки яиц в гнездах лебедя-шипунa (*Cygnus olor*) на Кургальском п-ове в 1993–1999 и 2005–2014 гг.

Год	11–15 апреля	16–20 апреля	21–25 апреля	26–30 апреля	1–5 мая	6–10 мая	11–15 мая	16–20 мая	21–25 мая	26–31 мая	1–5 июня	Кол- во яиц
1993	1	4	11	4	2	1	1					24
1994		7	14	16	6	1	2	1	2	1		50
1995	1	11	18	15	5	4	2					56
1996		1	9	14	16	5	5	1		1		52
1997		6	12	24	12	4	5		3	1		67
1998		1	10	12	15	9	2	1	4	1	2	57
1999		4	13	19	14	4	3	1	2			60
2005			1	5	12	4	1	1	1	1		26
2006		1	2		5	7	4	4	1	1	1	26
2007	1	5	6	5	4	5	2	2	3			33
2008	3	14	16	18	11	3	6	1	1			73
2009		3	7	14	10	7	4					45
2010			1	7	7	5	2	2		1	1	26
2011			1	1	8	8	2	3		1		24
2012		3	5	9	12	2	1	1	2		1	36
2013				2	7	4	3	1				17
2014	5	11	4	7	5	2	2					36
Всего	11	71	130	172	151	75	47	19	19	8	5	708

На о. Мощный в 2013–2014 гг. и арх. Сескар в 1994 г. (данные У.А. Бириной), в 2005, 2007 и в 2008 гг. (данные А.Л. Рычковой) и в 2012–2015 гг. кладки начинались приблизительно на неделю позже — в третьей декаде апреля-первой половине мая.

В открытой более западной части Финского залива и у его северного побережья откладка яиц начиналась в среднем еще на 5–10 дней позже. Так, судя по возрасту птенцов, откладка яиц у пары шипунов в 2012 г. на о. Северный Виргин и у пары птиц в 2014 г. на о. Малый Тютерс началась в конце первой декады мая. В 2015 г. две пары шипунов на о. Большой Тютерс приступили к откладке яиц в начале третьей пятидневки мая. В 1995 г. из семи случаев размножения на арх. Большой Фискар, о-вах Орлиный, Долгий Риф, Малый Березовый у пяти пар откладка яиц началась не раньше 10 мая и только у одной пары, судя по возрасту птенцов, — в третьей

декаде апреля [30]. В 2010–2012 гг. на арх. Большой Фискарь все кладки ($n = 3$) были начаты после 10 мая.

Пространственное и биотопическое распределение гнезд. В последние десятилетия на Финском заливе подавляющее большинство шипунов гнездится в его южном секторе (рис. 3). У Кургальского п-ова в 1990–1999 и 2005–2015 гг. ежегодно отмечали от 17 до 71 гнезда. На арх. Сескар их численность колебалась от 13–25 пар в 1991–1997 гг. [27–29, данные У. А. Бириной] до 100 пар в 2005–2009 гг. [38]. В 2013–2015 гг. их численность варьировала от 15 до 41 пары. На о. Мощный — в 2013–2015 гг. гнездилось 4–6 пар (рис. 3). В самой западной части залива на о. Большой Тюттерс в 2015 г. гнездилось две пары, на о. Малый Тюттерс в 2013–2015 гг. — одна пара, и одна пара в 2012 г. — на о. Северный Виргин. На всех островах в северном секторе Финского залива (Северный Березовый, Долгий Риф, Восточный Гребень, Галочий, Большой и Малый Фискары, бухта Портовая) в настоящее время гнездится не более восьми-девяти семей (рис. 3).

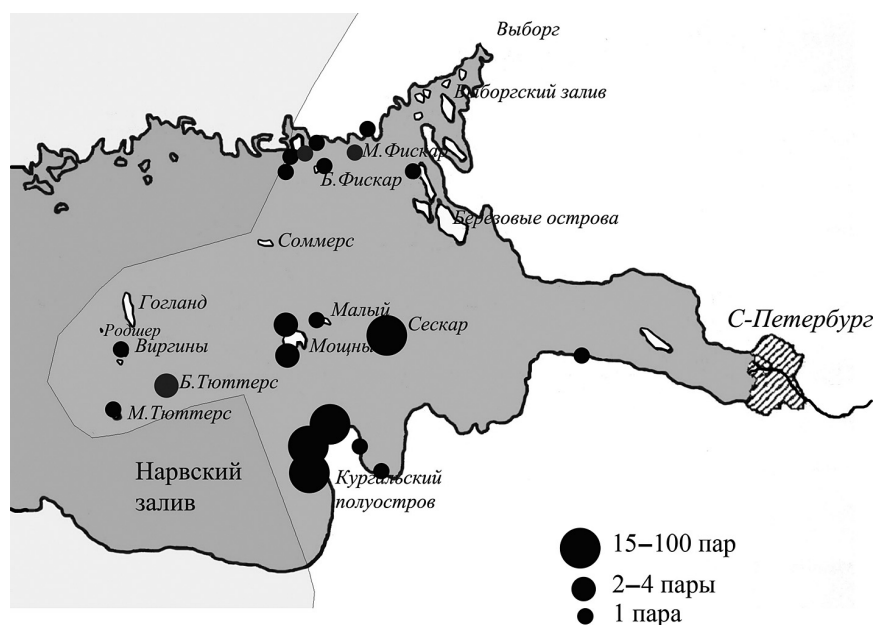


Рис. 3. Пространственное распределение гнездовых пар лебедя-шипунa *Suzniss olor* в восточной части Финского залива в последнем десятилетии

На Кургальском п-ове гнезда шипунов находили в 10 биотопах: от тростниковых крепей до песчаных пляжей, как на побережье, так и на островах различных величин, морфологии и удаленности от побережья (табл. 2). На островах размножались 97,93% пар ($n = 725$) (табл. 2), при этом 72,69% гнезд ($n = 725$) располагались в открытых стациях — от среднетравных луговин до голых кос. На побережье все гнезда были в тростниках ($n = 15$), а на островах чаще всего заселялись различные низкотравные стации — 51,69% гнезд ($n = 710$), из которых 40,87% ($n = 367$) было в поросли колосняка (табл. 2). Доля гнезд на голом субстрате на островах, удаленных от берега не далее 1500 м, составила 4,54% ($n = 330$), а на островах, удаленных от берега далее 1500 м, — 15,79% ($n = 380$).

Таблица 2. Биотопическое распределение гнезд лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) на Кургальском п-ове в 1993–1999 и 2005–2014 гг.

Биотоп	Берег материка	Небольшие островки (меньше 1 га) не далее 50 м от берега	Небольшие и средние острова (от 1 до 5 га) в 50–500 м от берега	Небольшие острова (до 1 га) в 0,5–1,5 км от берега	Крупные острова (больше 5 га) в 1,5–2,5 км от берега	Маленькие острова в 1,5–2,5 км от берега	Косы в открытом море в 8 км от берега (Хитоматала)	Итого
Полупогруженные тростниковые заросли	15	0	2	5	21	0	0	43
Сухая тростниковая крепь	0	0	2	4	11	0	0	17
Ленточные и куртинные заросли тростника	0	6	11	22	25	10	0	74
Высокотравные злаковые и тростниково-злаковые луговины	0	1	8	44	9	2	0	64
Среднетравные луговины	0	0	6	38	34	7	0	85
Низкотравные луговины на валунных полях	0	3	12	30	58	11	0	114
Низкотравные разнотравные луговины на песчаных дюнах	0	11	0	37	51	4	0	103
Поросль колосняка на песчаных дюнах	0	0	0	73	60	17	0	150
Лишенные растительности каменистые мысы	0	1	0	11	14	3	0	29
Песчаные и галечниковые пляжи и косы	0	0	0	3	24	17	2	46
Итого	15	22	41	267	307	71	2	725

Почти все гнезда в тростниках и в высокотравье были не далее 10 м от зеркала воды (обычно 2–5 м). На о. Реймосар в 2005 г. найдено в высокотравье единственное гнездо, расположенное в 52 м от воды. Вокруг гнезда птицами была выщипана площадка диаметром 3,5–4,0 м, к воде вела система натоптанных троп. Гнезда на низкотравных станциях могли быть удалены от воды на расстояние до 15–25 м и располагались на наиболее возвышенных частях островов (рис. 4). На островах, удаленных более чем на 500 м от берега, 47,98% ($n = 311$) всех гнезд в низкотравье располагалось таким образом.

Сходные гнездовые биотопы шипун занимает на арх. Сескар [26, 27, данные У. А. Бириной и А. Л. Рычковой], о-вах Мощный, Малый, Северный Виргин, Большой и Малый Тютерс. В шхерах северной части Финского залива гнезда шипунов располагаются на сглаженных гранитных скалах. Полупогруженная растительность здесь отсутствует, разреженный травянистый покров есть только в скальных трещинах и понижениях (рис. 5). Все найденные гнезда ($n = 14$) были открытыми и находились в 10–15 м от уреза воды на выровненных участках, хорошо защищенных от волнобоя — внутри небольших бухт или в протоках между островами (наши данные, данные А. Р. Гагинской).

Межвидовые территориальные отношения. Большинство пар шипунов на островах у Кургальского п-ова гнездились в колониях морских птиц — 82,11% всех



Рис. 4. Пара лебедей-шипунгов *Cygnus olor* на гнезде в колонии серебристых чаек *Larus argentatus* среди колоснякового низкотравья на о. Хангелода. 1 июня 2008 г.



Рис. 5. Типичный гнездовой биотоп лебедя-шипуна *Cygnus olor* в гранитных шхерах у северного побережья Финского залива на о. Рябинник. 27 июня 2014 г.

гнезд на островах, $n = 710$ (табл. 3). Чаще всего — в колониях серебристой чайки (69,64% всех гнезд в колониях, $n = 583$) (рис. 4), заметно реже — в колонии клуши (12,18% всех гнезд, $n = 583$) или в совместных поселениях озерной и сизой чаек, речной и полярной крачек (15,78% всех гнезд, $n = 583$), и единично — в колониях большого баклана (табл. 3). Плотность расположения гнезд шипуна в колониях мелких чайковых и клуши была заметно выше, чем в колониях серебристой чайки (табл. 3).

Таблица 3. Распределение гнезд лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) по отношению к местам гнездования массовых колониальных птиц на Кургальском п-ове в разные годы

Биотоп	Параметры	Колонии				Вне колоний	Вся площадь островов
		Эпицентры	Периферии	Ближайшие окраины	Вся площадь колоний		
1990–1999 гг.							
Острова с колониями се-ребристой чайки	Площадь	4,11	1,90	2,39	8,40	18,75	27,15
	Число гнезд	114	34	17	165	32	197
	Средняя плотность гнезд	3,47	2,24	0,89	2,46	0,21	0,91
Острова с колониями клуши	Площадь	0,18	0,11	0,09	0,38	0,12	0,50
	Число гнезд	56	11	4	71	0	71
	Средняя плотность гнезд	38,89	12,50	5,56	23,36	0,00	17,75
Острова с колониями мелких чайковых птиц, на травянистой растительности	Площадь	0,39	0,26	0,39	1,04	0,97	2,02
	Число гнезд	41	8	4	53	7	60
	Средняя плотность гнезд	13,01	3,83	1,29	6,35	0,90	3,72
Острова с колониями мелких чайковых птиц на песке без растительности	Площадь	0,05	0,03	0,02	0,10	1,15	1,25
	Число гнезд	2	4	7	13	11	24
	Средняя плотность гнезд	5,00	16,67	43,75	16,25	1,20	2,40
Острова без колоний	Площадь	0,00	0,00	0,00	0,00	4,47	4,47
	Число гнезд	0	0	0	0	30	30
	Средняя плотность гнезд	0,00	0,00	0,00	0,00	0,96	0,96
Побережье	Площадь	0,00	0,00	0,00	0,00	130,00	130,00
	Число гнезд	0	0	0	0	1	1
	Средняя плотность гнезд	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2005–2014 гг.							
Острова с колониями большого баклана	Площадь	0,17	0,19	0,18	0,54	0,00	0,54
	Число гнезд	0	5	7	12	0	12
	Средняя плотность гнезд	0,00	2,63	3,89	2,22	0,00	2,22
Острова с колониями серебристой чайки	Площадь	2,08	1,11	1,37	4,56	9,95	14,50
	Число гнезд	108	110	25	243	35	278
	Средняя плотность гнезд	5,20	9,88	1,83	5,33	0,35	1,92
Острова с колониями мелких чайковых птиц, на травянистой растительности	Площадь	0,08	0,05	0,03	0,16	0,03	0,19
	Число гнезд	19	3	6	28	0	28
	Средняя плотность гнезд	23,17	6,52	20,69	17,83	0,00	14,74
Острова с колониями мелких чайковых птиц на песке без растительности	Площадь	0,49	0,23	0,14	0,86	0,94	1,80
	Число гнезд	0	0	0	0	0	0
	Средняя плотность гнезд	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Острова без колоний	Площадь	0,00	0,00	0,00	0,00	20,22	20,22
	Число гнезд	0	0	0	0	12	12
	Средняя плотность гнезд	0	0	0	0	0,06	0,06
Побережье	Площадь	0,00	0,00	0,00	0,00	260,00	260,00
	Число гнезд	0	0	0	0	12	12
	Средняя плотность гнезд	0	0	0	0	0,00	0,0046

Однако селективность выбора мест гнездования шипуна видна лишь по отношению к серебристым чайкам, поскольку только они занимают колонии до начала размножения лебедей, уже в конце марта. На о. Кургальская Рейма, где была единственная колония клуш и в 1993–1999 гг. располагалась плотная колония шипунов из 5–29 гнезд (табл. 3), ежегодно гнездились 18–24 пары серебристой чайки, и именно на них могли ориентироваться лебеди в выборе своего места гнездования. Наблюдаются синхронные появления—исчезновения гнезд шипунов и серебристых чаек на отдельных островах или участках. Данные за 1993–1999 и 2005–2014 гг. на трех островах Кургальского рифа показывают высокий коэффициент корреляции между численностью гнезд этих двух видов — $r = 0,8699$ ($n = 45$).

Мелкие виды чайковых и клуша на Кургальском п-ове приступают к гнездованию во второй половине мая — начале июня. Их колонии часто меняют дислокацию, однако шипуны обычно заселяют те же острова и в годы, когда там этих видов чайковых птиц нет. По данным 1993–1999 и 2005–2014 гг. на шести островках у Кургальского п-ова не выявлено корреляции появления—исчезновения их поселений — $r = -0,0140$ ($n = 90$). Их соседство — результат независимого совпадения оптимальных биотопов.

Шипуны проявляют агрессию только к крупным чайкам, представляющим опасность для их кладок и птенцов. Самец на воде атакует чаек, оказывающихся на расстоянии 5–15 м от него или от выводка (рис. 6). Самкой охраняется только площадь в радиусе 2,0–2,5 м от гнезда (рис. 4). Чайки пикируют только на самок у гнезд, которые отбиваются ударами крыльев и клювов (рис. 7). Если конфликт затягивается, то к самкам присоединяются самцы шипунов. К мелким чайковым шипуны индифферентны, при их атаках насиживающие самки только глубже втягивают голову в оперение спины. К серым гусям и уткам в это время шипуны безразличны. Гнезда серых гусей могут находиться на расстоянии 5–10 м (рис. 8), а гнезда речных и нырковых уток — 1–2 м от гнезд шипунов. При тревоге сошедшие на воду серые гуси и шипуны часто держатся и возвращаются к кладкам вместе.



Рис. 6. Самец лебедя-шипунa *Cygnus olor*, третирующий птенца серебристой чайки *Larus argentatus* около выводка. 13 июля 2006 г.



Рис. 7. Территориальное столкновение самки лебедя-шипуна *Cygnus olor* и серебристой чайки около гнезда. 1 июня 2008 г.



Рис. 8. Фрагмент гнездовой колонии лебедей-шипунов *Cygnus olor* на о. Кирьенсари у западного побережья Кургальского п-ова, в которой в 2008 г. гнездились 29 пар лебедей-шипунов и 3 пары серых гусей. 11 мая 2008 г.:

белыми стрелками обозначены соседние крупные гнезда лебедей-шипунов, черной — гнездо серого гуся.

Внутривидовые территориальные отношения. У гнездящихся на Кургальском п-ове шипунов выделяются три типа внутривидовых отношений: территориальные пары, ассоциации и колонии.

Территориальные пары имели охраняемые участки в радиусе 400–600 м от гнезда, откуда они изгоняли всех других лебедей.

Гнезда в ассоциациях располагались на расстоянии от 20 до 200 м друг от друга. Но гнезда, лежавшие в 20–50 м друг от друга, обычно находились на разных склонах острова или мыса, и охраняемые самцами участки акватории не перекрывались. У пар, гнездившихся на одном берегу острова, кормовые участки заметно перекрывались. Пары при сходе на воду держались на противоположных сторонах участков не ближе 50–100 м друг от друга. Строго охранялся участок акватории в радиусе 30–80 м от гнезда, на суше птицы не проявляли агрессии даже на расстоянии 20–30 м друг от друга.

Гнезда в колониях находились на расстоянии 2–15 м друг от друга (рис. 8). При сходе на воду самки пользовались общими тропами. Большинство самцов в период инкубации, не проявляя агрессии, плавали общей группой. Многие пары кормились в 10–15 м друг от друга. Ежегодно отмечали от одной до четырех колоний, в которых в разные годы было от 3 до 33 гнезд, чаще 8–12 гнезд.

Территориальные пары распределялись по всей территории наиболее равномерно, в том числе и на побережье (7,11% гнезд, $n = 211$) и на самых близких к берегу островках (24,17%, $n = 211$) (табл. 4). Ассоциации и колонии шипунов располагались только на островах, 95,14% таких гнезд было на островах, расположенных далее 500 м от берега с колониями серебристой чайки и клуши ($n = 514$) (табл. 4).

Таблица 4. Распределение гнезд лебедя-шипунa по основным местообитаниям при одиночном, групповом и колониальном типах поселений в 1993–1999 и 2005–2014 гг. на Кургальском п-ове

Тип поселения	Острова в 1,5–2,5 км от берега						Острова в 0,5–1,5 км от берега				Острова не далее 0,5 км от берега			Побережье	Всего
	Острова с колониями большого баклана	Острова с колониями серебристой чайки	Острова с колониями клуши	Острова с колониями мелких чайковых	Острова без колоний	Всего	Острова с колониями серебристой чайки	Острова с колониями мелких чайковых	Острова без колоний	Всего	Острова с колониями мелких чайковых	Острова без колоний	Всего		
Колонии шипуна		107	60			167	147	5	3	155	5		5		327
Групповые ассоциации шипуна		141	5			146	29	8		37	4		4		187
Одиночные гнезда шипуна	12	35	6	2	12	67	14	50	14	78	36	15	51	15	211
Всего	12	283	71	2	12	380	190	63	17	270	45	15	60	15	725

Групповые ассоциации чаще находили на крупных островах, лежащих в 1,5–3,5 км от берега, колонии — как на крупных удаленных островах, так и на маленьких островках в 0,5–1,5 км от берега. На крупных о-вах Хангелода и Реймосар колонии соседствовали с ассоциациями и территориальными парами.

Описание гнезд. Гнезда на Кургальском п-ове относились к четырем типам: плавучие гнезда, крупные и миниатюрные гнезда на сухом субстрате, лунки в грунте.

Плавучие гнезда состоят из тростника и нитчатых водорослей, иногда с примесью фукуса (рис. 9). Выстилка лотка из мелких стеблей злаков. Они имеют форму усеченного конуса, диаметр у основания — 1,4–1,85 м, диаметр в верхней части — 0,9–1,2 м. В тростниках, постоянно залитых водой, гнезда располагались выше (0,9–1,2 м), чем на периодически подтапливаемых участках (0,5–0,6 м). Глубина лотка — 0,1–0,15 м, его ширина — 0,35–0,4 м. Для схода самки на воду всегда имеется покатый желоб.



Рис. 9. Плавучее гнездо лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Тисколовской бухте у западного побережья Кургальского п-ова. 12 мая 2008 г.

Крупные гнезда на сухом субстрате имеют диаметр 1,1–1,2 м, высоту бортика — 0,20–0,30 м. Лоток не доходит до уровня грунта, его глубина — 0,10–0,15 м, ширина — 0,35–0,40 м. Чаще всего гнезда состоят из тростника с выстилкой лотка из мелких злаков. Ежегодно отмечается 2–5 гнезд, состоящих только из фукуса, с лотком, не содержащим стеблей злаков.

Миниатюрные гнезда (рис. 10) имеют форму корзиночки, слегка вдавленной в грунт. Их ширина — 0,6–0,9 м, высота бортика — 0,05–0,10 м. Глубина и ширина лотка — те же, что и у выше рассмотренных типов гнезд, но сам лоток — лунка, выдавленная в субстрате, с выстилкой из злаков. Бортики обычно состоят из прошлогоднего тростника.



Рис. 10. Миниатюрное гнездо-корзиночка лебедя-шипуна *Cygnetus olor* в колонии на о. Кирьенсари. 11 мая 2008 г.

Лунки в субстрате имеют диаметр 0,35–0,40 м и глубину 0,05–0,10 м. По их краям лежат отдельные стебли тростника, комки нитчатых водорослей и фукуса, обозначающие примитивный бортик.

Из всех гнезд шипуна на Кургальском п-ове 94,90% ($n = 725$) были постройками на сухом субстрате, из них 65,98% ($n = 688$) составляли крупные гнезда (табл. 5). Плавающие гнезда (5,10% всех гнезд) отмечались у всех территориальных пар в плавнях у побережья и изредка — у пар на островах в полупогруженных тростниковых куртинах. Все гнезда на сухом субстрате отмечались только на островах. Миниатюрные постройки (28,28% всех гнезд) и лунки (4,00% всех гнезд) в субстрате находили почти исключительно в колониях или групповых поселениях.

Таблица 5. Пространственное распределение различных типов гнезд лебедя-шипуна в 1993–1999 и 2005–2014 гг. на Кургальском п-ове

Тип гнезда	Берег материка	Небольшие островки (меньше 1 га) не далее 50 м от берега	Небольшие и средние острова (от 1 до 5 га) в 50–500 м от берега	Небольшие острова (до 1 га) в 0,5–1,5 км от берега	Крупные острова (больше 5 га) в 1,5–2,5 км от берега	Маленькие острова в 1,5–2,5 км от берега	Косы в открытом море в 8 км от берега (Хитмагала)	Всего
Лунки в грунте	0	0	0	4	19	6	0	29
Небольшие гнезда на грунте	0	1	5	77	95	25	2	205
Большие гнезда на грунте	0	19	41	174	179	41	0	454
Плавающие гнезда	15	0	4	5	13	0	0	37
Всего	15	20	50	260	306	72	2	725

В отличие от данных Е. С. Птушенко [7], по нашим наблюдениям гнездо строят оба партнера. Его основу в виде бесформенной кучи делает самец, а самка формирует лоток и его выстилку. Наземные гнезда строятся в течение 2–8 часов, плавающие постройки — 2–3 дня. При нагонах воды гнезда, располагавшиеся у уреза воды, наседки достраивали свежим тростником ($n = 37$).

Величина кладок. Кладки шипунов на Кургальском п-ове содержали от 2 до 10 яиц. Средняя за 1993–1999 и 2005–2012 гг. величина кладки — $4,65 \pm 1,43$, $n = 527$. В 2005–2012 гг. она ($4,75 \pm 1,54$, $n = 286$) была достоверно (t -критерий = 2,7073 при $p = 0,05$) выше, чем в 1993–1999 гг. ($4,40 \pm 1,32$, $n = 245$). Ранние кладки были достоверно больше поздних (табл. 6). Величина кладки у территориальных пар была достоверно больше, чем у птиц в колониях и групповых ассоциациях (табл. 7). Наблюдалось увеличение величины кладки в ряду «лунки в грунте — небольшие гнезда на

Таблица 6. Зависимость величины кладки и размеров яиц (мм) от сроков размножения лебеда-шипунa (*Cygnus olor*) на Кургальском п-ове по данным 2005–2012 гг.

Фенологическая пятидневка	Число кладок	Средняя величина кладки	Число яиц	Средняя длина яиц	Средняя ширина яиц
1	14	$6,73 \pm 1,62$	94	$112,66 \pm 3,92$	$73,77 \pm 1,79$
2	46	$6,10 \pm 1,18$	281	$114,64 \pm 4,69$	$73,53 \pm 1,92$
3	72	$5,03 \pm 1,25$	362	$113,71 \pm 3,7$	$73,65 \pm 2,54$
4	67	$4,02 \pm 1,32$	263	$114,37 \pm 3,89$	$73,73 \pm 1,35$
5	36	$4,26 \pm 1,13$	153	$113,57 \pm 4,35$	$72,86 \pm 2,08$
6	23	$4,00 \pm 1,15$	92	$113,94 \pm 4,79$	$73,40 \pm 2,05$
7	14	$3,89 \pm 1,45$	55	$114,52 \pm 3,08$	$73,85 \pm 2,02$
8	9	$4,00 \pm 2,08$	36	$111,87 \pm 1,85$	$74,12 \pm 0,09$
9	6	$3,75 \pm 1,26$	23	$108,26 \pm 2,56$	$71,75 \pm 1,73$
10	2	$3,50 \pm 0,70$	7	$115,00 \pm 2,34$	$73,67 \pm 1,82$
В среднем за 1–5-ю пятидневку	235	$4,91 \pm 1,25$	1153	$113,98 \pm 4,08$	$73,5 \pm 2,02$
В среднем за 6–10-ю пятидневку	54	$3,88 \pm 1,32$	212	$113,16 \pm 4,09$	$73,5 \pm 2,00$
t -критерий для сравнения средних по 1–5-й и 6–10-й пятидневкам		3,68		1,25	0,00

Таблица 7. Средние величины кладок и размеры яиц (мм) в гнездах лебедей-шипунa (*Cygnus olor*) при различных типах территориальных поселений по данным 1993–1999 и 2005–2014 гг.

Тип поселения	Н кладок	Средняя величина кладки	Н яиц	Средняя длина яиц	Средняя ширина яиц
Одиночные гнезда	192	$5,06 \pm 1,81$	972	$114,65 \pm 4,55$	$73,42 \pm 2,04$
Групповые ассоциации	174	$4,61 \pm 1,70$	802	$113,96 \pm 4,21$	$73,34 \pm 1,90$
Колонии	342	$4,34 \pm 1,89$	1484	$112,95 \pm 8,21$	$72,95 \pm 4,04$
t -критерий для строк 1 и 2 ($\alpha = 0,05$)		2,4523		3,3100	0,8551
t -критерий для строк 2 и 3 ($\alpha = 0,05$)		1,6415		3,8851	3,1351
t -критерий для строк 1 и 3 ($\alpha = 0,05$)		4,3412		6,5781	3,8048

грунте — массивные гнезда на грунте — плавающие постройки» (табл. 8). Различия в величине кладок между небольшими и массивными гнездами на грунте, а также между гнездами-лунками и массивными гнездами и плавающими постройками были достоверны (табл. 8).

Таблица 8. Средние величины кладок и размеры яиц (мм) в различных типах гнезд лебедей-шипунов на Кургальском п-ове в 2005–2012 гг.

Тип гнезда		Средняя величина кладок	№ кладок	Длина яиц	Ширина яиц	№ яиц
Гнезда на твердом субстрате	Лунки в субстрате	3,50±1,87	10	114,65±1,95	70,17±1,90	35
	Небольшие гнезда	4,10±1,59	80	112,56±4,03	73,22±1,84	323
	Массивные гнезда	5,08±1,56	185	114,19±3,83	73,75±1,81	929
Плавающие гнезда		5,13±1,96	14	115,81±6,50	73,50±2,86	71
<i>t</i> -критерий для строк 1 и 2 ($\alpha = 0,05$)		0,9756		5,2703	9,0351	
<i>t</i> -критерий для строк 2 и 3 ($\alpha = 0,05$)		4,6155		6,3790	4,5275	
<i>t</i> -критерий для строк 3 и 4 ($\alpha = 0,05$)		0,0990		2,0873	0,7194	
<i>t</i> -критерий для строк 1 и 3 ($\alpha = 0,05$)		2,6169		1,3239	10,9703	
<i>t</i> -критерий для строк 1 и 4 ($\alpha = 0,05$)		2,0631		1,3840	7,1423	
<i>t</i> -критерий для строк 2 и 4 ($\alpha = 0,05$)		1,8583		4,0714	0,8161	

Размеры яиц. Размеры нормальных яиц в 2005–2012 гг. варьировали (102,9–128,1)×(66,6–79,7) и в среднем составили (113,80±4,04)×(73,50±1,99), $n = 1358$. Кроме того, в 2008 и 2009 гг. были обнаружены две кладки соответственно из пяти и трех жировых яиц, промеры которых: (69,9–78,5)×(51,5–58,5), в среднем — (73,50±3,02)×(54,56±2,45).

По данным 2005–2012 гг. яйца в крупных кладках из 6–10 яиц ((113,88±4,57)×(73,51±2,00), $n = 639$), были незначительно больше, чем в кладках из 2–5 яиц ((113,38±5,74)×(73,19±2,82), $n = 719$), однако достоверны были только различия в ширине яиц (t -критерий = 2,4255, $p = 0,05$). Не отмечено достоверных различий в размерах яиц в кладках, начатых в первую и вторую половины периода откладки яиц (табл. 6), но длина яиц, снесенных в первую пятидневку, была достоверно меньше средневыборочных показателей (t -критерий = 2,7213, $p = 0,05$, $n = 94$). Вероятно, это связано с дефицитом времени для накопления энергетических резервов и худшим качеством корма у рано гнездящихся птиц, так как вегетация водной растительности начинается перед самым началом массовой откладки яиц.

Отмечено достоверное уменьшение величины яиц в рядах «одиночные гнезда — групповые ассоциации — колонии» (табл. 7) и «плавающие гнезда — крупные гнезда на твердом субстрате — небольшие гнезда» (табл. 8). Яйца в гнездах-лунках имели достоверно наименьшую ширину при длине, достоверно превышающей средние популяционные показатели (t -критерий = 2,4470, $p = 0,05$) (табл. 8). Вероятно, такие яйца откладываются впервые гнездящимися самками, поскольку все эти кладки впоследствии оказывались покинутыми наседками.

Успех насиживания. На Кургальском п-ове в 1993–1999 и 2005–2014 гг. успешными были 78,67% кладок ($n = 708$). В 525 прослеженных успешных кладках вылу-

пление произошло в 82,13% яиц ($n = 2540$) (табл. 9). Успех насиживания составил 62,21%.

Из погибших кладок 76,82% ($n = 151$) были брошены наседками после откладки яиц, 51,98% яиц, погибших в прослеженных успешных кладках ($n = 454$), составили неоплодотворенные и погибшие на начальных стадиях насиживания, 17,84% — с эмбрионами, погибшими перед вылуплением, 30,18% было съедено хищниками ($n = 451$). Среди последних 89,78% ($n = 137$) было разгрызено наземными хищниками. Наблюдения не выявили разорения кладок со стороны серебристых чаек. В 2005, 2008–2011 гг. мы наблюдали 14 атак серых ворон на кладки, из которых 6 оказались успешными. Однако, по нашим наблюдениям, вороны редко появляются на островах, так как активно изгоняются чайками и крачками.

Наибольшую долю успешных кладок наблюдали у территориальных пар (91,67%, $n = 192$), наименьшую — в колониях 70,76% ($n = 342$) (табл. 9). Первые бросали кладки гораздо реже, чем пары в групповых ассоциациях и колониях (табл. 9).

У территориальных пар отмечена и наибольшая доля вылуплений в успешных кладках (90,21%, $n = 776$) (табл. 9). В их кладках среди причин гибели яиц доминировало разорение наземными хищниками (59,21%, $n = 76$), а в колониях и в групповых ассоциациях — гибель яиц на ранней стадии насиживания и наличие неоплодотворенных яиц (соответственно 63,96%, $n = 222$ и 46,79%, $n = 156$) (табл. 9). Доли разоренных яиц и яиц, погибших в конце периода насиживания (из-за беспокойства наседок?), в колониях были меньше, чем в групповых ассоциациях, поскольку они находились в наиболее труднодоступных для наземных хищников местах (табл. 9).

Успех насиживания у территориальных пар был существенно больше, чем у птиц, гнездящихся и в ассоциациях, и в колониях (табл. 9), согласно вычисленному критерию Манна—Уитни по выборкам значений этого показателя за 17 лет (1993–1999 и 2005–2014 гг.), достоверность этих различий высокая — значения U эмп равны соответственно 44,50 и 13,50 при $p \leq 0,01$. Успех насиживания в ассоциациях был незначительно больше, чем в колониях, слабая достоверность различий (U эмп = 95,5) наблюдается только при уровне значимости $p \leq 0,05$.

В 2005–2012 гг. по сравнению с 1990–1999 гг. отмечено:

1) увеличение успеха насиживания лебедей-шипунгов на 26,55% из-за роста доли успешных вылуплений в успешных кладках на 25,60% и доли успешных кладок на 8,10%;

2) снижение в 4,5 раза доли неоплодотворенных яиц и доли яиц, погибших на начальных стадиях насиживания в успешных кладках;

3) сокращение в два раза различий в успехе насиживания между одиночными парами и колониями (табл. 10).

Выводковый период

Биотопическое и пространственное распределение выводков. Выводки держатся вдоль всего побережья Кургальского п-ова — от угодья Кирьямо до мыса Луото, часто в 5–15 км от ближайших мест гнездования на открытых мелководьях с глубинами 0,5–2,0 м с каменисто-песчаным грунтом, укрытых от штормов островами, мысами или рифами. Здесь есть сильные обрастания нитчатыми водорослями камней и поля хары, рдестов, зостеры и руппии на песке. Большинство выводков

Таблица 9. Данные по отходу кладок и яиц лебедя-шипуна в различных типах поселений на Кургальском п-ове в 1993–1999 и 2005–2014 гг.

Период наблюдений	Тип гнезда	Судьба кладок (по общей выборке)						Судьба яиц в подробно прослеженных кладках						Успех насиживания, %			
		Всего кладок	Брошенные	Разоренные	Затопленные	Всего	Доля брошенных кладок среди всех кладок, %	Успешные кладки с проследженной судьбой	Число яиц в таких кладках	Число успешных вылуплений в таких кладках	Погибшие яйца				Доля успешных вылуплений в успешных кладках, %		
											Разоренные хищниками яйца	Неоплодотворенные и погибшие в начале насиживания	Погибшие перед вылуплением или во время него			Всего погибших яиц	
1993–1999 гг.	Все гнезда	366	80	5	2	87	21,86	76,23	258	1181	855	86	179	61	326	72,40	55,19
	Одиночные гнезда	95	5	2		7	5,26	92,63	83	379	326	33	14	6	53	86,02	79,68
	Групповые ассоциации	117	23		1	24	19,66	79,49	90	428	300	27	61	40	128	70,09	55,72
	Колонии	154	52	3	1	56	33,77	63,64	85	374	229	26	104	15	145	61,23	38,96
	Все гнезда	342	36	23	5	64	10,53	81,29	267	1359	1231	51	57	20	128	90,58	73,63
2005–2014 гг.	Одиночные гнезда	97	3	4	2	9	3,09	90,72	72	397	374	12	7	4	23	94,21	85,47
	Групповые ассоциации	57	5	4	2	11	8,77	80,70	51	251	223	14	12	2	28	88,84	71,70
	Колонии	188	28	15	1	44	14,89	76,60	144	711	634	25	38	14	77	89,17	68,30
	Все гнезда	708	116	28	7	151	16,38	78,67	525	2540	2086	137	236	81	454	82,13	64,61
	Одиночные гнезда	192	8	6	2	16	4,17	91,67	155	776	700	45	21	10	76	90,21	82,69
За все годы	Групповые ассоциации	174	28	4	3	35	16,09	79,89	141	679	523	41	73	42	156	77,03	61,53
	Колонии	342	80	18	2	100	23,39	70,76	229	1085	863	51	142	29	222	79,54	56,28

Таблица 10. Основные репродуктивные показатели лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) на Кургальском п-ове в 1993–1999 и в 2005–2014 гг.

Период наблюдений	Всего кладок	Всего снесенных яиц	Успех насиживания, %	Количество птенцов, вылупившихся в подродно прослеженных кладках	Выживаемость птенцов, %	Репродуктивный успех, %
1993–1999 гг.	366	1652	55,19	855	88,40	48,79
2005–2014 гг.	342	1464	76,37	1231	85,30	65,14
За все годы	708	3137	64,61	2086	87,50	56,53

ков не удаляется от суши далее 200–500 м, но на крупных рифовых полях (Тисколовский и Кургальский рифы) часть семей кормилась в 1–3 км от берега на местах с перепадами глубин от 1,0–1,5 м до 3–5 м и даже у банок Пяхтме и Хитоматала в 4 и 8 км от побережья.

Характер территориальных отношений и их изменения в процессе роста выводков. У территориальных пар выводок продолжает держаться на том же охраняемом самцом участке. До возраста птенцов 8–10 недель его радиус поддерживается постоянным — 400–800 м. Размеры участка зависят от его кормности и защищенности от волнобоя.

В групповых ассоциациях первые 2–3 дня самцы охраняют только участок в 30–60 м вокруг самки с птенцами. В результате агрессивных демонстраций большая часть семей занимает участки недалеко от гнезд, которые частично перекрываются. Их ядро в радиусе 50–100 м от места регулярной ночевки семьи охраняется самцом, дальние окраины в радиусе 150–200 м используются поочередно с соседями, когда те отплывают к другой границе своего участка. В возрасте птенцов около двух недель агрессивность самцов снова возрастает — радиус охраняемого участка увеличивается до 200–250 м. Последний пик агрессии самцов наблюдается у выводков в возрасте 5–6 недель — радиус индивидуального участка увеличивается до 300–350 м. При этом изгоняется от 40 до 60% изначально державшихся здесь выводков.

В колониях перед вылуплением птенцов начинают выделяться отдельные территориальные самцы. Обычно в колонии из 5–10 пар наблюдается один такой самец, в колонии из 15–30 пар — 2–3 таких самца. Они в течение 2–3 дней после схода птенцов на воду изгоняют остальные семьи, которые первое время держатся неплотной группой без проявления агрессии.

Изгнанные выводки до возраста двух недель широко кочуют в поисках оптимальных кормовых участков. Они часто перемещаются группами из 3–5 семей на дистанциях 20–30 м и кормятся совместно с группами из 10–15 холостых лебедей.

Даже заняв постоянный участок, эти птицы обычно защищают только пространство в 20–30 м вокруг птенцов.

Птицы у выводков старше 12–14 недель теряют всякую агрессию, и с этого времени до подъема на крыло все семьи начинают широко перемещаться по акватории.

Особенности поведения птиц в выводковый период. Первое время птенцы быстро намокают в воде и нуждаются в регулярной сушке оперения. Территориальные выводки в возрасте до двух недель обычно выходят на отдых в старое гнездо. В дальнейшем самец строит на окраинах участка 1–2 выводковых гнезда из свежего тростника или камыша. В отличие от нормальных гнезд, стебли в них обычно выложены в одном направлении. Ширина построек — 150–170 см, высота — от 5–10 см (на суше, $n = 34$) до 45–60 см (у плавающих построек, $n = 23$). Строятся они в течение 2–3 часов у края крупной куртины тростника.

У кочующих выводков первые две недели маленькие птенцы до 30–40% дневного времени проводят на спине у самки под ее приподнятыми крыльями (рис. 11). Здесь птенцы обгреваются и перемещаются с одного места кормежки на другое по открытой акватории. В 15 случаях мы наблюдали такие выводки на расстоянии 1,0–2,5 км от берега при волнении 0,6–0,8 и даже до 1,0 м. Перевозка шипунами птенцов на спине известна давно [6, 7, 39]. Однако в более поздних работах отечественных авторов это явление нигде не отмечается, несмотря на специальные наблюдения, и указывается, что выводок выбирается отдыхать в старое или в выводковое гнездо либо на сушу [40–42].



Рис. 11. Пара лебедей-шипунунов *Cygnus olor* с птенцами, обгревающимися на спине у самки (правая птица). 1 июня 2014 г.

До возраста 8–10 недель птенцы не могут дотянуться до корма в местах кормежки их родителей с глубинами до 1,5 м. В таких случаях самка поднимает на поверхность воды крупный ком водорослей и полощет его, мотая головой, а птенцы сощипывают обрывки (рис. 12). Это позволяет выводкам значительно расширить

зоны кормодобывания — на участках глубже 1,5 м родители поднимают птенцам обрывки водорослей, плавающие в толще воды.



Рис. 12. Самка лебедя-шипуна *Cygnus olor*, помогающая птенцам в кормодобывании на глубоком месте, о. Реймосар у западного побережья Кургальского п-ова, 2 июля 2006 г.

К выводкам гусей и уток шипуны индифферентны, подпуская их на расстояние 3–5 м от птенцов. В радиусе 20–30 м от выводка активно преследуются только крупные чайки и их птенцы (см. рис. 6).

Выживаемость птенцов и общий репродуктивный успех. В выводках у Кургальского п-ова сразу после схода на воду наблюдалось от двух до десяти птенцов, в среднем — $3,84 \pm 1,14$ ($n = 498$). В 1993–1999 гг. этот показатель ($3,02 \pm 1,04$, $n = 262$) был ниже, чем в 2005–2012 гг. ($4,74 \pm 1,19$, $n = 236$). Основной отход приходился на первую неделю жизни (рис. 13), после чего средняя величина выводков почти не менялась. К подъему на крыло по данным за все годы она составила $3,36 \pm 1,21$ ($n = 445$). За весь период исследований выживаемость птенцов составила 87,50% ($n = 445$), а общий репродуктивный успех лебедя-шипуна на Кургальском п-ове — 54,43%. В 1990–1999 гг. он был существенно (на 21,11%) ниже, чем в 2005–2012 гг. (см. табл. 10), что было обусловлено меньшим успехом насиживания.

Обсуждение

Расселение лебедя-шипуна в Ленинградской области было завершением второй волны его экспансии в восточной Прибалтике [9, 40, 43–45]. Оно началось через 8 лет после начала активного роста популяции в Моонзунде [17, 25, 46]. Популяция шипунов в восточной части Финского залива увеличилась за 7 лет до 570–630 птиц, из них 85–90 гнездовых пар. Столь высокие темпы вселения связаны с активным

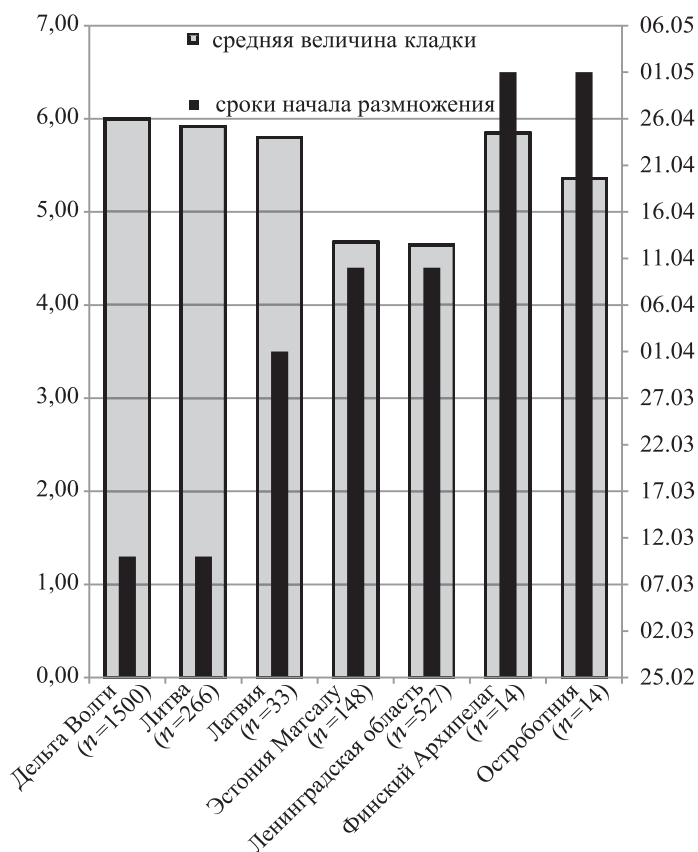


Рис. 13. Сроки начала откладки яиц и средняя величина кладки лебеда-шипуна *Scolopax aurantia* в дельте р. Волга и в различных частях восточной Прибалтики: в построении графика использованы данные [40, 51, 57, 73, 74, 76].

ростом численности популяций вида в Балтийском регионе, где к концу 80-х годов прошлого века насчитывалось уже до 18 500 гнездящихся пар [47] и наблюдались тенденции расширения ареала за счет массовой иммиграции [8].

Для группировки лебедей в Ленинградской области характерны следующие черты.

1. Размножение почти исключительно в приморском ландшафте, преимущественно на небольших островках, расположенных на расстоянии от 0,5 до 4 км от побережья или крупных лесистых островов. Причем до 90–95% всех птиц гнездится в моренном ландшафте южной части Финского залива. Здесь же находятся основные места линьки и миграционных скоплений лебедей.

2. Биотопическая пластичность (11 гнездовых биотопов) при преобладании размножения на открытых низкотравных участках небольших островков.

3. Пластичность внутривидовых и межвидовых территориальных отношений, выраженная в существенном снижении агрессии как к конспецифичным особям, так и к птицам других видов. Это делает возможным массовое гнездование вида

в колониях чайковых, в близком соседстве с другими гусеобразными и образование плотных моновидовых колоний.

В пределах Балтийского региона подобные черты биологии характерны для популяций, обитающих в Дании [48, 49], Швеции [5, 47, 50], Эстонии [10, 13, 51–53] и Финляндии [15, 45, 54–60]. В то же время, как и в южном секторе Балтийского региона, в северной Германии, Польше, Калининградской области, Литве и Латвии лебеди-шипуну селятся почти исключительно одиночными территориальными парами на внутренних мелководных озерах и помещают гнезда среди зарослей полупогруженной растительности [10–12, 14, 39, 40, 43, 44, 47, 62, 63, 70, 76].

Это связано в первую очередь со сходными чертами прибрежных ландшафтов, имеющих ярко выраженный моренный (Дания, южная Швеция, Эстония, южный сектор Финского залива и средняя Остроботния) или сельговый характер (средняя Швеция, Аландский и юго-западный Финские архипелаги, северное побережье Финского залива).

Можно предполагать общее происхождение этих «морских» популяций лебедя-шипуна [13]. Об этом свидетельствует хронология событий. Так, в XVIII–XIX вв. и первой половине XX столетия все дикие популяции шипуна, обитавшие в Балтийском регионе, гнездились исключительно на внутренних водоемах его южного сектора с весьма низкой плотностью: в Дании, северной Германии, северной Польше и южной Швеции [2, 5, 39, 61–63]. Только на внутренних озерах гнездились и первые единичные пары шипунов, пытавшиеся закрепиться в начале XX в. на западном Эстонском [9, 13] и в 1931–1935 гг. на Аландском [57, 64] архипелагах. Массовое выселение шипунов на морские острова с образованием крупных колоний впервые отмечено в начале 40-х годов XX в. в Датском архипелаге [48, 65]. В течение 10 лет лебеди распространились по шведскому побережью Балтийского моря от Скании [50] до широты Стокгольма и горла Ботнического залива [5, 66], а с 1958–1959 гг. шипуны начали активно расселяться по западному Эстонскому архипелагу [9, 53], и по юго-западному Финскому архипелагу [58].

О вероятном общем происхождении «морских» популяций шипунов на Балтике свидетельствуют также общие места зимовок в Дании и южной Швеции лебедей из этих районов и общие русла их пролета [67, 68]. Лебеди из Финляндии и Эстонии летят на зимовки напрямую через море, и меченные в этих странах птицы почти не встречаются на пролете и зимовках в Литве и Польше [67, 69].

О вероятном генетическом родстве птиц из Дании, Швеции, Эстонии и восточной части Финского залива говорит и широкое распространение у них колониального гнездования [5, 16, 17, 47–48, 49, 51, 63], которое весьма редко у немецких и польских птиц и не отмечено в Литве и Латвии [47, 63, 70]. Колониальность у шипунов связана с распространением специфического аллеля гена, отвечающего за синтез аллозима лактатгидрогеназы [71, 72], и можно предполагать его преимущественное распространение в популяциях из Скандинавии, Эстонии и Ленинградской области.

Средняя величина кладки и сроки размножения лебедя-шипуна в Ленинградской области наиболее сходны с таковыми птицами в западной Эстонии (рис. 13) [51]. В южной и восточной частях Балтийского региона отмечается запаздывание сроков начала размножения и уменьшение средней величины кладки по мере продвижения от Германии и Литвы на северо-восток к Ленинградской об-

ласти [39, 40, 51, 57, 62, 73–76], что связано с запаздыванием наступления весны и с увеличением длины предбрачной миграции. Исключением являются крупные кладки у наиболее поздно гнездящихся шипунов в Финляндии (рис. 13) [57, 73], но очень малые их выборки ($n = 14$) позволяют предполагать возможность статистической ошибки.

Такой разброс значений говорит о том, что выводы Г.А.Кривоносова с соавторами об однородности репродуктивных показателей шипунов в каспийском и балтийском очагах ареала [74] не вполне корректны и основаны на случайном их совпадении у птиц из Литвы и дельты Волги.

Заключение

Интенсивное вселение лебедя-шипунa в Ленинградскую область произошло за счет большого резерва птиц, образовавшегося в процессе второй волны экспансии вида в Балтийском регионе. Оно стало возможным благодаря чрезвычайной поведенческой пластичности вида, позволяющей ему осваивать приморский островной ландшафт и гнездиться преимущественно в открытых низкотравных стациях в колониях морских птиц, создавая плотные моновидовые поселения. Черты биологии размножения птиц в восточной части Финского залива наиболее сходны с таковыми у лебедей из Эстонии, Финляндии, Швеции и Дании. Это обусловлено не только сходством ландшафтно-биотопических условий этих районов, но и, вероятно, общностью происхождения местных популяций лебедей. В Балтийском регионе отмечается существенное запаздывание сроков размножения и уменьшение средней величины кладки у северных популяций по сравнению с южными, что говорит об ошибочности заключений ряда авторов об однородности репродуктивных показателей шипунов в пределах каспийского и балтийского очагов распространения [67].

Литература

1. Кривенко В. Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 270 с.
2. Curry-Lindahl K. The situation of ducks, geese and swans in Norway, Sweden and Finland // Proceedings of the First European Meeting on Wildfowl Conservation (16–18 October 1963, St. Andrews, Scotland). Nature Conservancy, London, U.K. and IWRB, Le Sambuc, France. 1964. P. 62–73.
3. The Birds of the Western Palearctic. 1: Ostrich to Ducks / eds S. Cramp, K. E. L. Simmons. Oxford; London; New-York: Oxford University Press, 1977. 722 p.
4. Brown L. M. Measurement of the demographic parameters of the Mute Swan *Cygnus olor* population in the Lothians: Doctor of Philosophy Thesis of Napier University. Napier, 1997. 265 p.
5. Berglund B. E., Curry-Lindahl K., Luther H., Olsson V., Rodhe W., Sellerberg G. Ecological studies on the Mute Swan (*Cygnus olor*) in southeastern Sweden. Acta Vertebratica, 1963. P. 167–288.
6. Мензбир М. А. Птицы России. Т. 1. М., 1895. 836 с.
7. Птушенко Е. С. Отряд Гусеобразные. Подсемейство Гусиные // Птицы Советского Союза / под ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. М.: Советская Наука, 1952. С. 247–344.
8. Кривенко В. Г., Ангизитова Н. В., Кузнецов Е. А. Динамика численности лебедя-шипунa в СССР как следствие изменчивости климата // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го Всесоюзного совещания по лебедям (21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь, 1990. С. 23–25.
9. Йыги А. Современное распространение лебедя-шипунa в Эстонской ССР // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. 1968. № 5. С. 68–79.
10. Йыги А., Липсберг Ю., Недзинскас В. Численность и размещение восточно-балтийской популяции лебедя-шипунa // Миграции птиц. Таллин, 1976. С. 179–184.
11. Липсберг Ю. К. Размещение и динамика численности лебедя-шипунa и лебедя-кликунa на гнездовье в Латвии // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го Всесоюзного совещания по лебедям СССР (21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь, 1990. С. 54–56.

12. Недзинкас В. С. Современное размещение и динамика численности лебедя-шипуна в Литве // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям СССР (21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь, 1990. С. 57–64.
13. Ренно О. Популяция лебедя-шипуна в Эстонии и ее становление. Материалы 2-го Всесоюзного совещания по лебедям СССР (21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь, 1990. С. 66–67.
14. Гришанов Г. В. Гнездящиеся птицы Калининградской области: территориальное размещение и динамика численности в XIX–XX вв. 1. Non-Passeriformes // Русский орнитологический журнал. 1994. Т. 3, № 1. С. 83–117.
15. Нааранен А. Breeding range and migration of swans in Finland. Миграции птиц. Таллин, 1976. С. 184–190.
16. Коузов С. А. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипунов гнездящихся на Кургальском п-ве (восточная часть Финского залива) // Гусеобразные Северной Евразии. Материалы III Международного симпозиума (4–8 сентября 2005 г., Санкт-Петербург). СПб., 2005. С. 124.
17. Коузов С. А. Особенности биологии лебедя-шипуна и серого гуся на Кургальском п-ве // Казарка. 2010. Т. 12, № 2. С. 85–113.
18. Леоке Д. Ю. Лебедь-шипун *Cygnus olor* обычный гнездящийся вид Кургальского п-ва // Русский орнитологический журнал. 1998. Т. 7, № 46. С. 19–21.
19. Коузов С. А., Кравчук А. В. Особенности биологии лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. 2014. Том 11, № 2. С. 119–204.
20. Коузов С. А., Лосева А. В. Современное распространение, новые места размножения и линьки лебедя-шипуна (*Cygnus olor* Gmelin) в Ленинградской области по данным 2005–2015 гг. // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 1. С. 116–136.
21. Минеев Ю. Н. Гусеобразные птицы восточноевропейских тундр. Екатеринбург, 2003. 225 с.
22. Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Новые находки гусеобразных на Европейском северо-востоке России // Казарка. 1999. Т. 5. С. 337–338.
23. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая Школа, 1990. 350 с.
24. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 456 с.
25. Бузун В. А., Храбрый В. М. О гнездовании лебедя-шипуна в Ленинградской области // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го Всесоюзного совещания по лебедям СССР (21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь, 1990. С. 83–84.
26. Бубырева В. А., Бузун В. А., Волкович Н. М., Коузов С. А., Шаповалова О. В., Щукин А. К. Отчет Кургальской экспедиции Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 1993. Вып. 3 (10). С. 111–117.
27. Носков Г. А., Федоров В. А., Гагинская А. Р., Сагитов Р. А., Бузун В. А. Об орнитофауне островов центральной части Финского залива // Русский Орнитологический Журнал. 1993. Т. 2 (2). С. 163–175.
28. Васильева Н. А. Материалы по летней орнитофауне архипелага Сескар в восточной части Финского залива // Беркут. 2002. Т. 11 (1). С. 18–26.
29. Бузун В. А. Остров Сескар (восточная часть Финского залива) // Материалы первого семинара по программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России» (15–17 сентября 1997 г., С.-Петербург). СПб.: Тускарора, 1997. С. 42–49.
30. Иовченко Н. П., Гагинская А. Р., Носков Г. А., Резвый С. П. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 годах // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России. Труды Биолог. НИИ. 2002. Т. 48. С. 100–120.
31. Бахвалова А. А. Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Большом Сабске на реке Луге // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16 (375). С. 1186.
32. Скучас П. П. Первая регистрация успешного гнездования лебедя-шипуна *Cygnus olor* на озере Пенино (юго-запад Ленинградской области) // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19 (609). С. 1992–1993.
33. Коузов С. А., Лосева А. В. Первая находка гнезда лебедя-шипуна *Cygnus olor* на о. Малый Фискал (северное побережье Финского залива) // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, № 1197. С. 3551–3553.
34. Коузов С. А. Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor* на острове Мощный в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, № 1196. С. 3513–3517.
35. Коузов С. А. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* на островах Большой и Малый Тютерс по данным 2012–2015 гг. // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, № 1199. С. 3613–3622.
36. Коузов С. А. О находке нового места размножения лебедя-шипуна *Cygnus olor* Gmelin на южном берегу Финского залива у поселка Черная Лахта // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, № 1190. С. 3332–3338.

37. Храбрый В. М. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* на материковых озерах юго-запада Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2016. Т. 25, № 1236. С. 123–125.
38. Рычкова А. Л. Птицы острова Сескар (Орнитофауна острова Сескар) // Орнитология в Северной Евразии. Материалы 13 международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов. Оренбург, 2010. С. 278.
39. Bauer K., Glutz U.-N. Handbuch der Vogel Mittel Europas. Hrsg. Von G. Neuthammer. 2. Anseriformes. Frankfurt un Main. Akad. Verl.-Ges. 1968. S. 5–356.
40. Валюс М. И. Материалы по биологии лебедя-шипуна в Литве // Орнитология. 1959. Т. 2. С. 221–227.
41. Кошелев А. И., Корзюков А. И., Валяев Н. А., Жмуд М. Е. Лебедь-шипун в северо-западном Причерноморье // Орнитология. 1987. Т. 22. С. 51–68.
42. Леоке Д. Ю. Лебедь-шипун *Cygnus olor* в национальном парке «Себежский» (Псковская обл.) // Русский Орнитологический Журнал. 1999. Т. 8, № 86. С. 12–14.
43. Виксне Я. Результаты учетов лебедя-шипуна и орлана-белохвоста в Латвии в 1964 г. // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. 1968. Т. 5. С. 76–79.
44. Недзинкас В. С. Рост численности лебедя-шипуна и расширение гнездовых стаций на территории Литвы // Экология птиц Литовской ССР. Вильнюс, 1977. С. 65–76.
45. Hilden O. Recent changes in sea-bird populations of Finland // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Труды VI дней орнитологов (18–22 мая 1979 г., Пярну) / под ред. Э. Кумари. Таллин: Валгус, 1987. С. 74–84.
46. Mägi E. Saarte haudelinnustik 2004-2006: suuremad muutused linnustikus läbi poole sajandi // Loodusevaatlusi 2006. 2007. P. 3–21.
47. Wieloch M. Population trends of the Mute swan *Cygnus olor* in the Palearctic // Wildfowl Supplement. 1991. Vol. 1. P. 22–32.
48. Bloch D. Knopsvanen (*Cygnus olor*) som kolonifugli Danmark // Dansk. Orn. Foren. Tidsskr. 1970. Vol. 64. P. 152–162.
49. Andersen-Harild P. Svanner. Naturhistorisk Museum, Arhus. 1994. 31 p.
50. Winge A. Knölsvanen (*Cygnus olor*) i Skåne år 1957 // Vår Fågelvärld. 1959. Vol. 18. P. 1–11.
51. Mägi E., Paakspuu T., Kastepold T. On nesting of Mute Swan (*Cygnus olor*) on Moonzund islands at Matsalu Nature reserve in 1977–1992 // Loodusevaatlusi 1992. 1992. Vol. 1. P. 38–40.
52. Birds of Estonia. Status, Distribution and Numbers / eds E. Leibak, V. Lilleleht, H. Veromann. Tallinn, 1994. P. 1–287.
53. Renno O., Paakspuu V. The Mute Swan *Cygnus olor* in Estonia // Ornis Fennica. 1987. Vol. 64. P. 23.
54. Hario M., Rintala J. Population trends of the Mute Swan, the Common Eider and three species of goose on the Finnish coasts in 1986–2003 // Linnut-vuosikirja (The yearbook of the Linnut magazine) 2003. 2004. P. 49–57.
55. Hildén O., Hario M. Muuttuva saaristolinnusto. Forssan kirjapaino, Forssa. 1993.
56. Lehikoinen A. Mute Swan (*Cygnus olor*) — distribution in Finland // Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A. The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment. 2011. URL: <http://atlas3.lintuatlas.fi/english> (дата обращения: 20.09.2015).
57. Tenovuo R. Kyhmyjoutsen Lounais — Suomen asukkaana. (Summary: The Mute Swan (*Cygnus olor*) population in southwestern Finland.) // Suomen Riista. 1975. Vol. 26. P. 5–13.
58. Tenovuo R. The Mute Swan *Cygnus olor* in Finland // Ornis Fennica. 1976. Vol. 53. P. 147–149.
59. Ulfvens J. Breeding habitat characteristics in a newly established population of the Mute Swan *Cygnus olor* on the Finnish west coast // Ornis Fennica. 1993. Vol. 70. P. 106–109.
60. von Numers M. Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding in small islets in the Archipelago sea. SW Finland // Acta Zoologica Fennica. 1995. P. 1–127.
61. Köppen U. Population development of the Mute Swan (*Cygnus olor*) in some parts of Central Europe // Ecology, migration and protection of Baltic Birds. Baltic Birds 5 (1) / eds J. Viksne, I. Vilks. Riga: Zindme, Publishers, 1990. P. 216–225.
62. Rutschke E. Zur Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) in der DDR // Beitr. Vogelkd. 1982. Vol. 28. P. 59–73.
63. Wieloch M. Numbers and distribution of the Mute swan *Cygnus olor* in Poland against the situation of this species in Europe // Acta ornithologica. 1984. Vol. 20. P. 187–240.
64. Holmqvist C. Knölsvanen, *Cygnus olor* (Gm.), häckande som förvildad på Åland // Ornis Fennica. 1935. Vol. 12 (4). P. 104–107.
65. Jespersen P. Knopsvanen som ynglefugl i Danmark // Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. 1951. Vol. 45. P. 174–191.

66. Lundin A., Hansson G. En inventering av knölsvanen (*Cygnus olor*) i Uppland sommaren 1955. // Var Fagelvarld. 1956. Vol. 15 (1). P. 44–48.
67. Kuresoo A. Present status of Mute Swans *Cygnus olor*, Whooper Swans *C. cygnus* and Bewick's Swans *C. bewickii* wintering in the Eastern Baltic Region // Wildfowl. 1991. Sp. issue 1. P. 214–217.
68. Mathiasson S. Untersuchungen über jährliche Fluctuationen nichtbrütender Höckerschwäne *Cygnus olor* (Gm) in Schonen, Südschweden // Lunds Univ. Arsskrift NF avd. 1963. Issue 2. Vol. 58 (13). P. 1–18.
69. Раудоникис А. Некоторые особенности перемещения лебедей-шипун, окольцованных на зимовке в Литве. Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям СССР (21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь, 1990. С. 64–65.
70. Sokolowski J. The Mute Swan in Poland. Kraków, 1960.
71. Bacon P.J. Population genetics of Mute swan (*Cygnus olor*): Doctor Philosothy Thesis, University of Oxford. D13193/80 (BLLd of). 1980.
72. Bacon P.J., Andersen-Harild P. Colonial breeding in Mute swans (*Cygnus olor*) associated with an allozyme of lactate dehydrogenase // Biological Journal of the Linnean Society. 1987. Vol. 30 (3). P. 193–228.
73. Hästbacka H., Ulfvens J. Fortsatt framgång för knölsvanen i Kvarken // Lintumies. 1991. Vol. 26. P. 138–139.
74. Кривоносов Г. А., Кривенко В. Г., Липсберг Ю. К., Недзинскас В. С. Особенности биологии лебедя-шипун в разных частях ареала // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы ко II Всесоюзному совещанию. Вильнюс. 1976. С. 74–77.
75. Зусман И. Н., Ляшенко С. Ф., Недзинскас В. С. Морфо-экологические адаптации в раннем эмбриогенезе лебедя-шипун (*Cygnus olor*) // Зоологический журнал. 1976. Т. LV, вып. 2. С. 255–266.
76. Липсберг Ю. К. Биология гнездования лебедя-шипун в Латвии // Материалы VII Прибалтийской орнитологической конференции. Ч. 2. Рига. 1970. С. 45–49.

Для цитирования: Коузов С. А. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* gmelin 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 38–69. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.204

References

1. Krivenko V.G. *Vodoplavaiushchie ptitsy i ikh okhrana* [Waterfowl and their protection]. Moscow, Agropromizdat, 1991. 270 p. (In Russian)
2. Curry-Lindahl K. The situation of ducks, geese and swans in Norway, Sweden and Finland. *Proceedings of the First European Meeting on Wildfowl Conservation (16–18 October 1963, St. Andrews, Scotland)*. Nature Conservancy. London, U.K. and IWRB, Le Sambuc, France. 1964, pp. 62–73.
3. *The Birds of the Western Palearctic. 1: Ostrich to Ducks*. Eds S. Cramp, K. E. L. Simmons. Oxford, London, New-York, Oxford University Press, 1977. 722 p.
4. Brown L. M. *Measurement of the demographic parameters of the Mute Swan *Cygnus olor* population in the Lothians*. Doctor of Philosophy Thesis of Napier University. Napier, 1997. 265 p.
5. Berglund B. E., Curry-Lindahl K., Luther H., Olsson V., Rodhe W., Sellerberg G. Ecological studies on the Mute Swan (*Cygnus olor*) in southeastern Sweden. *Acta Vertebratica*, 1963, vol. 26 pp. 167–288.
6. Menzbir M. A. *Ptitsy Rossii [Birds of Russia]*. Moscow, 1895, vol. 1. 836 p. (In Russian)
7. Ptushenko E. S. [Ordo Anseriformes. Subfamily Anserinae]. *Ptitsy Sovetskogo Soiuzu [Birds of the Soviet Union]*. Eds G. P. Dement'ev, N. A. Gladkov. Moscow, Sovetskaya Nauka Publ., 1952, pp. 247–344. (In Russian)
8. Krivenko V. G., Angizitova N. V., Kuznetsov E. A. [Dynamics of number of a Mute Swan in the USSR as a result of variability of climate]. *Ekologiia i okhrana lebedei v SSSR. Materialy 2go vsesoiuznogo soveshchaniia po lebediam (21–24 sentiabria 1988 g., Odessa)* [Ecology and protection of swans in the USSR. Materials of the 2nd all-Union meeting on swans (on September 21–24, 1988, Odessa)], Melitopol', 1990, pp. 23–25. (In Russian)
9. Jygi A. *Sovremennoe rasprostranenie lebedia-shipuna v Estonskoi SSR* [Modern distribution of a mute swan in the Estonian SSR]. *Soobshcheniia Pribaltiiskoi komissii po izucheniiu migratsii ptits [Messages of the Baltic commission on studying of migrations of birds]*, 1968, no. 5, pp. 68–79. (In Russian)
10. Jygi A., Lipsberg Yu., Nedzinskas V. [Number and distribution of the eastern Baltic population of a Mute Swan]. *Migratsii ptits [Bird migrations]*. Tallin, 1976, pp. 179–184. (In Russian)
11. Lipsberg Yu. K. [Distribution and dynamics of number of a Mute Swan and a Trumpeter swan on a breeding in Latvia]. *Ekologiia i okhrana lebedei v SSSR. Materialy 2go vsesoiuznogo soveshchaniia po lebediam*

(21–24 sentiabria 1988 g., Odessa) [Ecology and protection of swans in the USSR. Materials of the 2nd all-Union meeting on swans (on September 21–24, 1988, Odessa)], Melitopol', 1990, pp. 54–56. (In Russian)

12. Nedzinskas V. S. [Modern distribution and dynamics of number of a Mute Swan in Lithuania]. *Ekologija i okhrana lebedei v SSSR. Materialy 2go vsesoiuznogo soveshchaniia po lebediam (21–24 sentiabria 1988 g., Odessa)* [Ecology and protection of swans in the USSR. Materials of the 2nd all-Union meeting on swans (on September 21–24, 1988, Odessa)], Melitopol', 1990, pp. 57–64. (In Russian)

13. Renno O. [Mute Swan population in Estonia and its formation]. *Ekologija i okhrana lebedei v SSSR. Materialy 2go vsesoiuznogo soveshchaniia po lebediam (21–24 sentiabria 1988 g., Odessa)* [Ecology and protection of swans in the USSR. Materials of the 2nd all-Union meeting on swans (on September 21–24, 1988, Odessa)], Melitopol', 1990, pp. 66–67. (In Russian)

14. Grishanov G. V. Gnezdiashchiesia ptitsy Kaliningradskoi oblasti: territorial'noe razmeshchenie i dinamika chislennosti v 19–20 vv. 1. Non-Passeriformes. [The nesting birds of the Kaliningrad region: territorial placement and dynamics of number in the 19–20th centuries]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 1994, vol. 3, no. 1, pp. 83–117. (In Russian)

15. Haapanen A. *Breeding range and migration of swans in Finland. Migratsii ptits* [Bird migrations]. Tallin, 1976, pp. 184–190.

16. Kouzov S. A. [Adaptations to open sea shallow waters of the Mute swans nesting on the Kurgalsky peninsula (east part of the Gulf of Finland)]. *Guseobraznye Severnoi Evrazii. Materialy 3 Mezhdunarodnogo simpoziuma (4–8 sentiabria 2005 g., Sankt-Peterburg)* [Waterfowl of Northern Eurasia. Materials 3rd of the International symposium (on September 4–8, 2005, St. Petersburg)]. St. Petersburg, 2005, 124 p. (In Russian)

17. Kouzov S. A. Osobennosti biologii lebedia-shipuna i serogo gusia na Kurgal'skom p-ve [Features of biology of a Mute Swan and a Graylag goose on the Kurgalsky peninsula]. *Kazarka*, 2010, vol. 12, no. 2, pp. 85–113. (In Russian)

18. Leoke D. Yu. Lebed'-shipun *Cygnus olor* obychnyi gnezdiashchiisia vid Kurgal'skogo p-va [Mute Swan *Cygnus olor* is the usual nesting species of the Kurgalsky peninsula]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 1998, vol. 7, no. 46, pp. 19–21. (In Russian)

19. Kouzov S. A., Kravchuk A. V. Osobennosti biologii lebedia-shipuna (*Cygnus olor*) v vostochnoi chasti Finskogo zaliva [Features of Mute Swan (*Cygnus olor*) biology in the eastern part of the Gulf of Finland]. *Vestnik okhotovedeniia* [Bulletin of a game management], 2014, vol. 11, no. 2, pp. 119–204. (In Russian)

20. Kouzov S. A., Loseva A. V. Sovremennoe rasprostranenie, novye mesta razmnozheniia i lin'ki lebedia-shipuna (*Cygnus olor* Gmelin) v Leningradskoi oblasti po dannym 2005–2015 gg. [Modern distribution, new places of Mute Swan (*Cygnus olor* Gmelin) reproduction and a molt in the Leningrad region according to 2005–2015]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 1, p. 116–136 (In Russian)

21. Mineev Yu. N. *Guseobraznye ptitsy vostochnoevropeiskikh tundr* [Waterfowl birds of the East European tundra]. Ekaterinburg, 2003. 225 p. (In Russian)

22. Mineev Yu. N., Mineev O. Yu. Novye nakhodki guseobraznykh na Evropeiskom severo-vostoke Rossii [New finds of Waterfowl in the European northeast of Russia]. *Kazarka*, 1999, vol. 5, pp. 337–338. (In Russian)

23. Lakin G. F. *Biometriia* [Biometrics]. Moscow, Vysshaya Shkola Publ., 1990. 350 p. (In Russian)

24. Mal'chevskij A. S., Pukinskij Yu. B. *Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredel'nykh territorii* [Birds of the Leningrad region and adjacent territories]. Leningrad, Leningrad Univ. Press, 1983. 456 p. (In Russian)

25. Buzun V. A., Khrabryj V. M. [About nesting of a Mute Swan in the Leningrad region]. *Ekologija i okhrana lebedei v SSSR. Materialy 2go vsesoiuznogo soveshchaniia po lebediam (21–24 sentiabria 1988 g., Odessa)* [Ecology and protection of swans in the USSR. Materials of the 2nd all-Union meeting on swans (on September 21–24, 1988, Odessa)], Melitopol', 1990, pp. 83–84. (In Russian)

26. Bubyreva V. A., Buzun V. A., Volkovich N. M., Kouzov S. A., Shapovalova O. V., Shukin A. K. Otchet Kurgal'skoi ekspeditsii Sankt-Peterburgskogo Obshchestva Estestvoispytatelei [Report of Kurgalsky expedition of the St. Petersburg Society of Scientists]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 1993, issue 3 (10), pp. 111–117. (In Russian)

27. Noskov G. A., Fedorov V. A., Gaginskaya A. R., Sagitov R. A., Buzun V. A. Ob ornitofaune ostrovov tsentral'noi chasti Finskogo zaliva [About avifauna of islands of the central part of the Gulf of Finland]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 1993, vol. 2 (2), pp. 163–175. (In Russian)

28. Vasileva N. A. Materialy po letnei ornitofaune arhipelaga Seskar v vostochnoi chasti Finskogo zaliva [Materials on summer avifauna of the archipelago Seskar in east part of the Gulf of Finland]. *Berkut*, 2002, vol. 11 (1), pp. 18–26. (In Russian)

29. Buzun V. A. [Island Seskar (east part of the Gulf of Finland)]. *Materialy pervogo seminara po programme "Izuchenie sostoianii populatsii migriruiushchikh ptits i tendentsii ikh izmenenii v Rossii" (15–17 sentyabrya 1997 g., S.-Peterburg)* [Materials of the first seminar according to the "Study of a Condition of Population Condition of the Migrating Birds and Tendencies of Their Changes in Russia" program (on September 15–17, 1997, St. Petersburg)]. St. Petersburg, Tuskarora Publ., 1997, pp. 42–49. (In Russian)
30. Iovchenko N. P., Gaginskaya A. R., Noskov G. A., Rezvyj S. P. Rezul'taty ornitologicheskogo obsledovaniia ostrovov Finskogo zaliva v 1994–1995 godakh [Results of ornithological investigation of the islands of the Gulf of Finland in 1994–1995]. *Ptitsy i mlekopitaiushchie Severo-Zapada Rossii. Trudy Biologicheskogo NII* [Birds and mammals of the North-west Russia. Proceedings of Biological scientific research institute], 2002, vol. 48, pp. 100–120. (In Russian)
31. Bakhvalova A. A. Gnezdovanie lebedia-shipuna *Cygnus olor* v Bol'shom Sabske na reke Luge [Nesting of a Mute Swan *Cygnus olor* in Big Sabsk on the Luga River]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2007, vol. 16 (375), pp. 1186. (In Russian)
32. Skuchas P. P. Pervaia registratsiia uspehnogo gnezdovaniia lebedia-shipuna *Cygnus olor* na ozere Penino (iugo-zapad Leningradskoi oblasti) [The first registration of successful nesting of a Mute Swan *Cygnus olor* on Penino's lake (the south-west of the Leningrad region)]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2010, vol. 19 (609), pp. 1992–1993. (In Russian)
33. Kouzov S. A., Loseva A. V. Pervaia nakhodka gnezda lebedia-shipuna *Cygnus olor* na o. Malyi Fiskar (severnoe poberezh'e Finskogo zaliva) [The first find of a nest of a mute swan of *Cygnus olor* on the island. Small Fiskar (northern coast of the Gulf of Finland)]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2015, vol. 24, no. 1197, pp. 3551–3553. (In Russian)
34. Kouzov S. A. Gnezdovanie lebedia-shipuna *Cygnus olor* na ostrove Moshchnyi v vostochnoi chasti Finskogo zaliva [Nesting of a Mute Swan of *Cygnus olor* on the island Moshniy in east part of the Gulf of Finland]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2015, vol. 24, no. 1196, pp. 3513–3517. (In Russian)
35. Kouzov S. A. O gnezdovanii lebedia-shipuna *Cygnus olor* na ostrovakh Bol'shoi i Malii Tyuters po dannym 2012–2015 gg. [About nesting of a Mute Swan *Cygnus olor* on islands Bol'shoi and Malii Tyuters according to 2012–2015]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2015, vol. 24, no. 1199, pp. 3613–3622. (In Russian)
36. Kouzov S. A. O nakhodke novogo mesta razmnozheniia lebedia-shipuna *Cygnus olor* Gmelin na iuzhnom beregu Finskogo zaliva u poselka Chernaya Lakhta [About a find of the new place of reproduction of a Mute Swan *Cygnus olor* Gmelin on the southern coast of the Gulf of Finland at the settlement Chernaya Lakhta]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2015, vol. 24, no. 1190, pp. 3332–3338. (In Russian)
37. Khrabryj V. M. O gnezdovanii lebedia-shipuna *Cygnus olor* na materikovyykh ozerakh iugo-zapada Leningradskoi oblasti [About nesting of a mute swan *Cygnus olor* on continental lakes of the southwest of the Leningrad region]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 2016, vol. 25, no. 1236, pp. 123–125. (In Russian)
38. Rychkova A. L. [Birds of the island Seskar (Avifauna of the island Seskar)]. *Ornitologiya v Severnoi Evrazii. Materialy 13 mezhdunarodnoi ornitologicheskoi konferentsii Severnoi Evrazii. Tezisy dokladov* [Ornithology in Northern Eurasia. Materials of the 13 international ornithological conference of Northern Eurasia. Theses of reports]. Orenburg, 2010, pp. 278. (In Russian)
39. Bauer K., Glutz U.-N. *Handbuch der Vogel Mittel Europas*. Hrsg. Von G. Neuthammer. 2. Anseriformes. Frankfurt un Main, Akad. Verl.-Ges, 1968, pp. 5–356.
40. Valyus M. I. Materialy po biologii lebedia-shipuna v Litve [Materials in biology of a Mute Swan in Lithuania]. *Ornitologiya* [Ornithology], 1959, vol. 2, pp. 221–227. (In Russian)
41. Koshelev A. I., Korzyukov A. I., Valyaev N. A., Zhmud M. E. Lebed'-shipun v severo-zapadnom Prichernomor'e [Mute Swan on north-west Black Sea Coast]. *Ornitologiya* [Ornithology], 1987, vol. 22, pp. 51–68. (In Russian)
42. Leoke D. Yu. Lebed'-shipun *Cygnus olor* v natsional'nom parke "Sebezhskiy" (Pskovskaia obl.) [Mute Swan *Cygnus olor* in national park "Sebezhsky" (The Pskov Region)]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [The Russian Journal of Ornithology], 1999, vol. 8, no. 86, pp. 12–14. (In Russian)
43. Viksne Ya. Rezul'taty uchetov lebedia-shipuna i orlana-belokhvosta v Latvii v 1964 g. [Results of accounting of a Mute Swan and White-tailed Sea Eagle in Latvia in 1964]. *Soobshcheniia Pribaltiiskoi komisii po izucheniiu migratsii ptits* [Messages of the Baltic commission of study of bird migrations], 1968, vol. 5, pp. 76–79. (In Russian)
44. Nedzinskas V. S. Rost chislennosti lebedia-shipuna i rasshirenie gnezdovyykh statsii na territorii Litvy [Growth of number of a Mute swan and expansion of nesting areas in the territory of Lithuania]. *Ekologiya*

ptits Litovskoi SSR [Bird ecology of Lithuanian Soviet Socialist Republic]. Vil'nyus, 1977, pp. 65–76. (In Russian)

45. Hilden O. Recent changes in sea-bird populations of Finland. *Vodno-bolotnye ugod'ia i vodoplavaiushchie ptitsy. Trudy VI dnei ornitologov (18–22 maia 1979 g., Piarnu) [Wetlands and waterfowl. Proceedings of the VI days of ornithologists (may 18–22, 1979, Pärnu)]*. Ed. Eh. Kumari. Tallin, Valgus, 1987, pp. 74–84.

46. Mägi E. Saarte haudelinnustik 2004–2006: suuremad muutused linnustikus läbi poole sajandi. *Loodusevaatlusi 2006, 2007*, pp. 3–21.

47. Wieloch M. Population trends of the Mute swan *Cygnus olor* in the Palearctic. *Wildfowl Supplement*, 1991, vol. 1, pp. 22–32.

48. Bloch D. Knopsvanen (*Cygnus olor*) som kolonifugli Danmark. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.*, 1970, vol. 64, pp. 152–162.

49. Andersen-Harild P. *Svaner*. Naturhistorisk Museum, Arhus. 1994. 31 p.

50. Winge A. Knölsvanen (*Cygnus olor*) i Skåne år 1957. *Vår Fågelvärld*, 1959, vol. 18, pp. 1–11.

51. Mägi E., Paakspuu T., Kastepold T. On nesting of Mute Swan (*Cygnus olor*) on Moonzund islands at Matsalu Nature reserve in 1977–1992. *Loodusevaatlusi 1992, 1992*, vol. 1, pp. 38–40.

52. *Birds of Estonia. Status, Distribution and Numbers*. Eds E. Leibak, V. Lilleleht, H. Veromann. Tallinn, 1994, pp. 1–287.

53. Renno O., Paakspuu V. The Mute Swan *Cygnus olor* in Estonia. *Ornis Fennica*, 1987, vol. 64, p. 23.

54. Hario M., Rintala J. Population trends of the Mute Swan, the Common Eider and three species of goose on the Finnish coasts in 1986–2003. *Linnut-vuosikirja (The yearbook of the Linnut magazine) 2003, 2004*, pp. 49–57.

55. Hildén O., Hario M. *Muuttuva saaristolinnusto*. Forssan kirjapaino, Forssa. 1993.

56. Lehikoinen A. Mute Swan (*Cygnus olor*) — distribution in Finland. Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A. *The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment*. 2011. Available at: <http://atlas3.lintuatlas.fi/english> (accessed: 25.09.2015)

57. Tenovuo R. Kyhmyjoutsen Lounais — Suomen asukkaana. (Summary: The Mute Swan (*Cygnus olor*) population in southwestern Finland.). *Suomen Riista*, 1975, vol. 26, pp. 5–13.

58. Tenovuo R. The Mute Swan *Cygnus olor* in Finland. *Ornis Fennica*, 1976, vol. 53, pp. 147–149.

59. Ulfvens J. Breeding habitat characteristics in a newly established population of the Mute Swan *Cygnus olor* on the Finnish west coast. *Ornis Fennica*, 1993, vol. 70, pp. 106–109.

60. von Numers M. Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding in small islets in the Archipelago sea. SW Finland. *Acta Zoologica Fennica*, 1995, pp. 1–127.

61. Köppen U. Population development of the Mute Swan (*Cygnus olor*) in some parts of Central Europe. *Ecology, migration and protection of Baltic Birds. Baltic Birds 5 (1)*. Eds J. Viksne, I. Vilks. Zindme, Publishers, Riga, 1990, pp. 216–225.

62. Rutschke E. Zur Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) in der DDR. *Beitr. Vogelkd*, 1982, vol. 28, pp. 59–73.

63. Wieloch M. Numbers and distribution of the Mute swan *Cygnus olor* in Poland against the situation of this species in Europe. *Acta ornithologica*, 1984, vol. 20, pp. 187–240.

64. Holmqvist C. Knölsvanen, *Cygnus olor* (Gm.), häckande som förvildad på Åland. *Ornis Fennica*, 1935, vol. 12 (4), pp. 104–107.

65. Jespersen P. Knopsvanen som ynglefugl i Danmark. *Dansk Ornith. Foren. Tidsskr.*, 1951, vol. 45, pp. 174–191.

66. Lundin A., Hansson G. En inventering av knölsvanen (*Cygnus olor*) i Uppland sommaren 1955. *Var Fågelvärld*, 1956, vol. 15 (1), pp. 44–48.

67. Kuresoo A. Present status of Mute Swans *Cygnus olor*, Whooper Swans *C. cygnus* and Bewick's Swans *C. bewickii* wintering in the Eastern Baltic Region. *Wildfowl*, 1991, sp. issue 1, pp. 214–217.

68. Mathiasson S. Untersuchungen über jährliche Fluctuationen nichtbrütender Höckerschwäne *Cygnus olor* (Gm) in Schonen, Südschweden. *Lunds Univ. Arsskrift NF avd.*, 1963, issue 2, vol. 58 (13), pp. 1–18.

69. Raudonikis A. [Some features of movement of Mute Swans ringed on wintering in Lithuania]. *Ekologija i okhrana lebedei v SSSR. Materialy 2go vsesoiuznogo soveshchaniia po lebediam (21–24 sentiabria 1988 g., Odessa) [Ecology and protection of swans in the USSR. Materials of the 2nd all-Union meeting on swans (on September 21–24, 1988, Odessa)]*, Melitopol, 1990, pp. 64–65. (In Russian)

70. Sokolowski J. *The Mute Swan in Poland*. Kraków, 1960.

71. Bacon P.J. *Population genetics of Mute swan (Cygnus olor)*. Doctor Philosophy Thesis, University of Oxford. D13193/80 (BLLd of). 1980.

72. Bacon P.J., Andersen-Harild P. Colonial breeding in Mute swans (*Cygnus olor*) associated with an allozyme of lactate dehydrogenase. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1987, vol. 30 (3), pp. 193–228.

73. Hästbacka H., Ulfvens J. Fortsatt framgång för knölsvanen i Kvarken. *Lintumies*, 1991, vol. 26, pp. 138–139.

74. Krivonosov G. A., Krivenko V. G., Lipsberg Yu. K., Nedzinskas V. S. [Features of Mute Swan biology in different parts of its area]. *Vid i ego produktivnost' v areale. Materialy ko 2 Vsesoiuznomu soveshchaniuu* [A species and its productivity in area. Materials of the 2nd all-union meeting]. Vil'nyus, 1976, pp. 74–77. (In Russian)

75. Zusman I. N., Lyashenko S. F., Nedzinskas V. S. Morfo-ekologicheskie adaptatsii v rannem embriogeneze lebedia-shipuna (*Cygnus olor*) [Morfo-ecological adaptations in an early embryogenesis of a Mute Swan (*Cygnus olor*)]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal], 1976, vol. LV, issue 2, pp. 255–266. (In Russian)

76. Lipsberg Yu. K. [Nesting biology of a Mute Swan in Latvia]. *Materialy 7 Pribaltiiskoi ornitologicheskoi konferentsii* [Materials of 7th Baltic ornithological conference]. Riga, 1970, pp. 45–49. (In Russian)

For citation: Kouzov S. A. Mute swan (*Cygnus olor* Gmelin 1789) in the eastern part of the Gulf of Finland: history of dispersion, distribution of breeding birds and features of biology. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 2, pp. 38–69. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.204

Статья поступила в редакцию 5 октября 2015 г., принята 6 апреля 2016 г.

Сведения об авторе:

Кouzov Сергей Александрович — младший научный сотрудник

Kouzov Sergey A. — researcher