

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2008
XVII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
433
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Т о м X V I I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2008 № 433

СОДЕРЖАНИЕ

- 1175-1192 Гнездовая биология урбанизированной
популяции мухоловки-пеструшки
Ficedula hypoleuca. Б.Д. КУРАНОВ
- 1192-1195 О кормёжки птиц в пасти нильского
крокодила *Crocodylus niloticus*: краткий обзор.
А.Г. РЕЗАНОВ
- 1196-1198 К вопросу о развитии открытых ландшафтов
на территории Сибири в плейстоцене.
В.В. ЛЕОНОВИЧ
- 1198-1199 Орнитологические находки
в лесах Наурзумского заповедника.
Н.М. СМЕТАНА
- 1199 Зарянка *Erithacus rubecula* у озера Чаны.
В.М. ЧЕРНЫШОВ
-

Редактор и издатель А.В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X V I I
E x p r e s s - i s s u e

2008 № 433

CONTENTS

- 1175-1192 Nest biology of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in urban population. B . D . K U R A N O V
- 1192-1195 On birds feeding into mouth of Nile crocodiles *Crocodylus niloticus*: short review.
A . G . R E Z A N O V
- 1196-1198 On development of open landscapes in Siberia during Pleistocene. V . V . L E O N O V I C H
- 1198-1199 Some new forest birds records from the Naurzum Reserve. N . M . S M E T A N A
- 1199 The European robin *Erithacus rubecula* near Chany Lake. V . M . C H E R N Y S H O V
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.-Petersburg University
S-Petersburg 199034 Russia

Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*

Б.Д.Куранов

Научно-исследовательский институт биологии и биофизики при Томском государственном университете, Томск 634050, Россия. E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Поступила в редакцию 19 сентября 2008

Городской ландшафт представляет собой своеобразную среду обитания, весьма специфичную по своим параметрам. Основное воздействие на урбанизированные сообщества птиц оказывают унификация пространства застройкой, дополнительная энергия, относительно небольшая площадь и сильная фрагментация зелёных насаждений, снижение численности специализированных хищников и высокий уровень фактора беспокойства. В данных условиях преимущество получают виды, постоянно использующие пищевые ресурсы антропогенного происхождения и постройки человека для гнездования. Другая группа видов птиц связана исключительно с зелёными насаждениями и поэтому находит подходящие условия лишь на ограниченных участках города. В полной мере это относится к дуплогнездникам, собирающим корм в пределах кронного и подкронного биогоризонтов. Типичным представителем этой группы является мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*. Её кормовая активность обычно приурочена к пространству под кронами (подрост и подлесок), средним и нижним частям крон, но она также обследует травянисто-кустарниковый и наземный горизонты (Преображенская 1998; Марочкина и др. 2006). Для мухоловки-пеструшки характерно питание исключительно беспозвоночными и совпадение мест сбора корма и гнездования, что позволяет оценить совокупное влияние абиотических и биотических факторов городской среды в пределах указанных ярусов.

Цель настоящей работы – описать особенности биологии размножения мухоловки-пеструшки и определить её способности к воспроизводству в урбанизированной среде обитания.

Материал и методики

Район исследования расположен на юго-востоке Западной Сибири, на стыке южно-таёжных и подтаёжных лесов. Правобережье реки Томи, на котором расположены города Томск и Северск, является переходным районом от тёмнохвойной тайги и сосновых боров к берёзовым лесам. Тёмнохвойная тайга представлена здесь в виде островов, а основными лесообразующими породами являются берёза и

осина. Томск находится на второй и третьей надпойменных террасах и занимает площадь около 90 км². Северск, занимающий площадь 15 км², расположен довольно компактно в виде узкой ленты на возвышенной второй террасе Томи, некогда поросшей травянистыми сосновыми борами, фрагменты которых удачно сохранились и сочетаются с городской застройкой. Расстояние между центрами городов составляет 15 км, а их пригороды находятся в непосредственном контакте.

Исследования проведены в Томске (1987-1990 гг.) и Северске (1995-2007 гг.) в парках со смешанными насаждениями в центральных и периферийных участках городов. Томские парки находятся на расстоянии 1.3 км, северские – в 2.0 км друг от друга. Контрольный участок располагался в южном пригороде Томска в смешанном лесном массиве на удалении 4.3 км от периферийного томского парка. Для привлечения мухоловки-пеструшки развесили 180 гнездовий с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см², из них в центральном парке Томска (7.1 га) 45, в его периферийном парке (9.3 га) 40, в пригороде (9.4 га) 50, в периферийном лесопарке Северска – 45 гнездовий. В 1995 г. наблюдения также проводили в центральном парке Северска, где находилось 20 синичников. На всех участках гнездовья располагались в линию с интервалом 25-30 м. Кроме того, в парках Томска и на контрольном участке в лесу имелось по 50-55 типовых скворечников с диаметром летка 50 мм и площадью дна 196 см².

На модельных площадках ежегодно проводили абсолютный учёт гнёзд, прослеживали их судьбу, определяли сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания. Жилым считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо. Взрослых птиц отлавливали на гнёздах с помощью внутренних и наружных ловушек и метили стандартными кольцами. Птенцов кольцевали во всех гнёздах.

Массу полных кладок измеряли с точностью до 0.05 г. Если кладку взвешивали не в день её завершения, то при вычислениях вводили поправку на потерю массы за счёт испарения воды, равную 1.0% за 1 сут инкубации. Такое значение поправки определено опытным путём при повторных взвешиваниях контрольных кладок. Объём яиц вычисляли по формуле: $V = 0.51LB^2$, где L – длина яйца, B – максимальный диаметр (Нойт 1979). Индекс формы (округлённости) вычисляли по формуле: $S_{ph} = (B/L) \times 100$ (Мянд 1988).

Всего обследовано 866 гнёзд, взвешено 339 кладок, промерено 2923 яйца, отловлено на гнёздах 1029 взрослых птиц и окольцовано 3454 птенца. Рассчитывали следующие показатели: долю успешных гнёзд (число гнёзд со слётками от числа жилых гнёзд, %); успешность насиживания (число вылупившихся птенцов от числа отложенных яиц, %); успешность выкармливания (число вылетевших птенцов от числа вылупившихся, %); успешность размножения (число вылетевших птенцов от общего числа отложенных яиц, %); количество слётков на одну попытку размножения (число вылетевших птенцов от общего числа жилых гнёзд); количество слётков на одну успешную попытку размножения (число вылетевших птенцов от числа гнёзд со слётками). Эмбриональную смертность (суммарная доля неоплодотворённых яиц и яиц с погибшими эмбрионами) определяли по кладкам с известным результатом вылупления, гибель части выводка – от числа вылупившихся птенцов в гнёздах, уцелевших до вылета птенцов.

Из анализа успешности размножения исключены гнёзда, где самки выкармливали птенцов без участия самца.

Для расчёта среднедекадных и среднемесячных температур воздуха использовали данные гидрометеостанции «Томск, опорная», расположенной на южной окраине города.

Даты начала наиболее ранней кладки, медианные даты начала размножения, а также продолжительность периода начала кладок за многолетний период рассчитывали как среднее арифметическое ежегодных значений показателя. Для оценки связи и зависимости переменных применяли корреляционный и простой регрессионный анализ. При анализе зависимости репродуктивных показателей от даты начала откладки яиц за многолетний период использовали метод совмещения временных рядов. Для этого дате начала первой кладки в каждом сезоне присваивали нулевое значение. Другим парам присваивали ранг, соответствующий числу дней отставания от начала первой кладки. Для анализа использовали кладки, начатые не позднее 30 дней от даты появления первого яйца в сезоне.

Заселённость искусственных гнездовий и плотность гнездования

Средний показатель заселённости гнездовий (по синичникам) составил в Томске 53%, Северске 94%, на контрольном участке – 94%. В других участках пригородной зоны, где синичники развешивали со стандартной плотностью 100 шт./10 га, а не в линию, также отмечен высокий уровень их заселённости – до 93.5% (Grinkov, Gashkov 2003). В крупном городе явное предпочтение отдавалось периферийному парку. Здесь пеструшка занимала 78% синичников (3.1 гн./га), тогда как в центральном – 38% (2.4 гн./га). Относительно низкую заселённость гнездовий в центральном парке нельзя объяснить конкуренцией со стороны других дуплогнездников. Хотя здесь размножались пухляк *Parus montanus* (0.5%), большая синица *Parus major* (2%), полевой воробей *Passer montanus* (4%) и горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (10%), общая занятость синичников, включая мухоловку-пеструшку, составила только 54%. Иная картина наблюдалась в периферийном парке. Общая заселённость гнездовий в нем равнялась 96%. На долю вертишейки *Jynx torquilla* здесь пришлось 8%, полевого воробья 7%, большой синицы 5%, горихвостки 4% и москочки *Parus ater* – 1% гнездовий. Все указанные виды, за исключением москочки, при такой численности могли составить реальную конкуренцию мухоловкам. В Северске центральный и периферийный парки не различались по заселённости искусственных гнездовий мухоловкой-пеструшкой.

Гнездовая плотность с учётом занятых в периферийном парке Томска скворечников составила 4.0 гн./га. Численность вида в разные годы варьировала здесь в узких пределах – 3.8-4.2 гн./га. В центральном парке Томска данный показатель вырос с 1.7 гн./га в 1987 г. до 3.5 в 1990 г. при средней плотности за эти годы 2.4 гн./га. Другой отличительной чертой группировки пеструшки центрального парка было то, что птицы здесь никогда не занимали скворечников. Иными словами, птицы, имея возможность выбора, избегали гнездовий с большой площадью дна. В контроле плотность гнездования вида с учётом занятых скворечников составила 6.1 гн./га.

Средний расчётный показатель гнездовой плотности с учётом линейного расположения синичников составил в томском центральном парке 4.3, томском периферийном – 8.7, северском центральном и периферийном парках – по 10.4, контроле – 10.3 гн./га. В дальнейшем в центральном парке Томска с 1995 по 2003 г. регулярно проводилась дополнительная развеска гнездовий и их общее количество было доведено до 136 на площади 22.7 га. Абсолютная численность гнездящихся мухоловок из года в год постепенно нарастала и стабилизировалась на уровне примерно 45 пар. При этом по сравнению с 1987-1990 гг. средние показатели заселённости и плотности почти не изменились и составили 37.5% (31-44) и 2.1 гн./га (1.8-2.5), соответственно (Гашков 2003). Следовательно, относительно невысокая гнездовая плотность мухоловки-пеструшки в центральном парке крупного города оставалась и после 1990 г. По данным А.В.Рыбкина (2004), гнездовая плотность мухоловки-пеструшки в городе Перми также уступала таковой в лесопарках в несколько раз.

Таким образом, успешность колонизации урбанизированных территорий мухоловкой-пеструшкой зависит от величины города и расположения озеленённых участков относительно его границ. Вероятно, в крупном городе, каким является Томск, мухоловкам труднее обнаружить пригодные для гнездования участки среди застроенного пространства, а в Северске, заметно уступающем Томску по площади, это сделать гораздо легче. Этому способствует компактность застроенных участков небольшого города при лучшем озеленении и непосредственный контакт его озеленённых участков с лесными массивами пригородной зоны. Характерной чертой летнего населения птиц жилой зоны Северска является повышенная степень участия в ней аборигенных видов (Гуреев, Миловидов 2000). Небольшие размеры этого города могут значительно облегчить проникновение в его пределы молодых птиц, в частности мухоловок-пеструшек, во время послегнездовых кочёвок с последующим запечатлением городских участков как мест будущего размножения. В литературе имеются данные о достоверной положительной связи максимальной осенней плотности мухоловки-пеструшки и плотности гнездового населения на следующий сезон (Артемьев 2005).

Сроки размножения

В окрестностях Томска мухоловки-пеструшки появляются в последних числах апреля – первых числах мая. Наиболее ранняя встреча зарегистрирована нами 22 апреля 1994, когда даже на открытых участках ещё не сошёл снег. Максимальная температура воздуха в этот день составила 15°, средняя – 8.5°C. Этому предшествовало резкое повышение среднесуточной температуры с 1.0°C 20 апреля до 6.3° 21

апреля. В Томске первые самцы появлялись обычно на сутки позже, чем за городом (Гашков 2006).

Медиана начала откладки яиц у мухоловки-пеструшки в Томске в течение всего периода наблюдений была смещена на относительно поздние сроки по сравнению с контролем, что находится в явном противоречии с более благоприятным мезоклиматом города. Весной в Томске заморозки прекращаются раньше и даже летом в любом районе города на 1.0-1.5° теплее по сравнению с окрестностями (Климат Томска 1982). По данному показателю мухоловка-пеструшка отличается от других дуплогнездников: скворца *Sturnus vulgaris*, большой синицы и обыкновенной горихвостки, – сроки размножения которых сдвигаются на относительно ранние по мере роста степени урбанизированности среды (Куранов и др. 1991).

Таблица 1. Медианные даты начала откладки яиц (*Me*) и даты наиболее ранних кладок (в скобках)

Участок	1987		1988		1989		1990		Все годы	
	<i>n</i>	<i>Me</i>	<i>n</i>	<i>Me</i>	<i>n</i>	<i>Me</i>	<i>n</i>	<i>Me</i>	<i>n</i>	<i>Me</i>
Центральный парк Томска	12	10.0 июнь (30 мая)	15	1.0 июнь (22 мая)	18	29.5 май (21 мая)	26	25.0 май (15 мая)	71	1.0 июнь (22.0 май)
Периферийный парк Томска	38	8.5 июнь (22 мая)	39	29.0 май (19 мая)	50	27.5 май (18 мая)	41	27.0 май (19 мая)	168	31.0 май (19.5 май)
Весь город	50	9.5 июнь (22 мая)	54	29.0 май (19 мая)	68	28.0 май (18 мая)	67	27.0 май (15 мая)	239	31.0 май (18.5 май)
Контроль	52	31.0 май (19 мая)	61	23.0 май (20 мая)	66	23.5 май (16 мая)	65	24.0 май (15 мая)	244	25.5 май (17.5 май)

Максимальное отставание по срокам откладки яиц у мухоловок в городе от контроля наблюдалось в первый год развески гнездовой и составило 9.5 дня по медианному значению (табл. 1). В последующие годы отмечена тенденция к сокращению различий в сроках откладки яиц между городом и пригородом, что мы связываем с постепенным формированием урбанизированной популяции. Однако различия ежегодно носили стойкий и однонаправленный характер. В итоге среднее многолетнее отставание по медианным значениям составило 5.5 дня. Даты начала наиболее ранних кладок в Томске и на контрольном лесном участке разнятся не столь значительно – в среднем на 1.0 дня. В

Северске среднее многолетнее значение медианы начала откладки яиц приходится на 24.0 мая (19-28 мая), а даты наиболее ранней кладки – на 17.8 мая (10-25 мая). Это говорит о сходстве сроков размножения вида в небольшом городе и на контрольном лесном участке. Мухоловки в центральном парке Томска приступали к откладке яиц, как правило, позже по сравнению с птицами периферийного парка, а среднее отставание по медианным значениям составило 1.0 дня. В Северске такой тенденции не отмечено, и по данным 1995 года медиана начала размножения в центральном парке даже на 2 дня опережала аналогичную дату для периферийного участка.

Длительность периода начала кладок, оцениваемая по стандартному отклонению, на обследованных участках существенно не различалась. Раздельный анализ показал, что в центральном парке Томска данный показатель значимо меньше по сравнению с периферийным участком: 6.25 ± 0.52 и 7.37 ± 0.40 дня, соответственно ($P < 0.01$), что свидетельствует о большей степени синхронизации сроков размножения в первом местообитании.

Самая поздняя кладка у мухоловки-пеструшки за весь период наблюдений была начата 9 июля 1987 в пригородной зоне, а гнездование завершилось успешным вылетом птенцов.

Связь сроков размножения с весенней температурой изучена на примере северской популяции. Установлено, что дата появления первой кладки и медианная дата начала откладки яиц связаны со средней температурой второй декады мая: $r = -0.73$ и $r = -0.77$; $P < 0.05$ ($n = 12$). Именно на вторую декаду мая приходится среднее значение даты начала наиболее ранней кладки и эта же декада предшествует средней многолетней медиане начала откладки яиц.

Возраст особи является важным фактором, влияющим на сроки размножения у мухоловки-пеструшки. Известно, что годовалым самкам свойственны более поздние сроки гнездования по сравнению с особями двух лет и старше (Лихачёв 1955). По данным Н.С.Аноровой (1976), двухлетние самки начинают кладку яиц в среднем на 4–5 дней раньше старших по возрасту особей и на 6 дней раньше однолетних птиц. В северных частях ареала вида также прослеживается тенденция раннего гнездования самок средних возрастных классов, но она проявляется отчётливо только в тёплые вёсны (Артемьев 1998). В британской популяции *F. hypoleuca* пары из взрослых партнеров приступали к откладке яиц на 3-4 дня раньше тех, у которых один или оба партнера годовалые (Harvey, Greenwood 1984).

Мы сравнили сроки размножения самок с известной датой рождения. Для расчёта использованы объединённые данные по обоим городам и контролю. Среднее отклонение от даты наиболее ранней кладки в сезоне составило у годовиков 11.1 ± 0.9 дней ($n = 52$), у группы 2-3-

летних самок – 6.8 ± 0.9 ($n = 20$). Различия статистически значимы: $P < 0.01$. Самки-первогодки в крупном городе и контроле по данному показателю существенно не различались.

Величина кладки

Величина полной кладки у мухоловки-пеструшки в районе исследования варьировала от 4 до 10 яиц (табл. 2). Завершённые кладки из 2 и 3 яиц не включены в анализ, так как, судя по срокам их начала, были повторными. Зафиксированы и сдвоенные кладки, состоящие из 10-13 яиц. Более подробные данные по ним приведены в разделе, посвящённом успешности размножения. Бóльшая часть гнёзд содержала по 6 и 7 яиц. Во всех обследованных популяциях модальной была кладка из 7 яиц. Однако в Томске, по сравнению с контролем и Северском, в 2 раза ниже суммарная частота кладок из 8 и 9 яиц и в 1.5 раза выше доля кладок, состоящих из 4-6 яиц.

Таблица 2. Соотношение гнёзд с разным количеством яиц (%) и средняя величина кладки у мухоловки-пеструшки

Участок	n	Число яиц в полной кладке							Среднее $\pm$ S.E.	CV% $\pm$ S.E.
		4	5	6	7	8	9	10		
Томск	205	2.0	6.3	35.1	44.1	10.2	1.5	0.5	6.61 ± 0.06	13.8 ± 0.8
Северск	311	0.3	5.8	25.7	45.7	18.6	3.9	—	6.88 ± 0.05	13.4 ± 0.5
Контроль	238	0.8	5.0	23.5	46.2	21.0	3.4	—	6.92 ± 0.06	13.3 ± 0.6

* Значимые отличия от контрольного показателя ($P \leq 0.05$)

Средняя величина кладки менялась по годам в пределах 6.40-6.80 яйца в Томске; 6.21-7.59 в Северске и 6.72-7.16 – в контроле. Средняя многолетняя величина кладки в крупном городе (Томске) значительно меньше, чем в небольшом городе (Северске) и в лесу. Вариабельность показателя на сравниваемых участках имеет сходные значения.

Снижение величины кладки у мухоловки-пеструшки в крупном городе можно связать с сезонной изменчивостью показателя. Как отмечено выше, в течение всего периода наблюдений пеструшка в Томске приступала к откладке яиц позже по сравнению с контролем. Вероятно, в томской популяции была постоянно повышена доля самок-первогодков и взрослых особей, находящихся в худшем физиологическом состоянии. Известно, что у мухоловки-пеструшки самки средних возрастных классов (2-3 года) характеризуются максимальной начальной плодовитостью (Анорова 1976; Артемьев 2005). Мы сравнили величину кладки самок, возраст которых был известен по данным кольцевания. У взрослых птиц (более одного сезона размножения) этот показатель составил в томской популяции 6.80 ± 0.23 ($n = 25$), в северской 6.97 ± 0.12 ($n = 62$), в контрольной – 7.22 ± 0.13 яйца ($n = 32$). Хотя

различия во всех парах сравнения статистически незначимы, обращает на себя внимание тенденция снижения плодовитости у взрослых самок в обеих городских популяциях, особенно в томской. Величина кладки у самок-первогодков в Томске и контроле полностью совпали: соответственно, 6.44 ± 0.15 ($n = 25$) и 6.44 ± 0.15 яйца ($n = 32$). Подобный расчёт для Северска не проводили из-за отсутствия достаточной выборки по молодым самкам.

Другой возможной причиной снижения величины кладки мухоловки-пеструшки в крупном городе является ухудшение трофических условий. В городских местообитаниях вида, особенно в периферийном парке, хуже по сравнению с контролем развит подлесочный горизонт, а также травянисто-кустарниковая растительность. Значительную площадь в периферийном парке Томска занимает березняк со слабо развитыми скелетными ветвями. Указанные особенности растительности городских местообитаний снижают площадь обитания потенциальных жертв, что может ухудшать условия для охоты. Вероятно поэтому размер кладки пеструшки в периферийном парке Томска ниже по сравнению с центральным местообитанием: 6.53 ± 0.08 и 6.76 ± 0.10 яйца, соответственно ($P < 0.1$, $t = 1.80$). Объём яиц у мухоловок в периферийном парке значимо меньше, чем у птиц на центральном участке. Это также косвенно подтверждает ухудшение трофических условий для вида в рассматриваемом парке. Согласно С.И.Гашкову (1998), в 1995-1997 гг. средняя кладка пеструшки в центральном парке Томска составила 7.31 ± 0.09 яйца. Следовательно, у группировки птиц в данном местообитании и в последующие годы прослеживалась тенденция к сохранению высокой плодовитости.

Для всех обследованных популяций вида характерно статистически значимое снижение величины кладки в течение гнездового сезона. В Томске зависимость величины кладки y от даты появления в ней первого яйца x описывается следующим уравнением линейной регрессии: $y = 7.11 - 0.033x$ ($R^2 = 0.10$, $P < 0.001$). Для Северска это уравнение имеет вид: $y = 7.33 - 0.047x$ ($R^2 = 0.10$, $P < 0.001$); для контрольного лесного участка: $y = 7.51 - 0.054x$ ($R^2 = 0.22$, $P < 0.001$). Коэффициент наклона линейной регрессии у томской популяции значимо меньше, чем у остальных группировок вида. Это говорит о меньшем темпе сезонного снижения кладки в большом городе. Северская и контрольная популяции по данному коэффициенту значимо не различаются. Но если рассматривать сезонную динамику размера кладки отдельно по паркам крупного города, то обнаруживается их значительное сходство не только между собой, но также с небольшим городом и контролем. У группировки мухоловок центрального томского парка уравнение регрессии имеет вид: $y = 7.24 - 0.046x$ ($R^2 = 0.13$, $P < 0.01$), периферийного парка: $y = 7.17 - 0.050$ ($R^2 = 0.16$, $P < 0.001$). С учётом этих обстоя-

тельств темп сезонного снижения величины кладки составляет около 0.5 яйца за декаду в обоих городах и контроле. Снижение значения показателя в целом по томской популяции, вероятно, связано с такими особенностями группировки птиц центрального парка, как более поздние сроки размножения, меньшая продолжительность периода откладки яиц (оценка по стандартному отклонению) и относительно большая средняя величина кладки.

На примере северской популяции показано, что средняя величина кладки отрицательно коррелирует с датой появления самой ранней кладки в сезоне ($r = -0.61$, $P < 0.05$). Значимой связи средней величины кладки со среднедекадными и среднемесячной температурами мая не обнаружено, что свидетельствует об опосредованном характере воздействия на самок погодных факторов при формировании яиц. В Карелии у мухоловки-пеструшки выявлена значимая отрицательная связь величины кладки с датой устойчивого перехода температур через $+2^{\circ}\text{C}$ и медианой начала размножения, но значимой связи показателя со среднемесячной температурой мая также не обнаружено (Артемьев 2002).

Наши данные по скорости снижения величины кладки в течение сезона размножения близки к аналогичному показателю у мухоловки-пеструшки в Окском заповеднике – 0.06 яйца в 1 сут (Нумеров 1995), но уступают таковому в Карелии – 0.07 (Артемьев 2005), Финляндии – 0.08 (Jarvinen, Linden 1980) и Швеции – 0.08 (Kallander 1975). Таким образом, при продвижении на север скорость сезонного снижения начальной плодовитости у мухоловки-пеструшки увеличивается.

Оологические показатели

Объём яиц у томской популяции мухоловки-пеструшки составил $1638 \pm 4 \text{ мм}^3$ ($n = 1285$), что значимо меньше, чем в северской популяции – 1676 ± 12 ($n = 204$) и пригородной – 1660 ± 3 ($n = 1507$). Две последние популяции по данному показателю значимо не различаются. Во все годы исследований объём яиц в Томске был меньше по сравнению с контролем, однако значимые различия наблюдались только первые два сезона.

Кладки в центральном парке Томска характеризуются значимо бóльшим объёмом яиц по сравнению с периферийным парком: 1655 ± 6 и $1633 \pm 5 \text{ мм}^3$, соответственно ($P < 0.01$). Таким образом, общее снижение величины яиц в крупном городе в основном происходило за счёт группировки птиц периферийного участка.

Н.С.Анорова (1984) установила, что самки-первогодки *F. hypoleuca* продуцируют кладки меньшей массы по сравнению с 2-3-летними особями. Сравнение объёма яиц у меченых самок разного возраста показало, что в Томске и за его пределами взрослые птицы (минимум вто-

рой сезон размножения) откладывали более крупные яйца, чем первогодки. Значение показателя у самок первой группы составило в городе 1692 ± 11 ($n = 147$ яиц), второй – 1615 ± 10 мм³ ($n = 146$) ($P < 0.001$). Соответственно в контроле – 1676 ± 8 ($n = 203$) и 1637 ± 8 мм³ ($n = 249$) ($P < 0.001$).

Индекс формы (округлённости) в крупном городе значимо больше, чем в Северске и контроле: соответственно, 75.24 ± 0.10 , 74.61 ± 0.21 и $74.88 \pm 0.10\%$. Две последние популяции по данному показателю значимо не различаются. Следует отметить, что в томской группировке вида округление яиц происходит за счёт снижения обоих линейных показателей.

Таблица 3. Масса полных кладок у мухоловки-пеструшки, г

Участок	Число яиц в полной кладке					
	<i>n</i>	6	<i>n</i>	7	<i>n</i>	8
Томск	62	$10.21 \pm 0.10^*$	82	11.99 ± 0.09	21	13.47 ± 0.26
Контроль	43	10.67 ± 0.11	96	12.12 ± 0.09	45	13.78 ± 0.15

* Значимые отличия от контрольного показателя ($P \leq 0,05$).

Масса полных кладок изучена на примере томской и контрольной популяций (табл. 3). Масса кладок из 6 яиц в контроле значимо выше, а масса кладок из 7 и 8 яиц значимо не отличаются. Следовательно, основной вклад в различия по объёму яиц между городом и контролем вносили самки, продуцирующие кладки из 6 яиц. Масса кладок из 7 яиц у взрослых самок (более одного сезона размножения, возраст подтвержден кольцеванием), в городе и контроле не различался значимо и составил 12.5 ± 0.22 ($n = 8$) и 12.2 ± 0.26 г ($n = 13$), соответственно. В городской популяции масса кладок из 7 яиц у самок-первогодков составила 11.6 ± 0.24 г ($n = 13$), что значимо меньше, чем у более старых. В пригороде данный показатель у молодых (12.2 ± 0.45 г, $n = 5$) и взрослых самок полностью совпал.

Наблюдаемые различия между популяциями большого города и в контроле по оологическим показателям, как и в случае с величиной кладки, вероятно, указывают на то, что в целом в урбанизированной популяции повышена доля самок-первогодков и взрослых особей в худшем физиологическом состоянии.

Успешность размножения

Доля успешных гнезд в Томске составила $80.9 \pm 2.6\%$, в Северске 79.7 ± 2.2 , в контроле – 67.7 ± 2.9 . В обоих городах этот показатель значимо превышал контрольный ($P < 0.001$). На всех сравниваемых участках наиболее частыми причинами гибели гнёзд служили разорение

хищниками и оставление их родителями, однако соотношение и сила воздействия этих факторов неодинаковы в разных популяциях. В Томске и Северске потери гнёзд от хищничества разнятся незначительно: 10.9% в первом и 8.9% во втором. В контрольной лесной популяции из-за хищничества гибло в 2 раза больше гнёзд по сравнению с обеими урбанизированными территориями. Основным врагом пеструшки повсеместно является бурундук *Tamias sibiricus*. Отмечены случаи разорения гнёзд большим пёстрым дятлом *Dendrocopos major*. Нельзя также исключать хищничества мелких куньих и обыкновенной белки *Sciurus vulgaris*. На долю брошенных гнёзд в Томске пришлось 4.8%, Северске 9.8%, в контроле – 10.1%. Если в обоих городах птицы чаще бросали гнезда на стадиях откладки и насиживания яиц, то в пригороде – в период выкармливания птенцов. Влияние вертишейки *Junco torquilla* более ощутимо в крупном городе. Здесь вертишейкой было разорено 2.6% гнёзд, тогда как в Северске 1.2%, а в пригороде – 1.0%. Гибель всего выводка на эмбриональной стадии наблюдалась лишь в двух гнёздах в Томске и в одном гнезде в Северске.

Таблица 4. Успешность размножения мухоловки-пеструшки

Участок	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вылетело птенцов	Успешн. насиж., %	Успешн. выкарм., %	Успешн. размн., %
Томск	1376	1117	1011	81.2±1.0	90.5±0.9*	73.5±1.2*
Северск	2099	1773	1507	84.5±0.8	85.0±0.8*	71.8±1.0*
Контроль	1624	1337	1000	82.3±0.9	74.8±1.2	61.6±1.2

* Значимые отличия от контрольного показателя ($P \leq 0,05$)

Доля успешных гнёзд в центральном и периферийном парках Томска заметно различалась: 92.4 ± 3.3 и $76.2 \pm 3.3\%$ ($P < 0.001$). Если во втором парке погибло от хищников 14.0% гнёзд, то в первом – только 3.0%. Кроме того, отмеченные в Томске случаи разорения гнёзд вертишейкой наблюдались только в периферийном парке. Брошенные гнёзда также чаще отмечены в данном местообитании.

Успешность размножения мухоловки-пеструшки в Томске варьировала от 71.1 до 79.0%, в Северске – от 54.0 до 92.2%, в контроле – от 49.7 до 71.6%. Среднее многолетнее значение показателя в обоих городах значимо превысило контрольное (табл. 4), а между популяциями двух городов статистически значимых различий не обнаружено. Гнездование в центральном парке Томска по сравнению с периферийным участком было значимо успешнее за счёт меньших потерь на стадиях откладки и инкубирования яиц. В центральном парке не отмечено случаев гибели яиц от хищников и вертишейки, а отход от брошенных кладок и эмбриональной смертности был меньше.

Успешность насиживания в обследованных популяциях различалась незначительно, но соотношение отдельных факторов гибели яиц было неодинаковым (табл. 4, 5). В обоих городах повышен уровень эмбриональной смертности, а в пригороде сильнее воздействие хищников. В Северске чаще наблюдались случаи бросания кладок, как правило, неполных, после чего в синичнике обычно появлялось новое гнездо. Во всех участках отмечено конкурентное вытеснение мухоловки-пеструшки вертишейкой. Однако в целом влияние вертишейки на мухоловку незначительно, хотя больше гнёзд она разорила в городских парках. Также повсеместно редки случаи высыхания яиц из-за механических повреждений.

Таблица 5. Гибель яиц у мухоловки-пеструшки

Участок	Причины гибели яиц, абс. (в скобках %)				
	Эмбриональная смертность	Хищник	Брошено	Конкуренция	Повреждено
Томск	95 (7.8)	89 (6.5)	39 (2.8)	23 (1.7)	13 (0.9)
Северск	137 (7.2)	54 (2.6)	114 (5.4)	16 (0.8)	5 (0.2)
Контроль	65 (4.6)	160 (9.9)	45 (2.8)	6 (0.4)	11 (0.7)

Таблица 6. Гибель птенцов у мухоловки-пеструшки

Участок	Причины гибели птенцов, абс. (в скобках %)		
	Гибель не от хищника	Хищничество	Гибель части выводка
Томск	13 (1.2)	10 (0.9)	81 (7.5)
Северск	67 (3.8)	122 (6.9)	75 (4.8)
Контроль	111 (8.3)	164 (12.3)	58 (5.6)

Успешность выкармливания падает в ряду Томск – Северск – контроль (табл. 4). Значение показателя в обоих городах значительно превысило контрольное, а между популяциями двух городов значимых различий не обнаружено. В крупном городе основной отход на данной стадии происходил из-за гибели части птенцов выводка, а влияние хищничества в этот период было незначительным (табл. 6). В Северске и контроле вред от хищничества был намного больше по сравнению с крупным городом. На всех участках зафиксирована гибель целых выводков, не связанная с хищничеством. Это явление особенно характерно для контрольной популяции. Все птенцы гибли одновременно или их гибель растягивалась во времени. Первый вариант наблюдался чаще: 61% в пригороде и 64 % в Северске. Наиболее вероятной причиной отхода целых выводков служила гибель или болезнь одного из членов пары, в первую очередь самки. Отчасти это подтверждается

низким значением показателя в томских парках, где основной враг взрослых птиц – ястреб-перепелятник *Accipiter nisus* – в годы исследований не гнезвился.

За весь период наблюдений у мухоловки-пеструшки обнаружено 10 сдвоенных кладок, причём 9 из них были найдены в парках Томска и Северска. Ниже приводим описание всех таких случаев. 1) Отложено 13 яиц, вылупилось 9 и вылетело 7 птенцов. Отловлены 2 самки и 1 самец. Обе самки принимали участие в насиживании. Все 3 птицы выкармливали птенцов. Одна из самок отловлена на следующий год в этом же парке в обычной паре. 2) Отложено 11 яиц, вылупилось 11 птенцов, вылетело 10. Отловлены 2 самки и 1 самец. Обе самки насиживали кладку и вместе с самцом выкармливали птенцов. 3) Отложено 12 яиц, вылупилось 11 птенцов, вылетело 9. Отловлены 2 самки и 1 самец. Самки насиживали кладку, вероятно, поочерёдно. Выкармливали птенцов все 3 птицы. 4) Отложено 11 яиц, вылупилось 9, птенцов, вылетело 9. Отловлены 1 самка и 1 самец. 5) Отложено 10 яиц, вылупилось 7 птенцов, все птенцы благополучно вылетели. Отловлены 1 самка и 1 самец. 6) Отложено 11 яиц, вылупилось 11 птенцов, вылетело 10. Наблюдали 1 самку и 1 самца. 7) Отложено 11 яиц, вылупилось 10 птенцов, вылетело 9. Точное количество взрослых птиц не установлено. 8) Отложено 10 яиц, вылупилось 10 птенцов, вылетело 7. Отловлены 1 самка и 1 самец. Самка годом раньше имела обычную кладку. 9) Отложено 12 яиц, вылупилось 9 птенцов, вылетело 7. Наблюдали 1 самку и 1 самца. 10) Отложено 13 яиц, вылупилось 10 птенцов, вылетели все 10. Отловлены 2 самки. Один раз у летка видели третью птицу светлой окраски, возможно, самца. Одна самка годом раньше имела обычную кладку. Другая самка в течение 2 лет до этого случая также имела обычные кладки.

Сдвоенные кладки отмечены также в Карелии (Артемьев 1998), но во всех случаях после исчезновения одной самки появлялась другая и докладывала яйца к чужим. Очевидно, несколько описанных нами гнёзд (№№ 1, 2, 3 и 10) можно рассматривать как частный случай полигинии, когда две самки откладывали и инкубировали яйца в одном гнезде, причём в гнездах № 1 и № 2, по крайней мере, часть времени они насиживали кладку совместно. В остальных случаях, вероятнее всего, имел место гнездовой паразитизм или добавление яиц к кладке, брошенной другой самкой.

Полигинию в том её понимании, когда самец принимает участие в выкармливании птенцов более чем в одном гнезде, в районе исследования следует рассматривать как редкое явление. За все годы наблюдений нам удалось проследить только 4 таких случая. Гнёзда, где были отловлены полигининные самцы, в трёх случаях находились в 25–30 м друг от друга, в одном – в 60 м. Во вторых гнёздах самцы появи-

лись после того, когда из первых вылетели птенцы. Для вторых гнёзд были характерны поздние для конкретного сезона сроки размножения. Откладка яиц в трёх из них началась позднее на 9-12 дней, а в одном – на 19 дней позднее по сравнению с первыми. По данным С.И. Гашкова и Е.В.Бланк (2003), доля полигамных самцов в центральном томском парке в 2000-2002 гг. составила 19.8%. Цитируемые авторы относили к полигамным самцов, которые привлекли вторую или даже третью самку. Их наблюдения за интенсивностью выкармливания птенцов показали, что только небольшая часть таких самцов помогали самкам во вторых гнёздах. Наши данные по полигинии основаны исключительно на отловах на вторых гнёздах в период выкармливания птенцов. Этим можно объяснить различия в долях полигамных самцов, определенных вышеназванными авторами и нами.

Успешность размножения в уцелевших гнёздах в крупном городе по сравнению с другими участками значимо меньше ($P < 0.01$). Среднее значение показателя в Томске составило $84.7 \pm 1.1\%$, в Северске – $88.3 \pm 0.8\%$, в контроле – $88.5 \pm 0.9\%$. Для проверки влияния возраста самок на успешность размножения в успешных гнёздах мы провели внутривидовые сравнения показателя у меченых взрослых и молодых птиц в Томске и контроле. Статистически значимых различий не обнаружено.

На примере северской популяции показано, что существует значимая положительная связь эмбриональной смертности со средней температурой мая ($r = 0.75$, $P < 0.05$), однако влияние погодных условий следует рассматривать как косвенное через изменение сроков размножения. Возможно, в годы с ранней весной (и соответственно ранними сроками размножения) более высока вероятность прямого и косвенного воздействия возвратов холодов на птиц. Показатель гибели части выводка умеренно связан со средней температурой второй декады июня ($r = -0.48$, ns), а корреляция со сроками размножения близка к нулевому значению. В Карелии колебания эмбриональной смертности не зависели от погодных условий, однако частичная смертность птенцов была связана с погодой в период их выкармливания, а также во время формирования и инкубации кладок (Артемьев 2005). По-видимому, погодные условия в юго-восточной части Западной Сибири не столь изменчивы, как в Карелии, и реже выходят за пределы зоны оптимума. Поэтому существенного влияния температуры воздуха на успешность выкармливания птенцов в Томске и его окрестностях не обнаружено.

В городском ландшафте дополнительным фактором, снижающим выживаемость эмбрионов и птенцов, может служить химическое, а в Северске – ещё и радиоактивное загрязнение среды. В Томске у птенцов *F. hypoleuca* и *Sturnus vulgaris* обнаружены изменения показателя обратимой агрегации эритроцитов, что говорит о более напряжённом

состоянии организма в городских условиях (Тухватулин 1996). В Перми выявлена высокая концентрация полихлорбифенилов у птенцов мухоловки-пеструшки. Установлена обратная зависимость успешности размножения от уровня накопления в крови соединений данной группы (Рыбкин, Рыбкина 2006). Северская популяция *F. hypoleuca* находится под воздействием многолетних выбросов Сибирского химического комбината. Уровень накопления Cs-137 в почве периферийного парка Северска более чем в 5 раз превышает контрольный показатель – 95.3 Бк/кг (0.33 Ки/км²) против 17.6 Бк/кг (0.06 Ки/км²) в пригороде. По нашим данным, доля эмбрионов с патологиями у пеструшки на опытном участке, расположенном в 3 км от этого парка, превысила контрольное значение более чем в 4 раза – соответственно, 58% и 13%. В опыте велика частота аномалий кровеносной системы и анемии. Только здесь отмечен липофусциноз. В центральном парке Северска из 33 обследованных зародышей 7 имели различные нарушения: гипертрофия нейроэпителия и стенок полушарий, кистозное расщепление позвоночника, порэнцефалия в спинном и головном мозге, эктопия и другие патологии. Важно отметить, что эмбриональные отклонения, за некоторыми исключениями, являются обратимыми, не приводящими к летальному исходу (Куранов 2006).

Таблица 7. Величина выводка у мухоловки-пеструшки

Участок	Число птенцов на 1 попытку размножения			Число птенцов на 1 успешную попытку размножения		
	<i>n</i>	Среднее ± S.E.	CV ± S.E.	<i>n</i>	Среднее ± S.E.	CV ± S.E.
Томск	221	4.47±0.17*	57.8±2.8	176	5.61±0.11*	25.5±1.4
Северск	299	4.84±0.16*	56.8±2,3	237	6.10±0.09	22.0±1,0
Контроль	253	3.96±0.20	78.3±3,5	168	5.96±0.12	26.0±1.4

* Значимые отличия от контрольного показателя ($P \leq 0,05$)

Количество птенцов на попытку размножения в Томске и Северске значительно больше, чем в пригороде ($P < 0.05$) (табл. 7). Вариабельность показателя в контроле существенно увеличена, что объясняется повышенной здесь частотой пар с нулевым результатом размножения в сочетании с парами, имеющих на момент вылета большие выводки из 8-9 птенцов. Число птенцов на успешную попытку размножения в Северске и контроле значительно больше, чем в Томске ($P < 0.05$). Северская и контрольная популяции по данному показателю значимо не отличаются. На показатель в основном влияют величина кладки, эмбриональная смертность и гибель части птенцов выводка. Томская популяция, при сниженной начальной плодовитости, характеризуется высокими показателями эмбриональной и птенцовой смертности. В Север-

ске увеличенная кладка сочетается с относительно небольшой смертностью птенцов, но эмбриональная гибель здесь тоже высока.

Заключение

Освоение мухоловкой-пеструшкой городской среды сопровождается изменением сроков размножения, плотности гнездящихся пар, величины кладки, оологических показателей и успешности размножения. Большое значение имеет удалённость озеленённых территорий от естественных границ города. Это подтверждается различиями ряда репродуктивных показателей у группировок птиц, обитающих в периферийном и центральном участках крупного города, а также различиями между популяциями крупного и небольшого городов. По-видимому, различия по таким показателям, как величина кладки, размеры яиц, а также по срокам размножения, косвенно указывают на то, что в популяции крупного города увеличена доля молодых, а также взрослых особей в худшей физиологической кондиции. Положительным моментом для вида в урбанизированной среде является резкое ослабление пресса хищничества, отрицательным – рост эмбриональной и частичной птенцовой смертности, но действие первого вектора оказывается более сильным. Это приводит к существенному росту успешности размножения урбанизированных популяций, что особенно заметно у группировки птиц, обитающей в центральном парке крупного города. В конечном итоге уровень воспроизводства городских популяций, оценённый по количеству вылетевших птенцов на гнездо, значимо превышает аналогичный показатель в контроле.

Литература

- Анорова Н.С. 1976. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // *Орнитология* **12**: 77-86.
- Анорова Н.С. 1984. Факторы, определяющие успех размножения мухоловки-пеструшки // *Орнитология* **19**: 100-112.
- Артемьев А.В. 1998. Демография мухоловки-пеструшки в Приладожье. Характеристика репродуктивного цикла // *Фауна и экология наземных позвоночных республики Карелия*. Петрозаводск: 32-57.
- Артемьев А.В. 2002. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // *Зоол. журн.* **81**, 7: 841-849.
- Артемьев А.В. 2005. *Периферические популяции политипического вида в северной зоне ареала (на примере мухоловки-пеструшки Ficedula hypoleuca)*. Автореф. дис... д-ра биол. наук. Петрозаводск: 1-51.
- Гашков С.И. 1998. Морфотипы мухоловки-пеструшки и некоторые репродуктивные характеристики её популяционной группировки г. Томска и ближайших окрестностей // *Биол. разнообразие животных Сибири*. Томск: 130-131.

- Гашков С.И. 2003. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // *Вестн. Томск. ун-та*. Приложение № 8: 34-39.
- Гашков С.И. 2006. Динамика миграционного процесса и характеристика индивидуальных сроков прилёта в популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // *Проблемы популяционной экологии животных*. Томск: 219.
- Гашков С.И., Бланк Е.В. 2003. Политерриториальность и полигиния мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на восточной периферии ареала // *Орнитологические исследования в Сибири и Центральной Азии*. Улан-Удэ, 1: 161-166.
- Гуреев С.П., Миловидов С.П. 2000. Общие особенности летнего населения птиц Северска и санитарно-защитной зоны СХК // *Экологическая оценка территории ЗАТО Северск и 30-км зоны СХК*. Томск, 1: 141-142.
- Климат Томска*. 1982. Л.: 1-176.
- Куранов Б.Д. 2006. Репродуктивные показатели и нарушения эмбриогенеза у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в зоне влияния предприятий ядерно-топливного цикла // *Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии*. Улан-Удэ: 157-161.
- Куранов Б.Д., Килин С.В., Баяндин О.В. 1991. Птицы-дуплогнездники в зонах с разной степенью урбанизированности среды // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 2, 2: 4-6.
- Лихачёв Г.Н. 1955. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и её связь с гнездовой территорией // *Тр. Бюро кольцевания* 8: 123-156.
- Марочкина Е.А., Барановский А.В., Чельцов Н.А., Хлебосолов Е.И., Ананьева С.И., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. 2006. Механизмы экологической сегрегации трёх совместно обитающих видов мухоловок – мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata* и малой мухоловки *Muscicapa parva* // *Рус. орнитол. журн.* 15 (323): 611-630.
- Нумеров А.Д. 1995. Популяционная экология мухоловки-пеструшки на территории Окского заповедника // *Тр. Окского заповедника* 19: 75-100.
- Преображенская Е.С. 1998. *Экология воробьиных птиц Приветлужья*. М: 1-200.
- Рыбкин А.В. 2004. Гнездование мухоловки-пеструшки в Перми // *Методы популяционной биологии*. Сыктывкар, 1: 180-181.
- Рыбкин А.В., Рыбкина Д.О. 2006. Оценка уровня загрязненности хлорорганическими соединениями крови мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на территории крупного промышленного центра // *Поволжский экол. журн.* 1: 51-60.
- Тухватулин Р.Т. 1996. *Адаптивные изменения обратимой агрегации эритроцитов*. Автореф. дис...д-ра биол. наук. Томск: 1-48.
- Grinkov V.G., Gashkov S.I. 2003. Living on the edge: new date about population of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) from Western Siberia, Russia // *Vogelwarte* 42, 1/2: 142.
- Harvey P.H., Greenwood P.J. 1984. Timing of laying by Field Flycatcher in relation to age of male and female parent // *Bird Study* 31, 1: 57-60.
- Hoyt D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // *Auk* 96: 73-77.
- Jarvinen A., Linden H. 1980. Timing of breeding and clutch size in the field flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, in Finnish Lapland // *Ornis fenn.* 57, 3: 112-116.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск **433**: 1192-1195

О кормёжке птиц в пасти нильского крокодила *Crocodylus niloticus*: краткий обзор

А.Г.Резанов

Кафедра биологии животных и растений, Московский городской педагогический университет, ул. Чечулина, д. 1, Москва, 119004, Россия. E-mail: RezanovAG@cbf.mgpu.ru

Поступила в редакцию 2 сентября 2008

Почти 2500 лет назад, в 459 г. до н.э., древнегреческий историк Геродот посетил Египет. Описывая своё путешествие по Египту, он немало строк посвятил нильскому крокодилу *Crocodylus niloticus*, которого в некоторых местностях (например, около Мерисова озера и в окрестностях Фив) почитали как священное животное. Наблюдая за священными крокодилами, содержащимися в специальных бассейнах, где слуги кормили их кушаньями, приготовленными из жертвенных животных, Геродот оказался свидетелем удивительных отношений крокодилов и птички, названной им «трохилосом» (*trochylos*). Геродот написал: «Все птицы и звери избегают его [крокодила – А.Р.], только с трохилосом он живёт в мире, потому что тот оказывает ему услугу: когда крокодил выйдет из воды на сушу и откроет пасть, трохилос входит к нему в пасть и выклёвывает пиявок; крокодилу приятны эти услуги, и он не делает вреда трохилосу» (Геродот 1877). В примечании к русскому переводу указано, что речь идёт, вероятно, о турухтане *Philomachus pugnax*.

Следующее свидетельство принадлежит перу Аристотеля. Аристотель, отличающийся энциклопедичностью, несомненно, был знаком с «Историей» Геродота и, по всей вероятности, использовал его текст. Только в 1996 году увидел свет русский перевод книги Аристотеля «История животных» (написанной в 330-е годы до н.э.), сделанный ещё до революции В.П.Карповым. В книге 9 (п. 45) Аристотель написал: «Когда крокодилы лежат с открытой пастью, трохилосы, влетая в неё, чистят ему зубы и сами получают пищу; крокодил чувствует, что ему приносят пользу, и не причиняет трохилосу вреда, но когда захочет, чтобы она ушла, двигает шею, чтобы не прикусить» (Аристотель 1996).

Скорее всего, сам Аристотель этого никогда не видел. Вообще подлинность Книги 9 иногда оспаривается и считается, что это компиляция из разных источников (Aubert, Wimmer, Bd. 1. S. 15, цит. по: Старостин 1996).

В примечаниях Б.А.Старостина к «Истории животных» (1996), трохилос фигурирует как египетская ржанка (вид не существующий), что, по-видимому, явилось следствием путаницы родового латинского названия египетского бегунка (*Pluvianus*) с родовым латинским названием ржанки (*Pluvialis*). Вероятно, здесь речь шла о египетском бегунке *Pluvianus aegyptius* – в настоящее время это одна из самых распространённых версий. В ряде источников вообще указывается на сомнительную достоверность груминга пасти крокодила птицами (Richford, Mead 2003).

Спустя несколько столетий о крокодиле и трохилосе пишут самые различные античные учёные и писатели; похоже, теперь всё добросовестно переписывая у Аристотеля (естественно, не ссылаясь) и кое-что добавляя от себя. Например, римский писатель Апулей (135-180 гг. н.э.) сообщает, что когда насытившийся крокодил выходит из реки на берег и разевает пасть, «то дружески расположенная к нему птичка [переводчик, по-видимому, решил не затруднять себя переводом слова “трохилос” – А.Р.] запускает ему в зубы клюв и вытаскивает пиявок, не подвергая себя опасности». До него в «Естественной истории» об этом же писал Плиний Старший (23-79 гг. н.э.).

В 1551 г. швейцарский естествоиспытатель Конрад Геснер (1516-1565) написал первый из пяти томов «Общей книги животных» (Геснер 1551, из: Вагнер, Шнайдерова 1975), в котором почти дословно процитировал Аристотеля: «Крокодилы – коварные хищные звери, враждебные ко всем остальным. Дружбу признают только с птичкой, называемой трохилос [по Геснеру, трохилис – А.Р.]. У крокодила в пасти и между зубов всегда много остатков мяса. Когда он ложится на солнце, чтобы поспать, то делает это всегда с открытой пастью, птичка входит ему в пасть и выклёвывает остатки мяса из зубов, что крокодилу на пользу и птичке не во вред».

В 1847 г. ещё совсем юный Альфред Брем, в будущем автор много-томной зоологической энциклопедии «Жизнь животных» (Tierleben), вместе с бароном фон Мюллером, в качестве его секретаря и компаньона, отправился в Африку, где провел целых 5 лет, исследуя фауну Египта, Судана, Нубии, Кордофана и других стран. Впоследствии А.Э. Брем в книге «Путешествие по Северо-Восточной Африке...» (1958) в отдельном очерке описал дружбу крокодила и кулика-бегунка, которого арабы прозвали сторожем крокодила (рафир-эль-тимсах). Брем сообщал, что бегунок «беспечно скачет по спине спящего чудовища, поедает сидящих на нем пиявок и водных насекомых... Привычка громко

кричать при приближении человека и тем уведомлять крокодила о его присутствии дала повод приписать птице должность и название сторожа. Спящий крокодил действительно просыпается от её крика и тотчас отправляется в воду». Однако чтобы куличок заходил в пасть крокодила, зоолог никогда не видел. Как сообщает А.Брем (1958), об удивительном поведении бегунка он узнал много позднее и только случайно из старой книги Ф.М.Фирталера «История философии людей и народов», изданной в Вене в 1794 г. Фирталер отмечал, что древние естествоиспытатели насчитывали несколько пород трохилосов [по-видимому, речь идёт о различных видах куликов – А.Р.], но крокодил, по их словам, живёт в дружбе только с теми, которые известны под названием «кладоринхус». Название «кладоринхус», естественно, не имеет никакого отношения к имени австралийского полосатого ходулочника *Cladorhynchus leucocephalus*.

В конце 19 века вышло несколько работ английских орнитологов (Cook 1893; Slater 1893; Newton 1896 – цит. по: Cramp, Simmons 1983), в которых упоминается о необычном поведении куликов по отношению к крокодилу. В частности, большой интерес представляет заметка Дж.Кука (Cook 1893), который в 1876 г. на берегу Нила в Нубии наблюдал, как шпорцевый чибис *Hoplopterus spinosus* (определение сделано по добытому экземпляру, хранящемуся в музее) трижды заходил и выходил из пасти крокодила. И каждый раз крокодил захлопывал страшные челюсти на 1-2 мин, а кулик после очередного добровольного заточения подбегал попить к реке. Подобная история сообщается также о крокодиле *Crocodylus americanus* [вероятно, речь идёт об американском острорылом крокодиле *C. acutus* – А.Р.] из Сан-Доминго (Descourtilz, Voy. d'un Nat.iii.p.26, 1809, from Eds. Cook 1893).

Немецкий исследователь Мейнертцхаген наблюдал кормёжку египетского бегунка (дата не указана) и африканских чибисов, или пигалиц-кузнецов *Vanellus armatus* (в 1907 г.) в пасти крокодила (Meinertzhagen 1959 – цит. по: Urban *et al.* 1986), но опубликовал свои наблюдения только в 1959 г. в книге «Пираты и хищники». Такое полувековое молчание наводит на определённые размышления, хотя и не может являться причиной для недоверия.

Немецкий зоолог, знаток природы Африки, профессор Бернгард Гржимек (1909-1986) в своей книге «Среди животных Африки» (1973) также не обошёл вниманием рассматриваемый вопрос. Оказывается, сам Б.Гржимек ничего подобного не наблюдал, но ссылается на французского исследователя Ж.Ж.Плейера, который в Южной Африке видел перевозчика *Actitis hypoleucos*, выклёвывающего что-то из пасти крокодила. Чешский исследователь Африки Йозеф Вагнер (Вагнер 1987; Вагнер, Шнайдерова 1975) указывает, что и сегодня нет полной ясности, какую птицу имел в виду Геродот под названием «трохилос» и

приводит интересный факт, касающийся другого вида куликов – перевозчика, который нередко «чистит» кожу крокодилов, склёвывая различных беспозвоночных. Такое же поведение известно и для шпорцевого чибиса.

Таким образом, кормёжку птиц в пасти крокодила в разное время описывали разные учёные и натуралисты. При этом они указывали на несколько видов куликов: египетского бегунка, шпорцевого и африканского чибисов, перевозчика. Все эти птицы в той или иной степени и претендуют на роль «трохилоса». Но окончательно загадка трохилоса вряд ли будет когда-нибудь решена. По-видимому, мы так и не узнаем, кого видел Геродот кормящимся в пасти крокодила.

Литература

- Аристотель. 1996. *История животных*. М.: 1-528.
- Брем А.Э. 1958. *Путешествие по Северо-Восточной Африке или по странам подвластным Египту: Судану, Нубии, Сеннару, Россересу и Кордофану*. М.: 1-646.
- Вагнер Й. 1987. *Африка: рай и ад для животных*. М.: 1-350.
- Вагнер Й., Шнайдерова Н. 1975. *Сафари под Килиманджаро*. М.: 1-280.
- Геродот. 1877. *История Геродота*. Вып. 2 (2 и 3 книги): 1-132.
- Геснер К.Д. 1551. Общая книга о животных (с немецкого издания 1604 г. подготовил М.Копржива) // В кн.: Й.Вагнер, Н.Шнайдерова 1975. *Сафари под Килиманджаро*. М.: I-XXXII.
- Гржимек Б. 1973. *Среди животных Африки*. М.: 1-335.
- Старостин Б.А. 1996. Аристотелевская «История животных» как памятник естественно-научной и гуманитарной мысли // Аристотель. *История животных*. М.: 7-68.
- Cook J.M. 1893. Letters...// *Ibis* 5: 275-277.
- Cramp S., Simmons K.E.L. 1983. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.III. Waders to Gulls*. Oxford Univ. Press: 1-913.
- Richford A.S., Mead C.J. 2003. Pratincoles and Coursers // Ch.Perrins (Ed.). *Firefly Encyclopedia of Birds*. Firefly Books: 252-253.
- Urban E.K., Brown L.H., Newman K. 1986. *The Birds of Africa*. London Acad. Press, 2: 1-552.



К вопросу о развитии открытых ландшафтов на территории Сибири в плейстоцене

В.В.Леонович

Второе издание. Первая публикация в 1974*

Мы попытаемся на основании анализа распространения ряда видов птиц показать, что развитие открытых ландшафтов в Сибири в различные эпохи должно было принимать исключительно широкие размеры и что соответственно лесная зона должна была превращаться в едва заметное кружево по долинам рек или на обширных территориях и на длительные периоды исчезать вовсе.

Обратимся к конкретным наблюдениям. Бросается в глаза, что в современную эпоху многие виды распространены в тайге Евразии от Атлантического до Тихого океана. Таковы: *Parus ater*, *P. major*, *Aegithalos caudatus*, *Phylloscopus borealis*, *Fringilla montifringilla*, *Bombus garrulus*, *Emberiza rustica*, *E. pusilla*, *Tarsiger cyanurus*, *Loxia curvirostra*, *Cuculus canorus*, *C. saturatus*, *Dryocopus martius*, *Picoides tridactylus*, *Dendrocopos major*, *Surnia ulula*, *Asio otus*, *Strix nebulosa*, *Lyrurus tetrax*, ряд «лесных» куликов и других видов. Важно подчеркнуть, что многие из перечисленных видов, представленных здесь одним подвидом, к югу от зоны тайги образуют целый ряд географических форм. Создаётся впечатление, что все они получили возможность своего распространения сравнительно недавно из тех или иных центров. Характер их распространения говорит за то, что ещё в недалёком прошлом громадные территории Сибири представляли собой зону, где древесная растительность либо отсутствовала совсем, либо сохранялась в сильно подавленном виде и где собственно бореальные виды существовать не могли. С другой стороны, некоторые виды, не свойственные тайге, распространены в Сибири по оставшимся безлесным участкам. Это *Calidris subminuta*, *Numenius minutus*, *Grus monacha*.

Интересен характер распространения князька *Parus cyanus*, генетически связанного с лиственными лесами. В настоящее время на протяжении всего ареала эта синица гнездится исключительно по речным долинам. Такая особенность, равно как и «побеление» в окраске, может быть объяснено её формированием, когда низкорослая древесная или кустарниковая растительность росла только у рек и когда длительность снежного периода в году привела к исчезновению жёлтого цвета

* Леонович В.В. 1974. К вопросу о развитии открытых ландшафтов на территории Сибири в плейстоцене // Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М., 1: 211-214.

в оперении, следы которого встречаются у белых лазоревок только в первом наряде.

Привязанность к речным долинам у *Uragus sibiricus*, *Luscinia calliope*, *Emberiza spodocephala* или *Phylloscopus fuscatus*, нам кажется, нужно объяснять теми же причинами, хотя она могла сформироваться в разные эпохи. Интересно, что предпочитающие кустарниковые биотопы *L. calliope* и особенно *Ph. fuscatus* на юге своего ареала встречаются как по долинам рек, так и в субальпийской зоне, избегая лесной пояс по склонам гор. Такую же картину распространения имеют некоторые виды *Lepidoptera*, когда, с одной стороны, они свойственны марям, а с другой – субальпийскому поясу гор, на что неоднократно указывал Куренцов (1964). Распространение большинства перечисленных видов, надо думать, обусловлено сравнительно недавними изменениями в ландшафтах Сибири, уже в послеледниковое время. Основываясь на фитоценологической структуре, Шелудякова (1957) тоже считает, что остатки степной растительности в Якутии обусловлены широким распространением степей уже после последнего оледенения.

К значительно более раннему периоду должен быть отнесён другой ряд явлений. В первую очередь это относится к близким видам птиц, населяющим как тундру и лесотундру, так и степи и открытые пространства на юге Сибири. Такие пары образуют *Numenius phaeopus* и *N. arquata*, *Limosa lapponica* и *L. limosa*, *Buteo lagopus* и *B. hemilasius*, *Falco rusticolus* и *F. cherrug*, *Acanthis flammea* и *A. flavirostris*, подвиды *Eremophila alpestris* и *Motacilla alba*. Представляется несомненным их происхождение от общих предковых форм, заселявших открытые пространства Сибири в одну из межледниковых эпох, и последующее разделение их ареалов развитием мощной зоны лесов на два пояса с севера и к югу от неё.

Интересна картина распространения *Anthus trivialis* и *A. hodgsoni*, ареалы которых в современную эпоху перекрываются на значительной территории Сибири. Как очень близкие виды, эти коньки должны были сформироваться от предковой степной формы, приспособившейся к жизни в разреженных лесах. Последующее «остепнение» или «отундрение» территории Средней Сибири должно было разделить ареал этой предковой уже «лесной» формы на две области на западе и юго-востоке Евразии, благодаря чему и возникли ныне существующие формы. Позднейшее облесение позволило им снова заселить обширные пространства Сибири, но уже в качестве самостоятельных видов.

Наконец, самым древним, относящимся к концу третичного – началу четвертичного периода, временем развития степей или саванно-подобных ландшафтов в Сибири можно объяснить проникновение в Северную Америку предковых форм ныне обитающих там соколов. Полная утрата способности гнездостроения и окраска яиц почти у всех

представителей рода *Falco*, равно как и способ охоты с воздуха или в воздухе свидетельствует об их древнем приспособлении к жизни среди открытых пространств и гнездовании на земле или скалах. Очевидно, на близкое к тому периоду время должно падать проникновение из Азии в Америку *Lanius ludovicianus*, от которого отпочковались наши *L. sphenocercus* и *L. excubitor*. Возможно, к этому периоду относится и расселение предков современных овсянок из Америки в Азию.

Число примеров, подтверждающих изложенные мысли, с большей или меньшей аргументацией может быть значительно расширено. Но и приведённая схема, которую нужно рассматривать лишь как предварительный набросок, объясняющий особенности распространения и экологии целого ряда видов птиц Голарктики, показывает, что громадные пространства Сибири должны были в значительной мере и в течение длительных отрезков времени переживать периоды обезлесивания и что подобные периоды при различных климатических условиях повторялись неоднократно.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 433: 1198-1199

Орнитологические находки в лесах Наурзумского заповедника

Н.М.Сметана

Второе издание. Первая публикация в 1974*

В 1970-1972 годах я обнаружила несколько новых для Наурзумского заповедника видов.

Remiz pendulinus. Весной 1971 г. я нашла старое гнездо ремеза у озера Катантал. Гнездо располагалось на берёзе в 7 м от земли. 20 апреля 1972 там же в 10 м от старого найдено ещё одно хорошо сохранившееся гнездо на высоте 6 м. В октябре 1972 г. встречена стайка из 6 ремезов в саду заповедника.

Fringilla coelebs. В 1972 году зяблик встречался в Наурзумском бору на протяжении всего лета. Песни его я слышала 10 июня 1972 в ковыльно-разнотравном сосняке с примесью берёзы, 11 и 14 июня – в ковыльно-вейниковом сосняке с прогалинами, 12 июля – в пырейно-злаковом сосняке. 27 июля 1972 плохо летающий слёткок встречен в

* Сметана Н.М. 1974. Орнитологические находки в лесах Наурзумского заповедника // Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М., 1: 238.

редком ковыльно-вейниковом сосняке с прогалинами и небольшими куртинами берёзы и осины в понижениях.

Muscicapa striata. Весной и осенью 1971 и 1972 годов серая мухоловка встречена несколько раз в Наурзумском бору, в Сыпсыне и в Терсеке. 27 мая 1972 в Сыпсыне добыт самец; 22 сентября 1972 в Наурзумском бору – молодая самка. Особо следует отметить летнее пребывание серой мухоловки в Наурзуме: 11 июня 1972 в сосняке с примесью берёзы тревожно цыкали две взрослые птицы.

Кроме того, ряд новых для Наурзума видов отмечен в пролётное время. 29 апреля 1972 в Сыпсыне добыты самка вертишейки *Jynx torquilla* и самка мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*; 18 апреля 1972 в Наурзумском бору добыт самец лесной завирушки *Prunella modularis*; 5 ноября 1971 в Наурзуме из пары отстреляна зарянка *Erithacus rubecula*; с 11 по 17 сентября 1972 в Наурзумском бору пойманы при кольцевании 7 овсянок-ремезов *Emberiza rustica*.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 433: 1199

Зарянка *Erithacus rubecula* у озера Чаны

В.М.Чернышов

Второе издание. Первая публикация в 1995*

За 24-летний период стационарных наблюдений и отловов паутиными сетями (1971-1994) на участке лесостепи около озера Чаны, в окрестностях деревни Широкая Курья в Здвинском районе Новосибирской области, зарянка *Erithacus rubecula* отмечена лишь осенью 1992 г. Две молодые, уже перелинявшие особи (самец и самка) отловлены 18 и 23 сентября в ивовых кустах «ленточного» берёзового колка. У обеих птиц пневматизировано не более одной четвёртой части поверхности черепа.



* Чернышов В.М. 1995. Зарянка на причановском участке Барабы // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 73.