

## О гнездовании мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на юго-востоке Западной Сибири

Б. Д. КУРАНОВ, О. Г. НЕХОРОШЕВ, С. П. ГУРЕЕВ, С. В. КИЛИН

Томский государственный университет  
634050, Томск, просп. Ленина, 36  
E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Статья поступила 22.02.2019

После доработки 06.05.2019

Принята к печати 07.05.2019

### АННОТАЦИЯ

Изучены численность мухоловки-пеструшки в гнездовой период в мелколиственных, смешанных и хвойных насаждениях и репродуктивные показатели – в мелколиственных и смешанных подтаежных лесах юго-востока Западной Сибири по материалам, собранным в период с 1980 по 2017 г. Численность этой мухоловки в период гнездования больше в смешанных и мелколиственных лесах по сравнению с хвойными. Плотность гнездования, величина кладки, объем яиц, успешность и продуктивность размножения в искусственных гнездовьях выше в мелколиственном лесу. Данные по численности и гнездованию мухоловки-пеструшки в районе исследования сравниваются с аналогичными показателями по европейской части ареала.

**Ключевые слова:** мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, численность, репродуктивные показатели, влияние ландшафта, Западная Сибирь.

Мухоловке-пеструшке свойственен обширный гнездовой ареал, который в долготном направлении простирается от побережья Атлантического океана до долины Енисея [Glutz von Blotzheim, Bauer, 1993; Рябицев, 2008]. Этот вид удобен для исследования благодаря тому, что его легко привлечь на контролируемые территории с помощью развески искусственных гнездовий. В этой связи мухоловку-пеструшку часто используют в качестве модельного объекта в популяционных исследованиях. Она хорошо изучена в европейской части ареала, и ряд работ посвящен биотопической изменчивости репродуктивных показателей [обзор: Артемьев, 2008]. В подтаежных лесах Томской области проведены исследова-

ния гнездования мухоловки-пеструшки в насаждениях с преобладанием лиственных пород [Куранов, 2018]. Данные по размножению этого вида в лесостепной зоне Западной Сибири приводит В. М. Чернышев [2012]. Численность мухоловки-пеструшки в гнездовой период в подтаежных лесах Зауралья и Западной Сибири отражена в ряде публикаций [Равкин, 1978; Захаров, 1998; Юдкин, 2002; Торопов, Бочкарева, 2014; Миловидов и др., 2015]. Однако до настоящего времени отсутствуют сравнительные работы по особенностям гнездования и естественной численности мухоловки-пеструшки в древостоях с разным породным составом на юго-востоке Западной Сибири. Данное исследование, основан-

ное на многолетних наблюдениях в Томской и Кемеровской областях, позволило в определенной степени заполнить этот пробел. Цель настоящей работы – анализ репродуктивных показателей и численности мухоловки-пеструшки в гнездовой период в разных экологических условиях у восточной границы распространения, а также их сравнение с аналогичными показателями по европейской части ареала.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 1980–2017 гг. на трех ключевых участках: в окрестностях г. Томска (56°28' с. ш., 84°54' в. д., 90–100 м над ур. м.), с. Киреевск Кемеровского р-на Томской обл. (56°22' с. ш., 84°05' в. д., 90 м над ур. м.) и д. Ломачевка Ижморского р-на Кемеровской обл. (56°08' с. ш., 86°50' в. д., 190 м над ур. м.). Киреевск находится в 60 км от Томска в западном направлении, Ломачевка – в 120 км к юго-востоку от Томска. Район исследования входит в состав подтаежной подзоны лесной зоны Западной Сибири и относится к переходному району от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам [Ильина и др., 1985]. Ломачевский участок расположен на границе подтаежных лесов и лесостепи [Исаченко, 1985].

Гнездование мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях (ИГ) на томском участке изучали в 1987–1990 и 1994–2017 гг., киреевском – 1984–1990 и 2011–2017 гг., ломачевском – 1983–1996 гг. В окрестностях Томска ИГ разместили в осиново-березовом лесу с примесью сосны, пихты и ели. Второй ярус здесь хорошо развит и состоит из черемухи, ивы, шиповника и караганы. У Киреевска ИГ были вывешены в сосново-березово-осиновом лесу с преобладанием сосны и вторым ярусом из редких рябин и кустов волчьей ягоды. В окрестностях Ломачевки наблюдения за пеструшками, гнездившихся в ИГ, проводили в березово-осиново-сосновом лесу островного типа с преобладанием мелколиственных пород. Подлесок на этой площадке развит относительно слабо и состоит из ив, черемухи, черной и красной смородины, шиповника и таволги [Хахалкин и др., 1999].

Мухоловок-пеструшек в гнездовой период (май–июнь) учитывали на постоянных

маршрутах без ограничения ширины трансекта с определением расстояния от учетчика до птицы в момент обнаружения и дальнейшим пересчетом обилия в особях на 1 км<sup>2</sup> в каждом местообитании. Норма учета составляла 5 км за двухнедельный отрезок в каждом из них [Равкин, 1967; Равкин, Ливанов, 2008]. В работе также использованы материалы банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН.

Для привлечения мухоловки-пеструшки использовали дощатые ИГ двух типов: синичники с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см<sup>2</sup> и скворечники – 50 мм и 196 см<sup>2</sup> соответственно. В разные годы в окрестностях Томска под наблюдением было 50–165 синичников и 50–60 скворечников, близ Киреевска – 50–305 синичников и 30–180 скворечников, около Ломачевки – 90 скворечников. На всех площадках расстояние между соседними гнездовьями и между линиями составило 30 м, а плотность развески – 107 штук/10 га.

На модельных площадках ежегодно проводили абсолютный учет гнезд, прослеживали сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания. Жилым считали гнездо, в котором отложено хотя бы одно яйцо. Всего обследовано 3045 гнезд, промерено 8420 яиц. Рассчитаны следующие показатели: эмбриональная смертность (суммарное количество яиц неоплодотворенных и с погибшими эмбрионами / количество яиц с известным результатом вылупления, %); успешность насиживания (количество вылупившихся птенцов / количество отложенных яиц, %); успешность выкармливания (количество вылетевших птенцов / количество вылупившихся птенцов, %); успешность размножения (количество вылетевших птенцов / количество отложенных яиц, %); количество птенцов на попытку или продуктивность размножения (количество вылетевших птенцов / количество самок, приступивших к откладке яиц); количество птенцов на успешную попытку размножения (количество вылетевших птенцов / количество самок со слетками).

Объем яиц вычисляли по формуле:  $V = 0,51LB^2$ , где  $L$  – длина яйца,  $B$  – максимальный диаметр [Ноут, 1979]. Даты начала наиболее ранней кладки, медианные даты начала размножения, а также продолжительность периода начала яйцекладки за мно-

голетний период рассчитывали как среднее арифметическое ежегодных значений показателей. Объединенные показатели для разных местообитаний также определяли как среднее арифметическое ежегодных значений показателей. Для оценки связи переменных применяли линейный корреляционный анализ Пирсона. Обработка первичных данных проведена с помощью пакета программ STATISTICA 8.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Плотность гнездования.** Показатели плотности гнездования мухоловки-пеструшки

в мае–июне по четырем основным типам подтаежных лесов европейской части России, Зауралья и Западной Сибири представлены в табл. 1 и 2. Следует иметь в виду, что в европейской части к лиственному типу относятся преимущественно лесные формации с преобладанием или значительным участием широколиственных пород, а в Зауралье и Западной Сибири – мелколиственных. Также в европейской части России в отличие от Зауралья и Западной Сибири в смешанных лесах велика доля ели.

В европейской части России, по данным разных авторов, меньше всего мухоло-

Т а б л и ц а 1  
Обилие мухоловки-пеструшки в гнездовой период в подтаежных лесах европейской части России, особей/км<sup>2</sup>

Место исследований	Леса			
	Темнохвойные	Сосновые	Смешанные	Лиственные
Калининградская обл. [Гришанов, неопубликованные данные]	–	–	$\frac{12-19^*}{16 (2)}$	–
Псковская обл. [Равкин, Равкин, 2005]	11	16	15	14
Новгородская обл. [Равкин, Равкин, 2005]	–	1	24	–
Калининская обл. [Ляндерс и др., 1980]	–	10	–	–
Смоленская обл. [Равкин, Равкин, 2005]	–	8	3	6
Калужская обл. [Кутьин, Константинов, 2008]	–	–	–	35
Московская обл. [Равкин, Равкин, 2005]	13	$\frac{11-17^*}{14 (2)}$	$\frac{10-19^*}{12 (7)}$	–
Московская обл. [Мануков, 2011]	–	–	24	–
Московская обл. [Карев, 2017]	–	–	12	–
Рязанская обл. [Птицы Рязанской Мещеры, 2008]	$\frac{4-8^*}{6 (2)}$	5	$\frac{19-63^*}{48 (3)}$	16
Рязанская обл. [Владыкина, 2009]	–	10	–	–
Рязанская обл. [Барановский, Иванов, 2014]	–	–	–	21
Рязанская обл. [Барановский, Иванов, 2016]	–	–	–	$\frac{12-29^*}{22 (3)}$
Владимирская обл. [Романов, 2003]	–	–	–	46
Владимирская обл. [Измайлов, 1981]	–	13	–	–
Владимирская обл. [Михлин, Сальников, 1981]	–	–	18	–
Мордовия [Луговой, 1981]	–	2	–	–
Мордовия [Гришуткин, 2015]	–	14	–	42
Республика Марий Эл [Дробот и др., 2017]	–	–	33	–
Башкортостан [Филонов, 1965]	–	–	41	–
Челябинская обл. (Ашинский, Златоустовский р-ны) [Захаров, 1998]	3	–	$\frac{3-25^*}{12 (3)}$	–
В среднем	8	10	20	25

\*В числителе – пределы, в знаменателе – среднее (число местообитаний).

Обилие мухоловки-пеструшки в гнездовой период в подтаежных лесах Зауралья и Западной Сибири, особей/км<sup>2</sup>

Место исследования	Леса			
	Темнохвойные	Сосновые	Смешанные	Мелколиственные
Свердловская обл. [Коровин, 1982]	–	$\frac{6-15^*}{11 (5)}$	–	–
Свердловская обл. [Коровин, 2011]	–	–	37	50
Челябинская обл. (Ильменский заповедник) [Захаров, 1998]	–	19	34	47
Тюменская обл. [Юдкин, 2002]	–	–	$\frac{26-70^*}{42 (4)}$	31
Тюменская обл. [Торопов, Бочкарева, 2014]	–	–	17	28
Новосибирская обл. [Торопов, Бочкарева, 2014]	–	–	–	14
Томская обл. [Равкин, 1978]	–	15	–	24
Томская обл. [Торопов, Бочкарева, 2014]	–	21	–	17
Томская обл. [Миловидов и др., 2015]	11	6	12	24
Томская обл. [Kurpanov et al., 2017]	7	–	–	–
Томская обл. [наши данные, 1987–2017]	$\frac{4-12^*}{8 (6)}$	$\frac{3-17^*}{11 (3)}$	$\frac{19-84^*}{37 (13)}$	$\frac{12-32^*}{23 (6)}$
Кемеровская обл. [наши данные, 1980–1982]	–	–	8	6
В среднем	9	13	34	25

\* В числителе – пределы, в знаменателе – среднее (число местообитаний).

вок-пеструшек в гнездовой период отмечено в темнохвойных лесах (3–13 особей/км<sup>2</sup>), чуть больше – в сосновых (2–17) и в 2–4 раза больше в смешанных (3–63) и лиственных (6–46). В связи с тем, что эти материалы собраны в разные годы и выборки по типам лесов неравнозначны, наиболее наглядный тренд увеличения гнездовой плотности, связанный с составом лесообразующих пород, прослеживается по усредненным показателям: от 8 особей/км<sup>2</sup> в темнохвойных лесах до 25 – в лиственных.

В Зауралье и Западной Сибири выявленные различия в обилии мухоловки-пеструшки в разных типах леса сохраняются. При этом пределы и средние значения плотности гнездования в темнохвойных (4–12) и лиственных (12–50) лесах такие же, как в европейской части России, а в сосновых (3–21) и смешанных (8–84) лесах – соответственно в 1,3 и 2 раза выше. По нашим данным, в Западной Сибири обилие мухоловки-пеструшки выше в смешанных лесах с преобладанием осины, которая также является наиболее предпочитаемой породой для устройства гнезд (многочисленные дуплистые деревья, пни с нишами и щелями). Таким образом, из всех вариантов смешанных подтаежных лесов мухоловка-пеструшка

на гнездовании выбирает осветленные сосново-мелколиственные леса и в меньшей степени заселяет темнохвойно-мелколиственные затененные насаждения. Исключение составляют только островные смешанные и мелколиственные леса ломачевского ключевого участка в Кемеровской области, находящиеся на границе подтаежного и лесостепного ландшафтов северной предгорной равнины Кузнецкого Алатау с максимальной антропогенной трансформацией лесных насаждений. Гнездовая плотность мухоловки-пеструшки здесь не превышает 6–8 особей/км<sup>2</sup>. По данным А. А. Васильченко [2004], в северо-восточной части Кемеровской области мухоловка-пеструшка обычна в смешанных лесах по долинам рек и елово-пихтовой тайге междуречий (3–6 особей/км<sup>2</sup>) и редка в северных предгорьях Кузнецкого Алатау (0,7–0,9).

Особый интерес вызывает анализ влияния ИГ на численность мухоловки-пеструшки в гнездовой период. Эти материалы, собранные нами в течение одного сезона гнездования в разные годы методом маршрутных учетов на модельных площадках с линиями ИГ и контрольных участках однотипных смешанных и мелколиственных лесов, представлены в табл. 3.

Т а б л и ц а 3

**Влияние искусственных гнездовых на численность мухоловки-пеструшки в гнездовой период в подтаежных лесах Западной Сибири, особей/км<sup>2</sup>**

Место и год исследования	Леса			
	Смешанные		Мелколиственные	
	без линий ИГ	с линиями ИГ	без линий ИГ	с линиями ИГ
Кемеровская обл., Ломачевка, 1988	8	36	–	–
Томская обл., Северск, 1996	30	81	–	–
Томская обл., Киреевск, 1988	41	84	24	78
Томская обл., Киреевск, 1989	17	53	31	92
Томская обл., Киреевск, 2014	22	62	14	54
Томская обл., Киреевск, 2016	34	77	25	56
В среднем	25	66	24	70

Независимо от исходной численности и типа леса обилие мухоловки-пеструшки в гнездовой период на модельных площадках во все годы наблюдений было в 2–3 раза выше, чем в участках без ИГ, и составляло 53–92 особей/км<sup>2</sup>. Только в островном лесу у Ломачевки, расположенном среди обширных полей и других угодий сельскохозяйственного назначения, обилие достигало 36 особей/м<sup>2</sup>, но и это значение было в 4,5 раза выше естественной гнездовой плотности (8). Следовательно, развеска искусственных гнездовых позволяет существенно увеличить плотность гнездования вида в различных типах подтаежных лесов.

Заселенность синичников мухоловкой-пеструшкой на модельных площадках составила у Томска 89,4 %, Киреевска – 44,6 %, а плотность гнездования – 99,3 и 49,5 пар/10 га соответственно. Таким образом, плотность гнездования вида в лиственном лесу вдвое больше, чем в смешанном. Данный показатель для лиственных и смешанных насаждений

района наших исследований заметно больше, чем в аналогичных биотопах в европейской части ареала (табл. 4). Так как на ломачевском участке развешивали только скворечники, мы приведем данные по заселенности этого типа ИГ на модельных площадках. Этот показатель у Томска составил 27,7, Киреевска – 17,1, Ломачевки – 12,4 %, а плотность гнездования – 31, 19 и 14 пар/10 га соответственно. Таким образом, плотность гнездования вида снижена в зоне контакта подтаежных лесов с лесостепью как в естественных, так и в обогащенных ИГ условиях.

**Сроки размножения.** В окрестностях Томска и Киреевска даты наиболее ранней кладки у мухоловок заметно не отличались, а medianная дата начала откладки яиц в мелколиственном лесу за период 1987–1990 гг. на 3 дня опережала аналогичный показатель для смешанного леса у Киреевска. В период 2011–2017 гг. различия между указанными группировками птиц были незначительны (табл. 5). Последнее, вероятно, связано с тем, что

Т а б л и ц а 4

**Плотность гнездового населения и заселенность искусственных гнездовых мухоловкой-пеструшкой в разных частях ареала**

Место исследования	Леса	Искусственных гнездовых/10 га	Плотность, пар/10 га	Заселенность, %
Центральная Англия [Harvey et al., 1984]	Лиственные	100	28	27,9
Центральная Норвегия [Thingstad, 1997]	Березово-еловые	100	17	17,1
Нижняя Саксония [Sternberg et al., 2002]	Лиственные	100	50	50,1
Московская обл. [Sternberg et al., 2002]	Сосново-елово-лиственные	100	45	57,0
Рязанская обл. [Нумеров, 1995]	Сосново-лиственные	100	50	50,0
Мордовия [Некрасова, 2016]	Лиственные	80	45	70,3
Томская обл. [наши данные]	Мелколиственные	107	99	89,4
Томская обл. [наши данные]	Сосново-мелколиственные	107	50	44,6

Т а б л и ц а 5  
Сроки размножения мухоловки-пеструшки

Место исследования	Медианная дата начала откладки яиц	Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы)	Продолжительность периода начала откладки яиц, дней
Томск (мелколиственный лес, 1987–1990 гг.)	25 мая	<u>17 мая</u> 15–20 мая	30
Киреевск (смешанный лес, 1987–1990 гг.)	28 мая	<u>17 мая</u> 15–20 мая	33
Ломачевка (смешанный лес, 1987–1990 гг.)	2 июня	<u>23 мая</u> 19–29 мая	25
Томск (мелколиственный лес, 2011–2017 гг.)	25 мая	<u>15 мая</u> 7–20 мая	36
Киреевск (смешанный лес, 2011–2017 гг.)	24 мая	<u>14 мая</u> 12–18 мая	36

в 2011–2017 гг. ИГ у Киреевска находились только на краю лесного массива, хорошо прогреваемого солнцем. Это могло позволить птицам более дружно приступить к откладке яиц. Если продолжительность периода начала откладки яиц в 1987–1990 гг. в смешанном лесу была на 3 дня больше, чем в мелколиственном, то в 2011–2017 гг. сроки по данному показателю не отличались (см. табл. 5).

Мухоловки-пеструшки у Ломачевки заметно отставали по срокам размножения от птиц из окрестностей Томска и Киреевска. Запаздывание по дате наиболее ранних кладок составило 6 дней, а по медиане начала откладки яиц “ломачевская” группировка отставала от “томской” на 8 дней и от “киреевской” – на 5 дней. В то же время период начала откладки яиц у ломачевской популяции был менее растянут. Наблюдаемые различия, на наш взгляд, связаны с более поздним (на 4–6 дней) прилетом птиц в окрестности Ломачевки по сравнению с томским и киреевским участками.

Даты начала наиболее ранних кладок и медианы начала откладки яиц в мелколиственном (у Томска) и смешанном (у Киреевска) лесах связаны прямой достоверной корреляцией, соответственно  $r = 0,82$  и  $r = 0,60$  ( $p < 0,05$ ,

$n = 11$ ). Таким образом, сроки размножения двух группировок мухоловки-пеструшки, разделенных расстоянием в 60 км, менялись синхронно и контролировались общими погодными условиями конкретных сезонов.

**Величина кладки и объем яиц.** У мухоловки-пеструшки в районе исследования полная кладка в мелколиственном лесу достоверно больше, чем в смешанном ( $p < 0,001$ ) (табл. 6). Для сравнения наших данных с аналогичными у европейских популяций вида были исключены сведения по горным лесам (более 300 м над ур. м.), так как размер кладки у мухоловки-пеструшки достоверно снижается по мере увеличения высоты местности [обзор: Sanz, 1997].

Полная кладка мухоловки-пеструшки в мелколиственном лесу района наших работ достоверно больше среднего значения показателя в лиственных лесах Европы ( $p < 0,001$ ) ( $6,38 \pm 0,04$  яйца: наши расчеты по 45 точкам) [Alatalo, Lundberg, 1984; Nilsson, 1984; Borgström, 1990; Hillström, 1995; обзор: Sanz, 1997; Czeszczewik, 2004; Артемьев, 2008; обзор: Куранов, 2018] и больше, чем в западной части Челябинской области, – 6,5 яйца [Зубцовский и др., 1981], и в лесостепи Но-

Т а б л и ц а 6  
Величина кладки мухоловки-пеструшки

Место исследования	Выборка	Средняя	Предел годовых значений
Томск (мелколиственный лес)	1811	$6,89 \pm 0,02$	6,00–7,64
Киреевск (смешанный лес)	1104	$6,65 \pm 0,03$	5,94–7,31
Ломачевка (смешанный лес)	126	$6,62 \pm 0,08$	–
В среднем по смешанному лесу	1230	$6,64 \pm 0,03$	5,94–7,31

Т а б л и ц а 7  
Размеры яиц мухоловки-пеструшки

Место исследования	Выборка	Длина, мм	Диаметр, мм	Объем, мм <sup>3</sup>
Томск (мелколиственный лес)	1523	18,0 ± 0,02	13,5 ± 0,01	1671 ± 3
Киреевск (смешанный лес)	6151	17,7 ± 0,01	13,3 ± 0,01	1595 ± 2
Ломачевка (смешанный лес)	746	17,6 ± 0,03	13,4 ± 0,02	1610 ± 5
В среднем по смешанному лесу	6897	17,7 ± 0,01	13,3 ± 0,01	1596 ± 2

восибирской области – 6,07 яйца [Чернышов, 2012]. Кладка мухоловки-пеструшки в смешанном лесу района наших исследований также достоверно выше по сравнению с популяциями этого вида в таких же лесах европейской части ареала ( $p < 0,001$ ) (в среднем  $6,20 \pm 0,04$  яйца: наши расчеты по 40 точкам) [Meidell, 1961; Börgstrom, 1990; обзор: Sanz, 1997; Eeva et al., 2002; Kuitunen et al., 2003; Артемьев, 2008; Strasevicius et al., 2013; Хохлова, 2014; Щербакова, 2015; Голубева и др., 2017; обзор: Куранов, 2018].

Объем яиц у мухоловки-пеструшки в районе наших работ в мелколиственном лесу достоверно больше, чем в смешанном ( $p < 0,001$ ) (табл. 7). Средний объем яиц в районе исследо-

вания по обоим типам леса составил 1633 мм<sup>3</sup> (1595–1671 мм<sup>3</sup>), что превышает значение аналогичного показателя у европейских популяций – 1620 мм<sup>3</sup> (1561–1666 мм<sup>3</sup>) [обзор: Ojanen et al., 1978; Пекло, 1987; Габер, Галинская, 1993; Eeva, Lehikoinen, 1995; Климов и др., 1998; Mänd, Tilgar, 2003; Potti, 2008; обзор: Куранов, 2018].

**Успешность и продуктивность размножения.** Успешность размножения в районе работ на 10 % больше у птиц, гнездящихся в мелколиственном лесу (табл. 8). Наблюдаемые различия связаны в основном с более сильным (в 5–6 раз) прессом хищничества в обоих участках смешанного леса на стадии откладки и инкубации яиц (табл. 9). Главным разо-

Т а б л и ц а 8  
Успешность размножения мухоловки-пеструшки

Участок наблюдения	Отложено яиц	Вылупилось птенцов	Вылетело птенцов	Успех насиживания, %	Успех выкармливания, %	Успех размножения, %
Томск (мелколиственный лес)	12306	10550	9058	85,7	85,9	73,6
Киреевск (смешанный лес)	6946	5016	4386	72,2	87,4	63,1
Ломачевка (смешанный лес)	800	540	519	67,5	96,1	64,9
В среднем по смешанному лесу	7746	5556	4905	71,7	88,3	63,3

Т а б л и ц а 9  
Гибель яиц у мухоловки-пеструшки

Участок наблюдения	Причина гибели яиц (абсолютно / %)			
	Эмбриональная гибель*	Брошено	Разорено хищниками	Вытеснено конкурирующими видами
Томск (мелколиственный лес)	$\frac{789}{7,0}$	$\frac{536}{4,4}$	$\frac{399}{3,3}$	$\frac{32}{0,3}$
Киреевск (смешанный лес)	$\frac{438}{8,0}$	$\frac{376}{5,4}$	$\frac{1096}{15,8}$	$\frac{21}{0,3}$
Ломачевка (смешанный лес)	$\frac{60}{10,0}$	$\frac{28}{3,5}$	$\frac{172}{21,5}$	–
В среднем по смешанному лесу	$\frac{498}{9,2}$	$\frac{404}{5,2}$	$\frac{1268}{16,4}$	$\frac{21}{0,3}$

\* В том числе кладки, в которых погибли все эмбрионы.

рителем гнезд мухоловки-пеструшки в районе исследований является бурундук (*Tamias sibiricus*). Также уничтожают гнезда пеструшек большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*), мелкие куны (*Mustelidae*), летяга (*Pteromys volans*) и обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*).

Наиболее вероятной причиной бросания кладок и выводков служит гибель от хищников или болезнь одного из членов пары, в первую очередь самки. Почти во всех местообитаниях отмечены случаи вытеснения вертишейкой (*Jynx torquilla*) из гнездовой мухоловки, имеющих кладки, однако урон, наносимый этим видом, невелик и составил в среднем по всем участкам 0,3 % (см. табл. 9).

Эмбриональная смертность у мухоловки-пеструшки в смешанном лесу несколько больше, чем в мелколиственном (9,2 и 7,0 %). В европейской части ареала вида данный показатель в разных типах насаждений также имеет близкие значения, и по нашим расчетам составил в лиственных лесах 7,0 % ( $n = 5$ ), в смешанных – 8,4 % ( $n = 13$ ) [Meidell, 1961; Haverschmidt, 1973; Kallander, 1975; Лихачев, 1978; Брагин, Гилязов, 1984; Alatalo, Lundberg, 1984; Яремченко, 1986; Высоцкий, 1988; Нумеров, 1995; Potti, Merino, 1996; Eeva et al., 2002; Nilsson, 2008; Бельский, 2010; Berglund et al., 2010; Нумеров и др., 2013; Strasevicius et al., 2013; Хохлова, 2014; Баранов, 2016]. Среднее значение эмбриональной смертности по обоим типам местообитаний в районе исследования мало отличалось от такового в Европе (8,1 и 7,7 %).

Успешность выкармливания в мелколиственном и смешанном лесах отличается незначительно (см. табл. 8). В первом выше

потери из-за бросания выводков, а относительные потери от разорения выводков хищниками имеют близкие значения в обоих местообитаниях. “Частичная” птенцовая смертность в разных типах насаждений отличается незначительно, но следует отметить ее низкое значение у “ломачевской” группировки (табл. 10). Сходная картина в отношении данного показателя в разных типах насаждений наблюдается и в европейской части ареала вида. По нашим расчетам “частичная” птенцовая смертность составила 5,1 % в лиственных ( $n = 3$ ) и 6,5 % в смешанных ( $n = 7$ ) лесах [Creutz, 1955; Meidell, 1961; Лихачев, 1978; Брагин, Гилязов, 1984; Huhta et al., 1998; Eeva et al., 2002; Бельский, 2010; Berglund et al., 2010; Nyholm, 2011; Хохлова, 2014]. По обоим типам леса в районе работ она составила 5,9 %, в Европе – 5,8 %. Таким образом, существенных различий в эмбриональной и частичной птенцовой смертности у европейской и западносибирской популяций вида нет.

Успешность размножения мухоловки-пеструшки в европейской части ареала в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы в лиственных лесах, как и в районе наших работ, больше, чем в смешанных. По нашим расчетам значение показателя составило 71,2 % в лиственных ( $n = 19$ ) и 66,4 % в смешанных ( $n = 19$ ) древостоях [Гилязов, 1981; Thingstad, 1997; обзор: Артемьев, 2008; Nilsson, 2008; Чичкова, 2009; Nyholm, 2011; Нумеров и др., 2013; Хохлова, 2014; Щербакова, 2015; Баранов, 2016; Барановский, Иванов, 2016; Голубева и др., 2017]. Успешность размножения в разных типах насаждений района работ и Европы отличается незначительно: на 2,4 % в лиственных и 3,1 % в смешанных

Т а б л и ц а 10  
Гибель птенцов у мухоловки-пеструшки

Участок наблюдения	Причина гибели птенцов, абсолютно / %		
	Брошено	Гибель части выводка*	Разорено хищниками
Томск (мелколиственный лес)	$\frac{377}{3,6}$	$\frac{610}{5,8}$	$\frac{505}{4,8}$
Киреевск (смешанный лес)	$\frac{26}{0,5}$	$\frac{325}{6,5}$	$\frac{278}{5,5}$
Ломачевка (смешанный лес)	$\frac{5}{0,9}$	$\frac{12}{2,2}$	$\frac{4}{0,7}$
В среднем по смешанному лесу	$\frac{31}{0,6}$	$\frac{337}{6,1}$	$\frac{282}{5,1}$

\* От общего количества вылупившихся птенцов.

Продуктивность размножения (птенцов на попытку) и величина выводка (птенцов на успешную попытку) у мухоловки-пеструшки

Место исследования	Выборка	Попытка	Выборка	Успешная попытка
Томск (мелколиственный лес)	1790	5,00 ± 0,06	1467	6,10 ± 0,04
Киреевск (смешанный лес)	1120	3,92 ± 0,08	780	5,62 ± 0,05
Ломачевка (смешанный лес)	135	3,90 ± 0,26	88	5,99 ± 0,13
В среднем по смешанному лесу	1255	3,92 ± 0,08	868	5,66 ± 0,05

древостоях. В первом случае ее значение больше в районе наших работ, во втором – в Европе. Средние показатели успешности размножения по обоим типам насаждений очень близки в Европе и Западной Сибири и составляют 69,0 и 68,4 % соответственно.

Количество вылетевших птенцов на попытку размножения у мухоловки-пеструшки в мелколиственном лесу района работ достоверно больше, чем в смешанном ( $p < 0,001$ ) (табл. 11). Аналогичная тенденция свойственна и европейской части ареала. По нашим расчетам число слетков на попытку размножения в этом регионе составило  $4,44 \pm 0,16$  в лиственных ( $n = 23$ ) и  $4,01 \pm 0,13$  в смешанных ( $n = 15$ ) лесах [Гилязов, 1981; Nilsson, 1984; Смирнов, Тюрин, 1986; Dhondt, 1987; Hillström, 1995; Thingstad, 1997; обзор: Артемьев, 2008; Nilsson, 2008; Nyholm, 2011; Strasevicius et al., 2013; Хохлова, 2014; Щербакова, 2015; Баранов, 2016; Голубева и др., 2017]. Число птенцов на попытку размножения в лиственном лесу района наших работ достоверно больше, чем в Европе ( $p < 0,01$ ), а по смешанным лесам различия несущественны ( $t = 0,65$ ; ns). Среднее число птенцов на попытку размножения по обоим типам насаждений в районе исследования составило 4,46, в Европе – 4,23. Таким образом, у западносибирской популяции на самку, приступившей к откладке яиц, вылетает несколько большее количество птенцов.

Количество птенцов на успешную попытку размножения в мелколиственном лесу района исследований достоверно больше, чем в смешанном ( $p < 0,001$ ) (см. табл. 11). Данный показатель прямо связан с размером кладки ( $r = 0,67$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 27$ ). Достоверная прямая связь размеров кладки и выводка установлена также в европейской части ареала вида [Alatalo, Lundberg, 1989; Sanz, 1997; Артемьев, 2008]. Поэтому при сравнении наших данных с аналогичными по европейской части ареала,

мы, как и в случае с кладкой, исключили из анализа сведения, собранные в Европе на высотах местности более 300 м.

По нашим расчетам число слетков на успешную попытку размножения у мухоловки-пеструшки в европейских лиственных лесах также больше, чем в смешанных, хотя различия не столь значительны по сравнению с таковыми в Западной Сибири –  $5,41 \pm 0,07$  ( $n = 18$ ) и  $5,29 \pm 0,10$  ( $n = 21$ ) соответственно [Meidell, 1961; Nilsson, 1984; Смирнов, Тюрин, 1986; Яремченко, 1986; Hillström, 1995; обзор: Sanz, 1997; Thingstad, 1997; Преображенская, 1998; обзор: Артемьев, 2008; Ширпужева, 2008; Nilsson, 2008; Nyholm, 2011; Scholin, Kallander, 2011; Нумеров и др., 2013; Хохлова, 2014; Щербакова, 2015; Баранов, 2016; Бельский, Бельская, 2017; Голубева и др., 2017]. Число птенцов на успешную попытку размножения в лиственном и смешанном лесах района работ достоверно больше, чем в Европе ( $p < 0,001$ ). Среднее число по обоим типам местообитаний в районе исследований составило 5,88, в Европе – 5,35.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В Зауралье и Западной Сибири плотность гнездования мухоловки-пеструшки в темнохвойных и лиственных лесах такая же, как в европейской части России, а в сосновых и смешанных лесах – соответственно в 1,3 и 2 раза выше. Если различия по сосновым лесам не так велики, то по смешанным они значительны. Последнее, на наш взгляд, связано с составом и соотношением древесных пород в подтаежных лесах указанных регионов. В европейской части России в смешанных лесах велико участие темнохвойных (ель), широколиственных (дуб, клен, липа, ясень) пород и березы, меньше сосны и почти отсутствует осина. В восточноевропейских подтаежных (хвойно-широколиственных) ле-

сах ельники наряду с сосняками представляют зональный тип сообществ [Рысин, Савельева, 2008; Морозова, 2016]. Для подтайги Зауралья и Западной Сибири характерно господство сосны, березы и осины в зональных условиях [Назимова, 2010], а темнохвойные леса имеют островной характер и представлены небольшими изолированными массивами в долинах рек [Лацинский, Писаренко, 2016].

Известно, что мухоловка-пеструшка охотится преимущественно во внутренних частях крон деревьев, в подлеске или подросте, чаще всего добывая пищу бросками на субстрат. Поэтому птицы обычно держатся в разреженных частях крон среди негустых веток и листьев [Преображенская, 1998; Марочкина и др., 2006]. Вероятно, ель с более густой, чем у сосны, кроной менее удобна для охоты и поэтому елово-лиственные леса менее благоприятны для мухоловки-пеструшки по сравнению с сосново-лиственными. Исследованиями на юго-западе Финляндии установлено, что в древостоях с примерно равным соотношением сосны и ели мухоловки-пеструшки явно предпочитали сосну для поиска корма [Eeva et al., 1997]. Анализ данных по смешанным лесам европейской части России показал, что средняя гнездовая численность мухоловки-пеструшки в елово-лиственных лесах [Захаров, 1998; Равкин, Равкин, 2005; Птицы Рязанской Мещеры, 2008; Мануков, 2011; Гришанов, неопубл. данные] в 2,3 раза меньше, чем в сосново-лиственных [Михлин, Сальников, 1981; Равкин, Равкин, 2005; Птицы Рязанской Мещеры, 2008; Дробот и др., 2017; Гришанов, неопубл. данные], и составила 12 и 28 особей/км<sup>2</sup> соответственно.

Анализ связи обилия мухоловки-пеструшки в период гнездования и долготных отличий в пределах ареала в подтаежных лесах от 20°12' в. д. (Калининградская обл.) до 86°50' в. д. (Кемеровская обл.) не обнаружил достоверной корреляции указанных параметров ни в одном из типов насаждений. В пределах европейской части России в интервале от 20°12' в. д. (Калининградская обл.) до 57°40' в. д. (запад Челябинской обл.) достоверной связи указанных параметров также не прослежено. В подтайге Зауралья и Западной Сибири от 60°06' в. д. до 86°50' в. д. (Кемеровская обл.) выявлено достоверное снижение численности мухоловки-пеструшки

в гнездовой период в меридиональном направлении только в мелколиственных лесах ( $r = -0,76$ ;  $p < 0,05$ ;  $n = 15$ ). Таким образом, в подтаежных лесах, находящихся в интервале 20–87° в. д., нет определенной тенденции изменения плотности гнездования в меридиональном направлении, а снижение данного показателя в мелколиственных лесах Западной Сибири у восточной границы распространения вида сочетается с высоким обилием в ряде участков со смешанными насаждениями. По показателям среднелетнего обилия мухоловки-пеструшки отмечено недостоверное его уменьшение с запада на восток ( $p < 0,4$ ) в подтаежных лесах Западной Сибири [Торопов, Бочкарева, 2014] и достоверное снижение ( $p < 0,03$ ) в южной тайге Западной Сибири от Зауралья до Обь-Енисейского междуречья [Торопов, Шор, 2012].

Плотность гнездования мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях в лиственных и смешанных местообитаниях района наших исследований заметно больше, чем в аналогичных биотопах в европейской части ареала. Наблюдаемые различия мы связываем с конкуренцией со стороны других птиц-дуплогнездников (в основном большой синицы), которые в европейских подтаежных и широколиственных лесах занимают от 15 до 80 % ИГ [Комаров, 2015; обзор: Куранов, 2018]. В окрестностях Томска на долю других 5 видов дуплогнездников – вертишейки (*Jynx torquilla*), поползня (*Sitta europaea*), большой синицы (*Parus major*), москочки (*Parus ater*) и садовой горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) – в сумме пришлось всего 3,5 % общего числа ИГ. При такой численности они не составляли реальной конкуренции мухоловке-пеструшке.

Плотность гнездования мухоловки-пеструшки в районе исследования снижена в зоне контакта подтаежных лесов с лесостепью как в естественных, так и в обогащенных ИГ условиях. На наш взгляд, это связано с меньшей привлекательностью островных лесов, характерных для ключевого участка, находящегося в окрестностях Ломачевки. Уменьшение естественной плотности гнездования мухоловки-пеструшки в изолированных лесных участках отмечено в подтаежной подзоне Западной Сибири [Юдкин, 2002; Торопов, Бочкарева, 2014], а также в лесных изоля-

тах с ИГ в европейской части ареала вида [Nilsson et al., 1985; Huhta et al., 1998]. Существенное снижение плотности гнездования мухоловки-пеструшки в ИГ свойственно городским паркам, которые можно рассматривать как “зеленые” острова среди застроенной территории [Куранов, 2007].

Биотопические различия сроков размножения у мухоловки-пеструшки обычно рассматривают, сравнивая хвойные древостои с лиственными и смешанными [обзор: Артемьев, 2008]. В данном ключе менее изучены последние два местообитания. В Карелии (заповедник “Кивач”) в мелколиственном лесу птицы ежегодно начинали откладку яиц в среднем на 1–3 дня раньше, чем в ельниках с примесью лиственных пород [Зимин, 1972]. В лиственном лесу Окского заповедника размножение начиналось несколько раньше, чем в смешанном с преобладанием хвойников [Нумеров, 1995]. В черноольшаниках Приладожья мухоловки-пеструшки отставали по медиане начала откладки яиц от птиц в хвойно-лиственных лесах в среднем на 1 день [Артемьев, 2008]. По-видимому, различия в сроках размножения в лиственных и смешанных лесах не так ярко выражены, как в контрастных биотопах, к которым относятся хвойные и лиственные насаждения, и зависят от соотношения пород, их возраста, плотности древостоя и других признаков.

Полная кладка и объем яиц в лиственном и смешанном лесах района работ больше, чем в таких же лесах Европы. Согласно теории Д. Лэка [Lack, 1968: цит. по: Паевский, 1985] величина кладки у птенцовых птиц определяется количеством молодых, которое они могут выкормить до вылета из гнезда. Очевидно, выявленные межрегиональные различия по размеру кладки и яиц свидетельствуют о более благоприятных трофических условиях в обоих типах местообитаний на обследованной нами территории.

В лиственном лесу района исследования на попытку размножения вылетает на 0,56 больше птенцов, чем в аналогичных местообитаниях Европы. Данный показатель продуктивности размножения положительно связан со средним размером кладки ( $r = 0,43$ ,  $p < 0,05$ ) и отрицательно – с отходом гнезд, включающим суммарные потери от разоренных и брошенных кладок (в том числе, непол-

ных) и выводков ( $r = -0,93$ ,  $p < 0,05$ ). В европейской части ареала число вылетевших птенцов на гнездящуюся самку положительно и достоверно связано со средней величиной кладки и успешностью размножения, а последняя, в свою очередь, отрицательно и достоверно – с отходом гнезд ( $r = -0,88$ ) [Артемьев, 2008]. Величина кладки в лиственном лесу района работ на 0,51 больше, чем в Европе. Доля отхода гнезд в районе исследований составила 18,0 %, в Европе значение этого показателя немного больше – 20,2 % (наши расчеты по источникам, приведенным в разделе “Успешность и продуктивность размножения”). Таким образом, межрегиональные различия по числу слетков на самку, приступившую к размножению, в основном обусловлены более крупной кладкой у мухоловок в Западной Сибири.

В обоих типах насаждений района работ число птенцов на успешную попытку размножения достоверно больше, чем в Европе. На значение данного показателя решающее влияние оказывают размер кладки, эмбриональная смертность и гибель части выводка. Как отмечено выше, два последних фактора у европейской и западносибирской популяций вида отличаются незначительно. Следовательно, наблюдаемые различия по размеру выводка на момент вылета также объясняются более крупной кладкой у западносибирской популяции мухоловки-пеструшки по сравнению с европейской.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Естественная плотность гнездования мухоловки-пеструшки в темнохвойных и мелколиственных лесах подтайги Зауралья и Западной Сибири не отличается от аналогичного показателя в европейской части России, а в сосновых и смешанных древостоях Зауралья и Западной Сибири данный показатель соответственно в 1,3 и 2 раза выше. В пределах подтайги Зауралья и Западной Сибири прослежено достоверное снижение естественной плотности гнездования в мелколиственных лесах в меридиональном направлении. Во всех типах леса с искусственными гнездовьями обилие мухоловки-пеструшки в гнездовой период в 2–3 раза выше, чем в таких же местообитаниях без гнездовий. Плотность гнез-

дования вида в искусственных гнездовьях, величина кладки, объем яиц, успешность размножения в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы, количество вылетевших птенцов на попытку и успешную попытку размножения в мелколиственном лесу достоверно больше, чем в смешанном. По сравнению с европейской частью ареала у мухоловки-пеструшки в районе исследований в 1,5–2 раза выше плотность гнездования в искусственных гнездовьях, достоверно больше величина кладки, объем яиц и количество слетков на успешную попытку размножения. Успешность размножения в европейской части ареала и районе работ отличается незначительно. Число птенцов на попытку размножения в лиственном лесу района работ достоверно больше, чем в Европе, а по смешанным насаждениям различия несущественны. Проведенные исследования позволяют сделать вывод, что в подтаежных лесах юго-восточной части Западной Сибири, находящихся вблизи восточной границы распространения мухоловки-пеструшки, имеются все условия для существования высокопродуктивной популяции.

Авторы искренне признательны А. В. Артемьеву, А. В. Барановскому, Е. А. Бельскому, А. С. Гилязову, В. И. Голованю, Т. В. Голубевой, Г. В. Гришанову, Т. Еева, В. Д. Захарову, В. А. Коровину, Е. С. Равкину, Ю. С. Равкину, М. В. Яковлевой за помощь при написании статьи.

Исследование выполнено при поддержке Программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета (№ НУ 8.1.25.2018 Л) и Министерства науки и высшего образования РФ (№ 6.7525.2017/8.9)

#### ЛИТЕРАТУРА

- Артемьев А. В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 268 с.
- Баранов С. А. Особенности гнездовой биологии мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на юго-восточной подзоне хвойно-широколиственных лесов // Науч. жизнь. 2016. № 9. С. 73–85.
- Барановский А. В., Иванов Е. С. Структура и динамика орнитофауны Карцевского леса // Вестн. РГАТУ. 2014. № 2 (22). С. 3–7.
- Барановский А. В., Иванов Е. С. Гнездящиеся птицы города Рязани (Атлас распространения и особенности биологии). Рязань: ПервопечатникЪ, 2016. 367 с.
- Бельский Е. А. Экология птиц импактных регионов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2010. 39 с.
- Бельский Е. А., Бельская Е. А. Воспроизводство мухоловки-пеструшки в зависимости от сроков размножения и сезонной динамики обилия беспозвоночных в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материала V Всерос. науч.-практ. конф. (Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г.). Нижний Тагил: Нижнетагильский гос. социально-педагог. ин-т ФГ АОУ ВО “РГППУ”, 2017. С. 67–70.
- Брагин А. Б., Гилязов А. С. Результаты привлечения в искусственные гнездовья птиц таежной зоны Кольского полуострова // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря / Отв. ред. Л. Н. Филиппова. Мурманск: Кн. изд-во, 1984. С. 4–30.
- Васильченко А. А. Птицы Кемеровской области. Кемерово: Кузбассвузиздат, 2004. 488 с.
- Владыкина Н. С. Влияние садово-дачного освоения лесной территории на видовой состав и численность птичьего населения // Экология, эволюция и систематика животных: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (Рязань, 17–19 ноября 2009 г.). Рязань: НП “Голос губернии”, 2009. С. 193–194.
- Высоцкий В. Г. Эмбриональная смертность у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 182. С. 64–69.
- Габер Н. А., Галинская И. А. Воздействие радиационного загрязнения на размеры и форму яиц мухоловки-пеструшки // Современные проблемы оологии: материалы I Междунар. совещ. (Липецк, 14–18 сентября 1993 г.). Липецк, 1993. С. 49–51.
- Гилязов А. С. Влияние летних похолоданий на успешность размножения воробьиных Лапландского заповедника // Экология. 1981. № 4. С. 91–93.
- Голубева Т. Б., Корнеева Е. В., Александров Л. И. Успешность и сроки гнездования мухоловки-пеструшки в Приокско-Террасном государственном природном биосферном заповеднике в начале XXI века // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: материалы Всерос. науч. конф. (ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. С. 219–225.
- Гришуткин Г. Ф. Динамика численности птиц в лиственных и сосновых лесах Мордовского заповедника в гнездовой период // Тр. Мордов. гос. природ. заповедника им. П. Г. Сидовича / отв. ред. Е. В. Варгот. Саранск; Пушта, 2015. Вып. 14. С. 220–227.
- Дробот В. И., Мудрова К. С., Чемяков В. А., Дробот В. В. Орнитоценозы заповедника “Большая Кокшага” // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всерос. попул. семинара, посвящ. памяти И. В. Глотова. Йошкар-Ола: ООО ИПФ “Стринг”, 2017. С. 75–77.
- Захаров В. Д. Биоразнообразие населения птиц наземных местообитаний Южного Урала. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 1998. 158 с.
- Зимин В. Б. Экология размножения мухоловки-пеструшки в Южной Карелии // Экология. 1972. № 5. С. 23–29.
- Зубцовский Н. Е., Васильева Г. Е., Петрова Т. Г. К экологии гнездования мухоловки-пеструшки в Ильменском заповеднике // Фауна и экология животных УАС-СР и прилегающих районов: межвуз. сб. науч. тр. / Удмурт. гос. ун-т; под ред. В. И. Рошиненко. Ижевск, 1981. С. 57–66.
- Измайлов И. В. Многолетние изменения населения птиц в Пенкинском сосновом лесу (Владимирская область) // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (Птицы) / отв. ред. И. В. Измайлов. Владимир, 1981. С. 5–21.

- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Е. А., Махно В. Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. 251 с.
- Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 320 с.
- Карев В. А. Привлекательность просек воздушных линий электропередачи для гнездования птиц // Вестн. охотоведения, 2017. Т. 14, № 4. С. 28–36.
- Климов С. М., Сарычев В. С., Недосекин В. Ю., Абрамов А. В., Землянухин А. И., Венгеров П. Д., Нумеров А. Д., Мельников М. В., Ситников В. В., Шубина Ю. Э. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. Липецк: ЛГПИ, 1998. 120 с.
- Комаров Ю. Е. О привлечении птиц-дуплогнезdnиков в зеленую зону г. Тамбова в конце 60-х годов XX века (на примере Тамбовского пригородного лесничества) // Новая наука: опыт, традиции, инновации: Международное научное периодическое издание по итогам Междунар. науч.-практ. конф. (24 октября 2015 г., г. Стерлитамак). Стерлитамак: РИЦ АМИ, 2015. Ч. 2. С. 20–23.
- Коровин В. А. Структура и динамика населения птиц соснового леса на Среднем Урале // Фауна Урала и прилегающих территорий: межвуз. сб. науч. тр. / отв. ред. М. И. Брауде. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1982. С. 46–59.
- Коровин В. А. Структура населения птиц лесных и пойменных местообитаний национального парка “Припышминские боры” // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала: материалы науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Висимского гос. природ. биосфер. заповедника и 10-летию присвоения ему статуса биосф. (Нижний Тагил, 2–4 декабря 2011 г.). Екатеринбург: ООО “УИПЦ”, 2011. С. 144–148.
- Куранов Б. Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Вестн. Том. гос. ун-та. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2007. № 297. С. 192–200.
- Куранов Б. Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // Зоол. журн. 2018. Т. 97, № 3. С. 321–336.
- Кутын С. Д., Константинов В. М. Особенности гнездового населения птиц лесо-луго-полевых ландшафтов Мещовского ополья как отражение разнородности связей их популяций с биотопами // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 5. С. 553–560.
- Лацинский Н. Н., Писаренко О. Ю. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения // Растительность России. 2016. № 28. С. 89–107.
- Лихачев Г. Н. Размножение и численность мухоловки-пеструшки на юге Московской области // Птицы и пресмыкающиеся. Исследования по фауне Советского Союза: сб. тр. зоол. музея. Т. 17) / под ред. А. М. Судиловской и В. Е. Флинта. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. С. 119–140.
- Луговой А. Е. Структура населения птиц хвойных лесов Присурья // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (Птицы) / Владимир. гос. пед. ин-т; отв. ред. И. В. Измайлов. Владимир, 1981. С. 49–60.
- Ляндерс Л. С., Орлова Е. А., Сорокин М. Г. Структура населения птиц некоторых биотопов Верхневолжья // Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение и использование: межвуз. темат. сб. / Калининский гос. ун-т; отв. ред. К. Е. Томашевский. Калинин, 1980. С. 81–87.
- Мануков Ю. И. Оценка изменений орнитоценоза смешанного леса северо-западного Подмоскoвья за 57 лет // Электронный журн. “Вестник Московского государственного областного университета”. www.evestnik-mgou.ru. Биология. 2011. № 4. С. 1–10.
- Марочкина Е. А., Барановский А. В., Чельцов Н. А., Хлебосолов Е. И., Ананьева С. И., Лобов И. В., Хлебосолова О. А., Бабкина Н. Г. Механизмы экологической сегрегации трех совместно обитающих видов мухоловок – мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata*, малой мухоловки *Muscicapa parva* // Рус. орнитол. журн. 2006. Т. 15, № 323. С. 611–630.
- Миловидов С. П., Нехоршев О. Г., Куранов Б. Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2015. № 4 (32). С. 91–106.
- Михлин В. Е., Сальников Г. М. К изучению широтной изменчивости орнитоценоза смешанного леса // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (Птицы) / Владимир. гос. пед. ин-т; отв. ред. И. В. Измайлов. Владимир, 1981. С. 67–74.
- Морозова О. В. Леса широколиственно-хвойной зоны Европейской России (синтаксономический обзор) // Сб. науч. тр. ГНБС. 2016. Т. 143. С. 118–125.
- Назимова Д. И., Царегородцев В. Г., Андреева Н. М. Лесорастительные зоны юга Сибири и современное изменение климата // География и природ. ресурсы. 2010. С. 55–63.
- Некрасова В. Д. Биотопические факторы, определяющие поселение мухоловки-пеструшки и большой синицы в гнездовой период и требования этих видов к искусственному гнездовью // Тр. Мордов. гос. природ. заповедника им. П. Г. Сидовича / отв. ред. О. Н. Артаев, Е. В. Варгот. Саранск; Пушкина, 2016. Вып. 16. С. 3–33.
- Нумеров А. Д. Популяционная экология мухоловки-пеструшки на территории Окского заповедника // Научные основы охраны и рационального использования птиц: тр. Окского биосфер. гос. заповедника / отв. ред. С. Г. Приклонский. Рязань: Русское слово, 1995. Вып. 19. С. 75–100.
- Нумеров А. Д., Венгеров П. Д., Киселев О. Г., Борискин Д. А., Ветров Е. В., Киреев А. В., Смирнов С. В., Соколов А. Ю., Успенский К. В., Шилов К. А., Яковлев Ю. В. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа. Воронеж: Науч. книга, 2013. 360 с.
- Паевский В. А. Демография птиц. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1985. 285 с.
- Пекло А. М. Мухоловки фауны СССР. Киев: Наук. думка, 1987. 180 с.
- Преображенская Е. С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: КМК Sci. Press, 1998. 201 с.
- Птицы Рязанской Мещеры / под ред. Е. И. Хлебосолова. Рязань: НП “Голос губернии”, 2008. 208 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов / Природа очагового энцефалита на Алтае / под ред. А. А. Максимова. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.

- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 2008. 205 с
- Романов В. В. Особенности фауны и населения птиц Владимирского ополья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 17 с.
- Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 289 с.
- Рябицев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. 634 с.
- Смирнов О. П., Тюрин В. М. Успешность репродукционного периода мухоловки-пеструшки в Ленинградской области // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. Вып. 21. С. 170–171.
- Торопов К. В., Бочкарева Е. Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2014. 240 с.
- Торопов К. В., Шор Е. Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2012. 636 с.
- Филонов К. П. Опыт количественной характеристики летней орнитофауны Башкирского заповедника // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1965. Вып. 7. С. 63–66.
- Хахалкин В. В., Захарченко А. В., Нехорошев О. Г. Ландшафтно-экологический анализ территории стационара “Ломачевка” как натурной модели // Вопр. географии Сибири. Томск, 1999. Вып. 23. С. 225–236.
- Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнезdnиков в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. Т. 3, № 3. С. 49–65.
- Чернышов В. М. Биология мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и серой мухоловки *Muscicapa striata* в Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21, № 716. С. 3–9.
- Чичкова А. С. Особенности размножения птиц-дуплогнезdnиков в условиях урбанизированной среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2009. 23 с.
- Щербакова К. А. Возобновление исследований птиц-дуплогнезdnиков в заповеднике “Кивач” и первые результаты // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В. Р. Дольника): материалы междунар. конф. (Звенигород, биол. ст. МГУ, 24–29 сент. 2015 г.). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. С. 290–292.
- Ширпушева А. С. Птицы-дуплогнезdnики в зонах с разной антропогенной нагрузкой // Биология: Теория, практика, эксперимент: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения д-ра биол. наук, проф. Сапожниковой Е. В. (Саранск, 2008 г.). Саранск: ГОУВПО Мордов. гос. ун-т, 2008. Кн. 1. С. 17–21.
- Юдкин В. А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 488 с.
- Яремченко О. А. О структуре популяции мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Полесском заповеднике // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: тез. докл. Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. (Ленинград, 16–20 декабря 1986 г.). Л., 1986. Ч. 2. С. 367–368.
- Alatalo R. V., Lundberg A. Density-dependence in breeding success of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // J. Animal Ecol. 1984. Vol. 53. P. 969–977.
- Alatalo R. V., Lundberg A. Clutch size of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) an experiment // Ornithol. Fenn. 1989. Vol. 66. P. 15–23.
- Berglund E. M. M., Ingvarsson P. K., Danielsson H., Nyholm N. E. I. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environ. Pollut. 2010. Vol. 158. P. 1368–1375.
- Borgström E. Breeding data for the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, in Central Sweden // Var Fagelvarld. 1990. Vol. 49. P. 140–146.
- Creutz G. Der Trauerschnapper (*Muscicapa hypoleuca* (Pallas)). Eine Populations Studie // J. Ornithol. 1955. Bd. 96. P. 241–326.
- Czesczewik D. Breeding success and timing of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* nesting in natural holes and nest-boxes in the Białowieża Forest, Poland // Acta Ornithol. 2004. Vol. 39, N 1. P. 15–20.
- Dhondt A. A., Fierens F., Lambrechts M., Adriaensen F., Matthysen E., de Laet J., Bijnens L. The establishment of a breeding population of the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* in the Peerdsbos, near Antwerpen // Le Gerfaut. 1987. Vol. 77. P. 333–339.
- Eeva T., Lehikoinen E. Egg shell quality, clutch size, and hatching success of Great Tit (*Parus major*) and Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient // Oecologia. 1995. Vol. 102. P. 312–323.
- Eeva T., Lehikoinen E., Pohjalainen T. Population related variation in food supply and breeding success in two hole nestings Passerines // Ecology. 1997. Vol. 78. P. 1120–1131.
- Eeva T., Lehikoinen E., Rönkä M., Lummaa V., Currie D. Different responses to cold weather in two pied flycatcher populations // Ecography. 2002. Vol. 25. P. 705–713.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. Handbuch der Vogel Mitteleuropas; Passeriformes; Muscicapidae. Pardi. Wiesbaden: Aula, 1993. Bd. 13/1. P. 165–263.
- Harvey P. H., Greenwood P. J., Campbell B., Stenning M. J. Breeding dispersal of Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // J. Anim. Ecol. 1984. Vol. 53. P. 727–736.
- Haverschmidt F. Waarnemingen aan een populatie bonthe vliegenvangers *Ficedula hypoleuca* // Limosa. 1973. Vol. 46, N 1–2. P. 1–20.
- Hillström L. Body mass reduction during reproduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* – physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotion // Funct. Ecol. 1995. Vol. 9, N 6. P. 807–817.
- Hoyt D. F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // Auk. 1979. Vol. 96. P. 73–77.
- Huhta E., Jokimaki J., Ranco P. Distribution and reproductive success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to forest patch size and vegetation characteristics; the effect of scale // Ibis. 1998. Vol. 140. P. 214–222.
- Kallander H. Breeding date for Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden // Ornithol. Fennica. 1975. Vol. 52, N 3. P. 97–102.
- Kuitunen M. T., Viljanen J., Rossi E., Stenroos A. Impact of busy roads on breeding success in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // Environ. Management. 2003. Vol. 31, N 1. P. 79–85.
- Kuranov B. D., Nekhoroshev O. G., Mitchell P. J., Milovidov S. P. Birds of Siberian-pine (*Pinus sibirica*) forests of the south-east part of Western Siberia (Tomsk Region) // Int. J. Environ. Stud. 2017. Vol. 74, N 5. P. 854–861.

- Mänd R., Tilgar V. Does supplementary calcium reduce the cost of reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? // *Ibis*. 2003. Vol. 145. P. 67–77.
- Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area // *Nytt Magasin Zool*. 1961. Vol. 10. P. 5–47.
- Nilsson J.-E. Resultat av 20ars holkstudier – framst rorande svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca* // *Ornis Svecica*. 2008. Vol. 18, N 1. P. 52–64.
- Nilsson S. G. Clutch-size and breeding success of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in natural tree-holes // *Ibis*. 1984. Vol. 126, N 3. P. 407–410.
- Nilsson S. G., Bjorkman C., Forsland P., Hoglund J. Nesting holes and food supply in relation to forest bird densities on islands and mainland // *Oecologia*. 1985. Vol. 66, N 4. P. 516–521.
- Nyholm N. E. I. Dynamics and reproduction of a nest-box breeding population of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a subalpine birch forest in Swedish Lapland during a period of 46 years // *Ornis Svecica*. 2011. Vol. 21. P. 133–156.
- Ojanen M., Orell M., Vaisanen R. A. Egg and clutch sizes to four passerine species in Northern Finland // *Ornis Fennica*. 1978. N 55. P. 60–68.
- Potti J. Temperature during egg formation and the effect of climate warming on egg size in a small songbird // *Acta Oecol*. 2008. Vol. 33. P. 387–393.
- Potti J., Merino S. Causes of hatching failure in the Pied flycatcher // *Condor*. 1996. Vol. 98, N 2. P. 328–336.
- Sanz J. J. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. 1997. Vol. 139. P. 107–114.
- Scholin K. G., Kallander H. A 64-year study of a Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population // *Ornis Svecica*. 2011. Vol. 21, N 2-4. P. 79–91.
- Sternberg H., Grinkov V. G., Ivankina E. V., Ilyina T. A., Kerimov A. B., Schwarz A. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: Removal experiments in Germany and Russia // *Ardea*. 2002. Vol. 90, N 3. P. 461–470.
- Strasevicius D., Micael J., Nyholme N. I., Malmqvist B. Reduced breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* along regulated rivers // *Ibis*. 2013. Vol. 155. P. 348–356.
- Thingstad P. G. Annual and local reproductive variations of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population near a subalpine lake in Central Norway // *Ornis Fennica*. 1997. Vol. 74. P. 39–49.

## Nesting of the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) in the south-east of Western Siberia

B. D. KURANOV, O. G. NEKHOROSHEV, S. P. GUREEV, S. V. KILIN

*Tomsk State University*  
634050, Tomsk, Lenin av., 36  
E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

The natural quantity of Pied flycatcher in deciduous, mixed and coniferous forests and reproductive parameters in deciduous and mixed stands of subtaiga forests at south-east of Western Siberia was studied comparatively. The natural quantity of the species at nesting period is greater in mixed and deciduous forests. Nesting density, clutch size, volume of eggs, success and productivity of reproduction in nests boxes are higher in deciduous forest. The natural quantity of pied flycatchers at nesting period in dark-coniferous and deciduous forests of subtaiga of Western Siberia does not differ from similar indices in Europe part of Russia. In pine and mixed stands of Western Siberia this parameter is higher. The nesting density, clutch size and number of fledglings for a successful breeding attempt in nest boxes in deciduous and mixed forests of Western Siberian are larger than those in European part of the area. Breeding success in Europe and Western Siberia differ slightly. Number of fledglings per breeding attempt in deciduous forests more in Western Siberia, in mixed forests this parameter differs slightly.

**Key words:** pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, abundance, reproductive indices, landscape influence, Western Siberia.