

Б.Д. Куранов

ГНЕЗДОВАЯ БИОЛОГИЯ УРБАНИЗИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

Изучены репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки в городских и пригородных местообитаниях. Обследовано 820 гнезд. В крупном городе размножение смещено на более поздние сроки, снижены размер кладки и величина яиц. Популяция здесь характеризуется повышенными показателями эмбриональной смертности и гибели части выводка. Размножение в центральной части города начинается позже по сравнению с периферийной, плотность гнездования в центре заметно ниже, а размер кладки и величина яиц больше. Успешность размножения и количество птенцов на попытку размножения в крупном городе достоверно выше за счет снижения пресса хищника и гибели выводков, не связанной с хищничеством. Характерной чертой популяции небольшого города является отсутствие различий в сроках размножения и гнездовой плотности центрального и периферийного участков. Успешность размножения здесь выше, чем в контроле, но уступает таковой популяции крупного города в основном из-за большего влияния хищника. Высокие результаты размножения мухоловки-пеструшки в урбанизированном ландшафте указывают на то, что здесь вид находит вполне подходящие условия для воспроизводства.

Городской ландшафт представляет собой своеобразную среду обитания. Основное воздействие на урбанизированные сообщества птиц оказывают унификация пространства застройкой, дополнительная энергия, относительно небольшая площадь и сильная фрагментация зеленых насаждений, снижение численности специализированных хищников и высокий уровень фактора беспокойства. В данных условиях преимущество получают виды, постоянно использующие пищевые ресурсы, предоставляемые человеком, а также элементы застройки для гнездования. Другая группа видов связана исключительно с зелеными насаждениями и поэтому находит подходящие условия лишь на ограниченных участках. В полной мере это относится к видам-дуплогнезdnикам, собирающих корм в пределах подкронного и подкронно-подлесочного биогоризонтов. Типичным представителем этой группы является мухоловка-пеструшка, хотя в поисках пищи она весьма лабильна и также обследует кустарниковый и наземный горизонты. Для нее 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 – выявить особенности репродуктивной биологии урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки и определить ее способности к воспроизводству в специфической среде обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Район исследования расположен на юго-востоке Западной Сибири на стыке южно-таежных и подтаежных лесов. Правобережье р. Томи, на котором расположены города Томск и Северск, является переходным районом от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам. Темнохвойная тайга сосредоточивается здесь в виде островов и основными лесообразующими породами являются береза и осина. Томск находится на второй и третьей надпойменных террасах и занимает площадь около 200 км². Северск площадью 20 км² расположен довольно компактно в виде узкой ленты на возвышенной второй террасе Томи, некогда поросшей травянистыми сосновыми борами, фрагменты которых удачно сохранены и сочетаются с городской застройкой. Рас-

стояние между центрами городов составляет 15 км, а их пригороды находятся в непосредственном контакте.

Исследования проведены в 1987–1990 гг. в г. Томске и в 1995–2006 гг. в г. Северске в парках со смешанными насаждениями в центральном и периферийном 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 развешивали 180 гнездовых с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см², из них в центральном парке Томска (7,1 га) – 45, его периферийном парке (9,3 га) – 40, пригороде – 50 (9,4 га), периферийном лесопарке Северска – 45 гнездовых. В 1995 г. наблюдения также проводили в центральном парке Северска, где находилось 20 синичников. Во всех участках гнездовья располагались в линию с интервалом 25–30 м. Кроме того, в парках Томска и контроле имелось по 50–55 типовых скворечников с диаметром летка 50 мм и площадью дна 196 см².

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

Массу полных кладок измеряли с точностью до 0,05 г. Если кладку взвешивали не в день ее завершения, то при вычислениях использовали поправку, равную 1,0% потери массы в одни сутки инкубации. Поправка была определена при повторных взвешиваниях контрольных кладок. Объем яиц вычисляли по формуле $V = 0,51 \times LB^2$, где L – длина яйца, B – максимальный диаметр [1].

Всего обследовано 820 гнезд, измерен вес 349 кладок, промерено 2 923 яйца, отловлено 703 взрослых птицы и окольцовано 3 220 птенцов. Рассчитаны следующие показатели: *эмбриональная смертность* (суммарное число неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами/число яиц с известным результатом вылупления, %); *успешность насиживания* (число вылупившихся птенцов/число отложенных яиц, %); *успешность выкармливания* (число вылетевших птенцов/число вы-

лупившихся птенцов, %); *успешность размножения* (число вылетевших птенцов/число отложенных яиц, %); *доля успешных гнезд* (число гнезд с начатыми кладками/число гнезд со слетками, %); *птенцов на попытку размножения* (число вылетевших птенцов/число самок, приступивших к откладке яиц); *птенцов на успешную попытку размножения* (число вылетевших птенцов/число самок со слетками). Из анализа успешности размножения исключены гнезда, в которых самки выкармливали птенцов без участия самца.

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

Даты начала наиболее ранней кладки, медианные даты начала размножения, а также продолжительность периода начала яйцекладки за многолетний период рассчитывали как среднее арифметическое ежегодных значений показателя. Для оценки связи и зависимости переменных применяли корреляционный и простой регрессионный анализы. 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.

ЗАСЕЛЕННОСТЬ ИСКУССТВЕННЫХ ГНЕЗДОВИЙ И ПЛОТНОСТЬ ГНЕЗДОВАНИЯ

Средний показатель заселенности гнездовий составил в Томске – 53, контроле – 94%. В городе явное предпочтение отдавалось периферийному парку. Здесь мухоловка-пеструшка занимала 78% синичников (3,1 гн./га), тогда как в центральном – 38% (2,4 гн./га). Относительно низкий показатель заселенности в центральном парке нельзя объяснить конкуренцией со стороны других дуплогнезdnиков. Несмотря на то что здесь размножались пухляк (0,5%), большая синица (2%), полевой воробей (4%) и горихвостка (10%), общая занятость синичников, включая мухоловку-пеструшку, составила только 54%. Иная картина наблюдалась в периферийном парке. Общая заселенность в нем равнялась 96%. На долю вертишейки здесь пришлось 8%, полевого воробья – 7, большой синицы – 5, горихвостки – 4 и московки – 1% гнездовий. Все указанные виды, за исключением московки, при такой численности могли составить реальную конкуренцию мухоловкам. Опубликованные ранее данные по заселенности гнездовий мухоловкой-пеструшкой в центральном парке – 32%, относятся к периоду 1987–1989 гг. [2]. В 1990 г. заселенность данным видом составила 58%, что привело к росту итогового показателя за весь период наблюдений. В других участках пригородной зоны, где синичники развешивали со стандартной плотностью 100 шт./10 га, а не в линию, также отмечен высокий уровень заселенности – до 93,5% [3].

Гнездовая плотность с учетом занятых в периферийном парке скворечников составила 4,0 гн./га. Если численность вида в разные годы здесь варьировала в

пределах от 3,8 до 4,2 гн./га, то в центральном парке она постепенно выросла с 1,7 гн./га в 1987 г. до 3,5 в 1990 г. Другой отличительной чертой группировки мухоловки-пеструшки в последнем участке явилось то, что птицы здесь никогда не занимали скворечников. Таким образом, имея возможность выбора, птицы избегали гнездовья с большой площадью дна. В Северске средняя заселенность составила 94%, причем центральный и периферийный парки по данному показателю не отличались. В контроле плотность гнездования с учетом занятых скворечников составила 6,1 гн./га.

Средний расчетный показатель гнездовой плотности с учетом линейного расположения синичников составил в томском центральном парке 4,3, томском периферийном – 8,7, северском центральном и периферийном – 10,4, контроле – 10,3 гн./га. Аналогичные данные по заселенности гнездовий мухоловкой-пеструшкой в г. Перми приводит А.В. Рыбкин [4]. Здесь в урбанизированных местообитаниях гнездовая плотность вида уступала таковой в лесопарках в несколько раз. В дальнейшем в центральном парке Томска с 1995 по 2003 г. регулярно проводилась дополнительная развеска гнездовий; их общее количество было доведено до 136, расположенных на площади 22,7 га. Абсолютная численность гнездящихся птиц из года в год постепенно нарастала и стабилизировалась на уровне примерно 45 пар. При этом, по сравнению с 1987–1990 гг., средние показатели заселенности и плотности почти не изменились и составили 37,5% (31–44) и 2,1 гн./га (1,8–2,5) соответственно [5].

Таким образом, успешность колонизации урбанизированных территорий мухоловкой-пеструшкой зависит от размера города и расположения озелененных участков относительно его границ. По-видимому, в крупном городе мухоловкам труднее обнаружить пригодные для гнездования участки среди застроенного пространства, а в Северске, заметно уступающем по площади Томску, это сделать гораздо легче. Этому способствует компактность застройки небольшого города при лучшем озеленении и непосредственный контакт с лесными массивами пригородной зоны. Характерной чертой летнего населения жилой зоны Северска является повышенная степень участия в ней аборигенных видов [6]. Небольшие размеры Северска могут значительно облегчить проникновение в его пределы молодых птиц во время послегнездовых кочевков и привести к запечатлению ряда городских участков как территорий будущего размножения. В литературе имеются данные о достоверной положительной связи максимальной осенней плотности вида и плотности гнездового населения на следующий сезон [7].

СРОКИ РАЗМНОЖЕНИЯ

В окрестностях Томска мухоловки-пеструшки появляются в последних числах апреля – первых числах мая. Наиболее ранняя встреча зарегистрирована 22 апреля 1994 г., когда даже на открытых участках еще не сошел снег. Максимальная температура в этот день составила 15°C, средняя – 8,5°C. Этому предшествовало резкое повышение среднесуточной температуры с 1°C 20 апре-

ля до 6,3°C 21 апреля. В Томске первые самцы появились обычно на сутки позже, чем за городом [8].

Медиана начала откладки яиц у томской популяции в течение всего периода наблюдений была смещена на более поздние сроки, по сравнению с пригородной, что находится в явном противоречии с более благоприятным мезоклиматом города. Весной в Томске заморозки прекращаются раньше, и даже в летнее время в любом районе города теплее на 1–1,5°C по сравнению с окрестностями [9]. По данному показателю мухоловка-пеструшка отличается от других дуплогнездников – обыкновенного скворца, большой синицы и горихвостки, сроки размножения которых сдвигаются на относительно ранние по мере роста степени урбанизированности среды [10]. Максимальное отставание по срокам откладки яиц у мухоловок в городе 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 контролем, что мы связываем с постепенным формированием урбанизированной популяции. Однако они ежегодно носили стойкий и однонаправленный характер. В итоге среднее многолетнее отставание по медианным значениям составило 5,5 дня. Даты начала наиболее ранних кладок различаются не столь значительно – в среднем на 1,0 дня. В свою очередь, мухоловки в центральном парке Томска приступали к откладке яиц, как правило, позже, по сравнению с периферийным, а среднее отставание по медианным значениям составило 1,0 дня. В Северске такой тенденции не отмечено и, по данным 1995 г., медиана начала размножения в центральном парке была смещена даже на 2 дня раньше по отношению к периферийному.

Таблица 1

Медианные даты начала откладки яиц (Ме) и даты наиболее ранних кладок (в скобках) мухоловки-пеструшки

Участок	1987 г.		1988 г.		1989 г.		1990 г.		Все годы	
	n	Ме	n	Ме	n	Ме	n	Ме	n	Ме
Центральный парк Томска	12	10,0 июнь (30 май)	15	1,0 июнь (22 май)	18	29,5 май (21 май)	26	25,0 май (15 май)	71	1,0 июнь (22,0 май)
Периферийный парк Томска	38	8,5 июнь (22 май)	39	29,0 май (19 май)	50	27,5 май (18 май)	41	27,0 май (19 май)	168	31,0 май (19,5 май)
Весь город	50	9,5 июнь (22 май)	54	29,0 май (19 май)	68	28,0 май (18 май)	67	27,0 май (15 май)	239	31,0 май (18,5 май)
Пригород	52	31,0 май (19 май)	61	23,0 май (20 май)	66	23,5 май (16 май)	65	24,0 май (15 май)	244	25,5 май (17,5 май)

Длительность периода начала откладки яиц, рассчитанная как стандартное отклонение, в обследованных участках существенно не отличалась. Раздельный анализ показал, что в центральном парке Томска данный показатель достоверно меньше по сравнению с периферийным: $6,25 \pm 0,52$ и $7,37 \pm 0,40$ дней соответственно ($p < 0,01$), что свидетельствует о большей степени синхронизации сроков размножения в первом участке. В Северске среднее многолетнее значение медианы начала откладки яиц приходится на 24,3 мая (19–28 мая), а даты наиболее ранней кладки в сезоне на 18,4 мая (14–25 мая). Это говорит о сходстве сроков размножения вида в небольшом городе и контроле.

Самая поздняя кладка была начата 9 июля 1987 г. в пригородной зоне, а гнездование завершилось успешным вылетом птенцов. Таким образом, общая продолжительность периода начала откладки яиц в районе исследования составила 56 дней.

Связь сроков размножения с весенней температурой наиболее полно изучена на примере северской популяции. Установлено, что дата появления первой кладки и медиана начала размножения связаны со средней температурой второй декады мая: $r = -0,73$ и $r = -0,77$; $p < 0,05$ ($n=12$). Аналогичная зависимость в отношении первого показателя обнаружена и в контроле: $r = -0,80$; ns ($n=4$). В томской популяции наиболее тесная связь с появлением первой кладки и медианы начала размножения наблюдается со средней температурой третьей декады мая: $r = -0,79$ и $r = -0,93$, ($n=4$). Различия статистически недостоверны, что мы, как и в отношении контроля, связываем с коротким временным рядом. Таким образом, популяции в контроле и

небольшом городе проявляют сходные тенденции в отношении связи хода весенних температур и сроков размножения, а в крупном городе она прослеживается с более поздним временным интервалом.

Возраст птиц является важным фактором, влияющим на сроки размножения у мухоловки-пеструшки. По данным Н.С. Аноровой [11], 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 также прослеживается тенденция раннего гнездования самок средних возрастных классов, но она проявляется отчетливо только в теплые весны [12]. В британской популяции пары из взрослых партнеров приступали к откладке яиц на 3–4 дня раньше тех, у которых один или оба партнера годовалые [13].

Мы сравнили сроки размножения самок с известной датой рождения. Для расчета использованы объединенные данные независимо от точки отлова птиц. Материалы по группе 2- и 3-летних самок дополнены данными из участка, расположенного в нескольких километрах от Северска. Среднее отклонение от даты наиболее ранней кладки в сезоне составило у годовиков $11,1 \pm 0,9$ ($n=52$), у группы 2–3-летних самок – $6,8 \pm 0,9$ дней ($n=20$). Различия достоверны: $p < 0,01$. Самки-первогодки в крупном городе и контроле по данному показателю существенно не отличались.

РАЗМЕР КЛАДКИ

Величина полной кладки у мухоловки-пеструшки в районе исследования варьировала от 4 до 10 яиц

(табл. 2). Завершенные кладки из 2 и 3 яиц не включены в анализ, так как, судя по срокам их начала, они были повторными. Зафиксированы и сдвоенные кладки, состоящие из 10–13 яиц. Более подробные данные по ним приведены в разделе, посвященном успешности размножения. Подавляющая часть гнезд в участках сравнения содержала по 6 и 7 яиц. Средняя величина кладки менялась по годам в пределах 6,40–6,80 в Томске, 6,21–7,33 в Северске и 6,72–7,16 яиц в контроле. Средняя многолетняя величина кладки нарастает в ряду: Томск – Северск – контроль. В парах сравнения

Томск – контроль и Томск – Северск различия достоверны ($p < 0,001$ и $p < 0,05$), а в паре Северск – контроль они значимы только при 90%-ном уровне вероятности ($t=1,79$). Вариабельность показателя в участках сравнения имеет сходные значения. Во всех обследованных популяциях модальной является кладка из 7 яиц. Однако в контроле по сравнению с Томском в 2 раза выше частота суммы 8- и 9-яйцевых кладок и в 1,5 раза меньше доля кладок, состоящих из 4–6 яиц. Аналогичные, но менее выраженные различия, наблюдаются между томской и северской популяциями.

Таблица 2

Доли (%) гнезд с различным количеством яиц в кладке мухоловки-пеструшки

Участок	n	Количество яиц в полной кладке							$\bar{X} \pm m_x$	$CV \pm m_{cv}$
		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	274	–	6,2	27,7	49,6	14,2	2,2	–	6,78±0,05	12,4±0,5
Пригород	238	0,8	5,0	23,5	46,2	21,0	3,4	–	6,92±0,06	13,3±0,6

Известно, что у мухоловки-пеструшки самки средних возрастных классов (2–3 года) характеризуются максимальной начальной плодовитостью [7, 11]. Мы сравнили размер кладки самок, возраст которых подтвержден кольцами. Данный показатель у взрослых птиц (более одного сезона размножения) составил в томской популяции $6,80 \pm 0,23$ ($n=25$), северской – $6,80 \pm 0,12$ ($n=55$), контрольной – $7,22 \pm 0,13$ яиц ($n=32$). Обращает на себя внимание пониженная плодовитость у взрослых самок в обеих городских популяциях. В паре Северск – контроль различия достоверны ($p < 0,02$). Величина кладки у самок-первогодков в Томске и контроле полностью совпали – соответственно $6,44 \pm 0,15$ ($n=25$) и $6,44 \pm 0,15$ яиц ($n=32$). Подобное сравнение по северской популяции не проводили из-за отсутствия достаточной выборки по молодым самкам. С учетом приведенных данных можно предположить, что падение размеров средней кладки в популяциях обоих городов может быть связано с увеличенной в них долей годовалых и взрослых низкопродуктивных самок.

Начальная плодовитость в центральном парке крупного города не отличается достоверно от таковой в контроле, но выше по сравнению с периферийным: $6,76 \pm 0,10$ и $6,53 \pm 0,08$ яиц соответственно ($p < 0,1$; $t=1,80$). В период 1995–1997 гг., по данным С.И. Гашкова, средняя кладка у мухоловки-пеструшки в центральном парке Томска составила $7,31 \pm 0,09$ яиц [14]. Следовательно, у группировки птиц в данном местообитании прослеживалась тенденция к сохранению высокой плодовитости. Отмеченные различия в размере кладки группировок городских парков, возможно, связаны с разной гнездовой плотностью. Так, в Окском заповеднике между численностью и размером кладки мухоловки-пеструшки обнаружена отрицательная корреляция [15]. В целом, для данного вида не характерно наличие зависимой от плотности регуляции величины кладки и, по мнению А.В. Артемьева [7], отдельные случаи взаимосвязи этих параметров обусловлены действием неучтенных факторов. Не исключено, что увеличенный размер кладки в центральном парке косвенно указывает на повышенную долю самок средних возра-

стных классов с поздними сроками размножения. Это предположение отчасти подтверждается фактом относительного постоянства сроков размножения одних и тех же самок мухоловки-пеструшки в смежные годы в западных частях ареала вида [7]. Наличие достоверной положительной связи между календарными датами очередного прилета обнаружена у взрослых самцов мухоловки томской популяции [8].

На примере северской популяции показано, что размер средней кладки связан отрицательной корреляцией с датой появления самой ранней кладки в сезоне ($r = -0,61$; $p < 0,05$) и медианой начала размножения ($r = -0,44$; ns). Достоверной связи показателя и среднедекадных температур мая не обнаружено, что свидетельствует об опосредованном характере воздействия на самок погодных факторов при формировании яиц. В Карелии у мухоловки-пеструшки существует достоверная отрицательная связь размера кладки с датой устойчивого перехода температур через $+2^\circ\text{C}$ и медианой начала размножения, но значимой связи показателя и среднемесячной температуры мая также не обнаружено [16].

Для всех обследованных популяций вида характерно постепенное снижение величины кладки в течение гнездового сезона. В Томске зависимость размера кладки (y) от даты появления первого яйца (x) описывается уравнением линейной регрессии вида $y = 7,11 - 0,033x$ ($R=0,31$; $p < 0,001$), Северске: $y = 7,27 - 0,058x$ ($R=0,41$; $p < 0,001$), контроле: $y = 7,51 - 0,054x$ ($R=0,47$; $p < 0,001$). Коэффициент наклона прямой у томской популяции достоверно меньше, чем в северской и контрольной, что говорит о меньшем темпе сезонного снижения кладки в большом городе. Северская и контрольная популяции по данному коэффициенту достоверно не отличаются. Однако если рассматривать процесс раздельно 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 $y = 7,24 - 0,046x$ ($R=0,46$, $p < 0,01$), периферийного – $y = 7,17 - 0,050$ ($R=0,40$, $p < 0,001$). С учетом данных обстоятельств темп сезонно-

го снижения величины кладки составляет 0,5–0,6 яйца в декаду. 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 (по стандартному отклонению) и большая величина средней кладки.

Наши данные по сезонной скорости снижения размера кладки близки к аналогичному показателю у мухоловки-пеструшки в Окском заповеднике – 0,06 яиц/день [14], но уступают таковому в Карелии – 0,07 [7], Финляндии – 0,08 [17] и Швеции – 0,08 яиц/день [18]. Таким образом, при продвижении на север темп сезонного снижения начальной плодовитости у вида имеет тенденцию к увеличению.

ООЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

Объем яиц у мухоловки-пеструшки в томской популяции составил $1638 \pm 4 \text{ мм}^3$ ($n=1285$), что достоверно меньше по сравнению с северской – $1676 \pm 12 \text{ мм}^3$ ($n=204$) и пригородной – $1660 \pm 3 \text{ мм}^3$ ($n=1507$). Две последние популяции по данному показателю значимо не отличаются. Во все годы исследований объем яиц в Томске был меньше по сравнению с контролем, однако достоверные различия наблюдались только первые два сезона. Величина яиц в Томске и контроле в течение четырех лет наблюдений менялась синхронно и однонаправленно, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента корреляции ($r_s = 0,80$; $t=1,88$; ns). Сходство многолетней динамики показателя указывает на то, что объем яиц в городе и пригороде находился под контролем погодных условий конкретного сезона, оказывающих прямое и косвенное влияние на птиц. На обоих участках сравнения объем яиц был положительно связан со средней температурой мая: $r=0,89$ в городе и $r=0,94$ – в контроле.

Кладки в центральном парке Томска характеризуются достоверно большим объемом яиц по отноше-

нию к периферийному – 1655 ± 6 и $1633 \pm 5 \text{ мм}^3$ соответственно ($p<0,01$). С 1987 (первый год развески гнездовой) по 1989 г. диапазон различий между группировками постепенно сокращался, а в 1990 г. объем яиц в периферийном парке достоверно превысил таковой в центральном. Объем яиц у мухоловок в центральном парке Томска, за исключением одного года, не отличался от аналогичного показателя в пригородной и северской популяциях. Таким образом, общее снижение величины яиц в крупном городе в основном происходило за счет группировки птиц периферийного участка.

Н.С. Аноровой установлено, что самки-первогодки у мухоловки-пеструшки продуцируют кладки меньшей массы по сравнению с 2–3-летними особями [19]. Сравнение объема яиц у меченых самок разного возраста показало, что в Томске и за его пределами взрослые птицы (минимум второй сезон размножения) продуцировали более крупные яйца, чем первогодки. Значение показателя у самок первой группы составило в городе 1692 ± 11 ($n=147$ яиц), второй – $1615 \pm 10 \text{ мм}^3$ ($n=146$; $p<0,001$). Соответственно в контроле – 1676 ± 8 ($n=203$) и $1637 \pm 8 \text{ мм}^3$ ($n=249$; $p<0,001$).

Масса полных кладок изучена на примере томской и пригородной популяций (табл. 3). Масса кладок из 6 яиц в пригороде достоверно выше, а масса кладок из 7 и 8 яиц значимо не отличается. Следовательно, основной вклад в различия по объему яиц между городом и пригородом вносили самки, продуцирующие кладки из 6 яиц. Вес 7-яйцевых кладок у взрослых самок (более одного сезона размножения), возраст которых был подтвержден кольцами, в городе и пригороде достоверно не отличался и составил $12,5 \pm 0,22 \text{ г}$ ($n=8$) и $12,2 \pm 0,26 \text{ г}$ (13) соответственно. В городской популяции масса 7-яйцевых кладок у самок-первогодков составила $11,6 \pm 0,24 \text{ г}$ ($n=13$), что достоверно меньше, чем у взрослых птиц. В пригороде данный показатель у молодых ($12,2 \pm 0,45 \text{ г}$; $n=5$) и взрослых самок полностью совпал.

Таблица 3

Масса полных кладок у мухоловки-пеструшки, г

Участок	n	Количество яиц в полной кладке	Масса
Томск	62	6	$10,21 \pm 0,10$
	82	7	$11,99 \pm 0,09$
	21	8	$13,47 \pm 0,26$
Пригород	43	6	$10,67 \pm 0,11$
	96	7	$12,12 \pm 0,09$
	45	8	$13,78 \pm 0,15$

Наблюдаемые различия между городом и контролем по оологическим показателям, как и в случае с размером кладок, вероятно, указывают на то, что в целом в урбанизированной популяции повышена доля самок-первогодков и взрослых особей в худшем физиологическом состоянии, а в центральном участке города – увеличена доля самок наиболее продуктивных возрастных классов по сравнению с периферийным.

УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Доля успешных гнезд в Томске составила $80,9 \pm 2,6$, Северске – $78,4 \pm 2,4$, контроле – $67,7 \pm 2,9\%$. В обоих

городах данный показатель достоверно превышает контрольный ($p<0,001$). Во всех участках сравнения наиболее частыми причинами гибели гнезд служили хищничество и их бросание, однако соотношение и сила их воздействия неодинаковы в разных участках. В Томске и Северске потери гнезд от хищника разнятся незначительно: 10,9% в первом и 9,9% во втором городе. В контроле в результате хищничества гибнет относительно в 2 раза больше гнезд. Основным врагом мухоловки-пеструшки повсеместно является бурундук. Отмечены случаи разорения гнезд большим пестрым дятлом. Нельзя также исключать влияния мелких куньих и обыкновенной белки. На долю брошенных гнезд в

Томске пришлось 4,8%, Северске – 9,9, контроле – 10,1%. Если в обоих городах птицы чаще бросали гнезда на стадии откладки и инкубирования яиц, то в пригороде – в период выкармливания птенцов. Влияние вертишейки более ощутимо в крупном городе. Здесь ею было разорено 2,6% гнезд, тогда как в Северске – 1,4 и пригороде – 1,0%. Полная эмбриональная гибель наблюдалась лишь в двух гнездах в Томске и одном в Северске.

Доля успешных гнезд в центральном и периферийном парках Томска заметно отличалась: соответственно $92,4 \pm 3,3$ и $76,2 \pm 3,3\%$ ($p < 0,001$). Если во втором парке погибло от хищника 14,0%, то в первом только 3,0% гнезд. Кроме того, отмеченные в Томске случаи разорения гнезд вертишейкой наблюдались только в пери-

ферийном парке. Брошенные гнезда также чаще отмечены в данном участке.

Успешность размножения мухоловки-пеструшки в Томске варьировала в пределах 71,1–79,0; Северске – 54,0–92,2, контроле – 49,7–71,6%. Среднее многолетнее значения показателя в обоих городах достоверно превысило контрольное ($p < 0,001$) (табл. 4), а между городскими популяциями значимых различий не обнаружено. Размножение мухоловки-пеструшки в центральном парке Томска, по сравнению с периферийным, проходило намного успешнее за счет меньших потерь на стадии откладки и инкубирования яиц ($p < 0,001$). В центральном парке не отмечено случаев гибели яиц от хищников и вертишейки, а отход от брошенных кладок и эмбриональной смертности был меньше.

Таблица 4

Успешность размножения мухоловки-пеструшки

Участок	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вylетело птенцов	Успешность насиживания, %	Успешность выкармливания, %	Успешность размножения, %
Томск	1376	1117	1011	81,2	90,5	$73,5 \pm 1,2$
Северск	1799	1519	1273	84,4	83,8	$70,8 \pm 1,1$
Пригород	1624	1337	1000	82,3	74,8	$61,6 \pm 1,2$

Успешность насиживания в обследованных популяциях различалась незначительно, но соотношение отдельных факторов гибели яиц неодинаково (табл. 5). В Томске и Северске повышен уровень эмбриональной смертности, а в пригороде сильнее влияние хищника. В Северске чаще наблюдались случаи бросания кладок,

как правило, неполных, после чего синичник обычно занимала другая пара. Во всех участках отмечена конкуренция со стороны вертишейки. Однако влияние данного вида незначительно, хотя больше в городских парках. Также повсеместно редки случаи высыхания яиц из-за механических повреждений.

Таблица 5

Отход яиц у мухоловки-пеструшки

Участок	Причины гибели яиц, абс./%				
	эмбриональная смертность	хищник	брошено	конкуренция	повреждено
Томск	95/7,8	89/6,5	39/2,8	23/1,7	13/0,9
Северск	119/7,3	54/3,0	87/4,8	16/0,9	4/0,2
Пригород	65/4,6	160/9,9	45/2,8	6/0,4	11/0,7

Успешность выкармливания падает в ряду Томск – Северск – пригород (табл. 6). В крупном городе основной отход на данной стадии происходил за счет частичной птенцовой смертности, а влияние хищ-

ника в этот период было резко ослаблено. В то же время в Северске и контроле влияние этого фактора возрастало. Во всех участках зафиксирована гибель целых выводков, не связанная с хищничеством.

Таблица 6

Отход птенцов у мухоловки-пеструшки

Участок	Причины гибели птенцов, абс./%		
	Гибель выводка не от хищника	Хищник	Гибель части выводка
Томск	13/1,2	10/0,9	83/7,4
Северск	67/4,4	113/7,4	66/4,3
Пригород	111/8,3	164/12,3	62/4,6

Это явление особенно характерно для контрольной популяции. Птенцы в выводках гибли одновременно или по частям, но первый вариант наблюдался чаще – 61% в пригороде и 64% в Северске. Наиболее вероятной причиной отхода целых выводков служит 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 – в годы исследований не гнезвился. Успешность выкармливания в парках Томска имеет близкие значения, а частичная смертность здесь является ведущей причиной отхода птен-

цов. Другие причины гибели птенцов в обоих участках отмечены в единичных случаях.

За весь период наблюдений обнаружено 9 сдвоенных кладок. Интересно отметить, что 8 из них найдены в городских парках. Ниже мы приводим описание всех таких случаев. *Гнездо 1* – 13 (7+6):9:7. 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. *Гнездо 2* – 11 (6+5):11:10. Отловлены 2 самки и 1 самец. Обе самки насиживали кладку и вместе с самцом выкармливали птенцов. *Гнездо 3* – 12:11:9. Отловлены 2 самки и 1 самец. Самки насиживали кладку, вероятно, поочередно. Выкармливали птенцов все 3 птицы. *Гнездо 4* – 11 (8+3):9:9. Отловлены 1 самка и 1 самец. *Гнездо 5* – 10 (7+3):7:7. Отловлены 1 самка и 1 самец. *Гнездо 6* – 11 (6+5):11:10. Наблюдали 1 самку и 1 самца. *Гнездо 7* – 11(6+5):10:9. Точное количество взрослых птиц не установлено. *Гнездо 8* – 10 (6+4):10:7. Отловлены 1 самка и 1 самец. Самка годом раньше имела обычную кладку. *Гнездо 9* – 12 (7+5):9:7. Наблюдали 1 самку и 1 самца.

Сдвоенные кладки отмечены также в Карелии [12], но во всех случаях после исчезновения одной самки появлялась другая и докладывала яйца к чужим. Очевидно, несколько описанных нами гнезд (№ 1–3) можно рассматривать как частный случай полигинии, когда две самки откладывали и инкубировали яйца в одном гнезде, причем 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 ее 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 зафиксировано только 4 таких случая. Гнезда, где были отловлены полигинийные самцы, в трех случаях находились в 25–30 м, в одном – в 60 м друг от друга. Во вторых гнездах самцы появились после того, когда в первых вылетели птенцы. Для вторых гнезд были характерны поздние для конкретного сезона сроки размножения, откладка яиц в трех из них началась на 9–12 дней, а в одном на 19 дней позднее по сравнению с первыми. По данным С.И. Гашкова и Е.В. Бланк [20], доля полигамных самцов в центральном томском парке в период 2000–2002 гг. составила 19,8%. К полигамным были отнесены самцы, которые, имея гнездовую пару, привлекли вторую или даже третью самку. Наблюдения авторов за интенсивностью выкармливания птенцов показали, что только небольшая их часть помогали самкам во вторых гнездах. Наши данные по полигинии основаны исключительно на отловах во вторых гнездах в период выкармливания птенцов. Этим можно объяснить различия в долях полигамных самцов, определенных С.И. Гашковым и Е.В. Бланк и нами.

В северской популяции мухоловки-пеструшки успешность размножения связана с размером средней кладки ($r=0,63$; $p<0,05$) и долей гнезд, разоренных хищником ($r = -0,73$; $p<0,05$). Достоверная связь показателя с успешностью размножения в уцелевших гнез-

дах, а также со среднедекадными температурами мая и июня отсутствует. В пригороде и Томске временные ряды невелики, но мы приведем некоторые результаты корреляционного анализа. В Томске общая успешность размножения связана с успешностью размножения в уцелевших гнездах ($r=0,89$; ns) и в меньшей степени с долей гнезд, разоренных хищником ($r = -0,46$; ns), что дополнительно подчеркивает относительно слабое воздействие данного фактора на популяцию в крупном городе. В контроле успешность размножения наиболее сильно связана с долей гнезд, разоренных хищником ($r = -0,96$; $p<0,05$).

Успешность размножения в уцелевших гнездах в крупном городе, по сравнению с другими участками, достоверно меньше ($p<0,001$). Среднее значение показателя в Томске составило $83,9\pm 1,1$, Северске – $88,9\pm 0,8$, контроле – $88,3\pm 0,9\%$. По отношению к контролю томская популяция характеризуется относительно большими показателями эмбриональной и птенцовой смертности, а северская – только эмбриональной. Для проверки возможного влияния возраста на успешность размножения мы провели внутривидовые сравнения указанного показателя у меченых взрослых и молодых самок в Томске и контроле. Достоверных различий не обнаружено.

На примере северской популяции показано, что эмбриональная смертность имеет среднюю отрицательную связь с датой начала первой кладки в сезоне и медианой размножения ($r = -0,54$; ns и $r = -0,59$; ns). Существует достоверная положительная связь показателя со средней температурой мая ($r=0,75$; $p<0,05$), но 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 [7]. Повидимому, погодные условия в юго-восточной части Западной Сибири не столь изменчивы по сравнению с Карелией и реже выходят за пределы зоны оптимума. В связи с этим существенного влияния температуры на успешность выкармливания птенцов в Томске и его окрестностях не обнаружено.

В городском ландшафте важным дополнительным фактором, снижающим выживание эмбрионов и птенцов, может служить химическое, а в Северске еще и радиоактивное загрязнение среды. В Томске птенцы мухоловки-пеструшки имеют достоверно более высокую интенсивность агрегационных процессов эритроцитов, по сравнению с птенцами того же возраста из контрольных популяций, что свидетельствует о более напряженном состоянии организма в условиях города [21]. В г. Перми выявлена высокая концентрация полихлорбифенилов у птенцов мухоловки-пеструшки. Установлена обратная зависимость успешности размно-

жения от уровня накопления в крови соединений данной группы [22]. Северская популяция вида 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 мухоловки-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 липофузциоз. В центральном парке Северска из 33 обследо-

ванных 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 за некоторым исключением эмбриональные отклонения являются обратимыми, не приводящими к летальному исходу [23].

Количество птенцов на попытку размножения в Томске и Северске достоверно больше, чем в пригороде ($p < 0,05$). Вариабельность показателя в контроле существенно увеличена, что объясняется повышенной здесь частотой пар с нулевым результатом размножения в сочетании с парами, имеющими на момент вылета большие выводки (табл. 7).

Таблица 7

Размер выводка у мухоловки-пеструшки

Участок	Птенцов на попытку размножения			Птенцов на успешную попытку размножения		
	n	$X \pm m_x$	$CV \pm m_{cv}$	n	$X \pm m_x$	$CV \pm m_{cv}$
Томск	221	4,47±0,17	57,8±2,8	176	5,61±0,11	25,5±1,4
Северск	262	4,67±0,17	58,5±2,5	205	5,97±0,09	21,7±1,1
Пригород	253	3,96±0,20	78,3±3,5	168	5,96±0,12	26,0±1,4

Количество птенцов на успешную попытку размножения в Северске и пригороде достоверно больше по сравнению с Томском ($p < 0,05$). На данный показатель в основном влияют размер кладки, эмбриональная смертность и гибель части выводка. Томская популяция при сниженной начальной плодовитости характеризуется относительно высокими показателями эмбриональной и птенцовой смертности. В Северске и пригороде увеличенный размер кладки сочетается пониженным значением птенцовой смертности, хотя эмбриональная гибель в первом участке близка к таковой у томской популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Освоение мухоловкой-пеструшкой городской среды сопровождается изменением сроков размножения, гнездовой плотности, размера кладки и оологических показателей. Важное значение имеет удаленность озелененных территорий от естественных границ города.

Это иллюстрируется различиями по ряду репродуктивных показателей у группировок птиц, обитающих в периферийном и центральном участках крупного города, а также между популяциями крупного и небольшого городов. По-видимому, различия по таким показателям, как размер кладки, величина яиц и сроки размножения, косвенно указывают на то, что в популяции крупного города увеличена доля молодых, а также взрослых птиц в худшей физиологической кондиции. Положительным моментом обитания 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, оцененный по количеству вылетевших на гнездо птенцов, достоверно превышает аналогичный показатель в контроле.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нойт D.F., 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // Auk. 1979. Vol. 96. P. 73–77.
2. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Экология фундаментальная и прикладная. Проблемы урбанизации: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Екатеринбург, 2005. С. 184–186.
3. Grinkov V.G., Gashkov S.I. Living on the edge: new date about population of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) from Western Siberia, Russia // Die Vogelwarte. 2003. Bd. 42, ht. 1–2. P. 142.
4. Рыбкин А.В. Гнездование мухоловки-пеструшки в Перми // Методы популяционной биологии: Сб. матер. 7-го Всерос. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 180–181.
5. Гашиков С.И. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Вестник Том. гос. ун-та. Приложение № 8. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. С. 34–39.
6. Гуреев С.П., Миловидов С.П. Общие особенности летнего населения птиц Северска и санитарно-защитной зоны СХК // Экологическая оценка территории ЗАТО Северск и 30-километровой зоны СХК: Матер. науч.-практ. конф. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2000. Ч. 1. С. 141–142.
7. Артемьев А.В. Периферические популяции политипического вида в северной зоне ареала (на примере мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2005.
8. Гашиков С.И. Динамика миграционного процесса и характеристика индивидуальных сроков прилета в популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Проблемы популяционной экологии животных: Матер. междунар. науч. конф. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2006. С. 219.
9. Климат Томска / Под ред. С.Д. Кошинского, Л.Д. Трифионовой, Д.А. Швер. Л.: Гидрометеониздат, 1982. 176 с.

10. Куранов Б.Д., Килин С.В., Баяндин О.В. Птицы-дуплогнезники в зонах с разной степенью урбанизированности среды // Матер. XX Всесоюз. орнитол. конф. Минск: Наука и техника, 1991. Ч. 2, кн. 2. С. 4–6.
11. Анорова Н.С. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 12. С. 77–86.
12. Артемьев А.В. Демография мухоловки-пеструшки в Приладожье. Характеристика репродуктивного цикла // Фауна и экология наземных позвоночных республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 32–57.
13. Harvey P.H., Greenwood P.J. Timing of laying by Field Flycatcher in relation to age of male and female parent // Bird Study. 1984. Vol. 31, № 1. P. 57–60.
14. Гаишков С.И. Морфотипы мухоловки-пеструшки и некоторые репродуктивные характеристики ее популяционной группировки г. Томска и ближайших окрестностей // Биологическое разнообразие животных Сибири: Матер. науч. конф. Томск, 1998. С. 130–131.
15. Нумеров А.Д. Популяционная экология мухоловки-пеструшки на территории Окского заповедника // Научные основы охраны и рационального использования птиц: Тр. Окского биосферного гос. заповедника. Рязань: Русское слово, 1995. Вып. 19. С. 75–100.
16. Артемьев А.В. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 7. С. 841–849.
17. Jarvinen A., Linden H. Timing of breeding and clutch size in the field flycatcher, *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // Ornis fenn. 1980. Vol. 57, № 3. P. 112–116.
18. Kallander H. Breeding date for Field Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden // Ornis fenn. 1975. Vol. 52, № 3. P. 97–102.
19. Анорова Н.С. Факторы, определяющие успех размножения мухоловки-пеструшки // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1984. Вып. 19. С. 100–112.
20. Гаишков С.И., Бланк Е.В. Политерриториальность и полигиния мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на восточной периферии ареала // Орнитологические исследования в Сибири и Центральной Азии: Матер. 2-й Междунар. орнитол. конф. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. госуниверситета, 2003. Ч. 1. С. 161–166.
21. Тухватулин Р.Т. Адаптивные изменения обратимой агрегации эритроцитов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1996.
22. Рыбкин А.В., Рыбкина Д.О. Оценка уровня загрязненности хлорорганическими соединениями крови мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на территории крупного промышленного центра // Поволж. экол. журн. 2006. № 1. С. 51–60.
23. Куранов Б.Д. Репродуктивные показатели и нарушения эмбриогенеза у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в зоне влияния предприятий ядерно-топливного цикла // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Матер. 3-й Междунар. орнитол. конф. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та, 2006. С. 157–161.

Статья представлена лабораторией зоологии наземных позвоночных НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета, поступила в научную редакцию «Биологические науки» 4 сентября 2006 г., принята к печати 5 декабря 2006 г.