



Б.Д. Куранов
А.Г. Карташев

**ГНЕЗДОВАЯ
ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ
В УРБАНИЗИРОВАННОМ
ЛАНДШАФТЕ**



Министерство науки и высшего образования
Российской Федерации

Томский государственный университет
систем управления и радиоэлектроники

Б. Д. Куранов, А. Г. Карташев

**Гнездовая экология птиц
в урбанизированном ландшафте**

Томск
Издательство ТУСУРа
2023

УДК 598.2:502.22(-21)
ББК 28.693.35
К930

Куранов, Борис Дмитриевич

К930 Гнездовая экология птиц в урбанизированном ландшафте : моногр. / Б. Д. Куранов, А. Г. Карташев. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та систем упр. и радиоэлектроники, 2023. – 166 с.

ISBN 978-5-86889-988-1

Рассмотрены результаты сравнительного анализа гнездовой экологии и морфологии птиц в урбанизированном и естественном ландшафтах. Исследования проведены на примере модельных видов, различающихся по срокам размножения, способу размещения гнезд, характеру питания и предпочитаемому ярусу сбора корма. Показано, что освоение птицами урбанизированного ландшафта сопровождается изменением большинства репродуктивных показателей, они не однонаправленны у разных видов. Выявлены причины, обуславливающие изменение продуктивности размножения у представителей разных экологических групп птиц в условиях города.

Для научных сотрудников, преподавателей и студентов, специализирующихся в области экологии и зоологии.

УДК 598.2:502.22(-21)
ББК 28.693.35

ISBN 978-5-86889-988-1

© Куранов Б. Д., Карташев А. Г., 2023
© Томск. гос. ун-т систем упр.
и радиоэлектроники, 2023

Введение

Прогрессирующий процесс антропогенной трансформации ландшафтов в качестве одной из проблем вызвал необходимость изучения закономерностей изменения экологии животных. Среди разнообразных типов воздействия человека на естественные экосистемы важное место занимает урбанизация, что позволило выделить такую своеобразную экологическую среду, как урбанизованная (Тарасов, 1977). В связи с этим изучение особенностей экологии животных в трансформированной человеком среде обитания позволяет получить объективную информацию о том, насколько значимо для организмов и популяций воздействие антропогенных факторов в урбанизованном ландшафте (Владышевский, 1975; Исаков, 1984; Константинов, 1992, 2000; Карташев, 2019).

Город – специфическая среда обитания животных, характерными признаками которой являются особый энергетический режим и высокая степень изменения исходных местообитаний видов с частичной заменой их аналогами. Названные особенности городской среды создают экологические барьеры для вселения многих видов позвоночных животных, но для других видов они оказываются благоприятными. Появляются своеобразные сообщества и урбанизованные популяции с особыми структурно-функциональными свойствами (Гладков, 1958; Pisarski, Trojan, 1976; Клауснитцер, 1990; Константинов, 1992; Вершинин, 1997; Куранов, 2008а; Фридман, 2008; Фридман, Суслов, 2021). В связи с этим большое значение приобретают исследования экологических, морфологических и поведенческих реакций животных при влиянии на них городской среды, оценка степени приспособленности к измененной среде обитания и устойчивости к антропогенным нарушениям и специфическим факторам смертности в условиях трансформированных ландшафтов. Особенности городской среды недостаточно изучены, что обусловило необходимость проведения углубленных исследований.

Цель исследований – выявление основных закономерностей изменения гнездовой экологии птиц в урбанизованном ландшафте.

Основные задачи исследования:

1) провести сравнительный анализ гнездовой экологии модельных видов птиц разных экологических групп в урбанизированном и естественном ландшафте по основным репродуктивным показателям – плотности гнездования, срокам размножения, величине кладки и яиц, успешности и продуктивности размножения;

2) установить направленность изменения репродуктивных показателей у разных видов птиц в городе и провести классификацию видов по конечному результату размножения в урбанизированном ландшафте;

3) выявить тенденции изменений продуктивности размножения у представителей разных экологических групп птиц в условиях города и причины, обуславливающие изменение показателей;

4) на примере всеядного вида – сороки – провести анализ морфофизиологических показателей птенцов. Оценить направленность и степень влияния условий города на их экстерьерные и интерьерные признаки.

Содержание и положения работы обсуждались со старшим научным сотрудником лаборатории зоологии наземных позвоночных НИИ биологии и биофизики при Томском государственном университете С.П. Миловидовым и зав. отделом зоомузея ТГУ канд. биол. наук С.И. Гашковым. Большую помощь в сборе полевого материала оказали заместитель директора по науке Северского природного парка С.П. Бурец, научные сотрудники НИИ биологии и биофизики при ТГУ С.В. Килин и О.В. Баяндин. Всем коллегам, с которыми довелось вместе работать и общаться, авторы искренне и глубоко признательны.

1 ОСОБЕННОСТИ УРБАНИЗАЦИИ ПТИЦ

1.1 Урбанизация птиц на уровне сообщества

Современный этап развития общества характеризуется высокими темпами урбанизации, приводящими к возникновению мегаполисов и городских агломераций. Хотя площадь, занятая городами, не превышает 1–5 % суши в разных районах мира, их влияние значительно изменяет естественные ландшафты. Город потребляет большое количество энергетических ресурсов, что формирует над ним тепловой купол (Одум, 1986). Средообразующая роль человека в городе заключается в сильной деформации исходных экосистем вплоть до необратимой деградации и полного уничтожения, частичной замене их аналогами, создании новых специфических элементов, таких как селитебная и промышленная застройка и коммуникации. При этом формируются сообщества из аборигенных, приведенных и интродуцированных видов растений и животных. Структура и функциональные особенности таких сообществ могут оказаться весьма оригинальными.

Птицы – наиболее многочисленные и заметные обитатели городского ландшафта. В ряде случаев они служили модельными объектами при изучении процесса урбанизации животных. На наш взгляд, затронутую проблему необходимо рассматривать в следующих взаимосвязанных аспектах: сообщество, популяция, организм. Описание свойств сообщества включает оценку разнообразия, видового состава, доминирования, биомассы и продуктивности. Только популяции присущи такие параметры, как среднее значение и дисперсия какого-либо признака, плодовитость, смертность и возрастная структура. В свою очередь для особи характерна собственная относительная приспособленность, которая частично определяет адаптацию других членов популяции (Пианка, 1981).

Урбанизированные сообщества птиц характеризуются относительно невысоким видовым разнообразием при наличии немногих господствующих видов. При этом общая плотность и биомасса птиц в городе не снижаются. Естественным аналогом в отношении

разнообразия и доминирования могут служить сообщества, находящиеся на ранних стадиях сукцессии, в экстремальных внешних условиях или часто подвергающиеся нарушениям. Основное управляющее воздействие на урбанизированные сообщества птиц оказывают следующие особенности городской среды: дополнительная энергия и пища; унификация пространства застройкой; относительно небольшая площадь и сильная фрагментация зеленых насаждений; угнетение травянисто-кустарникового яруса; высокая плотность людского населения. В данных условиях преимущество имеют виды со следующими характеристиками: нейтральное отношение к фактору беспокойства; постоянное использование пищевых ресурсов, предоставляемых человеком; использование элементов застройки и древесной растительности для гнездования; способность к значительному сокращению площади гнездовых участков. Успешно могут урбанизироваться эврибионтные и стенобионтные виды. Обычно принято обращать внимание на первую группу видов (Bozsko, 1975; Кашкаров, 2001).

Для выявления закономерностей и механизмов урбанизации птиц продуктивным является подход, основанный на принципах островной экологии (Клауснитцер, 1990). Город выглядит как остров среди природного ландшафта, и количество видов здесь зависит от его площади, тесноты контакта с окружающей территорией (сложная геометрия периферийной зоны облегчает проникновение видов в город), степени богатства экосистем, окружающих город, – это аналог материка с основным фондом видов. Аналогичным образом можно рассматривать город внутри его границ – количество озелененных участков и водоемов, их площадь, степень фрагментации и удаленность от периметра урбанизированной территории.

Согласно основному принципу островной экологии, изложенному Р.Г. Макартуром и Е.О. Вильсоном, равновесное количество видов находится в прямой зависимости от площади острова и в обратной – от удаленности его от основного фонда видов (Пианка, 1981). Город, в отличие от настоящего острова, не отделен от «материка» обширным безжизненным пространством, но удаленность озелененных территорий или водоемов от естественных границ го-

рода влияет на число видов. Так, в периферийной зоне Томска отмечено пребывание 225 видов птиц, в центральной зоне – только 153 вида (Гуреев и др., 1990). В диффузном и небольшом по площади городе заметно выше обилие аборигенных несинантропных видов, легко проникающих сюда из естественных ландшафтов (Цыбулин, 1985; Гуреев, Миловидов, 2000). По сравнению с небольшими городами обычного типа в диффузном городе сообщество птиц богаче как по числу видов, так и по количеству особей (Цыбулин, 1985).

Влияние удаленности «острова»-города в целом и отдельных участков в его пределах от основного фонда видов особенно справедливо в отношении амфибий, рептилий и млекопитающих. При расселении в его границах эти животные сталкиваются с преодолением непригодного для жизни пространства, что является предпосылкой для образования изолятов. Вероятность колонизации и видовое разнообразие групп позвоночных неизбежно снижается по мере приближения к геометрическому центру города. Об удаленности города от основного фонда видов можно говорить и в случае колонизации птицами-синантропами населенных пунктов. Для таких видов естественные ландшафты вне исторического ареала, особенно в зимнее время, непригодны для жизни и их распространение полностью связано с селитебными территориями.

Изучалось влияние площади острова или фрагментации лесных массивов на сообщества птиц: установлено, что количество видов птиц положительно связано с размером острова (Курлавичус, 1977; Tubbs, 1977; Martin, 1980), а с уменьшением площади островных лесов увеличиваются потери среди целого сообщества – в первую очередь за счет относительно редких форм (Whitcomb, 1977). Например, из состава орнитофауны Томска выпадают гагары (Gaviformes), поганки (Podicipitiformes) и голенастые (Ciconiiformes), то есть группа узкоспециализированных относительно редких и осторожных видов. Существенно обеднен видовой состав гусеобразных (Anseriformes), ржанкообразных (Charadriiformes), курообразных (Galliformes), журавлеобразных (Gruiformes), соколообразных (Falconiformes), голубеобразных (Columbiformes) и совообразных (Strigiformes) (Гуреев и др., 1990). При переходе от

нездящихся видов птиц в основном сохраняется, но при этом доля воробьиных увеличивается, а представители некоторых отрядов исчезают. В островных лесах малой площади все население представлено воробьиными, а число гнездящихся видов сокращается в 4–5 раз (Матанцев, 2001).

Некоторые виды птиц заселяют только те острова, где размер их гнездовой территории может остаться прежним, другие виды значительно сокращают ее размер (Morse, 1977). По данным С.Г. Нильсона (Nillson, 1977), у зяблика *Fringilla coelebs* и пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* на маленьких островах размер гнездовой территории становится в 10 раз меньше, чем на материке. Плотность населения видов на крупных островах и материке в среднем одинакова. Некоторые виды славков при фрагментации лесного массива увеличивают плотность популяции (Зубцовский и др., 2006). Общая плотность гнездования птиц при уменьшении площади островных лесов до 4–6 га снижается, затем возрастает и в изолятах площадью менее 0,2 га достигает значений в 3–5 раз больших уровня типичных лесных массивов (Матанцев, 2001). Сравнивая население птиц городских парков разной площади (2–113 га) с природным массивом, К.А. Гаваревский (Gavarevski, 1976) пришел к выводу, что в крупных парках не увеличивается число видов, характерных для городских ландшафтов, тогда как на небольших и сильно измененных участках видовое разнообразие меньше и преобладают типично городские виды птиц.

На примере урбанизации птиц Московского региона изучено воздействие на авифауну территориального роста урбанизированного «ядра» региона с последующим «дроблением» природных ландшафтов и «захватом» фрагментов последних вовнутрь растущего города. Показано, что «вымирание» видов в названном «архипелаге» местообитаний идёт медленней, а реколонизация, напротив, быстрее, чем это предсказывается моделью «островной биогеографии» Макартура – Уилсона. Большая часть видов птиц, «вымерших» на подобном «архипелаге», через некоторый период пребывания в отгеснённом состоянии на периферии региона вновь осваивает его и не просто устойчиво обитает там, но урбанизируется (Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016).

Следует иметь в виду, что под влиянием антропогенной деятельности происходят значительные изменения в сообществах птиц неурбанизированных территорий, которые являются основным фондом видов по отношению к городам. По данным В.Т. Бутьева (1970), в центральном регионе Европейской части России быстро расширяются площади вторичных смешанных лесов, в них формируется единое население птиц с господством одинаковых доминантов и преобладанием европейских фаунистических элементов. В Северной Европе за период с 1850 по 1970 г. появилось 88 новых видов птиц, из них более 50 видам успех обеспечили действия человека. Среди новых видов преобладали формы с R-отбором – небольшие размеры, крупные кладки (Jarvinen, Ulfstrand, 1980). В центральной зоне Томска в видовом разнообразии значительно возрастает доля воробьиных: 77,3 % против 49,0 % в региональной фауне. Таким образом, городская орнитофауна в основном формируется из видов с особями небольшого размера. Тенденция подтверждается и в отношении рептилий и млекопитающих (Гуреев и др., 1990). Очевидно, что селекция видов по размерам является характерной чертой урбанизации животных.

Устойчивость городских сообществ птиц к вселению новых видов мало исследована. Предполагается, что они не насыщены видами и характеризуются значительным перекрытием экологических ниш (Lancaster, Rees, 1979; Вахрушев, 1984), поэтому необходимы дополнительные исследования в данном направлении. Происхождение городских орнитофаун, состоящих из вобранных, приведенных и интродуцированных видов, носит комплексный характер. Неясно, являются ли городские сообщества птиц истинными, то есть ассоциациями взаимодействующих популяций. Типичные урбанисты, они, как правило, не местного происхождения, относительно изолированы от вобранных видов. Соответственно возникает вопрос о пределах усложнения видового разнообразия, структуры и межпопуляционных связей урбанизированных сообществ. Применение биоценотического подхода облегчит понимание особенностей урбанизированных популяций по таким показателям, как пространственная структура и плотность гнездовых

поселений, ярусы для устройства гнезд и сбора корма, плодовитость и смертность.

1.2 Популяционные аспекты урбанизации птиц

Потенциальная способность тех или иных видов к проникновению в город, вероятно, связана с особенностями динамики численности. Принципиально возможны следующие варианты:

- 1) перенасыщение естественных местообитаний в результате хорошего выживания с последующей эмиграцией особей;
- 2) выселение птиц из естественных местообитаний вследствие сокращения площади гнездовых станций;
- 3) распространение урбанизированных популяций.

Как видно, во всех случаях расселение птиц происходит в результате локального повышения численности независимо от вызывающих ее причин. Образовавшийся резерв особей в поисках новых мест размножения частично может проникнуть в город. Вероятность такого проникновения потенциально выше у видов, склонных к значительным подъемам численности и меньше у видов с относительно стабильными демографическими показателями. Урбанизация птиц также может быть связана с территориальным ростом городов и последующим включением в его границы естественных местообитаний.

Конкретные механизмы вселения птиц в города изучены недостаточно. Нанкинов Д. (1981) полагает, что впервые молодые птицы попадают в город во время осенних кочевок, где они находят благоприятные условия: обильный корм, безопасные ночевки и на следующий год могут загнездиться. Имеются данные о достоверной положительной связи максимальной осенней плотности мухоловки-пеструшки и плотности гнездового населения в естественных условиях на следующий сезон (Артемьев, 2008а). Вселение птиц в города при увеличении численности вида в природных местообитаниях показано на моевке *Rissa tridactyla*, сизой *Larus canus* и серебристой чайках *L. argentatus* (Mende, Sperr, 1971; Monaghan, Coulson, 1977; Beaumont, 1978). По данным 10-летних наблюдений

численность серебристой чайки в городах северо-восточного побережья Англии возрастала на 22 % в год, тогда как для естественных биотопов показатель составил всего 3 % (Leach et al., 1980). Предполагается, что это связано с насыщением последних участков. Примером вынужденного вселения птиц в город является использование чайками крыш строений для гнездования вследствие антропогенной деградации естественных биотопов (Виксне, 2006; Храбрый, 2006). Выселение птиц из естественных местообитаний может являться следствием специфических групповых отношений. Например, у большой синицы *Parus major*, в отличие от черноголовой гаички *Parus palustris*, осенью большое количество особей покидает группу и вынуждено искать новые места (Sasvari, 1977). Распространение урбанизированных популяций при наличии вида в естественных местообитаниях, окружающих населенные пункты, известно у черного стрижа *Apus apus* (Гладков, 1958) и галки *Corvus monedula* (Миловидов, Лялин, 1984).

Образование устойчивых популяций в городе возможно, когда вид способен освоить экологическую нишу в новых условиях. Понятие экологической ниши включает многомерное описание всей совокупности условий среды и образа жизни данного организма (Левонтин, 1981) или общую сумму адаптации организменной единицы (Пианка, 1981). Животные приспособлены к окружающей среде посредством генетических механизмов, а также более гибких физиологических и поведенческих реакций. Сравнение естественных и антропофильных популяций 70 видов птиц в Узбекистане по ряду показателей п, что большая их часть в естественных условиях лабильна в выборе местообитаний, гнездостроении, пищевых объектов и в плане поведения. Из 42 видов, увеличивающих плотность населения в антропогенных ландшафтах, основная часть достигала этого за счет свойственной им экологической пластичности (Кашкаров, 2001). По мнению В.В. Корбута (2005а, 2005б), длительному существованию популяции в городе способствует комплекс неспецифических адаптаций, исторически возникших у вида в нестабильных условиях естественной среды обитания. К их числу следует отнести способность комбинировать альтернативные

стратегии существования в зависимости от обстоятельств, выступая в качестве «генералистов» или «специалистов». При этом городскую среду осваивают не независимые индивиды, а видовая группировка как целое, результатом чего может быть возникновение специализированных городских популяций (Фридман, Еремкин, 2009).

Успех популяции в новой обстановке зависит от того, насколько в городской среде воспроизводятся необходимые условия и сглаживаются отрицательные воздействия. К важнейшим из них относятся: пища, места для размножения, хищники, конкуренты и климат (Berndt, Dancker, 1966; Храбрый, 1984). В городе часто имеются в избытке некоторые пищевые ресурсы. Обычно это концентрированные продукты растительного происхождения, но постоянно их используют немногие виды. В городе создаются благоприятные условия для устройства гнезд представителям скального комплекса, видам, использующим для этой цели различные ниши, а также устраивающим открытые гнезда на древесной растительности. Птицы наземного и травянисто-кустарникового ярусов находят подходящие условия на ограниченных участках города. Более теплый мезоклимат оказывает положительное воздействие на птиц, особенно на оседлые виды. Влияние хищника на городские популяции, как правило, ослаблено (Tomialojc, 1979; Gyrski et al., 1998; Нехорошев, Куранов, 1995; Kosicski, 2001; Куранов, 2008б, 2009; Нумеров и др., 2013).

В ряде случаев городские популяции птиц претерпевают перестройку размножения, поведения и даже морфологии. Для ряда видов показано, что в городе они приступают к размножению раньше по сравнению с популяциями, обитающими за его пределами, причем влияние городского мезоклимата прослеживается как на рано-, так и на поздно гнездящихся видах (Kuroda, 1964; Tomialojc, 1979; Wenland, 1980; Cramp, Perrins, 1993; Куранов, 2004, 2007б, 2008, 2009б; Нумеров и др., 2013). Исключением в этом плане является мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*. Для городской группировки этого вида характерно отставание сроков размножения по отношению к пригородной популяции (Куранов, 2007а).

Много публикаций посвящено изменению способов размещения гнезд в городе и использованию материалов антропогенного происхождения, которые следует рассматривать, скорее, как модификации видового стереотипа поведения (Корбут, 1984; Резанов, Резанов, 2005). Гораздо больший интерес представляют перестройки в индивидуальном и групповом поведении птиц (Фридман, Еремкин, 2009). Например, у серой вороны в большом городе формируются стабильные поселения, для которых характерна совместная защита от хищника и снижение частоты внутренних конфликтов по сравнению с разреженными группами (Корбут, 1984). Синантропные популяции сизого голубя *Columba livia*, в отличие от диких птиц, часто образуют гнездовые колонии с высокой численностью и плотностью. Значительную часть их времени занимает репродуктивное поведение и отдых. Голуби в диких популяциях более подвижны и не образуют скоплений на кормежке, что является типичным для синантропных птиц (Ксенц и др., 1991).

Изменение размера кладки у птиц в урбанизированном ландшафте не подчиняется единой закономерности. Увеличение кладки в городе отмечено у серого скворца *Sturnus cineracens* (Kuroda, 1964), серой вороны *Corvus cornix* (Константинов, 1969; Родимцев, 1996), сороки *Pica pica* (Хохлов и др., 1982; Lupinos, 2015; наши данные), серой неясыти *Strix aluco* (Wenland, 1980), обыкновенной пустельги *Cerchneis tinnunculus* (Picula et al., 1984), обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* (Куранов, 2007б) и садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum* (Куранов, 2008б). Увеличение плодовитости за счет вторых кладок известно для некоторых полициклических видов птиц, населяющих города (обзор: Храбрый, 1984). Снижение размера кладки наблюдается в урбанизированных популяциях черного дрозда *Turdus merula* (Havlin, 1963), обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris* (Luniak, 1977), большой синицы (обзоры: Horak, 1993; Solonen, 2001), мухоловки-пеструшки (Куранов, 2009а; Чичкова, 2009; Нумеров и др., 2013), вертишейки *Jynx torquilla* (Нехорошев, Куранов, 1995). В ряде случаев размеры кладки у птиц в городе и за его пределами статистически значимо не отличаются. Это наблюдается у сороки (Брезгунова, 2008; Нумеров и др., 2013), серой вороны (Константинов и др., 2007), черного

дрозда (Batten, 1974) и обыкновенного скворца (Куранов, 2009а; Нумеров и др., 2013).

На наш взгляд, увеличение размера кладки у некоторых городских популяций птиц допускается рассматривать в рамках энергетического подхода. Высвобождение дополнительной энергии при размножении возможно за счет ослабления конкуренции и пресса хищничества, прямого и косвенного влияния мезоклимата, снижения миграционной активности, возникновения оседлости у перелетных и кочующих видов, дополнительной пищи, предоставляемой человеком.

В некоторых случаях повышение размера кладки у птиц в городе можно связать с сезонной изменчивостью показателя. Более раннее появление условий для размножения – субстрат для размещения гнезд, маскировка, пища – у дальних мигрантов может привлечь в город особей первой прилетной волны, находящихся в лучшем физиологическом состоянии. Например, у томских популяций обыкновенной горихвостки и садовой камышевки сочетаются относительно ранние сроки размножения и повышенный размер кладки по сравнению с пригородными популяциями видов (Куранов, 2007б, 2008б).

Сведения, касающиеся оологических показателей урбанизированных популяций птиц, также неоднозначны. Увеличение объема яиц у птиц в городе отмечено у обыкновенной пустельги (Pisula et al., 1984), сороки, скворца, обыкновенной горихвостки и садовой камышевки. (Куранов, 2003; 2007б, 2008б). Снижение объема яиц в городе наблюдается у сороки (Брезгунова, 2008; Нумеров и др., 2013), большой синицы (Hamman et al., 1989; Horak et al., 1995; Куранов, 2003; Чичкова, 2007; Нумеров и др., 2013) и мухоловки-пеструшки (Куранов, 2007а; Чичкова, 2007; Нумеров и др., 2013). Противоречивые сведения о размере кладки и величине яиц у городских популяций птиц по сравнению с контрольными группировками видов объясняются, скорее всего, различиями абиотических и биотических условий конкретных урбоценозов, а также разным состоянием популяций в загородных местообитаниях.

Успешность размножения птиц в урбанизированных местообитаниях не подчиняется общей тенденции. Снижение величины по-

казателя отмечено у серого скворца в Токио (Kuroda, 1964), обыкновенного скворца в Варшаве (Luniak, 1977), черного дрозда в Лозанне (Ribaut, 1964), большой синицы в городах Европы (обзоры: Glutz, Bauer, 1993; Horak, 1993; Solonen, 2001), обыкновенной пустельги в Брно (Picula et al., 1984), сороки в Томске (Куранов, 2004). Основной причиной такого снижения у серого и обыкновенного скворцов, большой синицы и сороки авторы работ считают неблагоприятные трофические условия городской зоны в период выкармливания птенцов, у черного дрозда – сильное влияние хищника. В то же время успешность размножения в городе наблюдается у черного дрозда в Лондоне (Batten, 1974), вяхиря *Columba palumbus* в Польше (Tomialojc, 1979; Gyrski, 1998), серой неясыти в Берлине (Wenland, 1980), серой вороны в Кемеровской области (Родимцев, 1996), вертишейки, скворца, большой синицы, обыкновенной горихвостки, мухоловки-пеструшки и садовой камышевки в Томске (Нехорошев, Куранов, 1995; Куранов, 2008б, 2009а). Если различия в конечном результате размножения у серой неясыти обусловлены лучшей обеспеченностью пищей в городе, то у других видов это в значительной степени связано с ослаблением пресса хищничества.

В литературе имеются многочисленные данные о сокращении дистанции испугивания птиц в условиях города. Соотношение наследственного и приобретенного компонентов в поведении чаще всего остается неизвестным. Вероятно, приспособление к фактору беспокойства нередко происходит на уровне привыкания, хотя нельзя отрицать возможности существования видоспецифичных порогов к стрессовым воздействиям. Наблюдения за серой вороной в Москве показали, что дистанция испугивания зависит от посещаемости конкретного участка города и снижается по мере увеличения частоты контактов с человеком, но может меняться у одних и тех же птиц в зависимости от обстановки (Корбут, 2005а). Птенцам дикой формы сизого голубя уже в возрасте 12–16 дней в большинстве случаев свойственно агрессивное отношение к наблюдателю, что у синантропных птиц встречается редко (Ксенц и др., 1991). Много работ посвящено сравнению урбанизированных и загородных (сельских) популяций птиц в следующих формах поведения:

агрессия, тревога, тревожные сигналы в ответ на подозрительные стимулы, побег – отступление при столкновении с тревожными или угрожающими ситуациями, исследование новой среды, инновационность – способность решать проблемы, обычно связанные с пищевым вознаграждением, неофилия – влечение к новизне, неофобия – избегание новизны и склонность к риску (Miranda et al., 2013; Miranda, 2017). Из 36 исследований 33 показали значительные различия между сельскими и городскими популяциями, по крайней мере, по одному из проанализированных видов поведения. Городские обитатели были более агрессивными, менее склонными к отступлению и несколько более предрасположенными к рискованному поведению. Что касается других рассмотренных форм поведения, то 9 из 12 исследований показали различия между сельскими и городскими популяциями (Miranda, 2017). Большинство упомянутых исследований было проведено со взрослыми птицами и только в двух из них использовались птенцы – либо взятые из гнезда (Miranda et al., 2013), либо недавно покинувшие гнездо (Atwell et al., 2012). В первом опыте с черными дроздами обнаружено, что птицы из городской популяции были более неофобными и менее неофильными, чем птицы из сельской местности. Во втором опыте с темноглазым юнко *Junco hyemalis* показано, что городские птицы характеризовались более смелым исследовательским поведением. Особый интерес представляют эксперименты Р. Грачика (Graszyk, 1963) с черными дроздами. В лаборатории искусственно выведенные городские и лесные птицы показали отчетливые различия в степени реакции на разные стимулы, причем лесные дрозды всегда были более боязливы, чем городские птицы. Таким образом, результаты экспериментов с черными дроздами и темноглазым юнко, не имеющими или имеющими ограниченный жизненный опыт, свидетельствуют о возможности существования генетически обусловленных различий в поведении городских и лесных популяций птиц.

Характерной чертой урбанизации птиц является появление оседлых популяций. По-видимому, процесс связан с явлением полиморфизма в миграционном поведении. У большой синицы среди

птенцов выводка часть особей может стать оседлыми, часть – перелетными (Вильбасте, 1977). Семаго Л.Л. (1977) отмечает, что городские особи большой синицы придерживаются гнездового участка и не увлекаются движением кочующих птиц. Экспериментально доказано, что оседлость и стремление к перелету у черного дрозда (Graszyk, 1963), славки-черноголовки *Sylvia atricapilla* и зарянки *Erithacus rubecula* имеют генетический компонент (Berthold, Querner, 1982; Viebach, 1983).

Морфологические изменения птиц урбанизированных ландшафтов обнаружены у нескольких видов. У взрослых особей домового воробья *Passer domesticus* в городе меньше абсолютный вес мускульного желудка, а птицы здесь более коротконогие (Владышевский, 1973). По мнению автора, первое связано с меньшей долей грубых кормов, второе вызвано сравнительно ровной поверхностью в городе и низким снежным покровом. У птенцов сороки в городе на момент вылета из гнезд достоверно меньше абсолютный и относительный вес мускульного желудка и почек, длина и индекс кишечника. Наблюдаемые изменения интерьерных признаков следует отнести к разряду модификационной изменчивости, обусловленной высокой долей в питании птенцов легкоперевариваемых пищевых отходов и нехваткой животных белков (Куранов, 2004). По данным Л.Е. Игнатъевой (2005), взрослые большие синицы в Саранске имеют увеличенный размер плюсны, заднего пальца и когтя заднего пальца. По мнению автора, различия по длине плюсны обусловлены тем, что городские синицы больше времени проводят (в частности, добывая корм) на открытой местности по сравнению с сельскими птицами. Более длинный задний палец и коготь заднего пальца обеспечивают лучшее фиксирование птицы на вертикальном субстрате, которым являются стены многоэтажных зданий. У больших синиц в Великобритании вследствие массового увлечения кормушками клюв становится длиннее и тоньше, так как его надо просовывать через сетку (Bosse et al., 2017). Для диких популяций сизого голубя характерен гораздо более низкий общий уровень морфогенетической гетерогенности по комплексу из нескольких десятков признаков (Ксенц и др., 1991). По данным В.В. Корбута (2005б), у московских популяций кряквы *Anas*

platyrhynchos и врановых (Corvidae) встречаемость птиц с хроматическими аберрациями оперения не выходит за рамки случайной изменчивости. При сравнении экстерьерных признаков городских и лесных черных дроздов существенных различий не обнаружено, хотя первые ведут оседлый образ жизни, а вторые являются перелетными (Graszyk, 1961; Havlin, 1962). Сравнение ряда экстерьерных признаков у взрослых домовых воробьев, обитающих в Воронеже и на Центральной усадьбе Воронежского заповедника, показало, что у городских птиц обоих полов наблюдается увеличение размеров крыла и хвоста. У городских птиц наблюдается дезинтеграция морфологических признаков, что указывает на ослабление давления отбора на урбанизированной территории (Венгеров, 2001).

Фенетическую изменчивость на примере фолидоза – щиткования ног в урбанизированных популяциях птиц – изучали на примере сороки (Куранов, 1983) и домового воробья (Венгеров, 2001). Признаки фолидоза обследовали у птенцов сороки из городской, пригородной плакорной и пригородной пойменной группировок. Сравнение фенотипов показало, что городская и пригородная плакорная группировки обнаруживают большую степень сходства между собой, чем каждая из них с пойменной. Вероятно, заселение города сорокой на надпойменных террасах происходило в основном представителями пригородной плакорной популяции вида. У домового воробья среднее число асимметричных признаков на особь в городе было статистически значимо больше, чем у птиц в заповеднике, что, по мнению автора, свидетельствует о меньшей стабильности развития вида в городе.

По степени связи с городской средой виды образуют ряд, примеры классификации которого приведены в обзоре Б. Клауснитцера (1990). Урбанизированный вид по Д. Земану (Saemann, 1970, цит. по Зукопп и др., 1981) – тот, который размножается исключительно в городском ландшафте или имеет наибольшую плотность гнездования. Кеке А. (Keve, 1979) определяет урбанизированную популяцию как группу особей, функционально приспособленную к жизненному городскому пространству. Согласно представлениям Н.А. Гладкова (1958), птицы, обитающие в культурном ландшафте,

по происхождению делятся на «приведенных» и «вобранных». В первую группу входят типичные синантропы. Их популяции длительное время воспроизводятся в селитебном ландшафте при полной изоляции от исторических ареалов видов. Вторая группа формируется за счет представителей региональной орнитофауны и наиболее сложна для классификации, так как в разных частях ареала одни и те же виды могут находиться на разных ступенях урбанизации.

Успешность урбанизации «вобранных» видов, на наш взгляд, следует оценивать по двум основным критериям – сохранению эффективной численности популяций и способности к автономному поддержанию численности. По мнению Я.Р. Франклина (1983), для длительного существования и сохранения генетического разнообразия минимальная эффективная численность популяции должна быть около 500 размножающихся особей. Исходя из распределения числа потомков у разных видов, эффективный размер популяции варьирует от 60 до 85 % реального числа половозрелых особей.

Таким образом, многие виды птиц в урбанизированном ландшафте из-за своей малочисленности являются лишь фрагментами локальных популяций и самостоятельно не способны к длительному существованию. Такие виды в городе постоянно находятся на грани «вымирания», что также наблюдается при инсуляризации естественных ландшафтов, когда из состава сообществ со временем выпадает ряд редких видов: хищников высшего трофического уровня и других птиц крупного размера; видов, узкоприспособленных к определенному местообитанию (Тербор, Уинтер, 1983).

Для расчета потенциальной способности популяций к автономному поддержанию численности требуется оценка соотношения рождаемости и смертности птиц на урбанизированных и контрольных (далее – контроль) территориях. В некоторых случаях складывается ложное впечатление о хорошем состоянии вида в городе, если оно основано только на учетных данных. В действительности численность ряда вобранных видов в городе может поддерживаться только за счет иммиграции особей из-за его пределов. Так, успех размножения сороки в Томске (Куранов, 2004), имеющей более высокую гнездовую плотность по сравнению с пригородом, настолько

низок, что городская популяция вида вряд ли способна существовать без притока извне. Аналогичный вывод справедлив и в отношении большой синицы во Франкфурте-на-Майне (Schmidt, Steinbach, 1983). Вероятно, список «вымирающих» видов из-за низкого уровня воспроизводства на урбанизированных территориях может быть расширен при проведении соответствующих демографических исследований.

Городские сообщества птиц формируются в основном за счет видов региональной орнитофауны, но только небольшая их часть образует многочисленные и самовоспроизводящиеся популяции. Вместе с приведенными видами они составляют ядро урбанизированных орнитоценозов. Остальные виды существуют в городе в ранге субпопуляционных группировок и подвержены повышенному риску вымирания. В силу объективных свойств городской среды, к которым относятся низкий уровень озеленения, упрощенная ярусная структура насаждений, небольшая площадь и высокая степень их фрагментации, а также сильная трансформация или полное исчезновение некоторых местообитаний, для многих видов птиц здесь будут постоянно существовать барьеры для формирования полноценных популяций.

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы легли материалы, собранные в 1977–1990 гг. в г. Томске и в 1977–1979, 1995 гг. в г. Северске. Расстояние между центрами городов составляет 15 км, а их пригороды находятся в непосредственном контакте. Контрольные участки располагались в южном пригороде Томска и окрестностях пос. Киреевск Кожевниковского района Томской области на удалении 60 км от Томска.

Изучено 6 модельных видов птиц: сорока *Pica pica*, большая синица *Parus major*, мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, садовая камышевка *Acrocephalus dumetorum* и обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris*. В Северске в 1977–1979 гг. исследовали гнездовую биологию сороки, данные по которой объединены с материалами по томской популяции вида, а в 1995 г. в этом городе изучали размножение мухоловки-пеструшки. На контрольном участке у пос. Киреевск исследовали большую синицу, скворца и обыкновенную горихвостку, данные по которым объединены с материалами, собранными в южных окрестностях Томска. Изученные виды птиц представляют разные экологические группы и отличаются по срокам размножения, способу размещения гнезд и предпочитаемому ярусу сбора корма в репродуктивный период.

На контролируемых территориях проводили абсолютный учет гнезд открыто гнездящихся видов. Данные по укрытогнезdnикам получены на основе изучения птиц, населяющих искусственные гнездовья (ИГ). Для привлечения укрытогнезdnиков развешали 645 гнездовий с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см². Из них в центральном парке Томска находилось 45, в периферийном парке – 40, пригороде – 50, центральном и периферийном парках Северска – по 20, окрестностях пос. Киреевск – 305 гнездовий. Кроме того, в парках Томска и пригороде имелось по 50–55, в окрестностях Киреевска – 180 типовых скворечников с диаметром летка 50 мм и площадью дна 196 см². Во всех участках гнездовья располагались в одну-две линии с интервалом между линиями и ИГ

25–30 м. В расчет площади, занятой ИГ, включали 30-метровую полосу вдоль линий (по 15 м с каждой стороны), к их протяженности добавляли 30 м (по 15 м от крайних ИГ). Плотность развески составила 107 шт./10 га.

За всеми гнездами проводили регулярные наблюдения: фиксировали сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания, причины гибели яиц и птенцов. Жилым считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо. Успешность размножения оценивали как отношение числа слетков к суммарному числу отложенных яиц в жилых гнездах. Успешность насиживания и выкармливания определяли с учетом гибели кладок и выводков. Эмбриональную смертность – суммарную долю неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами – определяли по кладкам с известным результатом вылупления, гибель части выводка – от числа вылупившихся птенцов в гнездах, уцелевших до вылета. Величину выводка – число птенцов на успешную попытку размножения – рассчитывали для гнезд, из которых вылетел по крайней мере один птенец. Продуктивность размножения – число птенцов на попытку размножения – определяли по соотношению числа слетков и числа жилых гнезд. Из анализа исключали гнезда, преднамеренно уничтоженные человеком. Длительность сезона размножения рассчитывали по стандартному отклонению вариационного ряда дат начала откладки яиц без учета повторных кладок.

Взрослых мухоловок-пеструшек отлавливали с помощью ловушек, блокирующих леток, после того как птица проникнет в ИГ. В ряде случаев использовали боек, навешанный на переднюю стенку ИГ. Самок, за редким исключением, отлавливали на кладках, самцов – в период выкармливания птенцов. Отловленных птиц и гнездовых птенцов метили стандартными кольцами.

Объем яиц вычисляли по формуле $V = 0,51LB^2$, где L – длина яйца, мм; B – максимальный диаметр, мм (Нойт, 1979). Морфологический анализ птенцов сороки проводили по общепринятой методике (Шварц и др., 1968). Отбор птенцов осуществляли сразу после оставления ими гнезд в возрасте 24–26 дней. Для определения возраста гнездовых птенцов сороки использовали свои наблю-

дения и данные А.С. Родимцева (1989) по развитию перьевого покрова и росту частей тела.

Сведения о погоде были получены на гидрометеостанции «Томск, опорная» и на сайтах <http://www.meteo.infospace.ru>; <http://www.rp5.ru>; <http://www.pogodaiklimat.ru>.

Статистическую обработку материалов выполняли с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0 и Excel. Достоверность различий между средними значениями и выборочными долями оценивали с помощью критерия Стьюдента.

Объем собранного материала. За период исследований прослежена судьба 1468 гнезд и промерено 5332 яйца шести модельных видов птиц. На морфофизиологический анализ взято 285 птенцов сороки. Отловлено на гнездах 170 самцов и 362 самки мухоловки-пеструшки, включая повторные встречи. Впервые помечено 98 самцов и 267 самок вида. Также окольцовано 1186 птенцов мухоловки-пеструшки, из которых впоследствии на гнездах отловлено 82 особи.

В нашей работе термином «популяция» (синоним «группировка») мы обозначаем совокупность особей, гнездящихся на модельных участках в урбанизированном ландшафте и на контрольной территории. Такой подход соответствует термину «местное население» (Артемьев, 2008), или «локальная популяция» (Kluver, 1951; Lack et al., 1966), и обозначает гнездовое население контролируемых территорий, что помогает акцентировать внимание на экологических особенностях птиц в антропогенных трансформированных ландшафтах.

3 ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ

Район исследования входит в состав подтаежной подзоны Западной Сибири и относится к переходному району от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам (Ильина и др., 1985). Непосредственно в районе наблюдений доминируют вторичные осиново-березовые леса с участием хвойных пород. Для окрестностей Томска и занимаемой городом территории характерен сильно расчлененный рельеф с небольшой заболоченностью и сравнительно хорошим дренажем.

Городская зона. Город Томск расположен на правом берегу Томи, занимая участки зарегулированной поймы, надпойменные террасы реки и плакорные участки. Сильно всхолмленная местность придает городу своеобразный «горный» вид. Центральную часть города пересекает р. Ушайка с широкой долиной и сложной системой балок. В городской черте встречаются большие участки пустырей и огородов. В пониженной части Томска располагается цепь пойменных водоемов и болот (Миловидов, 1976). Застроенная площадь Томска составляет примерно 90 км², население – около 500 тыс. человек. В старых районах города преобладают деревянные строения со сложной и своеобразной архитектурой, в новых – крупнопанельная типовая застройка. Современное застраивание производится отдельными жилищными массивами, между которыми остаются крупные фрагменты естественных биотопов.

Томск и его окрестности характеризуются континентальным климатом с теплым летом и холодной зимой, равномерным увлажнением, довольно резкими изменениями погоды в сравнительно короткие периоды времени. Равнинная поверхность Томской области позволяет свободное проникновение арктических воздушных масс. Это является важной причиной неустойчивости погоды в регионе (Евсеева, 2001). Во все сезоны года над городом расположен «остров тепла». Весной в городе заморозки прекращаются раньше, чем в его окрестностях, а осенью запаздывают, вследствие чего продол-

жительность безморозного периода в городе больше, чем в пригородной зоне, на 15–20 дней. В зимние месяцы в городе в среднем на 2–4 °С теплее, чем на его окраинах. Существенно (до 50 %) снижается скорость ветра. Даже в летнее время температура воздуха в городе в среднем на 1,5–2 °С выше по сравнению с его окрестностями (Климат Томска, 1982).

Современная флора Томска представлена 683 видами высших сосудистых растений. Апофиты – аборигенные виды – составляют почти 80 %, адвенты – заносные виды – 20,5 % (Пяк, Мерзлякова, 2000). Городское озеленение представлено внутриквартальными насаждениями, посадками на территориях предприятий и организаций, скверами, городскими садами, парками, уличными посадками и прирусловой растительностью малой реки Ушайки. В 70-х годах XX века, когда начинались наши исследования, в Томске насчитывалось 5 парков, 40 скверов и свыше 150 рощиц и куртин деревьев зрелого возраста (Миловидов, 1976). Современные городские посадки слагаются из аборигенных древесно-кустарниковых пород: белого тополя *Populus alba*, березы бородавчатой *Betula pendula*, сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, кедра сибирского *Pinus sibirica*, ели сибирской (*Picea obovata*), пихты сибирской *Abies sibirica*, лиственницы сибирской *Larix sibirica*, рябины сибирской *Sorbus sibirica*, черемухи *Padus racemosa*, боярышника *Crataegus sanguinea* и нескольких видов ив *Salix sp.* Наряду с указанными породами большую роль в озеленении города играют интродуцированные виды – тополь бальзамический *P. balsamifera*, липа сердцевидная *Tilia cordata*, клен ясенелистный *Acer negundo*, клен татарский *Acer tataricum*, вяз гладкий *Ulmus laevis* и ягодная яблоня *Malus baccata* (Пяк, Мерзлякова, 2000).

Парковые местообитания характеризуются наиболее крупными размерами среди других озелененных территорий Томска. В городе имеются три парка: Университетская роща (20 га), Лагерный сад (21 га) и Михайловская роща (60 га). К паркам можно также отнести Южное и Северное кладбище (30 га каждое). Оба кладбища расположены на городских окраинах и в настоящее время закрыты. Университетская роща со всех сторон окружена постройками разного назначения. На ее территории находятся учебные корпуса и

службы государственного и медицинского университетов. Лагерный сад расположен на высоком обрывистом берегу р. Томи, а Михайловская роща большей частью – на террасах малой реки Ушайки, пересекающей Томск с востока на запад. Оба парка окружены постройками с трех сторон. В бесснежный период все парки испытывают сильную рекреационную нагрузку. Зимой и ранней весной количество посетителей заметно сокращается, а передвижение людей ограничено немногими дорожками. Древесная растительность парков сформирована смешанными насаждениями с преобладанием лиственных пород. Лиственные посадки в основном представлены березой, тополем, кленом, вязом и черемухой. Из хвойных деревьев чаще встречаются сосна, кедр и ель. Необходимо отметить различия в структуре древесных насаждений Университетской рощи и Лагерного сада, в которых располагались искусственные гнездовья. В Лагерном саду второй ярус развит намного хуже, чем в Университетской роще, и состоит в основном из кленов. В Университетской роще данный горизонт хорошо развит и наряду с кленом включает черемуху и ивы. Кустарниковый ярус наиболее развит в Университетской роще и на обоих кладбищах. В Лагерном саду и Михайловской роще посадки кустарников занимают относительно небольшую площадь. При этом в Лагерном саду кустарники распределены по территории парка довольно равномерно и разреженно, а в Михайловской роще они в виде компактных групп сконцентрированы на отдельных участках. Последнее обстоятельство имеет большое значение для гнездования птиц травянисто-кустарникового яруса.

В большинстве парков имеются открытые участки, поросшие жесткостебельными растениями, чаще крапивой жгучей *Urtica urens*, кустарниками и древесным подростом, которые охотно заселяются видами травянисто-кустарникового яруса. В Лагерном саду, Университетской роще и Северном кладбище такие участки чаще встречаются на периферии парков, а в Михайловской роще и на Южном кладбище – как внутри массива, так и на его окраинах.

Город Северск площадью 20 км² и населением около 120 тыс. человек расположен довольно компактно в виде узкой ленты на возвышенной второй террасе Томи. Расстояние между центрами

Северска и Томска составляет 15 км, а их пригороды находятся в непосредственном контакте. Характерной чертой зеленых насаждений Северска является большое количество сохранившихся участков исходной древесной растительности, которая удачно сочетается с городской застройкой. Искусственные посадки в основном сложены тополем, березой, кленом и ягодной яблоней, на улицах, кроме указанных пород, велика доля ели, лиственницы и липы. В Северске имеются два парка: Природный (20 га) и Прибрежный (60 га). Природный парк расположен в центральной части города. Прибрежный парк находится на высоком правом берегу р. Томи на западной окраине города. Характерной особенностью северских парков является их естественное происхождение. Древесная растительность здесь преимущественно состоит из зрелого сосняка, а лиственные породы представлены посадками березы, тополя и клена. Во всех озелененных местообитаниях Северска гнездилась сорока, наблюдения за которой велись на всей территории города.

Пригородная зона Томска. Наблюдения в пригородной зоне, где находились контрольные участки, проводились на плакорной территории правобережья и пойме левобережья р. Томи. В настоящее время на обследованной территории правобережья Томи преобладают мелколиственные насаждения, представленные парковыми березняками и вторичными осиново-березовыми лесами с примесью сосны, пихты и ели. Парковые березняки располагаются в непосредственной близости от Томска. Они характеризуются хорошей освещенностью, обилием полян и редким подростом. Кроме березы, здесь произрастают сосна и осина *Populus tremula*. Деревья достигают высоты 20–25 м и располагаются на большом расстоянии друг от друга. Кустарниковый ярус в парковых березняках в основном состоит из малины *Rubus idaeus* и шиповника *Rosa acicularis*, *R. majalis*, которые обычно встречаются в виде небольших куртин. Осиново-березовые леса обычно окружены сельскохозяйственными угодьями и носят островной характер, что сближает их по внешнему облику с лесостепным ландшафтом. В осиново-березовых лесах второй ярус хорошо развит и состоит из черемухи, ивы, шиповника и караганы *Caragana arborescens*. Лесные массивы, расположенные на указанной территории правобережья

р. Томи, в значительной степени фрагментированы и перемежаются сельскохозяйственными угодьями, возделываемыми и заброшенными садово-огородными участками, а также дорогами и просеками ЛЭП. Указанные обстоятельства благоприятно сказываются на численности видов птиц, занимающих для гнездования травянисто-кустарниковый ярус.

В пригородной зоне Томска имеется большое количество искусственных лесопосадок. Они располагаются вдоль шоссейных и железных дорог, на месте старых вырубок, пустошей и пустырей вокруг Томска. По структуре лесопосадки разделяются на сплошные и линейные. Первые сформированы монокультурой сосны. Древостой здесь характеризуется сильной загущенностью. Линейные посадки расположены вдоль железных и шоссейных дорог и состоят из нескольких рядов деревьев. Кроме сосны, в состав линейных посадок часто входят ель, береза, клен и ивы.

Участок поймы левобережья р. Томи, расположенный напротив Томска, в 70-е годы XX века был покрыт ивово-черемуховыми зарослями, которые занимали прирусловой вал реки, берега стариц и озер. Древесно-кустарниковая растительность находилась и в пониженных участках поймы, неудобных для сельскохозяйственного освоения. Впоследствии почти вся исходная растительность, кроме искусственных посадок сосны, была сведена, а освободившиеся площади заняты под овощные культуры.

Окрестности поселка Киреевск. Вблизи поселка, расположенного в 60 км от Томска в западном направлении, находился второй контрольный участок. Насаждения там представляют собой сочетание сосновых, сосново-березово-осиновых, березово-осиновых лесов и зрелых березняков. В пределах контрольного участка на долю сосняков приходится 33 %, смешанного леса 13 %, мелколистного леса 54 %. В сосновых, смешанных и березово-осиновых насаждениях второй ярус состоит из редких рябин и кустов волчьего лыка *Daphne mezereum*, в березовых – из редкого подроста березы и сосны. Окраины лесного массива граничат с сенокосными лугами. В зоне контакта леса и лугов находились скворечники, а синичники располагались вдоль лесных дорог и просек.

4 ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ

4.1 Общие положения

Анализ экологических особенностей птиц предполагает изучение экологической ниши и включает многомерное описание всей совокупности условий среды и образа жизни данного вида (Левонтин, 1981). К числу важнейших параметров, характеризующих экологическую нишу, можно отнести пространственное распределение, особенности устройства гнезда и состав пищи. При изучении сообществ птиц установлено, что их видовое разнообразие зависит не столько от видового состава и разнообразия растительности, сколько от сложности и особенностей ее архитектоники (MacArthur et al., 1966). Такие условия – топоархитектура, которая представляет совокупность, свойства, взаиморасположение предметов и элементов местности, соответствующих адаптациям вида. К этим факторам у птиц существует морфологическое и поведенческое приспособление, повышающее эффективность своей защиты и гнезд от неблагоприятных воздействий (Юдкин, 2000).

В настоящее время в орнитологических исследованиях получил широкое распространение целостный подход к изучению структуры экологической ниши, свойства которой обусловлены выполняемой функцией вида в экосистеме и выражаются в кормовом поведении птиц (Хлебосолов, 1996). Кормовое поведение рассматривается в качестве системного признака, который целостно характеризует специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 2005). Ниже мы приводим описание экологических характеристик модельных видов птиц, представляющих разные группы по типу устройства гнезда. Для каждого из модельных видов на основе анализа литературных данных дается описание гнездовых станций, кормового поведения и состава пищи птенцов.

4.2 Открыто гнездящиеся виды

Сорока. Гнездовые станции данного вида представлены ландшафтом, где сравнительно обширные открытые участки чередуются с группами деревьев или высоких кустарников (Владышевский, 1975; Юдкин, 2002). Среди сплошных массивов леса для сороки пригодны лишь участки, расположенные в непосредственной близости от открытых пространств (Юдкин, 2002). По мнению Д.В. Владышевского (1975), сорока является типично лесостепным видом и поэтому разреживание монотонных массивов леса, сельскохозяйственное освоение территории, создание посадок аллеяного типа улучшают экологическую обстановку для вида. На территории Западно-Сибирской равнины максимальная плотность населения сороки наблюдается в лесостепной зоне, причем прослеживается явное тяготение вида к населенным пунктам (Блинов, 1998).

Сорока устраивает гнезда на деревьях и кустарниках различных пород, а также на сооружениях человека (Константинов и др., 2004). Описаны случаи нетипичного расположения гнезд сороки в населенных пунктах и использования для постройки гнезда материалов антропогенного происхождения (Березовников и др., 1991; Weisenherz et al., 1994). Мы находили жилые гнезда сороки на опорах ЛЭП и даже на стреле работающего подъемного крана. Также неоднократно отмечали использование птицами проволоки и лески в качестве строительного материала.

Сорока наиболее эффективно добывает корм, передвигаясь по твердым горизонтальным поверхностям (Юдкин, 2002). В поисках пищи сорока регулярно осматривает ветки деревьев и кустарников (Блинов, 1998). Птенцов в основном выкармливает жуками и личинками насекомых (Сметана, 1978; Martinez et al., 1992; Блинов, 1998). В городе в питании птенцов сороки большое значение имеют кухонные отбросы (Куранов, 2004).

Садовая камышевка. Среди других видов рода *Acrocephalus* садовая камышевка в известной степени представляет собой уклоняющийся биологический тип, более всего соответствующий

представлениям о лесных птицах, связанных с высокоствольной древесной растительностью (Иваницкий, Кесева, 1996). Владышевский Д.В. (1975) также относит садовую камышевку к лесным видам, использующим для гнездования травянисто-кустарниковый ярус. В глубине лесного массива садовая камышевка предпочитает поляны и редины. Если же территория обитания вида располагается на опушке, то обязательно включает участок леса (Преображенская, 1998). В лесостепной зоне садовая камышевка обнаруживает явное тяготение к колочным лесам, что подчеркивает ее принадлежность к лесным видам (Тотунов, 1981; Симкин, 1990). В период размножения садовая камышевка заселяет участки, занятые густыми зарослями невысоких кустарников, или высокотравья с редко стоящими более высокими кустами и деревьями. При этом ей необходимо значительное количество тонких ветвей или жестких травянистых растений, ориентированных вертикально, которые используются птицами для прикрепления гнезда и поиска пищи (Преображенская, 1998; Юдкин, 2002). Все виды камышевок приспособлены к лазанью по стеблям крупных травянистых растений и вертикальным ветвям густого кустарника. Но, в отличие от других видов рода *Acrocephalus*, основная часть кормовой активности садовой камышевки приходится не на заросли травянистых растений, а на концевые ветви кустарников и деревьев, расположенных в основном в нижнем пологе леса. Большая часть жертв добывается дотягиванием и короткими бросками, этим садовая камышевка очень похожа на серую *Sylvia communis* и садовую славку *S. borin* (Преображенская, 1998).

Садовая камышевка выкармливает птенцов в основном имагинальными формами насекомых, причем явное предпочтение отдается двукрылым и равнокрылым (Прокофьева, 2004). Значительную роль двукрылых в выкармливании птенцов у садовой камышевки в юго-восточной части Западной Сибири отмечает Н.Н. Кудашева (1989а). Известно, что в поисках корма садовые камышевки обычно осматривают участок вблизи гнезда (Мальчевский, Пукинский, 1983), причем самки летают за кормом на меньшее расстояние, чем самцы (Москвитин, Ананина, 1990).

Значительные различия в гнездовой биологии двух описанных видов позволяют использовать их для тестирования разных биогоризонтов урбоценоза. Сорока использует древесно-кустарниковую растительность и ее аналоги только для размещения гнезда, а поиск корма осуществляет, как правило, вне лесного массива. У садовой камышевки наблюдается совпадение гнездовой и кормовой стадий, а корм птицы собирают недалеко от гнезда. Для сороки характерен наземный способ сбора корма. Для ее вида охота наиболее успешна в участках с невысоким травянистым покровом. Следует также отметить склонность сороки в течение круглого года использовать пищу антропогенного происхождения. Для облигатного насекомо-яда садовой камышевки типичным является поиск пищи в нижнем ярусе леса на ветвях деревьев и кустарников, а также в травянистой растительности.

4.3 Укрыто гнездящиеся виды

Обыкновенный скворец. Данный вид предпочитает открытые ландшафты и является характерным обитателем лесостепи или внешне сходных с лесостепью местообитаний (Владышевский, 1975). В гнездовое время скворец обитает на территориях, где открытые участки соседствуют с группами высоких деревьев, перелесками, опушками леса и антропогенными сооружениями (Юдкин, 2002). Почти все виды хозяйственной деятельности благоприятствуют этим птицам. Положительным фактором для скворца является регрессия травостоев и появление антропогенных кормов (Владышевский, 1975). Гнезда он устраивает в различных нишах (дупла, глубокие трещины, пустоты и т. д.), а иногда в брошенных гнездах врановых (Пирогов, 1992). Охотно использует для размножения искусственные гнездовья. Необходимым условием для обитания вида является наличие значительной площади поверхности почвы, свободной от густой растительности. При кормлении скворец наиболее эффективно передвигается по горизонтальной поверхности плотного грунта (Юдкин, 2002). Животную пищу отыскивает на поверхности земли и в верхних слоях почвы. Птенцов выкармливает в основном имагинальными формами насекомых,

чаще жуков, и личинками чешуекрылых. Дальность полетов за кормом может достигать нескольких сотен метров (Доржиев, 1984; Прокофьева, 1985).

Обыкновенная горихвостка. В гнездовой сезон данный вид тяготеет к низкопродуктивным лесным массивам с разреженным зрелым древостоем, когда кроны большинства соседних деревьев не соприкасаются (Бурский, 1987; Юдкин, 2002). Это объясняет увеличение плотности гнездования горихвостки в изреженных лесах вблизи промышленных источников загрязнения воздуха (Moskel, 1992; Бельский и др., 2002), деградирующих городских сосняках (Морозова, 1986) и в мертвых древостоях, пострадавших от пожара (Бурский, 1987). Гнезда она устраивает в дуплах и различных нишах естественного и антропогенного происхождения, иногда в укрытиях на земле (Мальчевский, Пукинский, 1983; Миловидов, 1989). Отмечено гнездование вида в вертикальных металлических трубах (Lesinski, 2000).

Для охоты горихвостке требуется разреженная древесная растительность со слабо развитым подлеском и открытой почвой, обеспечивающими хороший обзор. Охотится в основном путем преследования подвижных беспозвоночных в нижних частях крон деревьев и в подкроновом пространстве леса (Бурский, 1987; Преображенская, 1998; Шемякина, 2002), приемы кормового поведения в антропогенном ландшафте не меняются (Шемякина, 2002). В сухих сосновых лесах с покровом из мха и невысокой травы значительно (43 % в естественных и 74 % в антропогенных местообитаниях) возрастает доля кормовых объектов, пойманных на земле и в траве (Шемякина, 2002). Частое использование горихвосткой поверхности земли, травы и кустарничков для поиска корма отмечено и другими авторами (Бурский, 1987; Pulliainen et al., 1994). Весной при холодной погоде горихвостки чаще ловят беспозвоночных, находящихся на ветках, стволах и в хвое. Летом же птицы много охотятся на летающих насекомых, совершая броски на 4–5 м (Владышевский, 1980). Основу рациона птенцов обыкновенной горихвостки составляют личинки чешуекрылых, пилильщиков и паукообразные (Доржиев, 1981; Рысьева, 1983; Никитина, 1988). Корм для птенцов собирают в пределах гнездового участка. Большинство

пищевых объектов представляют легкодоступные обитатели открытых участков (Никитина, 1988).

Большая синица. В период размножения обитает на участках с рослым древостоем, граничащих с открытыми пространствами любой площади, даже очень маленькими прогалинами среди деревьев. Предпочтение отдается насаждениям с заметным участием перестойных и отмирающих деревьев (Юдкин, 2002). В целом по ареалу большая синица тяготеет к участкам старых разреженных лиственных лесов с густым и высоким подлеском (Шемякина и др., 2007). Гнезда устраивает в дуплах и различных нишах естественного и антропогенного происхождения. Кормиться большие синицы предпочитают в нижних и средних частях крон, а также в подлеске. С листьев деревьев и подроста склевывают около половины добычи, остальной корм в пределах древесного яруса добывают с ветвей и ствола (Преображенская, 1998; Шемякина и др., 2007). С поверхности земли и травы, по оценкам разных авторов, собирают пищу в 3–15 % случаев (Елаев, 1997; Марочкина, Чельцов, 2004; Шемякина и др., 2007). В период выкармливания птенцов птицы добывают беспозвоночных в основном путем пастьбы (54 %) и коротких бросков (33 %), а такой специальный «синичий» прием, как подвешивание, используют редко (Преображенская, 1998). На «собрание» как основной способ охоты большой синицы в гнездовой период указывают Е.А. Марочкина и Н.А. Чельцов (2004). Вероятно, для выкармливания птенцов синицы чаще собирают мягких и крупных беспозвоночных – гусениц, личинок пилильчиков (Преображенская, 1998). Преобладание в рационе птенцов большой синицы гусениц чешуекрылых характерно для разных точек ареала вида (Елаев, 1997; Марочкина, Чельцов, 2004). Корм для птенцов собирают в пределах гнездового участка.

Мухоловка-пеструшка. В сезон размножения предпочитает участки старого рослого древостоя с хорошо развитыми кронами деревьев, где вид приурочен к опушкам, полянам и даже небольшим по ширине дорогам и просекам (Юдкин, 2002). Птицы избегают участков, расположенных на границе между массивом леса и обширными открытыми пространствами, так как это значительно сокращает площадь сбора корма (Nuhta et al., 1999). Излюбленными

местообитаниями вида служат участки леса со средней сомкнутостью крон древесного яруса и развитым, но негустым подростом и подлеском (Марочкина и др., 2006). Гнезда пеструшка устраивает в дуплах дятлов, синиц, морозобойных трещинах стволов и полостях, образовавшихся на местах выпадения сучков. Охотно заселяет искусственные гнездовья (Мальчевский, Пукинский, 1983).

Кормовая активность вида приурочена чаще всего к пространству под кронами (подрост и подлесок), к средним и нижним частям крон (Преображенская, 1998; Марочкина и др., 2006). Мухоловка-пеструшка обычно охотится бросками на субстрат (более 75 % попыток). В воздухе ловят добычу лишь в 11 % случаев, а 10 % корма собирают (Преображенская, 1998). Преобладание бросков на субстрат над другими способами добычи корма у вида также отмечают Е.А. Марочкина с соавторами (2006). Набор поверхностей, с которых птицы берут корм, весьма разнообразен: стволы, ветви, напочвенная растительность и земля. Ни одной микростанции не отдают явного предпочтения (Преображенская, 1998). Около 40 % приносимых птенцам кормовых объектов в среднем по разным типам местообитаний составляют хорошо летающие насекомые: бабочки, двукрылые, перепончатокрылые, которых птицы чаще ловят не в воздухе, а бросками. Примерно столько же приходится в сумме на гусениц, личинок пилильщиков и пауков (Преображенская, 1998). По данным С.Н. Баккала (1997), более 60 % кормовых объектов относится к нелетающим формам, что подчеркивает относительное избегание активно перемещающихся насекомых мухоловкой-пеструшкой при выкармливании птенцов.

Скворец, горихвостка, большая синица и мухоловка-пеструшка относятся к экологической группе укрытогнезdnиков, но отличаются друг от друга рядом черт биологии. Для скворца деревья необходимы только для устройства гнезда, а поиск корма может осуществляться на значительном удалении от него. Другие два вида связаны с лесом как с гнездовой и кормовой станциями. Для размножения скворцу достаточно небольших групп или отдельно стоящих дуплистых деревьев, находящихся вблизи открытого пространства. Остальные виды в сезон размножения приурочены к лесным массивам, изреженным в большей (горихвостка) или меньшей

(большая синица, мухоловка-пеструшка) степени. Следует отметить более широкий набор мест для устройства гнезд у скворца, горихвостки и большой синицы по сравнению с мухоловкой-пеструшкой. Это позволяет первым трем видам использовать для размещения гнезд аналоги естественных укрытий в строениях и иных сооружениях человека.

По способу сбора корма изученные виды делятся на две группы. К первой группе (наземный способ) относится скворец, ко второй (кроны деревьев, подрост, подлесок, кустарники, трава и поверхность земли) – горихвостка, большая синица и мухоловка-пеструшка. Несмотря на значительное перекрытие пространственных ниш у последних трех видов, следует отметить определенные различия между ними. Большая синица и мухоловка-пеструшка предпочитают местообитания с развитым древесным подростом и подлеском. Горихвостке для охоты требуется разреженная древесная растительность с хорошим обзором. Горихвостка и мухоловка-пеструшка обычно подкарауливают добычу на различных поверхностях и делают броски на субстрат. При этом горихвостка чаще мухоловки-пеструшки ловит добычу в воздухе и на земле.

Значительны различия между видами по длине поисковых перемещений. У мухоловки-пеструшки они составляют в среднем 1,7 м (Марочкина и др., 2006), у горихвостки – 3,0 м (Шемякина, 2002). Большая синица добывает беспозвоночных в основном путем пастьбы и коротких бросков длиной 0,3–0,5 м (Марочкина, Чельцов, 2004).

Таким образом, следует отметить существование механизмов экологической сегрегации у горихвостки, большой синицы и мухоловки-пеструшки, которые могут иметь значение при освоении видами городской среды.

С учетом особенностей кормодобывания в гнездовой период изученные виды птиц могут быть разбиты на две группы – виды открытых пространств и лесные виды. Первую группу образуют сойка и скворец. Ко второй группе относятся обыкновенная горихвостка, большая синица, мухоловка-пеструшка и садовая камышевка. Для представителей первой группы характерен наземный способ сбора корма. Необходимым условием успешной охоты для

них является наличие обширных и свободных от древесно-кустарниковой растительности участков земли с невысоким или отсутствующим травяным покровом. Представители второй группы отыскивают корм в лесном массиве (обыкновенная горихвостка, большая синица, мухоловка-пеструшка) и травянисто-кустарниковом ярусе на полянах и опушках (садовая камышевка). Важно отметить стремление горихвостки к разреженному древостою со слабо развитым подростом, тогда как большая синица и мухоловка-пеструшка предпочитают более плотный древостой с развитым подростом и подлеском. В свою очередь кормовая активность садовой камышевки в значительной степени приурочена к нижнему лесному ярусу, что обуславливает тяготение вида к краевым участкам леса.

Таким образом, изученные модельные виды птиц различаются по предпочитаемым стадиям сбора корма и приемам охоты, что позволяет оценить качество трофического компонента городской среды различных биогоризонтов в период размножения птиц.

5 РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ В УРБАНИЗИРОВАННОМ ЛАНДШАФТЕ

5.1 Классификация модельных видов

Изученные виды птиц являются обычными представителями орнитофауны Томска и его окрестностей и входят в группу многочисленных гнездящихся видов (Миловидов, Нехорошев, 2007). В урбанизированном ландшафте исследованные виды испытывают как отрицательное, так и положительное влияние факторов городской среды. К отрицательному воздействию относится повышенный уровень загрязнения почвы, воды и воздуха, фактор беспокойства, к положительному – более благоприятный мезоклимат, снижение численности специализированных хищников и дополнительная пища для некоторых видов.

По степени связи с территорией размножения изученные виды представлены оседло-кочующими (сорока, большая синица) и перелетными (скворец, горихвостка, мухоловка-пеструшка и садовая камышевка). Соответственно первая группа испытывает антропогенное воздействие в течение круглого года, вторая контактирует с урбанизированным ландшафтом только в весенне-летний период.

По способу размещения гнезд модельные виды относятся к двум группам. В первую группу входят открыто гнездящиеся виды. В свою очередь группа по предпочитаемому ярусу делится на кронников, устраивающих гнезда в кронах деревьев (сорока) и размножающихся в травянисто-кустарниковом ярусе (садовая камышевка). Во вторую группу входят птицы-укрытогнездники, которые размещают гнезда в дуплах и различных нишах (скворец, горихвостка и мухоловка-пеструшка). Сравнительный анализ репродуктивных показателей указанных экологических групп птиц позволяет дифференцированно оценить успех воспроизводства в условиях урбанизированного ландшафта и учесть влияние различных, в том числе негативных, последствий деятельности человека.

Дополнительным преимуществом использования для специальных исследований птиц-укрытогнезdnиков является возможность их привлечения на опытные и контрольные территории с помощью искусственных гнездовий и организации полевого эксперимента.

По срокам начала размножения изученные виды образуют ряд: сорока – скворец – большая синица – горихвостка – мухоловка-пеструшка – садовая камышевка. Отмеченные различия позволяют учитывать сезонную динамику воздействия на птиц комплекса антропогенных и естественных факторов.

По типу питания в период выкармливания птенцов выделяются две основных группы. Первая группа представлена видами со смешанным питанием (сорока, скворец). Указанная особенность предполагает использование этими видами кормов антропогенного происхождения, что может влиять на некоторые репродуктивные показатели. Во вторую группу входят птицы, использующие для выкармливания птенцов исключительно беспозвоночных, – это большая синица, горихвостка, мухоловка-пеструшка и садовая камышевка.

По ярусам сбора корма модельные виды представлены тремя основными группами: наземниками (сорока, скворец), отыскивающими корм в нижнем ярусе леса на ветвях деревьев и кустарников; в травянистой растительности (садовая камышевка); многоярусниками – большая синица, горихвостка и мухоловка-пеструшка. У разных видов птиц, относящихся к одной ярусной группе, существует определенная избирательность при сборе корма – пищевые объекты и более тонкая ярусная специализация. Указанное обстоятельство позволяет сравнить репродуктивные показатели в условиях урбанизированного ландшафта не только у разных ярусных групп видов, но также у представителей, относящихся к одной группе.

Изученные модельные виды птиц представляют типичные для района исследования экологические группы по степени связи с территорией, способу размещения гнезд, срокам размещения, типу питания в период выкармливания птенцов и предпочитаемому ярусу сбора корма. Это позволяет оценить качество среды, определяемое

совокупным воздействием антропогенных и естественных факторов, в пределах соответствующих биогоризонтов урбанизированного ландшафта.

5.2 Сорока

Пространственная структура размещения гнезд и плотность гнездования. Пространственное распределение гнезд сороки в обеих зонах характеризуется сильной неравномерностью. В условиях города мозаичный характер распределения крупных парков с вкрапленными между ними небольшими озелененными участками обуславливает чередование групп гнезд с одиночными или поселениями, состоящими из 2–3 пар. В пригородной зоне, независимо от типа местообитаний, птицы в сезон размножения обнаруживают явное тяготение к поселкам и интенсивно используемым дорогам.

Более половины городской популяции сороки (около 60 %) гнездились в островных местообитаниях (парки и городские сады). Среди точечных местообитаний явное предпочтение отдавалось насаждениям на территориях предприятий и учреждений, а также скверам. Внутриквартальные посадки заселялись сороками очень плохо. В линейных насаждениях естественного (прирусовая растительность малой реки) и искусственного (улицы и бульвары) происхождения гнездилась меньшая часть городской популяции (таблица 1).

Таблица 1 – Распределение гнезд сороки в различных городских местообитаниях (средние многолетние значения за 1977–1982 гг., абс./%)

| Точечные | | Островные | Линейные | |
|-----------|--------------------------|-----------|-----------|------------------------------------|
| всего | в т.ч. в жилой застройке | | всего | в т.ч. в искусственных насаждениях |
| <u>20</u> | <u>3</u> | <u>45</u> | <u>13</u> | <u>7</u> |
| 26 | 4 | 58 | 16 | 8 |

Средняя за 1977–1982 гг. плотность гнездования сороки в городских парках составила 2,6 гн./10 га, в пригородной зоне – 1,2 гн./10 га. Среднее минимальное расстояние между гнездами вида в парках города было примерно в 2 раза меньше, чем в контрольной зоне – 98 м и 210 м соответственно.

В городской зоне ведущими факторами, определяющими пространственную структуру размещения гнезд, являются площадь и конфигурация участков, пригодных для их устройства, а также фактор беспокойства. Как отмечено выше, более половины городской популяции сороки в сезон размножения привязано к местообитаниям с большой площадью: паркам и городским садам. Сороки также хорошо заселяют насаждения на территориях предприятий и учреждений. Это объясняется сочетанием здесь благоприятных трофических условий, подходящих деревьев для устройства гнезд, а также относительно низким уровнем фактора беспокойства в период их постройки. Менее охотно сороки занимают посадки во дворах домов и вдоль улиц, что связано с постоянным присутствием здесь большого количества людей. Кроме того, на участках вдоль дорог птицы, по-видимому, не могут находить достаточное количество корма. В городах Урала максимальная плотность гнездования сороки также отмечена в парках (Ляхов, Галишева, 2012; Коровин, Дельмухамедова, 2017).

В пригородной зоне сороки в сезон размножения обнаруживают явное тяготение к окрестностям поселков и интенсивно используемым дорогам. Это объясняется тем, что в период постройки гнезд снеговой покров еще высок и птицы могут находить достаточное количество пищи лишь в населенных пунктах и у дорог. Фактор беспокойства не является главным при формировании пространственной структуры гнездовых поселений в пригородной зоне. Его воздействие сказывается в основном в ближнем пригороде, причем локально, а также в непосредственной близости от поселков.

Концентрация гнезд сороки у поселков в таежной и лесостепной зонах Сибири отмечена в ряде источников (Реймерс, 1966; Липин и др., 1969; Блинов, 1982; Блинов, 1998). По сведениям

С.П. Пасхального (1984), в лесотундре Западной Сибири (окрестности г. Лабытнанги) сороки далее 1,5 км от города не гнездились. Также имеются сведения, что вне периода размножения в южных частях ареала вида, где снежный покров неустойчив или невысок, обильные снегопады вынуждают сорок в поисках пищи приближаться к населенным пунктам (Мустафаев, 1972; Абдусаламов, 1973; Торопова, 1981). Таким образом, обеспеченность пищей в ранневесенний период, когда начинается постройка гнезд, лимитирует расселение сорок в пригородной зоне и обуславливает концентрацию гнезд в относительно узкой полосе вокруг поселков и вдоль дорог.

Плотность гнездования сороки в городе существенно выше по сравнению с контрольной территорией. Увеличение плотности гнездования сороки на урбанизированных территориях отмечено и в других частях ареала вида (Gorski, 1997; Luniak et al., 1997; Нумеров и др., 2013; Лупинос, 2015). На наш взгляд, это также объясняется лучшей обеспеченностью пищей в городе в начальной стадии сезона размножения. В литературе имеются данные о повышении плотности гнездования сороки вблизи пунктов искусственной подкормки и рыбопроизводных ферм (Knight, 1988; Stone, Trost, 1991). Зимние наблюдения в Томске и Северске показали, что даже в самые сильные морозы сороки не оставляют гнездовые участки либо небольшими группами держатся вблизи них в местах концентрации пищевых отбросов и у незамерзающих водоемов. Большинство птиц в пригородной зоне в зимнее время прерывают связь с гнездовыми участками и, образуя скопления, кормятся в сельских населенных пунктах, в городе или на свалках за его чертой. Учет численности вороновых в снежный период в Новосибирской области показал, что до 80–90 % зимующих птиц концентрируется у больших дорог и поселений людей (Блинов, 1977). Так, на фермах одного из зверосовхозов в зимнее время насчитывали свыше 2 тысяч сорок (Блинов, 1998). По нашим наблюдениям, на мясокомбинате г. Томска зимой ежегодно кормилось около 1000 сорок. С помощью цветного мечения сорок, проведенного в феврале-марте на мясокомбинате, удалось выяснить, что места их гнездования могут отстоять от зимовочной территории на расстоянии 10–15 км

(Куранов, 1979). Непосредственной причиной, вынуждающей птиц покидать гнездовые участки, является снежный покров, который, достигнув высоты 10–15 см, серьезно затрудняет поиски корма.

Сроки размножения. Сроки начала откладки яиц у сороки в городской зоне смещены на относительно ранние сроки на 5 дней. Средняя дата начала наиболее ранней кладки в городе опережает аналогичный показатель на контрольной территории на 3 дня (таблица 2). Период начала откладки яиц, рассчитанный по стандартному отклонению, у городской популяции сороки более растянут. Это связано с тем, что около 70 % пар в городе приступают к откладке яиц в среднем в течение 16 дней, тогда как в естественных условиях этот срок составляет 12 дней. Таким образом, удлинение периода начала откладки яиц у сороки в городе связано с более ранним началом гнездования, а также меньшей степенью синхронизации дат начала откладки яиц около их среднего значения.

Таблица 2 – Сроки размножения сороки в разных зонах (средние значения за 1977–1980 гг.)

| Зона | <i>n</i> | Медианная дата начала откладки яиц | Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы) | Продолжительность периода начала откладки яиц, дней |
|-----------|----------|------------------------------------|---|---|
| Город | 197 | 16 апреля | <u>3 апреля</u> 27 марта–6 апреля | 7,7±0,4 |
| Конт роль | 189 | 21 апреля | <u>6 апреля</u> 4 апреля–9 апреля | 6,2±0,3 |

В литературных источниках имеются сведения о том, что в условиях города сорока раньше приступает к размножению (Kleinotowski, 1974; Шарипов, 1980; Блинов, 1981; Antonov, Atanasova, 2003; Брезгунова, 2008; Нумеров и др., 2013). Основной причиной, обуславливающей смещение сезона размножения в городе на относительно ранние сроки, по нашему мнению, является лучшая обеспеченность сорок пищей в зимний и ранневесенний периоды. Имеются экспериментальные данные о том, что дополнительная подкормка стимулирует более раннее гнездование у сороки

(Hogstedt, 1981; Hochachka, Voag, 1987; Dhindsa, Voag, 1990) и черной вороны (Yom-Tov, 1974). Сдвиг начала размножения у сорок в городе на относительно ранние сроки связан с более благоприятным мезоклиматом урбанизированной зоны (Климат Томска, 1982). При этом средние сроки начала самых поздних кладок без учета повторных гнезд в обеих зонах полностью совпадают. В городе раньше появляются проталины, которые служат дополнительным местом получения корма и используются птицами для сбора гнездового материала. Кроме того, более благоприятные температурные условия в городе, по-видимому, снижают затраты энергии у птиц, что сокращает время на кормодобывание.

Таким образом, наличие достаточного количества пищи на гнездовых участках или вблизи них, а также положительное влияние мезоклимата позволяет городским птицам раньше контрольной группировки сорок приступить к размножению.

Высота размещения гнезд. Средняя высота расположения гнезд сороки в городской зоне статистически значимо больше, чем в контроле – $9,8 \pm 0,4$ м и $6,7 \pm 0,3$ м соответственно ($p < 0,001$). В городе на высоте до 5,0 м устраивается относительно меньшее, а на высоте более 10,0 м – относительно большее количество гнезд, чем в пригороде. Интервал высот от 5,1 до 10,0 м в обеих зонах используется почти одинаково часто (таблица 3).

Таблица 3 – Распределение гнезд сороки по высоте размещения, абс./%

| Зона | n | Интервал высот, м | | |
|----------|-----|-------------------|--------------------|-------------------|
| | | 0,0–5,0 | 5,1–10,0 | 10,1 и более |
| Город | 239 | $\frac{40}{16,7}$ | $\frac{112}{46,9}$ | $\frac{87}{36,4}$ |
| Контроль | 202 | $\frac{86}{42,6}$ | $\frac{86}{42,6}$ | $\frac{30}{14,8}$ |

Рядом авторов отмечено, что в городах у сороки наблюдается отчетливая тенденция к более высокому размещению гнезд (Константинов, 1970; Kleinotowski, 1974; Родимцев и др., 1983; Gorska, Gorski, 1997; Кривошеев, 2006; Нумеров и др., 2013; Лупинос и др.,

2015). Стремление сороки размещать гнезда в городе на большей высоте по сравнению с его окрестностями, безусловно, адаптивно, так как повышает успешность размножения урбанизированной популяции в условиях густонаселенной местности. Данное явление связано с двумя причинами: особенностью ярусной структуры ряда городских озелененных участков и фактором беспокойства. Характерной чертой некоторых городских местообитаний сороки является слабое развитие или полное отсутствие древесного подроста и крупных кустарников. Поэтому птицы, чьи индивидуальные участки находятся в таких условиях, по существу лишены возможности выбора и постоянно устраивают гнезда на большой высоте. Подобная ситуация наблюдается и на некоторых участках пригородной зоны, например в парковых березняках. Однако более важной причиной, обуславливающей увеличение высоты расположения гнезд в городе, служит фактор беспокойства. Данное положение иллюстрируется тем, что в малопосещаемых участках города с хорошо развитым вторым ярусом насаждений при постройке гнезд сороки часто помещают гнезда на небольшой высоте (до 5 м). А на территориях со сходным соотношением древесного и кустарникового ярусов, но с интенсивной посещаемостью, в количественном отношении резко преобладают высокорасположенные гнезда.

Индивидуальные участки у сороки сохраняются из года в год, что подтверждено наблюдениями за мечеными птицами (Vahrmann, 1964; Baeyens, 1981; Eden, 1989). Такой консерватизм птиц позволяет предположить, что после гибели гнезда сороки с большой вероятностью останутся на своем участке. Замечено, что птицы, гнезда которых были разорены человеком или брошены после осмотра, при возможности выбора яруса растительности не проявляют тенденции к помещению нового гнезда на большей высоте. Сороки чаще бросают гнезда в тех местах города, где посещаемость в период их постройки невысока, но возрастает в период откладки и насиживания яиц. На основании этих наблюдений можно сделать вывод, что птицы ориентируются на фактор беспокойства только в текущий отрезок времени и не могут соотнести свое поведение с его интенсивностью в прошлом и будущем. Следовательно, поддержание устойчивого стремления к высокому расположению

гнезд возможно только в местообитаниях с постоянно высоким уровнем фактора беспокойства.

В этой связи особого внимания заслуживают случаи устройства сороками гнезд на небольшой высоте в участках города с постоянно большой посещаемостью. Данное обстоятельство демонстрирует способности птиц по-разному реагировать на фактор беспокойства и предположить возможность отбора на устойчивость к эмоциональным стрессовым воздействиям в условиях города. В отношении черного дрозда имеются данные, что меньшая пугливость «городских» птиц по сравнению с «лесными» является врожденной (Graczyk, 1963).

Определенную роль в преодолении отрицательных последствий фактора беспокойства может играть привыкание птиц, но его возможности нельзя переоценивать. Сороки, обитающие в городе, не теряют осторожность, а лишь становятся более терпимыми к человеку вследствие постоянных с ним контактов.

Наблюдения, проведенные в 2005 г. в Томске, выявили определенные изменения высоты расположения гнезд по сравнению с 1977–1982 гг. (Куранов, 2005). На фоне существенного роста численности городской популяции сороки наблюдалось интенсивное освоение насаждений улиц и жилой застройки. При этом увеличилось число и доля высокорасположенных гнезд (более 10 м). Абсолютное количество гнезд, устроенных на небольшой высоте (до 5 м), не имело тенденции к росту, а их доля соответственно сократилась. Вероятно, основным способом преодоления отрицательных последствий фактора беспокойства в районах жилой застройки и на улицах по-прежнему является размещение гнезд на большой высоте.

Размер кладки и объём яиц. Средний размер кладки у сороки в городской зоне достоверно больше, чем в контрольной (таблица 4) ($p < 0,01$). В городе модальной является кладка из 8 яиц, в пригородной зоне – из семи. Доля крупных кладок, состоящих из 8–9 яиц, у птиц в городе в 2 раза больше. Единственная кладка из 10 яиц была обнаружена в городе. Коэффициент вариации размера кладки в городе и контроле не отличается.

Объём яиц у сороки в городской зоне составил $10451 \pm 63 \text{ мм}^3$ ($CV = 8,7 \pm 0,4 \%$, $n = 265$), в контроле – $10284 \pm 41 \text{ мм}^3$ ($CV = 8,6 \pm 0,4 \%$, $n = 476$); различия $p < 0,05$. Коэффициенты вариации CV объёма яиц в городе и контроле не отличаются.

В отличие от района наших исследований, в Харькове (Брезгунова, 2008) и Воронеже (Нумеров и др., 2013) объём яиц у сорок меньше, чем в загородных местообитаниях вида.

Таблица 4 – Соотношение гнезд с различным количеством яиц, абс./%, и средний размер кладки у сороки в разных зонах

| Зона | Количество яиц в полной кладке | | | | | | | | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
|---------------------------|--------------------------------|-----------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| Город ($n = 93$) | <u>1</u> 1,1 | <u>1</u> 1,1 | <u>9</u> 9,7 | <u>19</u> 18,3 | <u>26</u> 30,1 | <u>30</u> 32,2 | <u>6</u> 6,4 | <u>1</u> 1,1 | $7,04 \pm 0,13$ | $17,6 \pm 1,3$ |
| Контроль ($n = 225$) | <u>2</u> 0,9 | <u>7</u> 3,1 | <u>15</u> 6,7 | <u>62</u> 27,5 | <u>97</u> 43,1 | <u>38</u> 16,9 | <u>4</u> 1,8 | – | $6,67 \pm 0,07$ | $15,7 \pm 0,7$ |

В литературных источниках имеются данные об увеличении кладки у сороки в селитебном ландшафте (Хохлов и др., 1982; Лупинос, 2015). В то же время у харьковской (Брезгунова, 2008) и воронежской (Нумеров и др., 2013) группировок сороки величина кладки статистически значимо не отличается от таковой у загородных птиц. Доля небольших и крупных кладок у вида в Воронеже оказалась выше, чем у птиц естественных местообитаний.

Отмеченное нами увеличение размера кладки сороки в Томске, вероятней всего, объясняется лучшей обеспеченностью птиц пищей в зимний и ранневесенний периоды. Влияние дополнительной подкормки на увеличение плодовитости у сорок установил Г. Хогстедт (Hogstedt, 1981). Повышение величины кладки у серой вороны в урбанизированном ландшафте отмечали В.М. Константинов (1969) и А.С. Родимцев (1996), объясняя это обилием пищи антропогенного происхождения. Уровень резервных белков, накопленных организмом самки к моменту продуцирования яиц, служит непосредственным фактором, влияющим на размер кладки (Jones, Ward, 1976). Запасы белков в свою очередь определяются пищевыми ресурсами в предгнездовой период (Earle, 1981). По данным

П. Спенсера (Spenser, 1971), в зимнее время у черных дроздов, живущих в городах и пригородных территориях Англии, масса тела возрастает на 50 %, тогда как у птиц в сельской местности она падает на 20 %. Это явление автор объясняет лучшей кормовой базой и благоприятным мезоклиматом урбанизированной зоны. По-видимому, сороки, обитающие в городе, благодаря лучшей обеспеченности пищей и положительному влиянию мезоклимата (прямого и косвенному) более полно реализуют свои потенциальные возможности, в результате чего часть особей продуцирует увеличенные кладки.

Успешность и продуктивность размножения. Доля успешных гнезд у сороки в городе на 10 % меньше по сравнению с пригородной группировкой ($t = 1,78, p < 0,1$) (таблица 5). Основной причиной, снижающей успех размножения в участках сравнения, является хищничество, однако влияние данного фактора сильнее проявляется в городе. У вида в городе также повышена доля брошенных гнезд. В каждой из зон отмечено по одному случаю эмбриональной гибели всех яиц в кладке. Обрушение гнезд из-за сильного ветра наблюдалось только в городе.

Таблица 5 – Причины гибели гнезд сороки, абс./%

| Зона | n | Причины гибели гнезд | | | | Доля успешных гнезд, % |
|----------|-----|----------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------------|
| | | Хищник | Брошено | Эмбрион. гибель | Упало | |
| Город | 141 | $\frac{42}{29,8}$ | $\frac{8}{5,7}$ | $\frac{1}{0,7}$ | $\frac{2}{1,4}$ | 62,4 ± 4,1 |
| Контроль | 164 | $\frac{39}{23,8}$ | $\frac{7}{3,7}$ | $\frac{1}{0,6}$ | – | 72,0 ± 3,5 |

Успешность размножения сороки в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы в городе меньше по сравнению с контролем, что связано со значительными потерями в урбанизированном ландшафте на всех стадиях гнездового цикла (таблица 6).

Успешность насиживания у сороки в городе меньше по сравнению с загородной популяцией (см. таблицу 6). По всем причинам отхода яиц урбанизированная группировка вида превышает кон-

трольную популяцию. Особенно велики межпопуляционные различия по эмбриональной смертности, значение которой почти в 2 раза выше у птиц в урбанизированных местообитаниях (таблица 7).

Таблица 6 – Успешность размножения сороки, % (в скобках число обследованных гнезд)

| Зона | Отложено яиц | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Успех насиживания | Успех выкармливания | Успех размножения |
|----------------|--------------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| Город (69) | 425 | 268 | 107 | 63,1±2,3 | 39,9±3,0 | 25,2±2,1 |
| Контроль (109) | 676 | 488 | 253 | 72,1±1,7 | 51,8±2,3 | 37,4±1,9 |

Успешность выкармливания у сороки в городе также меньше по сравнению с контролем (см. таблицу 6). Выводки в городе почти в 2 раза чаще разоряют хищники. Здесь также выше уровень частичной птенцовой смертности. За городом, напротив, чаще наблюдается бросание выводков (см. таблицу 7).

Таблица 7 – Гибель яиц и птенцов у сороки, абс./%

| Зона | Причины гибели яиц | | | | Причины гибели птенцов | | |
|------------|--------------------|--------------------|------------------|-----------------|------------------------|----------------------|------------------|
| | Эмбрион. гибель | Хищник | Брошено | Обрушено | Хищник | Гибель части выводка | Брошено |
| Город | <u>49</u> 15,5 | <u>88</u> 20,7 | <u>18</u> 4,2 | <u>6</u> 1,4 | <u>34</u> 12,7 | <u>120</u> 52,4 | <u>5</u> 1,9 |
| Конт- роль | <u>44</u> 8,3 | <u>124</u> 18,3 | <u>20</u> 3,0 | – | <u>36</u> 7,4 | <u>170</u> 39,5 | <u>22</u> 4,5 |

В обеих зонах существует положительная связь между высотой расположения гнезд и репродуктивным успехом. Но если доля успешных гнезд, размещенных на высоте до 5,0 м, в городской зоне почти на 10 % меньше, чем в интервале 5,1–10,0 м, то в контроле эти различия составляют только 2 %. Данное обстоятельство указывает на положительный эффект высокого расположения гнезд в городе (таблица 8).

Таблица 8 – Доля успешных гнезд у сороки в разных зонах в зависимости от высоты их расположения, %

| Зона | n | Интервал высот, м | | |
|----------|-----|------------------------|----------|--------------|
| | | 0,0–5,0 | 5,1–10,0 | 10,1 и более |
| | | Доля успешных гнезд, % | | |
| Город | 142 | 48,0 | 56,9 | 67,3 |
| Контроль | 162 | 68,8 | 70,8 | 90,0 |

В городе наиболее частым является выводок, состоящий из двух слетков, в пригороде – из трех. Доля некрупных выводков (1–2 птенца) в городе в 1,7 раза больше по сравнению с контролем, а выводки из 5–6 птенцов встречаются в городе в 1,6 раза реже (таблица 9).

Таблица 9 – Соотношение гнезд с различным количеством птенцов в выводке у сороки, абс./% (в скобках число обследованных гнезд)

| Зона | Количество птенцов в выводке | | | | | |
|-------------------|------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Город (128) | <u>27</u> 21,1 | <u>46</u> 35,9 | <u>27</u> 21,1 | <u>20</u> 15,6 | <u>6</u> 4,7 | <u>2</u> 1,6 |
| Контроль (168) | <u>17</u> 10,1 | <u>38</u> 22,6 | <u>60</u> 35,7 | <u>36</u> 21,4 | <u>9</u> 5,4 | <u>8</u> 4,8 |

Количество вылетевших птенцов на попытку размножения и успешную попытку меньше в городской популяции, чем в контроле (таблица 10) ($p < 0,01$). Снижение продуктивности размножения урбанизированной популяции сороки связано с повышенными потерями яиц и птенцов от хищничества, бросания гнезд, эмбриональной и частичной птенцовой смертности. Успешность размножения сороки в уцелевших до вылета гнездах в городе меньше, чем в контроле – $35,9 \pm 1,9$ % и $45,4 \pm 1,4$ % соответственно ($p < 0,001$). Вариабельность размера выводка на попытку размножения и успешную попытку статистически значимо больше в урбанизированной популяции вида. Коэффициент вариации размера выводка на попытку

размножения и успешную попытку размножения достоверно больше в урбанизированной популяции сороки. Различия по первому показателю связаны с относительно большей долей пар с нулевым результатом размножения в городских местообитаниях, что сильно увеличивает дисперсию признака. Увеличение вариабельности количества птенцов на успешную попытку размножения в городе обусловлено повышенной частотой небольших выводков (1–2 птенца), что также положительно влияет на значение коэффициента вариации.

Таблица 10 – Продуктивность размножения и величина выводка у сороки

| Зона | Птенцов на попытку размножения | | | Птенцов на успешную попытку размножения | | |
|----------|--------------------------------|------------------------|-----------------|---|------------------------|-----------------|
| | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Город | 141 | 1,61 ± 0,13 | 97,6 ± 5,8 | 128 | 2,52 ± 0,11 | 48,0 ± 3,0 |
| Контроль | 163 | 2,13 ± 0,13 | 78,4 ± 4,3 | 168 | 3,04 ± 0,09 | 40,2 ± 2,2 |

Основными причинами, снижающими успех размножения сороки в участках сравнения, является хищничество, в том числе внутривидовое, бросание кладок и выводков, эмбриональная и частичная птенцовая смертность. Влияние указанных факторов сильнее проявляется в городе. Негативное влияние на успешность размножения сороки оказывает хищничество серой вороны – обычного гнездящегося вида Томска и его окрестностей. Следует ожидать, что в связи с повышенной плотностью гнездования сороки в городе вред, наносимый вороной, будет больше, чем в пригородной зоне. Блинов В.Н. (1981, 1998) отмечает, что в пойме р. Оби исчезновение птенцов у сороки происходило чаще из гнезд, находившихся вблизи индивидуальных участков серой вороны. По данным А.С. Родимцева (2004а), хищничество серой вороны в отношении сороки возрастает в периоды похолоданий и снегопадов из-за ухудшения доступности пищи. Отрицательное влияние ворон на успех размножения сороки показано в урбанизированном и сельскохозяйственном ландшафтах в других частях ареала вида (Амеличев,

1979; Vines, 1981; Roll, Bossema, 1982; Askokova N.I. et al., 2007; Vogrin, 1998; Лупинос, 2015).

В Нидерландах причины гибели кладок сороки изучали по отпечаткам на искусственных яйцах из пластилина (Baeyens, 1981). Выяснено, что яйца исчезали в основном по вине серых ворон (43 %) и сорок (24 %). На роль внутривидового хищничества в снижении успешности размножения у сороки указывают А.С. Левин и Б.М. Губин (1977), а также В.Н. Блинов (1998).

Успешность размножения сороки на урбанизированных территориях Кемеровской области выше, чем в агроландшафтах (Родимцев, 2004а). Автор связывает данный факт с пониженной гнездовой плотностью вида в городе: это позволяет птицам избегать внутривидовых конфликтов и встреч с серыми воронами, что приводит к повышению успешности размножения. Имеются и другие данные, подтверждающие факт обратной зависимости успеха размножения сороки от гнездовой плотности (Stone, Trost, 1991).

Гибель гнезд от хищника в обеих зонах наиболее велика в период продуцирования и насиживания кладок и снижается на стадии выкармливания птенцов: в это время гнезда уже хорошо укрыты распутившейся листвой и поэтому менее заметны. Еще одной причиной снижения гибели выводков может служить увеличение агрессивности родителей по отношению к хищникам по сравнению с периодом насиживания кладок, что показано для сороки (Roll, Bossema, 1982). Тем не менее доля разоренных выводков у сороки в городе остается высокой и почти в 2 раза превышает аналогичный показатель на контрольной территории.

Основной причиной бросания гнезд в городе мы считаем фактор беспокойства. Регулярное пребывание людей в участках гнездования сороки мешает птицам нормально инкубировать кладки и выкармливать птенцов. За городом, где птиц беспокоят гораздо реже, главной причиной оставления гнезд, по-видимому, является гибель взрослых птиц от пернатых хищников.

У городской популяции сороки наблюдается достоверное снижение успешности размножения в уцелевших гнездах и числа слетков на успешную попытку размножения. Наблюдаемые различия объясняются увеличенными в городской популяции показателями

эмбриональной и частичной птенцовой смертности. Известно, что сорока относится к видам с высокой эмбриональной смертностью: это связано с ранним гнездованием, сильной изменчивостью величины кладки и относительно поздним временем становления плотного насиживания (Родимцев, 2004б). В городе данная экологическая особенность вида может усугубляться фактором беспокойства – птицы здесь могут чаще и на более длительное время оставлять кладки без обогрева. По данным В.Н. Амеличева (1979), в Свердловской популяции сороки эмбриональная смертность достигает 41,0 %, что, по предположению автора, связано с частым беспокойством птиц во время насиживания. Увеличение эмбриональной смертности наблюдается у сороки в г. Софии (Antonov, Atanasova, 2003). В связи с повышенной плотностью гнездования сороки в городе следует ожидать увеличение частоты территориальных конфликтов, которые могут провоцировать дополнительные слеты самок с гнезд. По наблюдениям А.С. Родимцева (2004б), сильно беспокоят насиживающих самок сорок серые вороны, что мешает нормальной инкубации кладок. Другой причиной повышенной эмбриональной смертности у сороки в городе может являться снижение качества яиц у самок, питающихся пищевыми отбросами, а также насыщение организма птиц загрязняющими веществами. Предполагается, что последний фактор является важной причиной повышения эмбриональной смертности у синантропных популяций сизого голубя (Ваничева и др., 1996). На примере серебристой чайки показано, что в кладках у птиц, питающихся пищевыми отбросами, успешность вылупления снижена за счет увеличения доли неоплодотворенных яиц (Pierotti, Annett, 1990).

В городской популяции сороки наблюдается увеличение птенцовой смертности. Аналогичные данные имеются по Ставропольскому краю (Хохлов и др., 1982). Одной из серьезных причин, снижающих выживаемость птенцов сороки в городской зоне, являются менее благоприятные трофические условия в период выкармливания выводков. Анализ содержимого желудков птенцов на момент вылета из гнезд показал, что там преобладают пищевые отбросы, тогда как в пригородной зоне – различные беспозвоночные.

Нехватка высококачественной животной пищи в городе отрицательно сказывается на успешности размножения и других видов птиц: серого скворца (Kurodo, 1964) и обыкновенного скворца (Luniak, 1977). Имеются данные, что размер выводка у сороки и серой вороны увеличивается при улучшении кормовых условий (Pettersen, 1977; Hogstedt, 1981). Наблюдения за охристым дроздом *Turdus grayi* показали, что вблизи поселков птенцы получали много фруктов (второстепенный корм). В результате они имели меньший вес и чаще по сравнению с контролем гибли от голода (Dyrz, 1982). На примере тундряной куропатки *Lagopus mutus* показано, что обеспеченность кормами влияет на качество яиц, а это опосредованно сказывается на выживаемости птенцов. Таким образом, смертность птенцов частично определяется еще до откладки яиц (Moss, Watson, 1984).

Птенцы у сороки, появляющиеся на 2–3 суток позже первых, часто обречены на гибель от недокорма (Блинов, 1998; Родимцев, 2004б). На высокий уровень смертности птенцов грача в первые сутки жизни указывает А.И. Шураков (1991). Неблагоприятные трофические условия в городе могут усугубить отставание в росте у птенцов, вылупившихся последними, что приведет к их гибели или выбрасыванию взрослыми птицами из гнезда. Данное явление описано В. В. Строковым (1967). Автор полагает, что при этом происходит оздоровление популяции и вида. Но если гибель птенцов обусловлена врожденными причинами, то их отход действительно избавит популяцию от нежизнеспособных особей. В городской зоне, кроме таких птенцов, погибает также часть особей, которые смогли бы выжить при равных с пригородной зоной кормовых условиях. Другой причиной повышенной смертности птенцов сороки в городе могут являться пищевые отравления от испортившихся кухонных отходов.

Снижение успешности размножения сороки в городе может происходить вследствие влияния фактора беспокойства. Регулярное пребывание людей в участках гнездования затрудняет выкармливание птенцов и приводит к преждевременному вылету и гибели части выводка. Аналогичное явление для сороки отмечено

Д.Ю. Кашкаровым и А. Шариповым (1969), а также В.Н. Амеличевым (1979). Мы также наблюдали случаи слишком раннего вылета птенцов сороки в участках города с большой посещаемостью. Следовательно, устройство гнезд на большой высоте помогает не только исключить их разорение человеком, но и способствует нормальному развитию птенцов в условиях густонаселенной местности. Данное положение подтверждается нашими наблюдениями о положительной связи высоты расположения гнезд и доли успешных гнезд в городе. Аналогичная зависимость успеха размножения и высоты размещения гнезда установлена для урбанизированной популяции сороки в Софии (Antonov, Atanasova, 2002).

Успех размножения сороки в Тюмени, как и в Томске, ниже по сравнению с контрольными территориями в окрестностях города и составил 36,8 % против 50,7 % (Лупинос, 2015). Данный показатель и количество слетков на попытку размножения у сороки в Воронеже и контроле не отличаются (Нумеров и др., 2013). Успешность размножения сороки в Екатеринбурге составила 40,5 %, при этом почти все гнёзда с плохой крышей были разорены (Ляхов, Галишева, 2012).

Анализ экстерьерных и интерьерных признаков птенцов.

У птенцов сороки обоих полов в городской зоне на момент вылета из гнезда уменьшены длина клюва, масса тела, абсолютный вес и индексы мускульного желудка и почек, абсолютная и относительная длина кишечника. Длина крыла, длина цевки, абсолютный и относительный вес сердца и печени в участках сравнения не отличаются (таблицы 11, 12). В городе птенцы характеризуются повышенным показателем жирности. Среднее значение по разработанной нами 3-балльной шкале составило в городе $2,47 \pm 0,07$ балла ($n = 116$), в пригороде – $1,77 \pm 0,06$ балла ($n = 163$). Различия статистически значимы.

У самцов птенцов сороки в городе коэффициент вариации длины цевки больше, коэффициент вариации массы мускульного желудка и почек статистически значимо меньше, чем в контроле. У самок в городе только коэффициент вариации массы почек меньше по сравнению с контролем. Вариабельность остальных

морфологических показателей у птенцов сороки в участках сравнения существенно не отличается. Вариабельность индекса сердца у самцов городской популяции больше по сравнению с контролем, у самок коэффициент вариации данного показателя существенно не изменен.

Таблица 11 – Экстерьерные и интерьерные показатели самцов птенцов сороки

| Показатель | Город | | | Контроль | | |
|--|----------|------------------------|-----------------|----------|------------------------|-----------------|
| | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Длина крыла, мм | 32 | 152±3,00 | 9,0 ±1,2 | 26 | 151±2,00 | 6,4±0,9 |
| Длина цевки, мм | 40 | 49,0±0,40 | 4,9 ±0,5 | 76 | 49,5±0,20 | 3,5 ±0,3 |
| Длина клюва, мм | 39 | 16,9±0,20 | 9,2 ±1,0 | 73 | 17,7±0,20 | 8,3 ± 0,7 |
| Масса тела, г | 53 | 199,2±3,50 | 12,6 ±1,2 | 87 | 210,5±2,70 | 12,1±0,9 |
| Масса сердца, г | 30 | 1,57±0,04 | 12,7 ±1,6 | 48 | 1,56±0,03 | 13,5±1,4 |
| Масса печени, г | 22 | 7,73±0,25 | 15,3 ±2,3 | 37 | 8,21±0,23 | 17,3±2,0 |
| Масса мускульного желудка, г | 45 | 3,08±0,06 | 14,0 ± 1,5 | 79 | 4,21±0,09 | 19,7±1,6 |
| Длина кишечника, мм | 50 | 565±7,00 | 8,6 ±0,9 | 83 | 615±5,00 | 7,3 ±0,6 |
| Масса почек, г | 31 | 2,29±0,04 | 10,9 ±1,4 | 40 | 2,57±0,07 | 17,9±2,0 |
| Индексы, ‰ | | | | | | |
| Сердца | 30 | 7,75±0,14 | 9,9 ±1,3 | 48 | 7,54±0,08 | 7,0±0,7 |
| Печени | 22 | 39,21±1,25 | 14,9 ±2,2 | 37 | 40,17±0,92 | 14,0±1,6 |
| Мускульного желудка | 45 | 15,05±0,32 | 14,3 ±1,5 | 79 | 19,54±0,49 | 22,3±1,8 |
| Почек | 31 | 11,8±0,20 | 11,1 ±1,4 | 40 | 12,7±0,30 | 16,8±1,9 |
| Относительная длина кишечника к весу тела, ‰ | 50 | 966±13 | 9,4 ±0,9 | 83 | 1041±90 | 7,9±0,6 |

Таблица 12 – Экстерьерные и интерьерные показатели самок птенцов сороки

| Показатель | Город | | | Контроль | | |
|--|----------|------------------------|-----------------|----------|------------------------|-----------------|
| | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Длина крыла, мм | 31 | 145±2,00 | 6,1±0,8 | 36 | 144±2,00 | 7,7±0,9 |
| Длина цевки, мм | 57 | 46,1±0,20 | 4,0±0,4 | 62 | 46,5±0,20 | 3,7±0,3 |
| Длина клюва, мм | 58 | 16,1±0,10 | 7,2±0,7 | 63 | 17,7±0,20 | 8,6±0,8 |
| Масса тела, г | 68 | 170,3±2,40 | 11,4±1,0 | 77 | 177,4±2,50 | 12,2±1,0 |
| Масса сердца, г | 45 | 1,40±0,03 | 15,0±1,6 | 30 | 1,38±0,04 | 14,5±1,9 |
| Масса печени, г | 37 | 6,72±0,19 | 17,3±2,0 | 26 | 7,26±0,25 | 17,4±2,4 |
| Масса мускульного желудка, г | 58 | 2,79±0,06 | 16,5±1,5 | 64 | 3,75±0,10 | 20,3±1,8 |
| Длина кишечника, мм | 67 | 535,0±6,00 | 8,5±0,7 | 73 | 585,0±5,00 | 7,8±0,6 |
| Масса почек, г | 45 | 1,92±0,03 | 11,5±1,2 | 29 | 2,22±0,07 | 18,0±2,4 |
| Индексы, ‰ | | | | | | |
| Сердца | 45 | 8,28±0,15 | 12,4±1,4 | 30 | 7,91±0,15 | 10,5±1,3 |
| Печени | 37 | 39,27±0,99 | 15,3±1,8 | 26 | 41,90±1,10 | 13,3±1,8 |
| Мускульного желудка | 58 | 16,51±0,34 | 15,9±1,5 | 64 | 21,06±0,54 | 20,6±1,8 |
| Почек | 45 | 11,41±0,19 | 11,1±1,2 | 29 | 12,60±0,40 | 17,3±2,7 |
| Относительная длина кишечника к весу тела, ‰ | 67 | 968,0±9,00 | 7,6±0,7 | 73 | 1044,0±8,50 | 7,0±0,6 |

У птенцов обоих полов в городе вариabельность индексов мускульного желудка и почек меньше, чем в контроле. По вариabельности индексов остальных органов значимых межпопуляционных различий не имеется.

Отсутствие различий по длине крыла у птенцов в городе и контроле обусловлено генетическими требованиями к определенной

степени развития органа и объясняется необходимостью подготовки птенцов к полету. Имеются данные, что рост крыла у птенцов сороки происходит очень равномерно и не замедляется даже при снижении веса тела. При этом коэффициент вариации суточного прироста крыла у птенцов сороки достоверно меньше аналогичного показателя для веса тела (Törmälä, Kovanen, 1979). По нашим данным, коэффициент вариации длины крыла у слетков в обеих зонах также сравнительно невелик и находится в пределах 6,3–9,1 %. В исследованиях, проведенных на взрослых черных дроздах, не выявлено достоверных различий в длине крыла между «городскими» и «лесными» популяциями вида, хотя первые оседлы, а вторые ведут перелетный образ жизни (Graszyk, 1961; Havlin, 1962).

Отсутствие различий в длине цевки между птенцами городской и контрольной популяций объясняется исключительно важной ролью, которую она играет в жизни птенцов, только что покинувших гнездо. В первые дни после оставления гнезда птенцы сороки совершенно не способны к полету и в случае необходимости могут только недолго планировать. Известно, что длина цевки у птенцов сороки достигает 100 % от ее величины у взрослых птиц уже за несколько дней до вылета (Сметана, 1978; Törmälä, Kovanen, 1979). Хорошо развитая цевка помогает слеткам прочно удерживаться на ветках. Данная морфологическая особенность конечности одинаково полезна в любых условиях обитания и, по-видимому, ее становление у птенцов происходит в узких рамках варьирования.

В отличие от цевки, клюв у птенцов сороки продолжает расти после оставления ими гнезда, составляя в момент вылета примерно 70 % от длины клюва взрослых птиц (Törmälä, Kovanen, 1979). Подобное явление установлено у серой вороны (Бахмутов, 1974) и ряда других видов воробьиных птиц (Познанин, 1979). Отмечено, что длина клюва у птенцов в городе меньше (для обоих полов $p < 0,01$). Вероятно, такое снижение длины клюва отражает различия в общей массе птенцов, значение которой выше в контроле. Молодых сорок еще длительное время после оставления гнезда кормят родители, поэтому различия в длине клюва городских и пригородных птенцов вряд ли могут сказаться на их выживаемости.

Масса тела является существенным показателем, отражающим баланс потребления и расходования пищи. Для гнездовых птенцов наиболее важным фактором, влияющим на вес тела, служит объем и качество пищи, приносимой родителями. Общая масса тела меньше у птенцов в городе (для обоих полов $p < 0,05$). Анализ содержимого желудков птенцов на момент вылета показал, что у молодых в городе преобладают пищевые отбросы (в среднем 70 объемных процентов), тогда как в пригородной зоне на их долю приходится только 25 % объема пищи, а остальное составляют различные беспозвоночные. Важно отметить, что пищевые отбросы, приносимые птенцам, главным образом состоят из крахмалосодержащих продуктов – хлеба, макаронных изделий, картофеля и т. п. Если с энергетической точки зрения такие продукты могут обеспечить потребности птенцов, то ценность их как поставщиков полноценного белка невелика. Пища птенцов в городе оказывается несбалансированной по белкам и, возможно, витаминам, что замедляет рост и в конечном итоге приводит к снижению веса слетков.

Показано, что у всеядных видов дроздовых питание одними растительными кормами приводит к белковому голоданию (Berthold, 1976). Птенцы охристого дрозда, получавшие много фруктов, имели меньший вес по сравнению с контрольной популяцией (Dyrzcz, 1982). По данным И.Г. Лебедева (1989), масса тела молодых ворон, покидающих гнезда в урбанизированном ландшафте, значительно меньше, чем за пределами города. Это косвенно свидетельствует о менее благоприятных трофических условиях в городе в период выкармливания птенцов.

Повышение жирности у птенцов сороки в городе, вероятно, связано с особенностями состава их корма. Попадающие в избытке в организм птенцов углеводы расходуются на энергообмен не полностью и в большом количестве откладываются в жировых депо. В результате птенцы в городе имеют повышенную жирность при меньшей массе тела по сравнению с контролем. В окраске жира городских птенцов преобладают белый и светло-желтый тона, тогда как у птенцов в пригороде присутствуют различные оттенки – от оранжевого до слабо-красного цвета. Возможно, такой цвет связан с преобладанием в пище птенцов из пригородных местооби-

таний беспозвоночных животных. Последние накапливают пигменты, поедая растительность или беспозвоночных-фитофагов.

Отсутствие значимых различий по абсолютной и относительной массе сердца между городской и контрольной популяциями, скорее всего, обусловлено тесной связью органа с летными качествами и поэтому его развитие охраняется видовой нормой. Определенная тенденция повышения сердечного индекса у слетков в городе, вероятно, объясняется ярко выраженной непропорциональностью скорости роста сердца и тела по сравнению с птенцами контрольной группы. Известно, что у птенцовых птиц увеличение относительной массы сердца происходит незадолго до вылета, когда прирост массы тела уже снизился или вышел на плато (Шварц и др., 1968). Так как на момент вылета птенцы в городе имеют меньшую массу тела при равном с контролем абсолютном весе сердца, то индекс органа у них оказывается повышенным. По-видимому, затруднения с пищей, испытываемые организмом, не так заметно отражаются на росте такого важного органа, как сердце. Это относится и к городским птенцам, которые, возможно, испытывают постоянную нехватку животных белков. Данное предположение согласуется с результатами опытов по длительному голоданию белых леггорнов (Сазикова, Добринский, 1974). Авторами обнаружено, что относительная масса сердца к концу голодания снижается на 16 %, тогда как индексы летательной мускулатуры и мускулатуры ноги – на 81–82 %.

У птенцов в городе наблюдается повышение вариабельности сердечного индекса при сравнении самцов. Известно, что среди видов одного семейства более крупные представители характеризуются сравнительно низкой индивидуальной изменчивостью индекса сердца (Шварц и др., 1968). Возможно, такая зависимость имеет место и внутри вида, когда более крупные особи в среднем имеют сниженную вариабельность сердечного индекса, что отчасти подтверждается нашими исследованиями. Значение данного показателя в обеих зонах больше у самок, средняя масса которых меньше, чем у самцов. Наблюдаемая зависимость, по мнению Л.Н. Добринского (1981), объясняется тем, что мелким птицам труднее, чем крупным поддерживать энергетический баланс, что и

обуславливает высокую степень вариабельности их интерьерных признаков.

Масса мускульного желудка и его индекс меньше у птенцов в городе (для обоих полов $p < 0,001$). Основной функцией мускульного желудка является механическая обработка пищи, поэтому масса и относительный вес органа могут служить индикатором интенсивности его деятельности (Шварц и др., 1968). Пища, потребляемая птенцами в городе, состоит в основном из пищевых отходов, большей частью подвергнутых тепловой обработке. Поэтому механические усилия на ее перетирание сравнительно невелики. Птенцы в контрольной группе в основном получают беспозвоночных с твердым хитиновым покровом, чаще всего жуков. Такая пища требует больших мускульных затрат для ее размельчения. Аналогичные результаты получены при изучении домового воробья *Passer domesticus* (Владышевский, 1973). У птиц, обитающих в городе, мускульный желудок менее развит по сравнению с птицами из сельской местности. Этот факт автор связывает с меньшей долей грубых кормов в пище городских птиц. Аналогичные изменения наблюдаются у сизого голубя. Сравнение свободноживущих городских и домашних птиц показало, что у последних вес мускульного желудка снижен (Ebinger, Lohmer, 1979).

Интересные данные получены при анализе окраски роговой кутикулы мускульного желудка. У городских птенцов сороки кутикула обычно окрашена в лимонно-желтый и желтый цвета, а у птенцов контрольной группы преобладают оранжевый и буро-красный цвета. Причина этого явления, как и в случае с полостным жиром, видимо, связана с повышенным содержанием в пище загородных птенцов беспозвоночных. В последнем случае передача пигментов, скорее всего, происходит непосредственно во время перетирания пищи в желудке.

Для птенцов в городе характерно снижение коэффициента вариации абсолютного и относительного веса мускульного желудка. В городе трофическая обстановка довольно однообразна, а птенцы в основном получают пищевые отбросы. Повышение вариабельности обсуждаемых показателей у слетков в контроле следует связывать с более разнообразными кормовыми условиями этой зоны.

Сороки, гнезда которых находятся вблизи поселков, регулярно приносят птенцам пищевые отбросы. Птенцы из удаленных от поселков гнезд получают такой корм лишь эпизодически. Соответственно и нагрузка на мускульный желудок птенцов в разных участках пригородной зоны будет неодинаковой.

Наблюдаемые различия между птенцами в городе и контроле по абсолютной и относительной длине кишечника также следует связывать с особенностями их питания в участках сравнения. Абсолютная и относительная длина кишечника меньше у птенцов в городе (для обоих полов $p < 0,001$). Пища городских птенцов, включающая много кухонных отбросов, прошедших предварительную тепловую обработку, требует относительно меньшей площади для всасывания питательных веществ, а следовательно, длины кишечника. Необходимость полного усваивания более грубой и менее калорийной пищи сопровождается у птенцов в пригороде увеличением абсолютной и относительной длины органа. Таким образом, потребление птенцами в городе более концентрированной пищи приводит к снижению интенсивности работы кишечника и обуславливает сокращение его размеров.

Связь характера питания и относительных размеров кишечника прослежена на ряде видов млекопитающих и птиц (Шварц и др., 1968). Показано, что растительноядные формы обладают более мощно развитым кишечником по сравнению с плотоядными и видами, потребляющими концентрированную пищу растительного происхождения. Среди семейства вороновых наименьшая относительная длина кишечника у кедровки *Nucifraga caryocatactes*, что авторы связывают с высокой калорийностью ее пищи.

Представляет интерес эксперимент, проведенный на белой куропатке *Lagopus lagopus* (Moss, 1972). Птицы, содержащиеся в неволе, имели более концентрированное питание, чем в природных условиях. В течение ряда поколений у куропаток происходило постепенное уменьшение тонкого и слепого отделов кишечника. Анализ сезонной изменчивости индекса тонкого отдела кишечника у речных уток *Anas* показал, что его значение возрастает осенью: это связано с преобладанием в этот период долго перевариваемых растительных кормов (Адамцевич, 1979). У каролинской утки *Aix*

sponsa размер мускульного желудка и тонкого кишечника уменьшается от осени к весне, что коррелирует со снижением потребления грубой пищи в этот период (Drobney, 1984).

Кишечник относится к группе органов, интенсификация деятельности которых сопровождается увеличением их размеров (Добринский, 1981). Изменение их массы быстро происходить не может, что снижает индивидуальную изменчивость индексов органов. Значения коэффициентов вариации абсолютной и относительной длины кишечника у птенцов сороки в городе и пригороде хорошо согласуются с литературными данными (Добринский, 1981) и сравнительно невысоки у слетков из обеих зон. Обращает на себя внимание существование заметных различий в степени варьирования абсолютной массы и индекса мускульного желудка между городскими и контрольными птенцами, а также их отсутствие по абсолютным и относительным размерам кишечника. Причина этого явления, по-видимому, заключается в физической неспособности кишечника быстро изменять свои параметры даже в период роста. С другой стороны, мускульный желудок служит своего рода барьером, нивелирующим своей деятельностью разнообразие корма в каждом из участков сравнения. В силу указанных причин кишечник не реагирует на небольшие изменения в составе пищи и на его размерах отражаются только существенные и устойчивые различия в рационе.

Индекс почек является четким индикатором уровня обмена веществ. Их относительные размеры связаны с весом тела отрицательной корреляцией, что особенно хорошо видно при внутривидовых сравнениях (Шварц и др., 1968). Масса тела птенцов в городе меньше, чем в контроле. Поэтому у первых следовало бы ожидать повышения относительного веса почек, но наблюдается обратное явление – масса и индекс почек у них меньше (для обоих полов масса $p < 0.001$, индекс $p < 0.01$). Вряд ли птенцы в городе обладают механизмом, понижающим теплоотдачу, имея меньший вес тела, чем в контроле, хотя большие жировые запасы, свойственные им по сравнению с птенцами из пригорода, в какой-то мере могут снижать потери тепла. На наш взгляд, основной причиной уменьшения индекса почек у птенцов в городе является сниженное содержание

белков в их пище. Известно, что в процессе превращения аминокислот аминокетильная группа удаляется путем дезаминирования и образует аммиак, из которого у птиц синтезируется мочевая кислота. Именно из белков образуется основная масса азотистых секретов (Шмидт-Ниельсон, 1982). В городе птенцы сороки получают обедненную белками пищу, поэтому их почки испытывают относительно меньшую функциональную нагрузку, что выражается в снижении их индекса.

У птенцов в городе наблюдается достоверное снижение коэффициента вариации абсолютного и относительного веса почек. Данное явление, как и в случае с аналогичными показателями вариабельности мускульного желудка, мы связываем с относительным постоянством трофической базы в урбанизированных местобитаниях, основой которой являются антропогенные корма. За городом кормовые условия более разнообразны, что находит отражение в увеличении исследуемых показателей.

В обеих зонах наблюдается половой диморфизм по массе тела, длине цевки, клюва, индексам сердца и мускульного желудка. В городе и контрольной зоне масса тела, длина цевки и длина клюва больше у самцов, индексы сердца и мускульного желудка выше у самок. Индексы печени, кишечника и почек у самок и самцов в обеих зонах достоверно не отличаются. Не обнаружено также значимых половых различий в коэффициентах вариации большинства интерьерных и экстерьерных признаков в городе и контроле.

Таким образом, по всем обследованным внешним и внутренним признакам и их вариабельности наличие или отсутствие полового диморфизма полностью совпадает у птенцов сороки в городе и контроле.

Существование полового диморфизма по изученным признакам, вероятно, является жестким наследственным фактором, проявление которого не в силах изменить специфические условия урбанизированной среды.

Влияние городской среды на популяцию сороки на начальном этапе размножения (постройка гнезд, продуцирование кладок) и последующих этапах репродуктивного цикла (инкубация кладок и выкармливание птенцов) существенно различаются. Лучшая

обеспеченность пищей и благоприятный мезоклимат позволяют виду в городе раньше приступить к размножению, повысить плотность гнездования и продуцировать более крупные кладки и яйца. В период насиживания кладок и выкармливания птенцов урбанизированная популяция сороки оказывается в менее благоприятных условиях по сравнению с контролем: в городе больше потери от разорения и бросания гнезд, прослеживается отрицательное влияние фактора беспокойства. Нехватка животной пищи, по-видимому, усиливает птенцовую смертность и приводит к сокращению величины выводка. В итоге успешность и продуктивность размножения городской популяции сороки существенно снижается по отношению к контрольной.

Наблюдаемые различия морфологических признаков у птенцов сороки в городе и контроле следует отнести к разряду модификационной изменчивости, обусловленной особенностями питания в разных зонах. Наиболее существенным изменениям у птенцов в городе подвергаются мускульный желудок, кишечник и почки. В то же время не все интерьерные и экстерьерные признаки у птенцов в городе претерпевают существенные изменения. К последним относятся длина крыла, индексы сердца и печени. По-видимому, для защиты органов этой группы от негативного внешнего воздействия, в частности несбалансированного питания, имеются специальные механизмы, которые обеспечивают их нормальное развитие в менее благоприятной обстановке.

Принимая во внимание более низкую по сравнению с контролем продуктивность размножения урбанизированной популяции сороки и различия по массе птенцов на момент вылета из гнезд, условия для воспроизводства вида в городской среде следует рассматривать как субоптимальные.

5.3 Садовая камышевка

Плотность гнездования. В городе измерение плотности гнездования вида проведено на трех участках площадью 0,50–3,25 га, в южных окрестностях Томска (контрольная территория) – на пяти участках площадью 0,49–1,76 га. В городе средний показатель

плотности составил 57,3 гн./10 га (46,5–116,3), контроле – 40,3 гн./10 га (29,0–102,0). Максимальные показатели плотности гнездования в городе и контроле имеют близкие значения, причем они характерны для небольших участков площадью 0,5–1,2 га. Именно здесь в обеих зонах минимальное расстояние между гнездами составляет 7–8 м. Следовательно, у данного вида наблюдается тенденция увеличения плотности гнездования при фрагментации местообитаний.

Увеличение плотности гнездования урбанизированной популяции садовой камышевки связано со структурой зеленых насаждений ряда городских территорий, максимально полно соответствующих экологическим потребностям вида. На таких территориях в изобилии имеются запущенные участки, поросшие жесткостебельными травянистыми растениями (в основном крапивой), кустарниками и древесным подростом, т. е. создаются хорошие условия для токования, размещения гнезд и поиска корма.

Положительное значение для колонизации города садовой камышевкой имеет терпимость вида к фрагментации местообитаний. Это позволяет птицам заселять подходящие участки небольшой площади, причем с повышенной плотностью. В отношении некоторых видов семейства славковых также выявлено, что при фрагментации лесного массива они увеличивают плотность популяции (Зубцовский и др., 2006). У пеночки-веснички на маленьких островах размер гнездовой территории в 10 раз меньше, чем на материке (Nillson, 1977). Приведенные данные демонстрируют пластичность поведения видов птиц, в том числе садовой камышевки, в условиях мозаичной среды. Подобную экологическую лабильность можно рассматривать как один из адаптивных механизмов, направленных на максимальную реализацию репродуктивного потенциала при дефиците гнездовых территорий.

Рост плотности гнездования садовой камышевки в городе косвенно указывает на повышенную продуктивность местообитаний вида на урбанизированной территории. Вероятно, в условиях более теплого городского мезоклимата интенсивней по сравнению с загородной территорией развивается растительность, что в свою очередь положительно сказывается на численности и биомассе беспозвоночных.

Гнездовая численность городской популяции садовой камышевки заметно превышает значение аналогичного показателя в естественных и слабоизмененных хозяйственной деятельностью ландшафтах в пределах ареала вида. В подтаежной и южно-таежной подзонах Западной Сибири гнездовая численность садовой камышевки в разных местообитаниях колеблется в пределах 21–124 особи/км² (Гуреев, Миловидов, 1983; Юдкин, 2002; Блинова, Самсонова, 2004; Торопов, Бочкарева 2014; Миловидов и др., 2015) или, по нашим расчетам, 0,1–0,6 пар/га. В Нижнем Приангарье на старых гарях местами гнездится до 4–5 пар на 1 га при средней плотности заселения данного биотопа 1–1,5 пар/га (Владышевский, 1975). В Барабинской лесостепи (Новосибирская обл.), где размножение садовой камышевки в основном связано с кустарниковым ярусом по периферии березово-осиновых колков, максимальный показатель плотности не превышает 1,39 гнезд/га (Тотунов, 1981). В юго-восточной Финляндии, где вид населяет заросли кустарников и парковый лес с густым подлеском, значение данного показателя еще меньше – 0,17 гнезд/га (Koskimies, 1980).

Следует отметить, что плотность гнездования контрольной популяции садовой камышевки значительно превышает аналогичный показатель в упомянутых выше естественных и слабоизмененных хозяйственной деятельностью ландшафтах. Это связано с тем, что лесные массивы в окрестностях города в значительной степени фрагментированы и перемежаются сельскохозяйственными угодьями, садово-огородными участками, а также дорогами и просеками ЛЭП. Указанные обстоятельства благоприятно сказываются на численности садовой камышевки в пригородной зоне.

Таким образом, по мере увеличения степени антропогенной трансформации ландшафта у садовой камышевки возрастает гнездовая численность, достигающая максимального значения на урбанизированной территории.

Сроки размножения. Начало откладки яиц у садовой камышевки в городе смещено на относительно ранние сроки. Различия между урбанизированной и контрольной популяциями по датам появления наиболее ранней кладки в среднем составляют один

день. Продолжительность периода начала откладки яиц у вида в городе и контроле не отличается (таблица 13).

Таблица 13 – Сроки размножения садовой камышевки (средние значения за 1983–1988 гг.)

| Зона | <i>n</i> | Медианная дата начала откладки яиц | Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы) | Продолжительность периода начала откладки яиц, дней |
|----------|----------|------------------------------------|---|---|
| Город | 164 | 15 июня | <u>10 июня</u> 8–13 июня | 3,31 ± 0,18 |
| Контроль | 178 | 16 июня | <u>11 июня</u> 6–15 июня | 3,54 ± 0,19 |

Смещение сроков размножения урбанизированной популяции садовой камышевки, на наш взгляд, связано с более теплым мезоклиматом города. Даже в летнее время температура воздуха в городе в среднем на 1,5–2 °С выше по сравнению с его окрестностями (Климат Томска, 1982). Это усиливает вегетацию растительности, что обеспечивает готовность субстрата для прикрепления гнезд и защитные свойства местообитаний вида в более ранние сроки по сравнению с загородной территорией. Различия в сроках размножения городской и контрольной популяций садовой камышевки не столь велики как у других изученных видов. Садовая камышевка относится к видам с поздними сроками прилета и размножения. Поэтому влияние городского мезоклимата на сроки ее гнездования не столь значительно по сравнению с другими видами птиц, приступающих к гнездованию раньше садовой камышевки.

Размер кладки и объем яиц. Средняя величина кладки урбанизированной популяции вида больше, чем контрольной ($p < 0,01$) (таблица 14). В городе и контроле полная кладка у садовой камышевки состоит из 4–7 яиц. Подавляющая часть гнезд в участках сравнения содержит кладки из 5–6 яиц. В городе модальной является кладка из шести яиц, на контрольной территории – из пяти яиц. Доля небольших кладок (4 яйца) в городе почти в 4 раза меньше по сравнению с его окрестностями. Коэффициент вариации размера

кладки в городской популяции вида статистически значимо меньше, чем в контроле ($p < 0,001$).

Таблица 14 – Соотношение гнезд с разным количеством яиц, абс./%, и средний размер кладки X у садовой камышевки

| Зона | Количество яиц в полной кладке | | | | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
|-------------------------|--------------------------------|-------------------|-------------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | 4 | 5 | 6 | 7 | | |
| Город ($n=157$) | <u>2</u> 1,3 | <u>61</u> 38,9 | <u>93</u> 59,2 | <u>1</u> 0,6 | 5,59±0,04 | 9,5±0,5 |
| Контроль ($n=188$) | <u>11</u> 5,9 | <u>97</u> 51,6 | <u>79</u> 42,0 | <u>1</u> 0,5 | 5,39±0,03 | 10,7±0,3 |

Объем яиц у садовой камышевки в городе составил $1737 \pm 5 \text{ мм}^3$ ($n = 779$), что больше, чем в контроле – $1719 \pm 5 \text{ мм}^3$ ($n = 765$) ($p < 0,01$). Коэффициенты вариации объема яиц в участках сравнения статистически значимо не отличаются. Возможной причиной увеличения размера кладки и величины яиц у садовой камышевки в городе является лучшая обеспеченность кормами в период их продуцирования. Вероятно, урбанизированная территория с большим количеством подходящих участков для размножения и благоприятный городской мезоклимат обеспечивают оптимальные гнездовые и трофические условия для формирования высокопродуктивной популяции вида. Благодаря указанным обстоятельствам, в городе в относительно большем количестве могут оседать птицы первой прилетной волны, находящиеся в хорошем физиологическом состоянии и потенциально способные к продуцированию крупных кладок. Увеличение начальной плодовитости городской популяции садовой камышевки также косвенно указывает на повышенную долю самок старших возрастных групп. По данным В.М. Чернышева (1993), средний размер кладки у самок в возрасте двух лет и старше достоверно больше, чем в популяции вида.

Средний размер кладки городской популяции садовой камышевки превышает аналогичный показатель у представителей вида из разных географических районов юга и юго-востока Западной Сибири. Величина кладки у садовой камышевки в Барабинской

лесостепи составляет $5,19 \pm 0,04$ яиц (Чернышев, 1993) и 4,9 (Тотунов, 1981), в пойме Средней Оби – 5,26 (Ананин, Москвитин, 1989), в южной тайге Томской области – 5,05 (Москвитин, 1979) и 4,9 (Гуреев, Миловидов, 1983), черневой тайге Кузнецкого Алатау – 5,19 яиц (Гуреев, 1989). За исключением барабинского участка, расположенного на 200 км южнее и на 400 км западнее г. Томска, остальные участки удалены от города на расстояние не более 100 км по широте и 50 км по долготе. Поэтому межпопуляционные различия в размере кладки вряд ли стоит связывать с географической изменчивостью показателя. Скорее, это отражает различия в продуктивности городских и естественных местообитаний вида. Следует отметить, что размер кладки контрольной группировки садовой камышевки также превышает аналогичный показатель популяций вида перечисленных географических районов Сибири. Вероятно, окрестности Томска с высокой степенью фрагментации лесных массивов и наличием большого количества участков для гнездования обеспечивают лучшие трофические условия по сравнению с естественными и слаботрансформированными ландшафтами Сибирского региона.

Коэффициент вариации размера кладки в городской популяции вида меньше, чем в контроле. На наш взгляд, это связано с тем, что в городе заметно меньше доля небольших кладок, что делает вариационный ряд более компактным и снижает дисперсию показателя.

Успешность и продуктивность размножения. Доля успешных гнезд у садовой камышевки в городе и контроле не отличается, однако соотношение факторов гибели гнезд по участкам сравнения неодинаково (таблица 15). В городе гнезда в 1,4 раза реже разоряют хищники, а доля брошенных гнезд здесь почти в 2 раза меньше по сравнению с контрольной территорией. Отрицательное влияние неблагоприятных погодных условий (ливень, град, сильный ветер), приводящих к обрушению гнезд, одинаково сильно проявляется в обеих зонах. В городе в 1,4 раза выше потери гнезд в связи с хозяйственной и рекреационной деятельностью. Примерно наполовину снижается преимущество, которое урбанизированная популяция вида получает из-за ослабления воздействия на успех размножения таких естественных факторов гибели гнезд, как хищничество и брошение.

Таблица 15 – Причины гибели гнезд у садовой камышевки, абс./%

| Зона | Причины гибели гнезд | | | | Доля успешных гнезд, % |
|------------------------------|----------------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------------|
| | Хищник | Брошено | Обрушение | Человек | |
| Город (<i>n</i> =170) | $\frac{16}{9,4}$ | $\frac{3}{1,8}$ | $\frac{6}{3,5}$ | $\frac{11}{6,5}$ | 78,8 ± 3,1 |
| Контроль (<i>n</i> =176) | $\frac{23}{13,1}$ | $\frac{6}{3,4}$ | $\frac{6}{3,4}$ | $\frac{8}{4,5}$ | 75,6 ± 3,2 |

Успешность размножения садовой камышевки в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы выше в городской зоне ($p < 0,05$), что в основном определяется меньшими потерями урбанизированной популяции в период выкармливания птенцов (таблица 16).

Таблица 16 – Успешность размножения садовой камышевки, %

| Зона | Отложено яиц | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Успех насиживания | Успех выкармливания | Успех размножения |
|----------|--------------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| Город | 916 | 802 | 680 | 87,6 | 84,8±1,3 | 74,2±1,5 |
| Контроль | 927 | 801 | 649 | 86,4 | 81,0±1,4 | 70,0±1,5 |

Успешность насиживания у садовой камышевки в обеих зонах совпадает, влияние отдельных факторов элиминации яиц на участках различается незначительно (таблица 17). В контрольной группе несколько выше эмбриональная смертность, доля брошенных и погибших от деятельности человека кладок. В городе кладки намного чаще гибнут от хищника и из-за ливней и ветра. Успешность выкармливания у вида в городе выше ($p < 0,05$). В контроле выводки в 2 раза чаще гибнут от хищника, в городе же повышена гибель птенцов от хозяйственной и рекреационной деятельности человека (таблица 18).

Успешность размножения садовой камышевки в уцелевших до вылета птенцов гнездах несколько больше в городской зоне: 93,4±0,9 % против 92,6±1,1 % в контроле.

Таблица 17 – Гибель яиц у садовой камышевки

| Зона | Причины гибели яиц, абс./% | | | | | | |
|----------|----------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|----------------------|-----------------|
| | Эмбрион. гибель | Брошено | Хищник | Обрушение гнезд | Человек | Гнездовой паразитизм | Выпало |
| Город | <u>29</u> 3,5 | <u>12</u> 1,3 | <u>27</u> 3,0 | <u>18</u> 2,0 | <u>28</u> 3,1 | – | – |
| Контроль | <u>37</u> 4,4 | <u>19</u> 2,1 | <u>21</u> 2,3 | <u>13</u> 1,4 | <u>32</u> 3,5 | <u>1</u> 0,1 | <u>3</u> 0,3 |

Таблица 18 – Гибель птенцов у садовой камышевки

| Зона | Причины гибели птенцов, абс./% | | | | |
|----------|--------------------------------|----------------------|------------------|------------------|------------------|
| | Хищник | Гибель части выводка | Выпали | Обрушение гнезд | Человек |
| Город | <u>51</u> 6,4 | <u>25</u> 3,1 | <u>12</u> 1,5 | <u>12</u> 1,5 | <u>22</u> 2,7 |
| Контроль | <u>100</u> 12,5 | <u>18</u> 2,3 | <u>10</u> 1,3 | <u>13</u> 1,6 | <u>11</u> 1,4 |

В обеих зонах модальным является выводок, состоящий из пяти птенцов. В городе частота выводков из шести птенцов приближена к модальному классу и в 1,7 раза превышает аналогичный показатель в контроле. Доля выводков, состоящих из четырех птенцов, в городе в 1,6 раза меньше по сравнению с контролем. Доля небольших выводков (1–3 птенца) в обеих зонах имеет примерно одинаковое значение (таблица 19).

Таблица 19 – Соотношение гнезд с различным количеством птенцов в выводке у садовой камышевки, абс./%

| Зона | Количество птенцов в выводке | | | | | |
|---------------------|------------------------------|-----------------|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Город (n=133) | <u>1</u> 0,7 | <u>2</u> 1,5 | <u>5</u> 3,8 | <u>18</u> 13,5 | <u>57</u> 42,9 | <u>50</u> 37,6 |
| Контроль (n=134) | <u>1</u> 0,7 | <u>2</u> 1,5 | <u>6</u> 4,5 | <u>29</u> 21,6 | <u>66</u> 49,3 | <u>30</u> 22,4 |

Количество птенцов на попытку размножения и успешную попытку у садовой камышевки больше в городе (таблица 20). По второму показателю различия значимы ($p < 0,05$), что объясняется сочетанием повышенной начальной плодовитости и меньшей эмбриональной смертностью в городской популяции. По первому показателю различия значимы при $p < 0,1$ ($t = 1,71$), что можно рассматривать как тенденцию снижения продуктивности размножения вида в контроле. Коэффициенты вариации показателей у обследованных популяций вида не отличаются.

Таблица 20 – Продуктивность размножения и величина выводка у садовой камышевки

| Зона | Птенцов на попытку размножения | | | Птенцов на успешную попытку размножения | | |
|---------------|--------------------------------|------------------------|-----------------|---|------------------------|-----------------|
| | n | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ | n | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Город | 165 | 4,10 ± 0,17 | 53,4 ± 2,9 | 133 | 5,09 ± 0,08 | 18,8 ± 1,2 |
| Конт- роль | 176 | 3,69 ± 0,17 | 57,7 ± 2,0 | 134 | 4,84 ± 0,08 | 21,2 ± 0,8 |

Повышенный успех размножения урбанизированной популяции садовой камышевки в первую очередь обусловлен меньшей по сравнению с контролем гибелью гнезд от хищника. Наиболее вероятными разорителями ее гнезд в районе исследования являются мелкие куны *Mustelidae* и бурундук *Tamias sibiricus*. В пойме Средней Оби именно эти животные в основном уничтожают кладки и выводки у мелких воробьиных птиц (Кудашева, 1989б). Такой же вред наносят мелкие виды куньих в Барабинской лесостепи (Чернышев В.М., 1993). В Томске установлено пребывание ласки *Mustela nivalis*, колонка *Mustela sibirica* и бурундука. На контрольной территории, кроме указанных видов, встречаются горностаи *Mustela erminea*, американская норка *Mustela vison* и барсук *Meles meles* (Гуреев и др., 1990). К числу возможных разорителей гнезд садовой камышевки в городе можно отнести серую крысу *Rattus norvegicus*. Этот всеядный вид в летнее время часто встречается за пределами строений и употребляет в пищу различные животные корма (Лялин, 1975). Описаны случаи нападения серой крысы на

голубей и их птенцов, что подчеркивает склонность вида к хищничеству (Москвитина, Сучкова, 2009). Влияние врановых на успешность размножения садовой камышевки, по-видимому, незначительно. Так, при повышенной плотности гнездования сороки в парках Томска по сравнению с пригородом (Куранов, 2004) следовало бы ожидать большей гибели гнезд камышевки в городе, но этого не наблюдается.

Увеличение репродуктивного успеха городской популяции садовой камышевки также связано со снижением доли брошенных кладок на урбанизированной территории. Последнее обстоятельство косвенно свидетельствует о меньшей гибели взрослых птиц в городе, в том числе от хищников.

В исследованных зонах наблюдалась гибель кладок и выводков из-за неблагоприятных погодных условий, приводящих к обрушению гнезд. В некоторых случаях часть яиц или птенцов выпадала из гнезд из-за сильного крена, возникающего по разным причинам. Существенных межпопуляционных различий по данным показателям не обнаружено, что свидетельствует о достаточной прочности субстрата для прикрепления гнезд в городских местообитаниях вида.

Ослабление пресса хищничества и снижение доли брошенных гнезд, влияющих на успешность размножения садовой камышевки в городе, заметно нивелируется гибелью гнезд, связанной с хозяйственной и рекреационной деятельностью и некоторым увеличением частичной птенцовой смертности. В городе и на контрольной территории наблюдалось непреднамеренное уничтожение гнезд садовой камышевки, связанное с выкашиванием и вытаптыванием травянистой растительности в участках обитания вида. Так как посещаемость озелененных территорий в городе больше, чем в его окрестностях, то вероятность гибели гнезд садовой камышевки в городе от указанных причин возрастает по сравнению с контролем.

Следует отметить, что стадия откладки и насиживания яиц у садовой камышевки в городе и контроле завершается одинаково успешно, несмотря на некоторые различия в воздействии на урбанизированную и контрольную популяции отдельных факторов гибели яиц. В период выкармливания птенцов в обеих зонах уси-

ливается пресс хищничества, причем особенно заметно на контрольной территории, т. е. наблюдается понижение выживаемости птенцов в контроле, которое приводит к снижению успешности размножения загородной популяции садовой камышевки. Сокращение доли разоренных выводков в городе по сравнению с контролем косвенно свидетельствует о меньшей численности специализированных хищников на урбанизированной территории. Сам факт усиления хищничества на стадии выкармливания птенцов по сравнению с периодом инкубирования кладок противоречит устоявшемуся мнению, что в лесах умеренного пояса разоряемость гнезд с птенцами ниже, чем с яйцами (обзор: Паевский, 1985). По предположению Р. Риклефса (Ricklefs, 1969b; Паевский, 1985), птенцы могут представлять собой добычу для меньшего числа хищников, чем яйца из-за большей заметности яиц по сравнению с птенцами и усилением интенсивности защиты гнезда по мере развития яиц и птенцов. Наши данные о влиянии хищника на садовую камышевку согласуются с другими наблюдениями, показывающими, что к гнезду с птенцами за счет увеличения общей активности родителей и птенцов привлекается больше хищников, чем к гнезду с яйцами (Skutch, 1966: цит. по Паевский, 1985).

По сравнению с другими участками юга и юго-востока Западной Сибири городская популяция садовой камышевки отличается более высокой успешностью размножения. Величина показателя в Барабинской лесостепи составляет $62,3 \pm 1,0$ % (Чернышев, 1993), в пойме Средней Оби – 44,8 % (Кудашева, 1989б), Кузнецком Алатау – 55,9 % (Гуреев, 1989). Основным фактором, снижающим успешность размножения вида, авторы работ считают хищничество. Высокий уровень гибели гнезд садовой камышевки от хищника отмечен также в западной части ареала – юго-восточной Финляндии (Koskimies, 1980) и южном Приладожье (Попельнюх, 1991).

Успешность размножения садовой камышевки в уцелевших до вылета птенцов гнездах в городе и контроле статистически значительно не отличается. Следовательно, суммарное воздействие эмбриональной и частичной птенцовой смертности на успех размножения вида имеет аналогичные масштабы в обеих зонах.

Таким образом, увеличение числа птенцов на успешную попытку размножения у вида в городе связано с повышенной начальной плодовитостью урбанизированной популяции по сравнению с контролем.

Садовая камышевка является видом с хорошо выраженным полиморфизмом в окраске яиц, на что впервые было указано Ф.Д. Плеске (1890, 1891) (Птушенко, 1954). Хорошо различимы две цветовые вариации окраски фона – розовая и серая. Иногда выделяют промежуточную вариацию, но ее доля невелика и, по данным В.М. Чернышева (1998а), составляет 3,3 %. Данную вариацию мы не выделяли. Соотношение кладок розовой и серой морф в обследованных популяциях различается незначительно. На долю розовой морфы в городе приходится 49,4 %, серой – 50,6 %, в южном пригороде – 48,8 % и 51,2 % соответственно. Следовательно, ни один из морфотипов не имеет преимущества при заселении города. Проведены внутривидовые сравнения морфотипов по следующим показателям: дата начала откладки яиц, высота расположения гнезд, величина кладки, объем яиц, успешность размножения и успешность размножения в уцелевших гнездах. Ни по одному из показателей значимых различий не обнаружено. В городе объем яиц серой морфы больше такового в южном пригороде, объем яиц розовой морфы в зонах достоверно не отличается. Следовательно, межвидовые различия по данному показателю в основном обеспечивают самки, продуцирующие кладки серой морфы.

В пойме средней Оби сроки размножения, размеры гнезд, величина кладки и успешность размножения розовой и серой вариаций у садовой камышевки не отличаются (Кудашева, 1983, 1989б). В барабинской популяции вида не обнаружено существенных различий в расположении гнезд, сроках откладки и величине кладки разных морф и филопатрии молодых птиц, появившихся из яиц серой и розовой вариаций (Чернышев, 1991). Успешность размножения в гнездах с кладками розовой вариации оказалась статистически выше по сравнению с кладками серой вариации (Чернышев, 1993). Мы считаем, что в барабинской популяции вида более чем в два раза преобладает частота серой морфы (Чернышев, 1991, 2003),

соответственно вероятность обнаружения хищником таких гнезд закономерно возрастает.

Сравнительный анализ гнездовой биологии садовой камышевки в городе и контроле обнаружил ряд отличительных признаков урбанизированной популяции вида. В городе наблюдается повышение плотности гнездования вида, что связано со структурой зеленых насаждений, соответствующих экологическим потребностям вида, и со способностью садовой камышевки к сокращению расстояния между гнездами при фрагментации местообитаний.

В условиях более теплого городского мезоклимата ускоряется вегетация растительности, что обеспечивает готовность субстрата для прикрепления гнезд и защитные свойства местообитаний вида в более ранние сроки по сравнению с загородной территорией. Это позволяет урбанизированной популяции садовой камышевки приступить к размножению раньше по сравнению с контролем. Более теплый мезоклимат, ускоряющий созревание субстрата для размещения и маскировки гнезд, по-видимому, в относительно большем количестве привлекает в город птиц первой прилетной волны, находящихся в хорошем физиологическом состоянии и способных продуцировать кладки крупного размера. Увеличение размера кладки и объема яиц у птиц в городе косвенно указывает на повышенную долю самок старших возрастных групп в урбанизированной популяции вида и лучшую обеспеченность кормами.

Величина выводка статистически больше в городской зоне, что определяется повышенной начальной плодовитостью вида в городе. Хорошие результаты размножения урбанизированной популяции в уцелевших до вылета гнездах указывают на достаточные кормовые ресурсы. Местообитания садовой камышевки в городе испытывают более сильное воздействие хозяйственной и рекреационной деятельности. Наблюдается повышенная гибель гнезд, что заметно нивелирует преимущество, которое получает садовая камышевка в урбанизированном ландшафте из-за снижения пресса хищничества.

5.4 Обыкновенный скворец

Заселенность гнездовий. Занятость ИГ скворцом в городе почти в 2 раза ниже контрольных участков (таблица 21). Гнездовая численность скворца в городе и за его пределами, за исключением отрезка времени 1987–1989 гг., менялась асинхронно и разнонаправлено. В контрольной популяции снижение численности, начавшееся в 1987 г., после минимума в 1989 г. сменилось подъемом (1990–1991 гг.). В городской зоне после достижения максимума заселенности гнездовий в 1987 г. началось снижение, что привело в 1991 г. к полной депрессии численности скворца. Следовательно, в отношении многолетней динамики гнездовой численности урбанизированная группировка вида существенно отличается от контрольной популяции.

Таблица 21 – Заселенность искусственных гнездовий скворцом

| Год | Город | | Контроль | |
|----------|-----------------|--------------------|-----------------|--------------------|
| | Число гнездовий | Заселено, абс./% | Число гнездовий | Заселено, абс./% |
| 1986 | 100 | <u>12</u> 12,0 | 242 | <u>102</u> 42,1 |
| 1987 | 138 | <u>48</u> 34,8 | 233 | <u>93</u> 39,3 |
| 1988 | 133 | <u>29</u> 21,8 | 243 | <u>62</u> 25,5 |
| 1989 | 122 | <u>14</u> 11,5 | 239 | <u>17</u> 7,1 |
| 1990 | 94 | <u>2</u> 2,1 | 235 | <u>37</u> 15,7 |
| 1991 | 70 | <u>0</u> 0 | 120 | <u>56</u> 46,7 |
| Все годы | 657 | <u>105</u> 16,0 | 1262 | <u>367</u> 29,8 |

В подтаежной зоне Западной Сибири для скворца особенно благоприятны селитебные ландшафты, соседствующие с лугами или полями, и старые застроенные дачные участки. Значительные

площади городских территорий менее пригодны для вида из-за дефицита обширных открытых участков, где скворец может собирать корм (Юдкин, 2002). По мнению Э.И. Гаврилова (1974), дальность мест кормежки зачастую является лимитирующим фактором и препятствует заселению видом, например, центральных районов больших городов, где свободная от построек земля покрыта асфальтом.

Снижение гнездовой численности скворца в урбанизированной зоне, вероятно, связано с большей, чем в контроле удаленностью участков сбора корма от мест гнездования и их сравнительно небольшой площадью. Особенно значительные расстояния приходилось преодолевать птицам, гнезда которых находились в центральной части города. В некоторых случаях им требовалось преодолевать расстояние до 500 м. Возможно, поэтому средний показатель заселенности гнездовой в центральном городском парке значительно уступал таковому в периферийном парке города – соответственно 14 % и 30 %. В контроле открытые территории примыкали к зоне развески скворечников и птицы имели возможность собирать корм недалеко от гнезд. В Варшаве самая высокая доля занятости ИГ скворцом также наблюдалась на окраине города (65 %), а самая низкая – в его центральной части (9–15 %). Средняя заселенность ИГ в Варшаве была заметно меньше по сравнению с сельской местностью (Luniak, 1977).

Сроки размножения. Начало откладки яиц у скворца в городе смещено на относительно ранние сроки. Различия между урбанизированной и контрольной популяциями по датам появления наиболее ранней кладки составляют три дня (таблица 22).

Таблица 22 – Сроки размножения скворца (средние значения за 1986–1989 гг.)

| Зона | <i>n</i> | Медианная дата начала откладки яиц | Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы) | Продолжительность периода начала откладки яиц, дней |
|----------|----------|------------------------------------|---|---|
| Город | 97 | 30 апреля | <u>28 апреля</u> 26 апреля–2 мая | 1,63±0,12 |
| Контроль | 240 | 4 мая | <u>1 мая</u> 28 апреля–7 мая | 1,19 ± 0,09 |

Продолжительность периода начала откладки яиц у вида в городе статистически больше ($p < 0,01$). Более раннее размножение скворца по сравнению с неурбанизированными территориями отмечено и в других городах: Новокузнецке (Шкарин, Родимцев, 1982), Воронеже (Нумеров и др., 2013) и Москве (Диатроптов, 2017).

Смещение сроков размножения урбанизированной популяции скворца на относительно ранние сроки связано с более теплым мезоклиматом города, который может влиять на птиц прямо и косвенно через трофические условия (Климат Томска, 1982). В городе раньше освобождаются открытые участки земли, которые служат местом поиска корма и используются птицами для собирания гнездового материала. В городе скворцы используют корма антропогенного происхождения. На использование видом кухонных отходов, особенно в весеннее время, указывает Э.И. Гаврилов (1974). Показано, что искусственная подкормка стимулирует более раннюю откладку яиц у скворца. Эксперименты по вольерному содержанию скворцов показали, что особи, получавшие дополнительное питание, начинали откладку яиц на 1–5 (Kallander, Karlsson, 1993) и 11–14 дней раньше (Meijer, Langer, 1995), чем контрольные птицы. Продолжительность периода яйцекладки, оцененная по стандартному отклонению, у скворца в городе статистически значимо больше, чем в контроле. Возможно, при большей плотности гнездования вида в контроле здесь наблюдается дополнительная взаимная стимуляция пар, что сильнее по сравнению с городской популяцией синхронизирует откладку яиц.

Величина кладки и объем яиц. В городе и за его пределами полная кладка у скворца состоит из 3–7 яиц (таблица 23). Подавляющая часть гнезд в участках сравнения содержит кладки из 4–6 яиц, а доля кладок с тремя и семью яйцами повсеместно очень незначительна. Средняя величина кладки в городе и контроле не отличается. Во всех зонах модальной является кладка из пяти яиц, но ее доля в контроле почти на 10 % меньше, чем в городе. На контрольной территории по сравнению с городом повышена доля небольших кладок, состоящих из 3–4 яиц. Одновременно здесь чаще

встречаются кладки из 6–7 яиц. В связи с указанными особенностями распределения частоты разных кладок в загородной популяции у нее возрастает коэффициент вариации показателя ($p < 0,001$).

Таблица 23 – Соотношение гнезд с разным количеством яиц, абс./%, и средний размер кладки у скворца

| Зона | Количество яиц в полной кладке | | | | | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
|-------------------------|--------------------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | |
| Город ($n=94$) | <u>1</u> 1,1 | <u>14</u> 14,9 | <u>61</u> 64,9 | <u>17</u> 18,1 | <u>1</u> 1,1 | $5,03 \pm 0,07$ | $12,8 \pm 0,9$ |
| Контроль ($n=271$) | <u>7</u> 2,6 | <u>51</u> 18,8 | <u>150</u> 55,3 | <u>59</u> 21,8 | <u>4</u> 1,5 | $5,01 \pm 0,04$ | $15,1 \pm 0,6$ |

Объем яиц у птиц в городской зоне статистически больше, чем в контроле – соответственно $6302 \pm 21 \text{ мм}^3$ ($CV = 7,3 \pm 0,2 \%$, $n = 472$) и $6114 \pm 16 \text{ мм}^3$ ($CV = 8,8 \pm 0,2 \%$, $n = 1184$) ($p < 0,001$). Напротив, вариабельность данного показателя у скворца в городе снижена по сравнению с контролем ($p < 0,001$). Уменьшение показателей вариабельности размера кладки и объема яиц у скворца в городе свидетельствует о большей выравненности трофических условий.

Отсутствие различий в размере кладки у скворца в участках сравнения, которое сочетается с увеличенным объемом яиц в городе, указывает на более благоприятные трофические условия в предгнездовой период и во время продуцирования кладок. Данная ситуация характерна для той сравнительно небольшой части городской территории, где находятся огороды, пустыри и другие открытые пространства без густой растительности. Например, снижение размера кладки у обыкновенного скворца в Варшаве по сравнению с сельскохозяйственными территориями отмечено М. Луняком (Luniak, 1977), что автор связывает с неблагоприятными трофическими условиями в городе. В свою очередь ухудшение трофических условий М. Луняк объясняет небольшой площадью участков, пригодных для сбора корма. Размер кладки и объем яиц у скворца в Воронеже и за его пределами статистически значимо не отличается (Нумеров и др., 2013). В Финляндии размер кладки у скворцов в поселках больше, чем у птиц в удаленных от них участках

(Korpmaki, 1978). В неурбанизированных ландшафтах на юго-востоке Западной Сибири самые маленькие кладки отмечены у скворцов, гнездящихся у суходольных лугов, наиболее крупные – около сельхозугодий и в деревнях (Куранов и др., 2022).

Как показывают наши многолетние наблюдения, прилетевшие весной скворцы длительное время держатся в городе и поселках. Только здесь они могут найти достаточное количество пищи, пока не стаял снег. По-видимому, в городе концентрируются птицы первой прилетной волны, которые находятся в лучшем физиологическом состоянии и способны впоследствии продуцировать более крупные яйца. Предположение согласуется с нашими данными об увеличении объема яиц у скворца на городской территории. В контроле по сравнению с городом в 1,3 раза повышена частота небольших кладок, состоящих из 3–4 яиц. Это косвенно указывает на некоторое увеличение в загородной популяции скворца самок-первогодков. У последних средний размер кладки на 0,4 яйца меньше, чем у самок в возрасте двух лет и старше (Нумеров, 1984).

Успешность и продуктивность размножения. Доля успешных гнезд у скворца в городе больше, чем в контроле, но различия недостоверны (таблица 24). Основной причиной гибели гнезд в участках сравнения является бросание неполных и завершенных кладок и выводков, но в контроле это наблюдается чаще. Доля гнезд, разоренных хищником, в обеих зонах невелика. За городом основным разорителем гнезд является бурундук *Tamias sibiricus*, в городе два гнезда с птенцами уничтожила обыкновенная белка *Sciurus vulgaris*.

Таблица 24 – Причины гибели гнезд скворца, абс./%

| Зона | n | Причины гибели гнезд | | | Доля успешных гнезд, % |
|----------|-----|----------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|
| | | Хищник | Брошено | Выброшено вертишейкой | |
| Город | 88 | <u>2</u> 2,3 | <u>21</u> 23,9 | <u>2</u> 2,3 | 71,6±4,8 |
| Контроль | 337 | <u>8</u> 2,4 | <u>95</u> 28,2 | <u>4</u> 1,2 | 65,3±2,6 |

Успешность размножения скворца в начатых кладках любой дальнейшей судьбы в городе больше ($p < 0,001$), что связано со значительными потерями в контрольной популяции на всех стадиях репродуктивного цикла, на стадии откладки и инкубации яиц (таблица 25).

Таблица 25 – Успешность размножения скворца, %

| Зона | Отложено яиц | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Успех насиживания | Успех выкармливания | Успех размножения |
|----------|--------------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| Город | 406 | 375 | 241 | 92,4±1,3 | 64,3±2,5 | 59,4±2,4 |
| Контроль | 1443 | 1085 | 660 | 75,2±1,1 | 60,8±1,5 | 45,7±1,3 |

Успешность насиживания у скворца в городе выше по сравнению с загородной популяцией (см. таблицу 25) ($p < 0,001$). В урбанизированной популяции вида заметно меньше уровень эмбриональной смертности и потери, связанные с бросанием кладок. Гибель кладок от хищника отмечена только за городом. Разорение гнезд вертишейкой, являющейся конкурентом скворца за ИГ, в обеих зонах наносило виду незначительный ущерб (таблица 26).

Таблица 26 – Гибель яиц у скворца

| Зона | Причины гибели яиц, абс./% | | | |
|----------|----------------------------|--------------------|------------------|-----------------------|
| | Эмбрион. гибель | Брошено | Хищник | Выброшено вертишейкой |
| Город | <u>12</u> 3,7 | <u>13</u> 3,2 | – | <u>6</u> 1,5 |
| Контроль | <u>66</u> 5,7 | <u>252</u> 17,5 | <u>26</u> 1,8 | <u>12</u> 0,8 |

Успешность выкармливания у скворца в городе больше по сравнению с контролем, но различия незначимы (см. таблицу 25). Основной причиной, снижающей успех размножения вида на данной стадии, повсеместно является гибель птенцов, не связанная с хищничеством. Значительный отход птенцов в обеих зонах наблю-

дался при возвратах холодов, причем воздействие заморозков сильнее проявлялось на контрольной территории, где сочетались повышенные уровни гибели целых выводков и частичной птенцовой смертности. Гибель птенцов от хищников больше в городе, но этот показатель в обеих зонах незначителен (таблица 27).

Успешность размножения скворца в уцелевших до вылета птенцов гнездах в городе больше, чем в контроле: соответственно $77,2 \pm 2,4$ % и $70,2 \pm 1,5$ % ($p < 0,01$), что объясняется сниженной в городе эмбриональной и частичной птенцовой смертностью (см. таблицы 26, 27).

Таблица 27 – Гибель птенцов у скворца

| Зона | Причины отхода птенцов, абс./% | | |
|----------|--------------------------------|----------------------|------------------|
| | Брошено | Гибель части выводка | Хищник |
| Город | $\frac{58}{15,5}$ | $\frac{64}{21,0}$ | $\frac{12}{3,2}$ |
| Контроль | $\frac{185}{17,0}$ | $\frac{223}{25,5}$ | $\frac{4}{0,4}$ |

Определенные различия между урбанизированной и контрольной популяциями скворца наблюдаются в соотношении выводков разной величины. Характерной чертой городской популяции вида является отсутствие явного модального класса. В городе почти с одинаковой частотой встречаются выводки, состоящие из четырех и пяти птенцов, тогда как в контроле выводки из пяти птенцов наблюдаются примерно в 2 раза реже, чем в городе. В свою очередь доля небольших выводков (2–3 птенца) в контроле заметно больше по сравнению с городской популяцией вида (таблица 28).

Количество птенцов на попытку и успешную попытку размножения у скворца в городе больше, чем в контроле (таблица 29) ($p < 0,05$ и $p < 0,01$ соответственно). Различия по первому показателю в основном объясняются более существенными потерями яиц, целых выводков и отдельных птенцов от неблагоприятных погодных условий в контроле. Снижение размера выводка в уцелевших гнездах обусловлено увеличенной частичной птенцовой и эмбриональной смертностью в загородной популяции вида.

Таблица 28 – Соотношение гнезд с различным количеством птенцов в выводке у скворца, абс./%

| Зона | Количество птенцов в выводке | | | | | |
|------------------------------|------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Город (<i>n</i> =63) | $\frac{3}{4,8}$ | $\frac{7}{11,1}$ | $\frac{9}{14,3}$ | $\frac{21}{33,3}$ | $\frac{22}{34,9}$ | $\frac{1}{1,6}$ |
| Контроль (<i>n</i> =114) | $\frac{16}{7,0}$ | $\frac{37}{16,2}$ | $\frac{60}{26,3}$ | $\frac{77}{33,8}$ | $\frac{35}{15,3}$ | $\frac{3}{1,3}$ |

Таблица 29 – Продуктивность размножения и величина выводка у скворца

| Зона | Птенцов на попытку размножения | | | Птенцов на успешную попытку размножения | | |
|----------|--------------------------------|------------------------|-----------------|---|------------------------|-----------------|
| | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ | <i>n</i> | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Город | 88 | $2,77 \pm 0,22$ | $73,2 \pm 5,5$ | 63 | $3,87 \pm 0,15$ | $31,0 \pm 2,7$ |
| Контроль | 336 | $2,29 \pm 0,10$ | $80,9 \pm 3,1$ | 228 | $3,38 \pm 0,08$ | $34,7 \pm 1,6$ |

Успешность размножения скворца в городе выше, чем в контроле за счет меньших потерь на всех стадиях гнездового цикла. Решающее значение в определении различий по данному показателю имеет больший успех урбанизированной популяции вида на стадии откладки и насиживания яиц. В городе отход гнезд на данной стадии составил 11,4 %, а в контроле – 18,1 %, то есть в 1,6 раза меньше. В городе существенно меньше доля брошенных яиц, тогда как остальные причины гибели яиц – хищничество, конкуренция – незначительно влияют на успех насиживания в обеих зонах.

На обеих территориях отмечено оставление гнезд с начатыми и завершёнными кладками в периоды похолоданий в мае. В некоторых случаях такое снижение температуры сопровождалось обильным снегопадом, что значительно затрудняло скворцам поиск корма. В этой ситуации, вероятно, некоторые самки не успевали найти достаточное количество пищи и оставляли кладки, так как не могли обеспечить нормальный режим инкубации. В городе, в отличие от контроля, снег стаивал быстрее, что позволяло птицам лучше пережить временные трудности.

Мы проанализировали успех размножения скворца за три сезона, во время которых складывались неблагоприятные погодные условия. В 1986 г. в первой декаде мая наблюдались заморозки от $-0,4^{\circ}\text{C}$ до $-6,5^{\circ}\text{C}$ и обильный снегопад 6 мая. В результате 15 % пар с начатыми и полными кладками в контроле бросили гнезда, а в городе не было оставлено ни одного гнезда. В 1988 г. во второй и начале третьей декады мая отмечались регулярные заморозки с минимальной температурой от -1°C до 0°C . В эти дни в контрольной популяции бросили кладки 11 % пар, в городе – 4 %, а птенцовая смертность в участках сравнения не отличалась и составила 19 %. Средний отход кладок из-за похолоданий за 1986–1988 гг. составил 6 % в городе и 15 % в контроле, птенцов – 19 % в городе и 33 % в контроле.

В периоды резких похолоданий в обеих зонах наблюдалось оставление выводков и увеличение частичной птенцовой смертности. В начале июня 1986 г. заметно похолодало и в течение нескольких дней минимальная температура держалась в пределах $0-1,5^{\circ}\text{C}$. В этот период в контрольных гнездах преобладали птенцы в возрасте 14–16 дней, а в городе – 19–21 день, то есть на стадии вылета. В контроле в эти дни отход птенцов составил 30 %, в городе погибли единичные птенцы – всего 2 %. Как отмечалось выше, в 1987 г. в конце второй и начале третьей декады мая на протяжении пяти дней минимальная температура менялась от $-0,4^{\circ}\text{C}$ до $1,4^{\circ}\text{C}$. За это время отход птенцов составил 47 % в контроле и 24 % в городе. В 1988 г. во второй и начале третьей декады мая отмечались регулярные заморозки с минимальной температурой от -1°C до 0°C . В эти дни птенцовая смертность в участках сравнения не отличалась и составила 19 %.

Связь погодных условий и успешности выкармливания птенцов у скворца, по нашему мнению, объясняется следующим образом. При возврате холодов взрослые птицы больше времени тратят на обогрев птенцов. В результате снижается количество пищи, приносимой молодым. Имеются данные, что при понижении температуры воздуха частота прилетов скворцов с кормом к гнезду резко снижается (Фуфаев, Фуфаева, 2001). С другой стороны, во время отлучек родителей птенцы могут остывать и не так интенсивно

просить корм. Соответственно вероятность гибели от недокорма отдельных птенцов и целых выводков возрастает. В обеих зонах чаще наблюдается первый вариант птенцовой смертности, когда погибала часть выводка. В городе суммарная гибель птенцов от указанных причин на 6 % меньше контрольного значения показателя (см. таблицу 27). Наблюдаемые различия указывают, что влияние неблагоприятных погодных условий на скворца в городе более сглажено по сравнению с контрольной территорией. Вероятно, это связано с более теплым мезоклиматом города, положительное влияние которого на урбанизированную популяцию скворца прослеживается и в период выкармливания птенцов. В данном случае можно говорить о прямом влиянии мезоклимата (снижение энергопотерь у птенцов и взрослых птиц) и косвенном, что выражается в степени доступности кормов.

Приведенные выше данные о выживаемости кладок и птенцов у скворца при возврате холодов свидетельствуют о том, что тесная связь вида с урбанизированным ландшафтом существенно снижает отход потомства при неблагоприятных погодных условиях. Повышение успешности и продуктивности скворца в культурном ландшафте (деревни и сельхозугодья) по сравнению естественными и слаботрансформированными участками характерно в целом для популяции вида в юго-восточной части Западной Сибири, различия связаны с меньшими потерями кладок и птенцов в культурном ландшафте при возврате холодов (Куранов и др., 2022).

Успешность выкармливания птенцов у скворца в периферийном парке города, имеющем непосредственный контакт с открытыми территориями, на 12 % больше, чем в центральном парке. Наблюдение подчеркивает отрицательную связь между удаленностью гнездовых от участков сбора корма и выживаемостью птенцов. Успех выкармливания птенцов у скворцов, гнездящихся на окраине Варшавы, был выше, чем у птиц в центральных участках города (Luniak, 1977).

Интересно отметить, что в обеих зонах соседствовали гнезда, в которых при похолодании погибал весь выводок, и гнезда, где не погибло ни одного птенца. Данное обстоятельство указывает на то,

что, кроме внешнего воздействия, на успех размножения вида влияют и внутривидовые факторы. По данным А.Д. Нумерова (1984), результативность гнездования скворца в первую очередь зависит от возраста самки и у взрослых птиц она выше, чем у годовиков. Дальнейшие исследования показали, что наибольшее влияние на продуктивность размножения скворца оказывают наследственные качества птиц, а значение опыта проявляется в меньшей степени (Нумеров, 2006). Автором был проведен эксперимент по перекладке яиц от взрослых пар скворца к молодым. Выяснилось, что доля слетков от числа отложенных яиц, взятых у взрослых птиц, статистически превысила аналогичный показатель для собственных кладок. Возможно, в городе увеличена доля птиц с лучшими наследственными свойствами, так как рано прилетающие птицы, находящиеся в хорошей физиологической кондиции, в первую очередь концентрируются на его территории.

Отмеченное выше снижение птенцовой смертности в городе нивелируется увеличенной по сравнению с контролем гибелью выводков от хищника, что связано с деятельностью обыкновенной белки, обитающей в парках Томска. Влияние хищничества на успех выкармливания у скворца в городе незначительно и может рассматриваться как случайный и второстепенный фактор.

Межвидовые различия по таким показателям, как успешность размножения в уцелевших гнездах и количество птенцов на успешную попытку размножения, указывают на суммарное влияние эмбриональной и частичной птенцовой смертности и конечный результат гнездования скворца в городе ниже по сравнению с контролем. Хорошая выживаемость птенцов в городе говорит о том, что здесь они в достаточном объеме обеспечены полноценным питанием. Благодаря влиянию положительных факторов на всех стадиях репродуктивного цикла, городская популяция скворца превышает контрольную группировку вида по главному результирующему показателю – количеству птенцов на попытку гнездования.

Данные по успешности и продуктивности размножения скворца в других городах по сравнению с неурбанизированными территориями неоднозначны. Так, успех гнездования и продуктивность вида в Воронеже заметно больше, чем в одноименном запо-

веднике, что связано с резким ослаблением пресса хищничества в городских местообитаниях вида (Нумеров и др., 2013). Напротив, успешность и продуктивность размножения у скворца в Варшаве (Luniak, 1977) и серого скворца в Токио (Kurodo, 1964) меньше, чем в сельской местности, что соотносится авторами с повышенной смертностью птенцов по причине нехватки животной пищи в городе.

Лучшая обеспеченность пищей в предгнездовой период и более благоприятный городской мезоклимат позволяют урбанизированной популяции скворца в городе раньше приступить к размножению и при равной с контролем величине кладки продуцировать более крупные яйца. Для городской популяции скворца характерно снижение гнездовой численности. По-видимому, это связано с относительно меньшими площадями для сбора корма и необходимостью преодолевать относительно большие расстояния в поисках пищи. В период насиживания и выкармливания птенцов городская популяция скворца находится в более благоприятных условиях по сравнению с контрольной группировкой вида, что объясняется положительным влиянием на птиц городского мезоклимата. Данное положение подтверждается меньшей по сравнению с контролем долей брошенных кладок и погибших птенцов у городских птиц при возврате холодов. В городской популяции скворца ниже по сравнению с контролем уровень эмбриональной и частичной птенцовой смертности. В итоге успешность размножения и количество вылетевших птенцов на гнездящуюся пару в городской популяции скворца статистически значимо больше по сравнению с контролем. Указанные обстоятельства позволяют рассматривать урбанизированную территорию как вполне пригодную для воспроизводства вида.

5.5 Большая синица

Заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования. Значения обоих показателей в городе и контроле почти совпадают (таблица 30). Следует отметить, что в пригороде Томска плотность гнездования вида в ИГ заметно больше по сравнению

с другим контрольным участком, находящимся в 3 км от с. Киреевска, и составляет соответственно 9,9 и 3,5 гн./10 га.

Таблица 30 – Заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования большой синицы

| Год | Городская зона | | | Контроль | | |
|----------|-----------------|------------------|----------------------------------|-----------------|-------------------|----------------------------------|
| | Число гнездовий | Заселено, абс./% | Плотность гнездования, гн./10 га | Число гнездовий | Заселено, абс./% | Плотность гнездования, гн./10 га |
| 1986 | 100 | <u>2</u> 2,0 | 2,2 | 547 | <u>27</u> 4,9 | 5,5 |
| 1987 | 220 | <u>7</u> 3,2 | 3,5 | 587 | <u>18</u> 3,1 | 3,4 |
| 1988 | 220 | <u>7</u> 3,2 | 3,5 | 598 | <u>24</u> 4,0 | 4,5 |
| 1989 | 199 | <u>12</u> 6,0 | 6,7 | 594 | <u>23</u> 3,9 | 4,3 |
| 1990 | 185 | <u>9</u> 4,9 | 5,4 | 565 | <u>27</u> 4,8 | 5,3 |
| Все годы | 924 | <u>37</u> 4,0 | 4,5 | 2891 | <u>119</u> 4,1 | 4,6 |

При сравнении гнездовой численности большой синицы в разных зонах необходимо учитывать, что в городе птицы, кроме ИГ, используют другие укрытия антропогенного происхождения и дупла. Гнезда большой синицы в Томске находили в вертикальных трубах и на фонарных столбах. В Европе также отмечены случаи размножения вида в гнездах сороки, на чугунных перилах, в почтовых ящиках, за обшивками зданий и т. п. (Мальчевский, Пукинский, 1983). Обнаружено открытое гнездование в постройках черного дрозда (Monros et al., 1999). В Томске численность большой синицы в разных местообитаниях составила 65–200 особей/км² (Железнова и др., 2021), в естественных ландшафтах южной части Томской области заметно меньше: 5–23 особи/км² (Миловидов и др., 2015). В пригородных лесных местообитаниях гнездовая численность вида (33–42 особи/км²) больше, чем в естественных биотопах, но уступает таковой в городе (Железнова и др., 2021).

Повышение плотности гнездования большой синицы в городе и пригороде объясняется значительной синантропностью вида в Сибири. Большое значение имеет терпимость вида к фрагментации лесных массивов, и структура древесных насаждений в городе в целом соответствует экологическим потребностям вида. На высокую гнездовую численность вида в городах и их окрестностях в подтаежной зоне Западной Сибири указывают С.М. Цыбулин (1985) и В.А. Юдкин (2002). Тяготение вида к селитебному ландшафту в районе исследования объясняется тем, что в южно-таежной и подтаежной зоне Западной Сибири большая синица в основном зимует в населенных пунктах. В зимний период в пос. Самусь в окрестностях Томска численность большой синицы составила 280 особей/км², в лесу в нескольких километрах от поселка – 2–3 особи/км² (Современное состояние орнитофауны ..., 2008). В центральной части Томска зимой обилие большой синицы достигало еще большего значения – 410–561 особей/км² (Железнова и др., 2021). В условиях Сибири птицы не получают преимуществ от дальних перемещений в силу однообразности климатических условий, южное направление миграций не сформировалось из-за обширных степных пространств (Гашков, 2007). Поэтому доминирующей у вида стала стратегия, связанная с вынужденной оседлостью. Рассчитанный запас зимующих особей большой синицы в населенных пунктах Томской области примерно соответствует количеству птиц после вылета молодых на территории области (Гашков, 2007).

Таким образом, успешность обитания вида в регионе определяется зимовочной емкостью территорий, к которым относятся города и крупные населенные пункты.

Большая синица относительно рано приступает к размножению и с наибольшей плотностью заселяет пригодные для гнездования территории вблизи мест, где зимовочные условия максимально благоприятные (Юдкин, 2002). В городе большую синицу на зимнее время привлекает обилие антропогенных кормов и более комфортные погодные условия. В городе зимой синицы в поисках корма могут обыскивать не только ветви деревьев и кустарников, но и балконы, окна и утопанные дорожки. По данным мечения гнездовое сообщество больших синиц в центральном парке Томска

наполовину формировалось из зимовавших здесь особей и птицы демонстрировали высокую степень верности зимовальной и гнездовой территории (Гашков, Москвитин, 2001).

В условиях северо-запада России большая синица также предпочитает гнездиться в лесах, расположенных поблизости от зимовочных станций. Поэтому максимальная плотность гнездового населения в Ленинградской области (30–40 пар/км²) и в Карелии (28 пар/км²) отмечается в смешанных древостоях в окрестностях населенных пунктов или в старых городских парках (Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин и др., 1993). В данном регионе в удаленных от жилья человека лесах синицы обычно не зимуют и с невысокой плотностью заселяют их в гнездовой период (Носков, Смирнов, 1981). В оптимальных для птиц станциях, в окрестностях крупных городов они занимают 80–90 % ИГ, в глубине лесных массивов только 2–10 % (Смирнов, Тюрин, 1981). В Эстонии заселенность ИГ большой синицей в крупном лесном массиве была меньше, чем в городе и сельском культурном ландшафте (Мянд, 1988). В ближнем пригороде Петрозаводска данный вид занял 9,8 % ИГ (Толстогузов, 2019), тогда как естественных местообитаниях Карелии только 1,91 % (Артемьев, 2008б).

Важное значение для освоения городской среды большой синицей имеет способность вида хорошо переносить фрагментацию лесных массивов. В Бельгии исследовали репродуктивные показатели большой синицы в лесных массивах разной площади. Плотность гнездования вида на небольших участках (0,4–2,8 га) была в 2 раза выше по сравнению с участками большей площади (6,2–17 га) (Nour et al., 1998).

Обращает на себя внимание значительное колебание гнездовой численности городской популяции большой синицы по сравнению с контролем. Если кратность изменения гнездовой плотности городской популяции вида за весь период наблюдений составила 2,6 раза, то в контроле 1,5 раза. Максимальная заселенность видом искусственных гнездовий в городе отмечена в 1989 г. Зима 1988–1989 г. была наиболее теплой за весь период наших наблюдений. Если средняя зимняя температура в 1985–1987 гг. и 1989–1990 гг. менялась в пределах от –13,1 °С до –14,3 °С, то в зиму 1988–1989 г.

составила минус 9,8 °С. Возможно, это увеличило выживаемость птиц, и они в большем количестве остались в городе на гнездовании.

Сроки размножения. Начало откладки яиц у большой синицы в городе смещено на относительно ранние сроки. Различия с контролем по медианному значению составляют четыре дня, по средней дате наиболее ранней кладки – один день (таблица 31). Длительность периода начала откладки яиц у вида в городе меньше, чем в контроле, но различия незначимы.

Таблица 31 – Сроки размножения большой синицы (1986–1989 гг.)

| Зона | <i>n</i> | Медианная дата начала откладки яиц* | Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы) | Продолжительность периода начала откладки яиц, дней |
|--|----------|-------------------------------------|---|---|
| Город | 34 | 12 мая | <u>8 мая</u> 3–15 мая | 4,69 ± 0,57 |
| Конт-роль | 78 | 16 мая | <u>9 мая</u> 3–14 мая | 5,19 ± 0,41 |
| *По объединенным данным за 1986–1989 гг. | | | | |

Более раннее размножение большой синицы в городе отмечено в ряде работ (Мянд, 1988; Cramp, Perrins, 1993; обзор: Glutz, Bauer, 1993; Чичкова, 2009; Нумеров и др., 2013; Satgé et al., 2019). Смещение сроков размножения томской популяции большой синицы на относительно ранние сроки мы связываем с более теплым мезоклиматом города и лучшей обеспеченностью кормами в предгнездовой период, причем трофический фактор имеет приоритетное значение. Группировка большой синицы в пригороде Томска, где влияние городского мезоклимата не ощущается, опережала птиц из удаленного от города лесного массива в окрестностях пос. Киреевск по срокам откладки яиц на 2 дня. В Житомирском Полесье в окрестностях крупных населенных пунктов большая синица начала размножение в среднем на 8 дней раньше, чем птицы из естественных лесных массивов (Яремченко, 1991). Пониженный температурный порог начала яйцекладки 7,5 °С в пригороде против 9,1 °С в отдаленных от населенных пунктов участках, по мнению

автора, позволяет связать более ранние сроки гнездования вида в пригородах с лучшей обеспеченностью птиц кормами в этих станциях.

В центральной Европе большая синица в городских парках начинала гнездиться раньше по сравнению с птицами в лесах в сельской местности (Cramp, Perrins, 1993). Авторы объясняют это явление искусственным освещением в городах, благодаря чему птицы увеличивают время кормежки. Мы также наблюдали, что в городе зимой и весной синицы начинают кормиться до восхода солнца и продолжают пищевую активность после его захода. В Англии в пригородных садах синицы начинали гнездиться раньше, чем в лесах и парках, что связано с искусственной подкормкой (Lack, 1966). Аналогичная тенденция выявлена у большой синицы в Голландии (Kluuver, 1951). Следует отметить, что во всех упомянутых случаях смещение размножения вида в городе на более ранние сроки прямо или косвенно связано с трофическим фактором. Полностью игнорировать прямое влияние городского мезоклимата на птиц не стоит. Мы неоднократно наблюдали, как зимой и весной синицы используют помещения для ночевки и обогрева в дневное время, что может снижать их энергопотери.

Возможно, что смещение сроков размножения большой синицы в городе на более ранние сроки косвенно указывает на увеличение в урбанизированной популяции вида особей старших возрастных групп по сравнению с контролем. По данным Р. Мянды (1988), в группировке большой синицы г. Тарту увеличена доля самок старших возрастных когорт по сравнению с сельской популяцией вида. В Западной Европе самки старших возрастных групп, как правило, гнездятся раньше первогодков, причем в южных частях ареала эта разница в сроках увеличивается. Так, в Швейцарии различия достигали четырех дней (Nager, Noordwijk, 1995), в Голландии они отмечались не ежегодно и составили два дня (Kluuver, 1951), в южной Англии эти различия не превышали одного дня (Perrins, 1965). По данным А.В. Артемьева (2008), на сроки размножения большой синицы существенное влияние оказывает и возраст самца: пары с самцами-первогодками обычно гнездились на 1–4 дня позже, чем пары с более старыми партнерами.

Величина кладки и объем яиц. Средний размер первой кладки у птиц в городе достоверно меньше по сравнению с контрольной группой ($p < 0,01$) (таблица 32). Величина полной кладки у вида варьирует в городе от 8 до 13 яиц, в контроле – от 7 до 15 яиц. Характерной чертой городской популяции является отсутствие крупных кладок, состоящих из 14–15 яиц, в контроле на их долю приходится почти 9 %. Явный модальный класс (11 яиц) выделяется только у птиц в городе. В отношении контрольной популяции вида можно говорить только о группе наиболее часто встречаемых кладок (11–13 яиц) без ярко выраженного модального класса. Вариабельность размера кладки у контрольной популяции большой синицы имеет тенденцию к увеличению по сравнению с городской группировкой вида, однако различия недостоверны. Вторые кладки у вида в районе исследования – редкое явление. За всё время наблюдений отмечено два таких случая, причем оба в контроле, что составило 3,1 % от общего числа пар, успешно завершивших первый цикл размножения. По материалам С.И. Гашкова, в период 1991–2004 гг. вторые кладки у большой синицы в Томске наблюдались также не ежегодно (в 5 лет из 11) (Гашков, 2007). Их доля от числа первых кладок составила 4,3 %. По мнению автора, незначительное число пар со вторым циклом гнездования связано с лимитом времени вследствие короткого летнего периода в условиях Западной Сибири. Объем яиц и вариабельность данного показателя у птиц в городской зоне меньше, чем в контроле ($p < 0,001$).

Таблица 32 – Соотношение гнезд с разным количеством яиц, абс./%, и средний размер кладки X у большой синицы

| Зона | Количество яиц в полной кладке | | | | | | | | | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
|------------------------------|--------------------------------|-----------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | | |
| Город ($n=37$) | – | <u>2</u> 5,4 | <u>9</u> 24,3 | <u>7</u> 18,9 | <u>10</u> 27,0 | <u>7</u> 18,9 | <u>2</u> 5,4 | – | – | 10,46± 0,22 | 12,9± 1,5 |
| Конт- роль ($n=101$) | <u>3</u> 3,0 | <u>5</u> 4,9 | <u>8</u> 7,9 | <u>15</u> 14,9 | <u>22</u> 21,8 | <u>19</u> 18,8 | <u>20</u> 19,8 | <u>4</u> 4,0 | <u>5</u> 4,9 | 11,33± 0,18 | 16,4± 1,1 |

Снижение величины кладки в урбанизированных популяциях большой синицы отмечено у вида в европейской части (Хырак,

Мянд, 1988; Hamman et al., 1989; обзоры: Horak, 1993; Solonen, 2001; Чичкова, 2009; Скрыпникова, 2011; Нумеров и др., 2013; Satgé et al., 2019). Во Франкфурте-на-Майне, по мнению авторов (Berressem et al., 1983; Hamman et al., 1989), это связано с бедными кормовыми условиями в городских парках и рассматривается как адаптация, приводящая в соответствие размер будущего выводка и запасы пищи. Низкое качество пищи перед сезоном размножения в городских местах обитания также может быть причиной небольшого размера кладки синиц (Hildén, Solonen 1990), однако ведущую роль, по мнению Т. Солонена (Solonen, 2001), играет нехватка пищи из-за высокой гнездовой плотности вида в городе.

Объем яиц и вариабельность показателя у большой синицы в городской зоне меньше, чем в контроле: $1731 \pm 7 \text{ мм}^3$ ($n = 193$; $CV = 5,7 \pm 0,3$) и $1759 \pm 4 \text{ мм}^3$ ($n = 733$; $CV = 6,9 \pm 0,2$) соответственно ($p < 0,001$). Снижение объема яиц у большой синицы наблюдалось во Франкфурте-на-Майне (Hamman et al., 1989), Тарту (Horak et al., 1995), Перми (Чичкова, 2007) и Воронеже (Нумеров и др., 2013), что также объясняется менее благоприятными трофическими условиями перед сезоном размножения в городе. Исследования большой синицы в относительно бедных городских и более богатых пригородных местообитаниях в Эстонии показали, что в городе масса самок меньше по сравнению с контролем. Установлено, что между массой самок и величиной яиц в обоих местообитаниях прослеживается положительная связь: около 80 % изменчивости размеров яиц была наследственной, также отмечается влияние кондиции самки (Horak et al., 1995).

Другой возможной причиной снижения размера кладки и величины яиц у большой синицы в городе является особенность возрастной структуры урбанизированной популяции вида. Вероятно, в городе за счет высокой степени оседлости и, соответственно, лучшей выживаемости птиц увеличена доля самок старших возрастов. Имеются данные о снижении смертности (Berressem et al., 1983), увеличении доли самок старших возрастных групп и большей доле оседлых птиц в урбанизированных популяциях большой синицы (Мянд, 1988; Артемьев, Толстогузов, 2022). Гашков С.И. (2007) отмечает, что в томской популяции большой синицы выживаемость

оседлых особей статистически значимо выше, чем у иммигрантов. Снижение величины кладки у самок большой синицы старше двух лет отмечено у ряда европейских популяций вида (обзор: Valen, 1973). Что касается оологических показателей, то имеются сведения о криволинейной зависимости величины яиц от возраста птиц. По данным Р. Мянды (1988), у самок большой синицы объем яиц достигает максимума у 2-летних особей, а в возрасте трех лет наблюдается снижение показателя.

Более ранние сроки размножения большой синицы в Томске сочетаются с относительно меньшим размером кладки по сравнению с контролем. Это противоречит большинству наблюдений, в которых отмечено, что более крупные кладки у вида наблюдаются в начале сезона размножения (Артемьев, 2008б). Если рассматривать городскую и контрольную популяции большой синицы отдельно, то для обеих обследованных группировок вида характерным является постепенное снижение величины кладки в течение гнездового сезона. В городе зависимость размера кладки y от даты появления первого яйца x описывается уравнением линейной регрессии вида $y = 11,07 - 0,104x$ ($R^2 = 0,16$, $p = 0,038$), в контроле: $y = 11,84 - 0,074x$ ($R^2 = 0,10$, $p = 0,047$). Значимых различий в коэффициентах наклона прямых регрессии не обнаружено. Таким образом, темп снижения величины кладки в течение сезона в обеих популяциях примерно одинаков и составляет около одного яйца за декаду.

Средняя величина первой кладки у большой синицы в центральном томском парке в 1993–2004 гг. составила $11,2 \pm 0,13$ яиц (Гашков, 2007), это больше по сравнению со значением аналогичного показателя в 1986–1990 гг. Таким образом, у городской группировки вида в указанные годы наблюдалась тенденция роста размера кладки. Данный факт свидетельствует об увеличении в городской популяции большой синицы доли самок наиболее продуктивных возрастных классов. Объем яиц у большой синицы в центральном томском парке в 1993–2004 гг. составил 1700 ± 5 мм³ (Гашков, 2007), что меньше величины аналогичного показателя за 1986–1990 гг.

Таким образом, снижение объема яиц у вида в городе по сравнению с периодом наших исследований происходило на фоне роста размера кладки в 1993–2004 гг.

Успешность и продуктивность размножения. Доля успешных гнезд у большой синицы в городе больше, чем в контроле ($p < 0,05$) (таблица 33). Основной причиной, снижающей успех размножения вида в участках сравнения, является хищничество. Влияние фактора сильнее проявляется за городом. В контроле по сравнению с городом заметно выше доля брошенных гнезд. Гибель гнезд от вертишейки, являющейся конкурентом большой синицы за места размножения, в участках сравнения отличается незначительно.

Таблица 33 – Причины гибели гнезд большой синицы, абс./%

| Зона | n | Причины гибели гнезд | | | Доля успешных гнезд, % |
|----------|-----|----------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|
| | | Хищник | Брошено | Выброшено вертишейкой | |
| Город | 33 | <u>5</u> 15,1 | <u>2</u> 6,1 | <u>1</u> 3,0 | 75,8 ± 7,4 |
| Контроль | 117 | <u>25</u> 21,4 | <u>19</u> 16,2 | <u>5</u> 4,3 | 58,1 ± 4,6 |

Успешность размножения большой синицы в начатых кладках любой дальнейшей судьбы в городе больше по сравнению с контролем ($p < 0,001$), что связано с относительно меньшими потерями в урбанизированных местообитаниях на всех стадиях гнездового цикла (таблица 34).

Таблица 34 – Успешность размножения большой синицы, %

| Зона | Отложено яиц | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Успешность насиживания | Успешность выкармливания | Успешность размножения |
|----------|--------------|--------------------|------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|
| Город | 282 | 240 | 217 | 85,1±2,1 | 90,4±1,9 | 77,0±2,5 |
| Контроль | 1105 | 784 | 617 | 71,0±1,3 | 78,7±1,4 | 55,8±1,5 |

Успешность насиживания у синиц в городе достоверно выше по сравнению с контролем ($p < 0,001$) (см. таблицу 34). В урбанизированной популяции вида заметно меньше уровень эмбриональной смертности и потери, связанные с бросанием неполных и завершённых кладок (таблица 35). Разорение гнезд синиц вертишейкой отмечено в обеих зонах, однако несколько больший урон этот вид наносит за городом. Отход яиц из-за механических повреждений скорлупы повсеместно невелик. Гибель яиц, связанная с хищничеством, в участках сравнения почти не отличается. Следует отметить, что данный фактор отхода яиц в обеих зонах является ведущим. В городе хищничество доминирует над остальными причинами гибели кладок, в контрольных местообитаниях влияние хищника сочетается с довольно сильным влиянием других факторов отхода яиц.

Таблица 35 – Гибель яиц у большой синицы

| Зона | Отложено яиц | Причины гибели яиц, абс./% | | | |
|----------|--------------|----------------------------|--------------------|--------------------|-----------------------|
| | | Эмбриональная гибель | Брошено | Хищник | Выброшено вертишейкой |
| Город | 282 | <u>4</u> 1,7 | <u>4</u> 1,4 | <u>31</u> 11,0 | <u>3</u> 1,1 |
| Контроль | 1105 | <u>48</u> 5,8 | <u>111</u> 10,1 | <u>139</u> 12,6 | <u>24</u> 2,2 |

Успешность выкармливания птенцов у большой синицы в городе выше по сравнению с контрольной популяцией вида ($p < 0,001$) (см. таблицу 34). Основной причиной, снижающей успех размножения вида на данной стадии, в обеих зонах является частичная птенцовая смертность (таблица 36). Масштабы этого явления в участках сравнения почти полностью совпадают. Но если в городе гибель части выводка является единственным фактором отхода птенцов, то в контрольных местообитаниях молодые также гибнут от хищника и в связи с их бросанием.

Успешность размножения в уцелевших до вылета птенцов гнездах у вида в городе превышает аналогичный показатель в контроле $-88,9 \pm 2,0$ % и $83,8 \pm 1,4$ % соответственно ($p < 0,05$). Как

отмечалось выше, частичная птенцовая смертность у синиц в участках сравнения отличается мало.

Таблица 36 – Гибель птенцов у большой синицы

| Зона | Причины гибели птенцов, абс./% | | |
|----------|--------------------------------|----------------------|------------------|
| | Брошено | Гибель части выводка | Хищник |
| Город | – | $\frac{23}{9,6}$ | – |
| Контроль | $\frac{51}{6,5}$ | $\frac{92}{11,7}$ | $\frac{24}{3,1}$ |

Таким образом, основной причиной успеха размножения в уцелевших городских гнездах вида является небольшая по сравнению с контролем эмбриональная гибель (см. таблицу 35).

Количество птенцов на успешную попытку размножения у вида в городе и контроле не отличается. Число птенцов на попытку размножения в городе больше, чем в контроле (таблица 37). Уровень значимости различий по данному показателю составляет 10 % ($t = 1,65$). Коэффициенты размера выводка на попытку размножения и успешную попытку у большой синицы в городской зоне статистически значимо снижены по сравнению с контролем ($p < 0,05$). Если различия по вариабельности первого показателя объясняются сниженной в городе долей гнезд с нулевым результатом размножения, то различия по второму показателю, вероятно, отражают меньшую дисперсию размера кладки в городе.

Таблица 37 – Продуктивность размножения и величина выводка у большой синицы

| Зона | Птенцов на попытку размножения | | | Птенцов на успешную попытку размножения | | |
|---------------|--------------------------------|---------------------|-----------------|---|---------------------|-----------------|
| | n | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ | n | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Город | 32 | $6,78 \pm 0,81$ | $67,7 \pm 8,4$ | 23 | $9,43 \pm 0,33$ | $16,9 \pm 2,5$ |
| Конт- роль | 117 | $5,25 \pm 0,45$ | $92,8 \pm 6,1$ | 67 | $9,16 \pm 0,28$ | $25,2 \pm 3,2$ |

Как отмечалось выше, увеличение успешности размножения большой синицы в городе обусловлено меньшими потерями на всех стадиях репродуктивного периода (см. таблицу 34). Основной причиной, снижающей успех размножения вида в участках сравнения, является хищничество, но гибель гнезд от хищника в городе существенно меньше, чем в контроле (см. таблицу 33). В городах Финляндии и Польши потери от хищничества у большой синицы были существенно меньше, чем в сельской местности (Solonen, 2001; Wawrzyniak et al., 2020). Снижение пресса хищничества на разные виды птиц-дуплогнездников в городах также отмечено рядом авто-ров (Wawrzyniak et al., 2020).

Главным врагом большой синицы, как и других обследованных дуплогнездников в районе исследования, является бурундук. Отмечены случаи разорения гнезд вида большим пестрым дятлом и обыкновенной белкой. Уничтожение гнезд большой синицы дятлами наблюдалось только в контроле. Нельзя исключать из потенциальных разорителей гнезд мелких куньих, особенно за пределами города и на его периферии. В Англии отмечено поедание кладок и выводков большой синицы обыкновенной белкой, что значительно снижает успешность размножения вида в ИГ (Shuttleworth, 2001). В Карелии основными разорителями гнезд большой синицы являются горноста́й, ласка и большой пестрый дятел (Арте́мьев, 2008в), в Польше – большой пестрый дятел и лесная куница *Martes martes* (Wawrzyniak et al., 2020). Гибель яиц от хищника у большой синицы в городе меньше, чем в контроле, однако различия сравнительно невелики и составляют около 2 %. На стадии выкармливания птенцов влияние хищника ослабевает в обеих зонах. В городе не отмечено ни одного случая гибели выводков большой синицы от хищника, тогда как в контроле хищничество по-прежнему остается одним из факторов отхода птенцов.

Репродуктивный успех городской популяции большой синицы связан со снижением доли брошенных кладок и выводков. Последнее обстоятельство косвенно свидетельствует о меньшей гибели взрослых птиц в городе, в том числе от пернатых хищников. Отчасти это подтверждается сниженным значением показателя в городских парках, где потенциальный враг взрослых птиц – ястреб-

перепелятник – в годы исследований не гнезвился. В Финляндии изучали влияние этого хищника на гнездящиеся популяции птиц и уязвимость видов-жертв на основе учета птиц и сбора пищевых остатков вокруг гнезд ястреба (Solonen, 1997). Установлено, что большая синица регулярно становилась объектом охоты ястреба-перепелятника и отнесена автором к уязвимым видам. В Финляндии также отмечены случаи нападения серого сорокопута *Lanius excubitor* на взрослых больших синиц (Karlsson, 2002). Серый сорокопут гнездится в районе исследования и поэтому может рассматриваться как потенциальный хищник в отношении большой синицы, но только на загородных территориях. Определенный урон большой синице в обеих зонах наносит вертишейка, но влияние этого вида на успех размножения синицы сравнительно невелико в городе и за его пределами.

Для городской группировки большой синицы характерно заметное снижение эмбриональной смертности по сравнению с контролем. Это говорит о хорошем физиологическом состоянии птиц в городе, несмотря на сниженный размер кладки и величину яиц. Большая синица является видом с ранними сроками размножения и регулярно испытывает влияние заморозков. Поэтому другой возможной причиной снижения эмбриональной смертности может служить положительное влияние городского мезоклимата, уменьшающего вероятность переохлаждения незавершенных кладок. В Карелии эмбриональная смертность у большой синицы не зависела от возрастного состава пар, была аналогична в разных биотопах и не отличалась при разных сроках и циклах гнездования (Артемьев, 2008в). Показатель частичной птенцовой смертности у большой синицы в городе и контроле различается незначительно, что свидетельствует о том, что для вида в городе складывается вполне благоприятная трофическая обстановка в период выкармливания птенцов. Надо полагать, что структура и видовой состав городских насаждений, характеризующиеся преобладанием лиственных пород, позволяют большой синице достаточно полно реализовать свои приемы охоты и обеспечить птенцов кормом.

Достоверные межпопуляционные различия показателя «успешность размножения в уцелевших до вылета гнездах» указы-

вают на то, что суммарное влияние эмбриональной и частичной птенцово́й смертности на конечный результат гнездования большой синицы в городе ниже по сравнению с контролем. Так как показатель гибели части выводка в обследованных популяциях вида отличается незначительно, можно утверждать, что основной причиной увеличения успеха размножения в уцелевших гнездах в городе является пониженная по сравнению с контрольной группировкой вида эмбриональная смертность. В итоге городская и контрольная популяции вида выравниваются по количеству птенцов на успешную попытку размножения, хотя размер кладки в городе статистически значимо меньше по сравнению с контролем.

Результирующий показатель размножения – количество птенцов на попытку гнездования – у городской популяции большой синицы – выше по сравнению с контролем ($0,05 < p < 0,1$, $t = 1,65$). Наблюдаемые различия можно рассматривать как тенденцию увеличения продуктивности урбанизированной популяции вида по отношению к контролю. В период 1993–2003 гг. успешность размножения городской популяции большой синицы составила 78,0 % (Гашков, 2007), что почти совпадает с нашими данными за 1986–1990 гг. (77,0 %, см. таблицу 34). Приведенные материалы свидетельствуют о сохранении выявленной ранее тенденции повышенного успеха урбанизированной популяции вида.

В городах Европы успешность и продуктивность размножения большой синицы меньше, чем в сельских и пригородных местообитаниях (Berressem et al., 1983; Schmidt, Steinbach, 1983; обзоры: Glutz, Bauer, 1993, Horak, 1993, Solonen, 2001; Чичкова, 2009; Wawrzyniak et al., 2020). Авторы связывают наблюдаемый эффект с нехваткой пищи в период выкармливания птенцов. По мнению Т. Солонена (Solonen, 2001), сниженные размеры выводка на попытку и успешную попытку размножения у большой синицы в городах Финляндии обусловлены меньшей кладкой и дефицитом пищи для птенцов из-за высокой гнездовой плотности вида в городе.

Таким образом, общей чертой городских и загородных популяций большой синицы в районе наших исследований и Европе является смещение сроков размножения на более ранние сроки,

снижение величины кладки и объёма яиц в урбанизированной среде. Отличия заключаются в том, что у вида в районе исследования успешность и продуктивность размножения в городе больше, чем на контрольной территории, а в европейской части ареала значения данных показателей меньше у птиц в городе.

5.6 Обыкновенная горихвостка

Заселенность гнездовых и плотность гнездования. Значения данных показателей в городе ежегодно были в несколько раз выше, чем на контрольной территории. Средние многолетние значения занятости гнездовых и плотности гнездования у горихвостки в городе почти в 4 раза превышают аналогичный показатель в контроле (таблица 38).

Таблица 38 – Заселенность искусственных гнездовых и плотность гнездования у обыкновенной горихвостки

| Год | Город | | | Контроль | | |
|----------|-----------------|--------------------|----------------------------------|-----------------|-------------------|----------------------------------|
| | Число гнездовых | Заселено, абс./% | Плотность гнездования, гн./10 га | Число гнездовых | Заселено, абс./% | Плотность гнездования, гн./10 га |
| 1984 | – | – | – | 125 | $\frac{3}{2,4}$ | 2,7 |
| 1985 | – | – | – | 275 | $\frac{9}{3,3}$ | 3,6 |
| 1986 | 100 | $\frac{13}{13,0}$ | 18,3 | 484 | $\frac{8}{1,7}$ | 1,8 |
| 1987 | 220 | $\frac{24}{10,9}$ | 14,7 | 488 | $\frac{30}{6,2}$ | 6,8 |
| 1988 | 220 | $\frac{22}{10,0}$ | 13,4 | 498 | $\frac{19}{3,8}$ | 4,2 |
| 1989 | 199 | $\frac{28}{14,1}$ | 17,1 | 494 | $\frac{22}{4,4}$ | 5,0 |
| 1990 | 185 | $\frac{30}{16,2}$ | 18,3 | 468 | $\frac{19}{4,1}$ | 4,5 |
| Все годы | 924 | $\frac{117}{12,7}$ | 16,1 | 2832 | $\frac{110}{3,9}$ | 4,3 |

Значительное увеличение плотности гнездования горихвостки в городе связано с тем, что структура древесных насаждений здесь хорошо соответствует экологическим потребностям вида. В предгнездовой период и в сезон размножения горихвостка тяготеет к редкостойному рослому древостою с хорошо развитыми кронами деревьев или высокими кустарниками в подлеске. В природных условиях это несомкнутые рослые сосновые и смешанные леса. Наилучшие условия для вида находятся в тех местах, где лес дополнительно изрежен деятельностью человека (Юдкин, 2002). Этот фактор объясняет увеличение гнездовой плотности горихвостки вблизи промышленных источников загрязнения воздуха (Бельский и др., 2002) и в деградирующих городских сосняках (Морозова, 1986). Во всех упомянутых насаждениях такого типа создаются оптимальные условия для поиска пищи, так как для охоты птицам необходим хороший обзор.

В Томском Приобье горихвостка наиболее многочисленна в сосновых борах (42 особи/км²). В парках Томска, где проводилась развеска искусственных гнездовий, численность вида почти в 2 раза больше, чем в сосновых борах, достигая 80 особей на 1 км². Многочисленна она и в жилых кварталах Томска со зрелыми древесными насаждениями, достигая плотности заселения 75–77 особей/км² (Миловидов, 1989). В естественных условиях горихвостка в основном устраивает гнезда в дуплах и различных нишах. В городе, кроме указанных мест, горихвостка имеет возможность для этой цели использовать различные ниши антропогенного происхождения. По данным С.П. Миловидова (1989), гнезда горихвостки в Томске и его окрестностях находили в полостях зданий, вертикальных трубах и даже в двигателе трактора, но основная часть гнезд находилась в дуплах, полудуплах и в ИГ.

Обращают на себя внимание относительно узкие пределы многолетнего варьирования гнездовой численности городской популяции горихвостки по сравнению с контрольной. Если кратность изменения гнездовой плотности городской популяции вида за весь период наблюдений составила 1,4 раза, то в контроле 3,6 раза. В период с 1970 г. по 1984 г. амплитуда колебания между максимальным и минимальным показателями гнездовой численности

горихвостки в центральном парке города составила 2,2 раза (Миловидов, 1989). Это больше, чем в период наших наблюдений, однако подтверждает тенденцию меньшего размаха колебаний гнездовой численности у горихвостки в городе. На основании приведенных данных о динамике гнездовой численности вида можно сделать вывод, что урбанизированная территория более привлекательна для горихвостки и обеспечивает более стабильные условия для размножения.

Сроки размножения. Начало откладки яиц у горихвостки в городе смещено на относительно ранние сроки. Различия с контролем составляют в среднем 2 дня по датам начала наиболее ранней кладки яиц (таблица 39). Длительность периода начала откладки яиц в городе и контроле существенно не отличается.

Таблица 39 – Сроки размножения обыкновенной горихвостки (средние значения за 1986–1990 гг.)

| Зона | <i>n</i> | Медианная дата начала откладки яиц | Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы) | Продолжительность периода начала откладки яиц, дней |
|-----------|----------|------------------------------------|---|---|
| Город | 113 | 24 мая | <u>16 мая</u> 9–20 мая | 5,32±0,35 |
| Конт-роль | 103 | 26 мая | <u>18 мая</u> 14–21 мая | 5,39±0,37 |

Смещение сроков размножения урбанизированной популяции горихвостки на относительно ранние сроки, как и у других изученных видов, мы связываем с более теплым мезоклиматом города. В окрестностях Томска горихвостки появляются в последней декаде апреля – первой декаде мая (21 апреля–7 мая), в среднем 28 апреля, что совпадает с освобождением от снежного покрова значительных пространств (Куранов и др., 2022). По литературным (Миловидов, 1989) и нашим данным, первые самцы отмечались, как правило, в городских садах и парках. В крупном городе снег тает быстрее, что немаловажно для горихвостки, часто использующей поверхность земли для сбора корма. Мы также неоднократно наблюдали, как горихвостки кормятся на грунтовых и асфальтовых

дорожках, которые, прогреваясь, привлекают к себе различных беспозвоночных и хорошо заметны. Более теплый городской мезоклимат может стимулировать активность беспозвоночных и облегчить горихвосткам охоту. В относительно благоприятных температурных условиях у городских птиц могут снижаться затраты энергии, что позволит ускорить процесс созревания яиц. Таким образом, прямое и косвенное положительное влияние городского мезоклимата создает предпосылки для более раннего размножения вида на урбанизированной территории.

Величина кладки и объем яиц. Горихвостка относится к видам, у которых часть пар способна произвести две кладки за сезон после первого успешного гнездования. Это явление характерно для европейской части ареала вида (Куранов и др., 2022). В юго-восточной части Западной Сибири вторая кладка у горихвостки после первого успешного размножения однажды отмечена в Новосибирской области (Балацкий, 2008). За время наших наблюдений в Томске и его окрестностях у горихвостки не отмечено ни одного случая дидицилии, подтвержденного кольцеванием.

Средний размер кладки горихвостки в городе больше по сравнению с контролем (таблица 40) ($p < 0,001$). Величина кладки варьирует в городе в пределах 5–9, в контроле – 4–9 яиц. В городской популяции вида по сравнению с контролем частота небольших кладок (5–6 яиц) меньше в 1,7 раза, а доля кладок из 8 яиц соответственно увеличена в 2 раза. Явный модальный класс (7 яиц) выделяется только в контроле. В отношении городской популяции вида можно говорить о двух модальных классах, к которым относятся кладки, состоящие из 7 и 8 яиц. Вариабельность размера кладки у городской популяции вида меньше по сравнению с контрольной группировкой вида ($p < 0,001$).

Объем яиц у горихвостки в городской зоне больше, чем в контроле – $1855 \pm 6 \text{ мм}^3$ ($n = 752$; $CV = 8,5 \pm 0,2$) и $1829 \pm 7 \text{ мм}^3$ ($n = 516$; $CV = 8,3 \pm 0,3$) соответственно ($p < 0,01$). Коэффициенты вариации данного показателя у птиц в городе и за его пределами не отличаются.

Таблица 40 – Соотношение гнезд с различным количеством яиц, абс./%, и средний размер кладки у обыкновенной горихвостки

| Зона | Количество яиц в полной кладке | | | | | | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
|----------------------------|--------------------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | |
| Городская ($n = 107$) | – | <u>2</u> 1,9 | <u>17</u> 15,9 | <u>42</u> 39,2 | <u>42</u> 39,2 | <u>4</u> 3,8 | $7,27 \pm 0,08$ | $11,6 \pm 0,8$ |
| Контроль ($n = 137$) | <u>1</u> 0,7 | <u>8</u> 5,8 | <u>34</u> 24,8 | <u>63</u> 46,0 | <u>25</u> 18,3 | <u>6</u> 4,4 | $6,88 \pm 0,08$ | $13,8 \pm 0,8$ |

Возможной причиной увеличения размера кладки и величины яиц у горихвостки в городе является лучшая обеспеченность кормом в период формирования яиц и продуцирования кладок. Вероятно, территория Томска с высокой степенью фрагментации и разреженности зеленых насаждений, а также благоприятный городской мезоклимат обеспечивают оптимальные трофические условия для формирования высокопродуктивной популяции. По-видимому, в городе из-за более благоприятного мезоклимата в относительно большем количестве оседают птицы первой прилетной волны, в том числе старших возрастных групп, находящиеся в лучшем физиологическом состоянии. Средний размер кладки горихвостки в естественных местообитаниях юго-восточной части Западной Сибири составил $6,84 \pm 0,04$ яиц, а объем яиц – $1818 \pm 3 \text{ мм}^3$, что подтверждает тенденцию повышения величины кладки и яиц горихвостки в городе (Куранов и др., 2022).

Вариабельность размера кладки у городской популяции горихвостки меньше по сравнению с контрольной группировкой вида ($p < 0,001$). Данное явление объясняется различиями в структуре вариационных рядов показателя. У городской популяции горихвостки варианты более сгруппированы около среднего значения без явного модального класса ($Ex = -0,20$), а в контроле почти половина кладок относится к хорошо выраженному модальному классу ($Ex = 0,26$).

Успешность и продуктивность размножения. Доля успешных гнезд у горихвостки в городе больше и на 25 % превышает значение данного показателя у контрольной популяции вида (таблица 41) ($p < 0,001$). Основной причиной, снижающей успех

размножения вида в участках сравнения, является хищничество, но в городе потери гнезд от хищника примерно в 3 раза меньше, чем в контроле. Следующим фактором по силе воздействия на успех размножения вида в обеих зонах является бросание гнезд. Значение данного показателя примерно в 1,5 раза меньше в городе. В городе и за его пределами наблюдалось разорение гнезд вертишейкой, являющейся конкурентом горихвостки за места размножения. Влияние данного вида на успех размножения в участках сравнения незначительно.

Таблица 41 – Причины гибели гнезд у обыкновенной горихвостки, абс./%

| Зона | n | Причины гибели гнезд | | | Доля успешных гнезд, % |
|----------|-----|----------------------|-----------------|-----------------------|------------------------|
| | | Хищник | Брошено | Выброшено вертишейкой | |
| Город | 103 | $\frac{11}{10,7}$ | $\frac{4}{3,9}$ | $\frac{2}{1,9}$ | 83,5±3,6 |
| Контроль | 116 | $\frac{39}{33,6}$ | $\frac{7}{6,0}$ | $\frac{1}{0,9}$ | 59,5± 4,7 |

В обеих зонах гнезда чаще гибли на стадии откладки и инкубирования яиц. Но если в городе в этот период погибло 14 % гнезд с начатыми кладками, то в контроле 34 %. На стадии выкармливания птенцов отход гнезд снижался в обеих зонах, хотя по-прежнему в городе он оставался меньшим по сравнению с контролем, составив 3 % и 7 % соответственно.

Успешность размножения горихвостки в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы в городе на 24 % больше, чем в контрольной зоне ($p < 0,001$). Это связано с менее значительными потерями потомства в урбанизированных местообитаниях на всех стадиях гнездового цикла (таблица 42).

Успешность насиживания у вида в городе выше по сравнению с загородной популяцией (см. таблицу 42) ($p < 0,001$). В урбанизированной группировке вида меньше уровень эмбриональной смертности и потери, связанные с бросанием неполных и завершенных кладок (таблица 43). Разорение гнезд горихвостки вертишейкой не наносит существенного урона в обеих зонах. Гибель яиц, связанная

с хищничеством, значительно больше в контроле. Следует отметить, что данный фактор отхода яиц является ведущим в обследованных участках. В контроле хищничество резко доминирует над остальными причинами гибели кладок, а в городе влияние хищника сопоставимо с такими факторами отхода яиц как эмбриональная смертность и бросание кладок.

Таблица 42 – Успешность размножения обыкновенной горихвостки, %

| Зона | Отложено яиц | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Успех насиживания | Успех выкармливания | Успех размножения |
|----------|--------------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| Город | 710 | 607 | 566 | 85,5±1,3 | 93,3±1,0 | 79,7±1,5 |
| Контроль | 727 | 485 | 406 | 66,7±1,8 | 83,7±1,7 | 55,8±1,9 |

Таблица 43 – Гибель яиц у обыкновенной горихвостки

| Зона | Причины гибели яиц, абс./% | | | |
|----------|----------------------------|------------------|--------------------|-----------------------|
| | Эмбрион. гибель | Брошено | Хищник | Выброшено вертишейкой |
| Город | <u>30</u> 4,7 | <u>20</u> 2,8 | <u>48</u> 6,8 | <u>4</u> 0,6 |
| Контроль | <u>36</u> 6,9 | <u>33</u> 4,5 | <u>169</u> 23,3 | <u>4</u> 0,6 |

Успешность выкармливания у горихвостки в городе больше по сравнению с контролем (см. таблицу 42) ($p < 0,001$). Основной причиной, снижающей успех размножения вида на данной стадии в городе, является частичная птенцовая смертность, хотя ее масштабы меньше, чем в контроле (таблица 44). Также в контрольной группе птенцы чаще гибнут от хищника и в связи с их бросанием.

В городской зоне модальным является выводок, состоящий из семи, в контроле – из шести птенцов (таблица 45). Доля некрупных выводков (3–5 птенцов) в городе примерно в 3 раза меньше по сравнению с контролем, а выводки из восьми птенцов встречаются в городе почти в 2 раза чаще. Выводки из девяти птенцов наблюдались только в городе.

Таблица 44 – Гибель птенцов у обыкновенной горихвостки

| Зона | Причины гибели птенцов, абс./% | | |
|----------|--------------------------------|----------------------|------------------|
| | Брошено | Гибель части выводка | Хищник |
| Город | $\frac{7}{1,1}$ | $\frac{24}{4,1}$ | $\frac{11}{1,8}$ |
| Контроль | $\frac{13}{2,7}$ | $\frac{27}{6,1}$ | $\frac{39}{8,0}$ |

Таблица 45 – Соотношение гнезд с различным количеством птенцов в выводке у обыкновенной горихвостки, абс./%

| Зона | Количество птенцов в выводке | | | | | | | | |
|--------------------------|------------------------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Город ($n = 84$) | – | $\frac{2}{2,4}$ | $\frac{1}{1,2}$ | $\frac{4}{4,8}$ | $\frac{3}{3,6}$ | $\frac{23}{27,4}$ | $\frac{28}{33,3}$ | $\frac{20}{23,8}$ | $\frac{3}{3,6}$ |
| Контроль ($n = 69$) | $\frac{1}{1,5}$ | $\frac{1}{1,5}$ | $\frac{4}{5,8}$ | $\frac{7}{10,1}$ | $\frac{6}{8,7}$ | $\frac{28}{40,6}$ | $\frac{15}{21,7}$ | $\frac{7}{10,1}$ | – |

Количество птенцов на попытку и успешную попытку размножения в городе больше, чем в контроле (таблица 46) ($p < 0,01$). Коэффициент вариации первого показателя достоверно меньше в городе, по второму показателю существенных различий не наблюдается.

Таблица 46 – Продуктивность размножения и величина выводка у обыкновенной горихвостки

| Зона | Птенцов на попытку размножения | | | Птенцов на успешную попытку размножения | | |
|----------|--------------------------------|------------------------|-----------------|---|------------------------|-----------------|
| | n | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ | n | Среднее $X \pm m_X$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Город | 101 | $5,53 \pm 0,28$ | $50,7 \pm 3,5$ | 84 | $6,65 \pm 0,15$ | $20,6 \pm 1,6$ |
| Контроль | 116 | $3,47 \pm 0,29$ | $69,3 \pm 6,0$ | 69 | $5,83 \pm 0,18$ | $24,2 \pm 2,1$ |

Как отмечалось выше, увеличение успешности размножения горихвостки в городе обусловлено меньшими потерями на всех стадиях репродуктивного периода. Основной причиной, снижающей успех размножения вида в участках сравнения, является

хищничество, но этот показатель в городе существенно меньше, чем в контроле. Основным врагом горихвостки в районе исследования является бурундук. Отмечены случаи разорения гнезд вида большим пестрым дятлом *Dendrocopos major* и обыкновенной белкой (Москвитина и др., 1990). В обследованных парках города разорение гнезд горихвостки дятлами не наблюдалось. Нельзя исключать и влияния мелких видов куньих, особенно за пределами города и на его периферии. По данным О.Г. Нехорошева и Ю.А. Манакова (1991), у горихвостки, заселяющей искусственные гнездовья в припоселковом кедровнике в окрестностях Томска, успешность размножения за 1988–1990 гг. составила всего 49 %. Главной причиной снижения успеха размножения вида в кедровнике являлось хищничество бурундука. Белка зимует в городе, а иногда размножается в парках. Основным враг горихвостки – бурундук – никогда не был многочисленным на территории города. В центральном парке этот вид не встречен ни разу. В периферийном парке отмечали единичных особей бурундука, причем не каждый год. В некоторых естественных местообитаниях юго-востока Западной Сибири численность зверьков этого вида достигает 70–100 зверьков на 1 км² (Шубин, 1991). В желудках бурундука находили волосы мелких птиц, перья птиц и останки ящериц. По данным автора, бурундук поедает животную пищу чаще весной, когда не хватает растительных кормов. С учетом большой численности этого вида в естественных условиях и склонности к потреблению животных кормов бурундук представляет реальную угрозу для гнезд птиц. Миловидов С.П. (1989) для южной части Томского Приобья за период 1970–1984 гг. приводит более высокий показатель успеха гнездования горихвостки – 73,1 %, но также указывает на хищничество как основной фактор гибели кладок и выводков.

Увеличение репродуктивного успеха городской популяции горихвостки также связано со снижением доли брошенных кладок и выводков. Последнее обстоятельство косвенно свидетельствует о меньшей гибели взрослых птиц в городе, в том числе от пернатых хищников. Отчасти это подтверждается сниженным значением показателя в томских парках, где потенциальный враг взрослых птиц – ястреб-перепелятник *Accipiter nisus* – в годы исследований

не гнезвился. Специфическим врагом взрослых горихвосток и их слетков в городе являются домашние кошки, что подтверждено прямыми наблюдениями. Вероятно, бросание некоторых гнезд горихвостки в городе можно отнести на счет этого хищника.

Определенный вклад в увеличение успешности размножения городской популяции горихвостки вносит снижение эмбриональной смертности. Возможной причиной этого явления служит положительное влияние городского мезоклимата, снижающего вероятность переохлаждения незавершенных кладок. Другой причиной снижения эмбриональной смертности у вида в городе может быть лучшее физиологическое состояние птиц, что косвенно подтверждается повышением здесь размеров кладки и величины яиц.

У горихвостки в городе снижен показатель частичной птенцовой смертности. Это свидетельствует о том, что для вида в городе складывается вполне благоприятная трофическая обстановка в период выкармливания птенцов, возможно, несколько лучшая, чем за его пределами. Особенности структуры городских насаждений, характеризующихся разреженностью, зрелостью и значительной фрагментацией, позволяют этому виду максимально полно реализовать здесь свои приемы охоты. Нельзя исключать, что снижение птенцовой смертности свидетельствует о лучшем качестве яиц в городской популяции. Например, у береговой ласточки *Riparia riparia* смертность птенцов, вылупившихся из мелких яиц, в несколько раз больше таковой для птенцов из крупных яиц (Болотников, Маркс, 1980). У мухоловки-пеструшки обнаружена прямая связь «частичного» отхода птенцов с температурным режимом в период формирования и инкубации кладок (Артемьев, 2008а). Это свидетельствует о лучшей жизнеспособности яиц, сформированных при благоприятных условиях. На примере домашних кур было показано, что количество и состав кормов значительно влияют на выводимость птенцов (обзор: Рольник, 1968). Важно отметить, что более высокая выводимость положительно и сильно связана с выживаемостью птенцов в постэмбриональный период. Коэффициент корреляции между этими показателями равен 0,67 (Лепаж, 1961: цит. по Рольник, 1968). В естественных местообитаниях горихвостки на юго-востоке Западной Сибири общая успешность

размножения горихвостки составила 54,1 %, эмбриональная смертность – 8,3 %, гибель части выводка – 5,6 %, птенцов на попытку размножения – 3,21, птенцов на успешную попытку размножения – 5,83 (Куранов и др., 2022). Полученные данные подтверждает факт снижения успешности и продуктивности размножения вида в естественных биотопах по сравнению с городской группировкой горихвостки.

Успешность размножения горихвостки в уцелевших до вылета птенцов гнездах составила в городе $91,1 \pm 1,1$ %, в контроле – $87,6 \pm 1,6$ % ($0,05 < p < 0,1$). В естественных местообитаниях юго-востока Западной Сибири значение данного показателя составило 86,0 % (Куранов и др., 2022). Наблюдаемые различия можно рассматривать как тенденцию снижения суммарного воздействия эмбриональной и частичной птенцовой смертности на репродуктивный успех урбанизированной популяции вида. В совокупности с увеличенной кладкой пониженная эмбриональная и частичная птенцовая смертность обеспечивают статистически значимый рост у городских птиц такого показателя, как количество птенцов на успешную попытку размножения. Из-за более высоких показателей на всех стадиях репродуктивного цикла, городская популяция горихвостки статистически значимо превышает контрольную группировку вида по главному результирующему фактору – количеству птенцов на попытку гнездования. Важно отметить, что по всем без исключения случаям гибели яиц и птенцов урбанизированная популяция горихвостки характеризуется лучшими показателями по сравнению с контролем.

Таким образом, горихвостку можно считать видом, хорошо приспособленным к обитанию в урбанизированной среде, поэтому можно рассматривать условия для ее воспроизводства в городе как оптимальные.

5.7 Мухоловка-пеструшка

Заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования. Средние многолетние значения данных показателей в городе в 1,7 раза меньше, чем в контроле (таблица 47).

Таблица 47 – Заселенность искусственных гнездовых и плотность гнездования мухоловки-пеструшки (по синичникам)

| Год | Город | | | Контроль | | |
|----------|-----------------|--------------------|----------------------------------|-----------------|--------------------|----------------------------------|
| | Число гнездовий | Заселено, абс./% | Плотность гнездования, гн./10 га | Число гнездовий | Заселено, абс./% | Плотность гнездования, гн./10 га |
| 1987 | 86 | <u>41</u> 47,7 | 53,0 | 49 | <u>47</u> 96,0 | 106,6 |
| 1988 | 83 | <u>48</u> 57,8 | 64,3 | 50 | <u>46</u> 92,0 | 102,2 |
| 1989 | 77 | <u>45</u> 58,4 | 64,9 | 50 | <u>47</u> 94,0 | 104,4 |
| 1990 | 82 | <u>50</u> 61,0 | 67,8 | 50 | <u>45</u> 90,0 | 100,0 |
| Все годы | 328 | <u>184</u> 56,4 | 62,3 | 199 | <u>185</u> 93,0 | 103,4 |

Рассмотрим динамику гнездовой численности в участках сравнения в течение периода исследований: в городе значение показателя постепенно росло, в контроле, напротив, снижалось, что объясняется конкуренцией со стороны других дуплогнездников, в первую очередь вертишейки. Кроме синичников, мухоловка-пеструшка повсеместно занимала скворечники. Показатель их заселенности видом был заметно меньше, чем синичников, и составил 6,4 % в городе и 20,3 % в контроле.

В подтаежной зоне Западной Сибири мухоловка-пеструшка в сезон размножения достигает наибольшей численности в старых хвойных и смешанных лесах, тогда как небольшие роци среди полей заселяются видом заметно хуже (Юдкин, 2002). Снижение плотности гнездования мухоловки-пеструшки в изолированных лесных участках наблюдается и в других частях ареала вида. Так, заселенность ИГ мухоловкой-пеструшкой на небольших островах оз. Меккельн в Швеции была заметно меньше по сравнению с материковыми местообитаниями. При этом около 50 % самцов не могли привлечь самок (Nilsson C. et al., 1985). По-видимому, мухоловка-пеструшка не склонна преодолевать во время предгнездовых

и послегнездовых перемещений обширные безлесные пространства, что снижает вероятность обнаружения изолированных лесных участков.

Снижение плотности гнездования вида в городе объясняется тем, что мухоловке-пеструшке трудно обнаружить пригодные для гнездования участки среди застроенного пространства. Данное положение подтверждается тем, что ИГ в городском периферийном парке занимались видом намного лучше по сравнению с центральным парком – 78 % и 38 % соответственно (Куранов, 2007). Относительно низкий показатель заселенности видом гнездовий в центральном парке нельзя объяснить конкуренцией со стороны других дуплогнездников. Здесь размножались пухляк *Parus montanus*, большая синица, полевой воробей *Passer montanus* и обыкновенная горихвостка, при этом общая занятость синичников, включая мухоловку-пеструшку, составила только 54 %. Иная картина наблюдалась в периферийном парке Томска. Кроме мухоловки-пеструшки, здесь гнездились вертишейка, полевой воробей, большая синица, обыкновенная горихвостка и московка *Parus ater*, на долю которых пришлось 25 % ИГ. При такой численности указанные виды могли составить реальную конкуренцию мухоловкам.

Заметное снижение заселенности ИГ мухоловкой-пеструшкой в Перми по сравнению с загородными лесами отмечает А.В. Рыбкин (2004). Это нельзя объяснить конкуренцией со стороны других дуплогнездников. Например, в центральном городском парке Перми общая заселенность синичников составила всего 43,5 % (Рыбкин, 2006). Заселенность ИГ мухоловкой-пеструшкой в пригородных лесах Воронежа и насаждениях на его окраинах (48,6–61,1 %) также была выше, чем в центральной части города (9,4–34,5 %) (Нумеров и др., 2013).

Интересные данные относительно гнездовой численности в ИГ получены при изучении мухоловки-пеструшки в небольшом городе Северске, являющемся спутником Томска (Куранов, 2007). Занятость ИГ в центральном и периферийном парках города не отличалась, составив около 94 % в обоих местообитаниях. Надо полагать, что в Северске, заметно уступающем Томску по площади, мухоловкам гораздо легче найти участки, пригодные для размножения.

Этому способствует компактность застроенных территорий не-большого города при лучшем озеленении и непосредственный контакт с лесными массивами пригородной зоны. Характерной чертой летнего населения птиц жилой зоны Северска является повышенное наличие в нем аборигенных видов (Гуреев, Миловидов, 2000). Небольшие размеры Северска могут значительно облегчить проникновение в его пределы молодых птиц, в частности мухоловок-пеструшек, во время послегнездовых кочевок, и привести к запечатлению ряда городских участков как территорий будущего размножения. В литературных источниках имеются данные о положительной связи максимальной осенней плотности мухоловки-пеструшки и плотности гнездового населения на следующий сезон (Артемьев, 2008).

Следовательно, успешность колонизации урбанизированных территорий мухоловкой-пеструшкой зависит от размера города и расположения озелененных участков относительно его физических границ.

В период наших исследований плотность гнездования городской группировки мухоловки-пеструшки ежегодно увеличивалась, что мы связываем с постепенным формированием урбанизированной популяции вида. В последующие годы в центральном парке Томска с 1995 по 2003 гг. регулярно проводилась дополнительная развеска ИГ. Их количество было доведено до 136, расположенных на площади 22,7 га. Абсолютная численность гнездящихся мухоловок-пеструшек из года в год постепенно нарастала и стабилизировалась на уровне около 45 пар. При этом по сравнению с 1987–1990 гг. средний показатель заселенности ИГ (31–44 %) почти не изменился и составил 37,5 % (Гашков, 2003). На контрольной территории плотность гнездования вида достигла максимального значения уже в первый год развески ИГ, что свидетельствует о большой привлекательности загородных местообитаний для размножения вида. В другом участке пригородной зоны Томска, где синичники развешивали со стандартной плотностью 100 шт./10 га, также отмечен высокий уровень заселенности, достигающий 93,5 % (Grinkov, Gashkov, 2003).

Отношение птиц к территории размножения и рождения.

В районе исследования гнездовое население вида формировалось в основном за счёт притока птиц неизвестного происхождения и состояло в городе из 75 % иммигрантов и 25 % автохтонов (особей, родившихся на контролируемой территории), в контроле 87 % и 13 % соответственно. Часть иммигрантов впоследствии возвращалась для размножения на свою территорию и переходила в категорию резидентов. С учетом этой группы птиц гнездовое население мухоловки-пеструшки состояло в городе из 62 % иммигрантов, 13 % резидентов и 25 % автохтонов, в контроле 69 %, 18 % и 13 % соответственно. Обращает на себя внимание повышенное участие в городской популяции вида особей местного происхождения. В городские парки за период наблюдений вернулись 8,5 % вылетевших из гнёзд птенцов, тогда как в контроле 4,2 %. На более обширном материале, собранном в период 1985–2016 гг., установлено, что в естественные местообитания юго-востока Западной Сибири вернулись 2,4 % (224 из 7697) вылетевших здесь птенцов (Куранов, 2017). Возврат в район рождения мухоловок-пеструшек, окольцованных птенцами в парках Томска в 1995–2001 гг., составил 8,1 % (Гашков, 2003), что близко к нашим данным за 1987–1990 гг. На наш взгляд, тенденция повышения степени филопатрии у птиц, родившихся в городских парках, связана с островным характером данных местообитаний. Известно, что даже в одной местности возврат птиц в места рождения или прежнего гнездования у разных видов, в том числе у мухоловки-пеструшки, значительно выше в лесах островного типа, чем в сплошных массивах (обзор: Артемьев, 2008а). Очевидно, изоляция местообитаний ограничивает постгнездовую дисперсию у мухоловки-пеструшки и поэтому относительно больше сеголетков запоминают ближайшие окрестности места рождения (Артемьев, 2008а).

За время наблюдений отмечен только один случай перемещения взрослой гнездящейся птицы из одного парка города в другой (3 % от вернувшихся, $L = 1,5$ км) и четыре случая взаимообмена взрослыми птицами между городским парком, причем периферийным, и контрольным участком (5 % от вернувшихся, $L = 4,2$ км).

Согласно исследованиям С.И. Гашкова (2003), проведенным в более позднее время в томских парках (1995–2002 гг.), мухоловки в последующие годы после мечения, как правило, точно попадали на гнездование в свой парк и только 5 % из вернувшихся птиц меняли его. Высокая степень привязанности взрослых мухоловок-пеструшек к месту предыдущего размножения в районе исследования иллюстрируется наблюдениями в северных окрестностях Томска. Здесь на одной из площадок, где ИГ располагались в две параллельные линии протяженностью 2050 м, средняя дальность гнездовой дисперсии у самцов составила 106 м, у самок – 160 м (Куранов, 2011).

Сроки размножения. Сроки начала откладки яиц у городской популяции мухоловки-пеструшки смещены на относительно позднее время по сравнению с контрольной группировкой вида и составляют 6 дней по медианному значению. По данному показателю мухоловка-пеструшка отличается от других изученных видов птиц, размножение у которых в городе начинается раньше, чем за его пределами (Куранов, 2004, 2007б, 2008, 2009). Аналогичная зависимость наблюдается и в отношении наиболее ранних кладок в сезоне. Различия по данному показателю невелики и составляют в среднем один день. Длительность периода начала откладки яиц в участках сравнения существенно не отличается (таблица 48).

Таблица 48 – Сроки размножения мухоловки-пеструшки (средние значения за 1987–1990 гг.)

| Зона | <i>n</i> | Медианная дата начала откладки яиц | Дата наиболее ранней кладки (средняя/пределы) | Продолжительность периода начала откладки яиц, дней |
|-----------|----------|------------------------------------|---|---|
| Город | 239 | 31 мая | <u>19 мая</u> 15–22 мая | 7,11±0,32 |
| Конт-роль | 244 | 25 мая | <u>18 мая</u> 15–20 мая | 7,17±0,32 |

Максимальное отставание начала яйцекладки у мухоловок в городе наблюдалось в первый год развески ИГ и составило 9 дней

по медианному значению. В последующие годы отмечена тенденция сокращения различий в сроках размножения у птиц в городе и на контрольной территории. В 1988 г. эти различия по медиане составили 6 дней, в 1989 г. 4 дня и в 1990 г. 3 дня. Мухоловки в центральном парке города, за исключением одного года, приступали к откладке яиц позже по сравнению с птицами периферийного парка, а среднее отставание по медианным значениям за 1987–1990 гг. составило один день. Таким образом, снижение плотности гнездования вида в городе сопровождается запаздыванием в начале откладки яиц. Вероятно, задержка размножения урбанизированной популяции вида связана с тем, что мухоловкам в городе труднее находить озелененные территории среди застроенного пространства. Поэтому птицы тратят больше времени на поиск подходящих участков и в итоге приступают к размножению позже, чем за пределами города. Это предположение подтверждается тем, что в небольшом городе Северске и его пригороде сроки размножения мухоловки-пеструшки не отличаются (Куранов, 2007а).

Возможно, различия по срокам размножения в городе и контроле косвенно указывают на то, что в урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки увеличена доля молодых и взрослых птиц в худшей физиологической кондиции, так как возраст птиц является важным фактором, влияющим на сроки размножения у данного вида. Известно, что годовалым самкам свойственны более поздние сроки гнездования по сравнению с особями двух и старше лет (Лихачев, 1955; Havenschmidt, 1973). По данным Н.С. Аноровой (1976), двухлетние самки начинают кладку яиц в среднем на 4–5 дней раньше старших по возрасту особей и на 6 дней раньше однолетних птиц. В северных частях ареала вида также прослеживается тенденция более раннего гнездования самок средних возрастных классов, но она проявляется отчетливо только в теплые весны (Артемьев, 1998). В британской популяции мухоловки-пеструшки пары из взрослых партнеров приступали к откладке яиц на 3–4 дня раньше тех пар, у которых один или оба партнера годовалые (Harvey, Greenwood, 1984; Harvey et. al., 1985). На примере испанской популяции вида выявлено, что старшие самцы прилетают и занимают гнездовья раньше, чем годовалые птицы (Potti, 1998).

По нашим данным, полученным на основе отлова меченых самок и самцов мухоловки-пеструшки с известной датой рождения, установлено, что в районе исследования взрослым особям (2 года и старше) также свойственны более ранние сроки размножения по сравнению с годовалыми птицами (Куранов, 2007а, 2018).

Запаздывание сроков размножения пермской популяции мухоловки-пеструшки по сравнению с пригородом отмечено А. С. Чичковой (2009). Отставание по наиболее ранним кладкам за 2003–2008 гг. составило в среднем 5 дней, по средним датам начала откладки яиц – 4 дня.

Величина кладки и объем яиц. Средний размер кладки мухоловки-пеструшки в городе меньше по сравнению с контролем (таблица 49) ($p < 0,001$). Величина полной кладки у вида варьирует в городе в пределах 4–10 яиц, в контроле – 4–9 яиц. В обеих зонах модальной является кладка из 7 яиц и её частота у обследованных популяций имеет близкое значение. При этом доля небольших кладок (4–6 яиц) в городе в 1,5 раза больше, а крупных кладок (8–9 яиц) примерно в 2 раза меньше, чем в контроле.

Таблица 49 – Соотношение гнезд с разным количеством яиц, абс./%, и средний размер кладки X у мухоловки-пеструшки

| Зона | Количество яиц в полной кладке | | | | | | | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
|-------------------------|--------------------------------|------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-----------------|-----------------|------------------------|-----------------|
| | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | |
| Город ($n=205$) | <u>4</u> 2,0 | <u>13</u> 6,3 | <u>72</u> 35,1 | <u>91</u> 44,4 | <u>21</u> 10,2 | <u>3</u> 1,5 | <u>1</u> 0,5 | 6,61±0,06 | 13,8±0,7 |
| Контроль ($n=238$) | <u>2</u> 0,8 | <u>12</u> 5,0 | <u>56</u> 23,5 | <u>110</u> 46,2 | <u>50</u> 21,0 | <u>8</u> 3,4 | – | 6,92±0,06 | 13,3±0,6 |

Вариабельность размера кладки у обследованных популяций не отличается. Объем яиц у птиц в городской зоне статистически значимо меньше, чем в контроле – $1632 \pm 4 \text{ мм}^3$ ($CV = 8,3 \pm 0,2 \%$) и $1672 \pm 4 \text{ мм}^3$ ($CV = 8,2 \pm 0,2 \%$) соответственно ($p < 0,001$), а вариабельность показателя в участках сравнения статистически значимо не отличается. Снижение величины кладки у мухоловки-пеструшки в городе можно связать с более поздним началом размножения вида

на его территории. У вида в районе исследования наблюдается постепенное снижение величины кладки в течение гнездового сезона, составляющее 0,07 яиц/день (Куранов, 2018).

Аналогичная тенденция характерна и для европейских популяций мухоловки-пеструшки (обзор: Артемьев, 2008а). Возможно, в городской популяции мухоловки-пеструшки повышена доля самок-первогодков и взрослых особей, находящихся в худшем физиологическом состоянии, что обуславливает снижение размера кладки и величины яиц. Известно, что у мухоловки-пеструшки самки средних возрастных классов (2–3 года) характеризуются максимальной кладкой (Анорова, 1976; Артемьев, 2005, 2008). По нашим данным, размер кладки у взрослых птиц (более одного сезона размножения) статистически значимо больше, чем у самок-первогодков (Куранов, 2007а, 2018). Показано, что однолетние самки мухоловки-пеструшки имеют статистически значимо меньшую массу по сравнению с двух- и трехлетними птицами (Winkel, Winkel, 1976) – именно это может приводить к снижению размера кладки у молодых птиц. Аноровой Н.С. (1984) установлено, что самки-первогодки у мухоловки-пеструшки продуцируют кладки меньшей массы по сравнению с 2–3-летними особями. Сравнение объема яиц у меченых самок разного возраста показало, что в Томске и за его пределами взрослые птицы (минимум второй сезон размножения) продуцировали также статистически значимо более крупные яйца, чем первогодки (Куранов, 2007а, 2018).

Другой возможной причиной снижения размера кладки и величины яиц у мухоловки-пеструшки в городе является ухудшение трофических условий. В городских местообитаниях вида, особенно в периферийном парке, хуже по сравнению с контролем развит второй древесный ярус, а также травянисто-кустарниковая растительность. Значительную площадь в этом парке занимает березняк со слабо развитыми скелетными ветвями. Указанные особенности растительности в городе снижают площадь обитания потенциальных жертв мухоловок, что может ухудшать условия для охоты. Объем яиц у мухоловки-пеструшки в периферийном парке статистически значимо меньше, чем у птиц в центральном парке, что косвенно подтверждает ухудшение трофических условий для вида в первом

местообитании (Куранов, 2007а). Снижение кладки вида в менее продуктивных насаждениях также отмечено в ряде работ (обзор: Артемьев, 2008а). Имеются данные о том, что в оптимальном биотопе самки мухоловки-пеструшки имеют бóльшую массу по сравнению с птицами из пессимального биотопа (Winkel, Winkel, 1976), а в пессимальном местообитании среди самок статистически значимо больше доля первогодков (Geselius et al., 1984). Результаты исследований подтверждают, что более крупные и старые особи мухоловки-пеструшки поселяются в наиболее продуктивных местах. На ряде видов птиц показано, что масса самки и величина яиц положительно связаны (обзор: Мяндр, 1988). В отношении мухоловки-пеструшки имеются сведения, что самки в хорошей кондиции продуцируют более крупные яйца (Ojanen et al., 1979; Potti, 1999).

Уменьшение размера кладки и объёма яиц у мухоловки-пеструшки по сравнению с загородными местообитаниями также отмечено в Перми (Чичкова, 2009) и Воронеже (Нумеров и др., 2013), что подтверждает тенденцию снижения величины кладки и яиц у вида в условиях города.

Таким образом, различия в величине кладки и объеме яиц между урбанизированной и контрольной популяциями мухоловки-пеструшки могут быть обусловлены влиянием ряда факторов, к которым относятся сроки размножения, размер, возраст особей и продуктивность местообитаний вида.

Успешность и продуктивность размножения. Доля успешных гнезд у мухоловки-пеструшки в городе больше, чем в контроле (таблица 50) ($p < 0,001$). Основной причиной, снижающей успех размножения вида в участках сравнения, является хищничество, но в городе потери гнезд от хищников в 2 раза меньше по сравнению с загородной популяцией. В урбанизированной популяции вида также в 2 раза меньше доля брошенных гнезд. Для городских птиц более характерна гибель гнезд от вертишейки, являющейся конкурентом мухоловки-пеструшки за места размножения. Эмбриональная смертность всех яиц кладки отмечена в двух гнездах вида на городской территории, а в контроле данный фактор отхода кладок не зафиксирован.

Таблица 50 – Причины гибели гнезд мухоловки-пеструшки, абс./%

| Зона | n | Причины гибели гнезд | | | | Доля успешных гнезд, % |
|------------|-----|----------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|
| | | Эмбрион. гибель | Хищник | Брошено | Выброшено вертишейкой | |
| Город | 230 | <u>2</u> 1,5 | <u>25</u> 10,9 | <u>11</u> 4,8 | <u>6</u> 2,6 | 80,9 ± 2,6 |
| Конт- роль | 257 | – | <u>55</u> 21,4 | <u>26</u> 10,1 | <u>2</u> 0,8 | 67,7 ± 2,9 |

Успешность размножения у мухоловки-пеструшки в начатых кладках любой дальнейшей судьбы в городской зоне больше по сравнению с контролем (таблица 51) ($p < 0,001$).

Таблица 51 – Успешность размножения мухоловки-пеструшки, %

| Зона | Отложено яиц | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Успех насиживания | Успех выкармливания | Успех размножения |
|------------|--------------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| Город | 1376 | 1117 | 1011 | 81,2±1,0 | 90,5±0,9 | 73,5±1,2 |
| Конт- роль | 1624 | 1337 | 1000 | 82,3±0,9 | 74,8±1,2 | 61,6±1,2 |

Успешность насиживания у мухоловок в городе и контроле почти совпадает (см. таблицу 51). При этом в урбанизированной группировке вида в 1,6 раза выше уровень эмбриональной смертности, но в 1,5 раза меньше потери яиц, связанные с хищничеством. Доля брошенных неполных и завершенных кладок в городе и контроле находится в одинаковых пропорциях. Разорение вертишейкой гнезд мухоловки-пеструшки отмечено в обеих зонах, однако больший урон этот вид наносит в городе (таблица 52).

Успешность выкармливания у вида в городе больше по сравнению с контролем (см. таблицу 51) ($p < 0,001$). У городской популяции по сравнению с контрольной в 7 раз меньше доля брошенных птенцов, но гибель части выводка в урбанизированном ландшафте в 1,6 раза больше (таблица 53). Благодаря заметно меньшему

отходу птенцов из-за хищничества и бросания выводков, мухоловка-пеструшка в городе существенно опережает контрольную популяцию вида по успешности размножения.

Таблица 52 – Гибель яиц у мухоловки-пеструшки

| Зона | Причины гибели яиц, абс./% | | | |
|----------|----------------------------|------------------|-------------------|-----------------------|
| | Эмбрион. гибель | Брошено | Хищник | Выброшено вертишейкой |
| Город | <u>108</u> 8,8 | <u>39</u> 2,8 | <u>89</u> 6,5 | <u>23</u> 1,7 |
| Контроль | <u>76</u> 5,4 | <u>45</u> 2,8 | <u>160</u> 9,9 | <u>6</u> 0,4 |

Таблица 53 – Гибель птенцов у мухоловки-пеструшки

| Зона | Причины гибели птенцов, абс./% | | |
|----------|--------------------------------|----------------------|--------------------|
| | Брошено | Гибель части выводка | Хищник |
| Город | <u>13</u> 1,2 | <u>81</u> 7,5 | <u>10</u> 0,9 |
| Контроль | <u>111</u> 8,3 | <u>58</u> 5,6 | <u>164</u> 12,3 |

Успешность размножения в уцелевших гнездах у мухоловки-пеструшки в городе меньше, чем в контроле – $84,7 \pm 1,1$ % и $88,5 \pm 1,0$ % соответственно ($p < 0,01$). Основными причинами снижения значения данного показателя в городской зоне является увеличенная по сравнению с контрольной группировкой вида эмбриональная и частичная птенцовая смертность (см. таблицы 52, 53).

В участках сравнения модальным является выводок, состоящий из шести птенцов (таблица 54). Доля некрупных выводков (1–5 птенцов) в городе в 1,4 раза больше по сравнению с контролем, а выводки из 7–8 птенцов встречаются в городе в 1,5 раза реже. Выводки из 9 птенцов наблюдались только в контроле.

Количество птенцов на попытку размножения у мухоловки-пеструшки в городе больше, чем в контроле (таблица 55) ($p < 0,05$). Различия в основном объясняются меньшими потерями кладок и птенцов в городе из-за хищничества и бросания выводков. Количество птенцов на успешную попытку размножения в городской зоне

меньше по сравнению с контролем ($p < 0,05$), что связано с меньшей величиной кладки в сочетании с повышенной эмбриональной и частичной птенцовой смертностью. Вариабельность размера выводка на попытку размножения в городской популяции статистически значимо снижена по сравнению с контролем ($p < 0,001$). Коэффициенты вариации количества птенцов на успешную попытку размножения в участках сравнения существенно не отличаются.

Таблица 54 – Соотношение выводков с различным количеством птенцов у мухоловки-пеструшки, абс./%

| Зона | Количество птенцов в выводке | | | | | | | | |
|-------------------------|------------------------------|-----------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Город ($n=176$) | <u>2</u> 1,1 | <u>4</u> 2,3 | <u>11</u> 6,2 | <u>16</u> 9,1 | <u>40</u> 22,7 | <u>58</u> 33,0 | <u>36</u> 20,5 | <u>9</u> 5,1 | – |
| Контроль ($n=168$) | <u>1</u> 0,6 | <u>6</u> 3,6 | <u>7</u> 4,2 | <u>15</u> 8,9 | <u>19</u> 11,3 | <u>52</u> 30,9 | <u>46</u> 27,4 | <u>19</u> 11,3 | <u>3</u> 1,8 |

Таблица 55 – Продуктивность размножения и величина выводка у мухоловки-пеструшки

| Зона | Птенцов на попытку размножения | | | Птенцов на успешную попытку размножения | | |
|----------|--------------------------------|------------------------|-----------------|---|------------------------|-----------------|
| | n | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ | n | Среднее $X \pm m_x$ | $CV \pm m_{CV}$ |
| Город | 221 | $4,47 \pm 0,17$ | $57,8 \pm 2,8$ | 176 | $5,61 \pm 0,11$ | $25,5 \pm 1,4$ |
| Контроль | 253 | $3,96 \pm 0,20$ | $78,3 \pm 3,5$ | 168 | $5,96 \pm 0,12$ | $26,0 \pm 1,4$ |

Главной причиной увеличения успешности урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки является ослабление пресса хищничества, особенно в период выкармливания птенцов. Основным врагом мухоловки-пеструшки, как и у других птиц-дуплогнезdnиков в районе исследования, является бурундук. Отмечены случаи разорения гнезд вида большим пестрым дятлом, обыкновенной белкой и мелкими куньими. Уничтожение гнезд мухоловки-пеструшки дятлами наблюдалось только в контроле. Мелких куньих нельзя исключать из потенциальных разорителей гнезд мухоловки-пеструшки на периферии города. В Литве гнезда мухоловки-пеструшки разоряла орешниковая соя *Muscardinus avellanarius*, что

рассматривается автором не только как хищничество, но и конкуренция за дуплянку (Juskaitis, 1995). Мы ни разу не видели, чтобы бурундуки занимали искусственные гнездовья после уничтожения ими кладки или выводка у дуплогнездников.

Увеличение репродуктивного успеха городской популяции мухоловки-пеструшки также связано со снижением доли брошенных выводков. Последнее обстоятельство косвенно свидетельствует о меньшей гибели взрослых птиц в городе, в том числе от пернатых хищников. Отчасти это подтверждается сниженным значением показателя в городских парках, где потенциальный враг взрослых птиц – ястреб-перепелятник – в годы исследований не гнезвился. В Финляндии изучалось влияние этого хищника на гнездящиеся популяции птиц, а также уязвимость видов-жертв на основе учета птиц и сбора пищевых остатков вокруг гнезд ястреба (Solonen, 1997). Установлено, что мухоловка-пеструшка регулярно становилась объектом охоты ястреба-перепелятника и отнесена автором к уязвимым видам.

Ослабление пресса хищничества и снижение доли брошенных гнезд, влияющие на успешность размножения мухоловки-пеструшки в городе, отчасти нивелируются увеличением гибели кладок от вертишейки, являющейся конкурентом мухоловки-пеструшки за ИГ, а также повышением эмбриональной и частичной птенцовой смертности. Бóльшая гибель яиц мухоловки-пеструшки в городе от вертишейки связана с высокой гнездовой численностью этого вида, охотно занимающего ИГ в периферийном городском парке. Если заселенность ИГ вертишейкой составила в контроле 3,5 %, то в городе (периферийный парк) – 8,0 %. Интересно отметить, что в центральном городском парке за весь период исследований искусственные гнездовья вертишейка ни разу не занимала (Нехорошев, Куранов, 1995).

Причиной повышения эмбриональной смертности у мухоловки-пеструшки в городе может быть худшее физиологическое состояние птиц, что косвенно подтверждается более поздними сроками размножения, снижением размеров кладки и величины яиц в урбанизированной популяции вида. Следует отметить, что эмбриональная гибель всех яиц кладки наблюдалась только у птиц

в городе. Обнаруженная на примере домашних птиц зависимость количества и состава кормов с выводимостью птенцов (Рольник, 1968) дает основание предполагать, что увеличение эмбриональной смертности у мухоловки-пеструшки в городе может быть обусловлено ухудшением трофических условий. В пессимальных биотопах также наблюдается увеличение эмбриональной смертности, что связано с более поздними сроками размножения и меньшей кладкой по сравнению с птицами из оптимальных биотопов (Преображенская, 1998). Например, в Карелии у мухоловки-пеструшки эмбриональная смертность в течение сезона размножения постепенно возрастала с 2 % в наиболее ранних кладках до 8 % в самых поздних (Артемьев, 2008а). Обнаружено, что основное количество протеинов, используемое организмом самки мухоловки-пеструшки на формирование яиц, берется из пищи, а не из резервов тела (Ojanen, 1983), поэтому повышение эмбриональной смертности в пессимальных биотопах может вызываться недостаточным питанием самок в период яйцекладки.

Другой возможной причиной увеличения эмбриональной смертности мухоловки-пеструшки может являться антропогенное загрязнение среды в городе. В Томске концентрация загрязняющих веществ в снеговом покрове, почве и воздухе заметно превышает фоновые показатели (Язиков и др., 2010). На примере полевого воробья установлено, что в городских районах, загрязненных тяжелыми металлами, снижается успех вылупления (Caminski, 1992). Снижение успешности инкубации у мухоловки-пеструшки отмечено в зоне влияния медеплавильных заводов в России и Финляндии (Бельский и др., 1995; Eeva, Lehtikoinen E., 1995).

В урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки наблюдается увеличение частичной птенцовой смертности. Наиболее вероятной причиной этого явления мы считаем ухудшение трофических условий на урбанизированной территории. Барановский А.В. и Иванов Е.С. (2016) сравнили рацион птенцов мухоловки-пеструшки в городе и за его пределами. Обнаруженные изменения рациона, по мнению авторов, свидетельствуют о неблагоприятной трофической ситуации в городе. Ухудшение качества пищи происходит в результате роста потребления беспозвоночных с твердыми

покровами, более мелких объектов, добывание и транспортировка которых к гнезду энергетически невыгодна, а также пищи, для ловли которой птицам приходится значительно видоизменять нормальную тактику кормового поведения. По данным Е.С. Преображенской (1998), у мухоловки-пеструшки в естественных пессимальных биотопах наблюдается повышенный отход птенцов.

При сравнении возраста погибших птенцов в городе и контроле обнаружено, что элиминация отдельных птенцов в обеих зонах примерно в 50 % случаев наблюдается в интервале до четырех суток, что совпадает с первым критическим периодом постэмбриогенеза у птенцовых видов птиц (Родимцев, 2004б). Следовательно, на фоне повышенной птенцовой смертности у мухоловки-пеструшки в городе распределение возрастного состава погибших птенцов в сравниваемых популяциях не отличается. На примере домашних кур показано, что выводимость положительно связана с выживаемостью птенцов в постэмбриональный период (Лепаж, 1961: цит. по Рольник, 1968). У мухоловки-пеструшки обнаружена прямая связь частичного отхода птенцов с температурным режимом в период формирования и инкубации кладок (Артемьев, 2008а). Это свидетельствует о лучшей жизнеспособности яиц, сформированных при благоприятных условиях. Установлено, что у этих птиц из крупных яиц рождаются более тяжелые птенцы, причем различия сохраняются в течение всего гнездового периода (Jarvinen, Ulitaini, 1984). Авторы полагают, что большой запас питательных веществ в крупном яйце стимулирует рост птенцов, и они вырастают крупнее.

В городском ландшафте дополнительным фактором, снижающим выживание птенцов, может служить химическое загрязнение среды. В Томске у птенцов мухоловки-пеструшки гораздо выше интенсивность агрегационных процессов эритроцитов по сравнению с птенцами того же возраста из контрольных популяций, что свидетельствует о более напряженном состоянии организма в условиях города (Тухватулин, 1996). Для примера: в Перми у птенцов вида выявлена высокая концентрация полихлорбифенилов. Установлена обратная зависимость успешности размножения от уровня накопления в крови соединений данной группы (Рыбкин, Рыбкина, 1996).

У птенцов полевого воробья в городских районах, загрязненных тяжелыми металлами, масса тела снижена по сравнению с контролем (Caminski, 1992).

В городе успешность размножения мухоловки-пеструшки в уцелевших до вылета гнездах меньше, чем на контрольной территории. Наблюдаемые различия подтверждают суммарное воздействие эмбриональной и частичной птенцовой смертности на репродуктивный успех урбанизированной популяции вида. В сочетании с уменьшенной кладкой это обуславливают статистически значимое снижение у городских птиц такого показателя, как количество птенцов на успешную попытку размножения. Для проверки возможного влияния возраста птиц на успешность размножения в уцелевших гнездах мы провели внутривидовые сравнения указанного показателя у меченых взрослых и молодых самок в городе и контроле. Достоверных различий между возрастными группами не обнаружено ни в одной из обследованных популяций (Куранов, 2007а), что позволяет сделать вывод о приоритетном влиянии среды на размножение вида. Успешность размножения вида в Перми (Рыбкин, 2006), Воронеже (Нумеров и др., 2013) также была ниже по сравнению с загородными территориями, что объясняется большим прессом хищничества в городе.

Освоение мухоловкой-пеструшкой городской среды сопровождается изменением ряда репродуктивных показателей. Снижение плотности гнездования вида в городе сочетается с запаздыванием в начале откладки яиц. Вероятно, это связано с тем, что в городе мухоловкам трудно находить изолированные озелененные участки среди застроенного пространства. В данном случае прослеживается аналогия с заселением видом естественных островных местообитаний. По-видимому, межпопуляционные различия по таким показателям, как размер кладки, величина яиц и сроки размножения, косвенно указывают на увеличение доли молодых и взрослых птиц в худшей физиологической кондиции. Положительный момент обитания мухоловки-пеструшки в урбанизированной среде – ослабление пресса хищничества – приводит к существенному росту успешности размножения урбанизированной популяции вида. В конечном итоге уровень воспроизводства городской популяции

мухоловки-пеструшки, оцененный по количеству вылетевших из гнезда птенцов, статистически значимо превышает аналогичный показатель в контроле. Данное обстоятельство позволяет рассматривать городскую среду в качестве пригодной для воспроизводства вида.

Заключение

Освоение птицами городской среды сопровождается изменением многих репродуктивных показателей, которые не являются однонаправленными у разных видов. У большинства видов размножение в городе смещено на относительно ранние сроки, что хорошо объясняется в рамках концепции города как «острова тепла» среди окружающего пространства. Для мухоловки-пеструшки характерно отставание сроков откладки яиц по отношению к контролю, что находится в явном противоречии с более теплым мезоклиматом города. Отмеченная особенность городской популяции мухоловки-пеструшки, по-видимому, связана с плохой способностью вида находить изолированные лесные участки, пригодные для размножения. Плотность гнездования в городе понижена у скворца и мухоловки-пеструшки. У скворца снижение плотности гнездования связано со значительной удаленностью участков сбора корма от мест гнездования. Мухоловка-пеструшка с трудом находит изолированные участки для размножения.

Размер кладки и объем яиц в городской популяции снижен у большой синицы и мухоловки-пеструшки. У сороки, садовой камышевки и горихвостки величина кладки и объем яиц в городе больше, чем в контроле. У скворца размер кладки в городе и контроле не отличается, но объем яиц у вида больше в городе. Следовательно, на стадии продуцирования кладок для основной части видов в городе складываются более благоприятные трофические условия по сравнению с контролем. Большая синица и мухоловка-пеструшка в городе в период продуцирования кладок обеспечены пищей хуже по сравнению с загородными популяциями. Город является тепловым островом среди окружающего ландшафта для скворца, горихвостки и садовой камышевки, он привлекает особей первой прилетной волны, находящихся в хорошем физиологическом состоянии, что может служить дополнительным фактором увеличения размера кладки и объема яиц у этих видов.

К началу инкубации кладок изученные виды птиц в городе находятся в неодинаковом состоянии, что подтверждается различиями

ями в размере кладки и объеме яиц. Определенное стартовое преимущество в городе получают сорока, горихвостка, скворец и садовая камышевка; большая синица и мухоловка-пеструшка оказываются в менее выгодном положении по сравнению с контролем. По конечному результату размножения птиц в городе образуются группы с новым составом видов. Всего выделяются три группы видов, различающихся по уровню воспроизводства в городской среде:

1) продуктивность размножения вида в городе повышена – скворец, большая синица, обыкновенная горихвостка и мухоловка-пеструшка;

2) продуктивность размножения вида в городе снижена – сорока;

3) продуктивность размножения вида в городе и контроле не отличается – садовая камышевка.

Причины повышения успеха размножения в первой группе неодинаковы у разных видов. Главная причина роста продуктивности размножения урбанизированной популяции скворца состоит в снижении доли брошенных кладок и лучшей выживаемости птенцов в периоды похолоданий, что объясняется положительным влиянием на птиц городского мезоклимата. Основным положительным моментом обитания большой синицы, горихвостки и мухоловки-пеструшки в урбанизированной среде является ослабление пресса хищничества, у большой синицы и мухоловки-пеструшки – снижение доли брошенных выводков. Дополнительными факторами повышения продуктивности размножения городских популяций скворца и горихвостки являются пониженная эмбриональная и частичная птенцовая смертность, у горихвостки – еще и увеличенный размер кладки. Для мухоловки-пеструшки в городе характерно увеличение эмбриональной и птенцовой смертности в сочетании с пониженной кладкой, что отчасти нивелирует положительное влияние на популяцию ослабления пресса хищничества.

Основными причинами снижения продуктивности у городской популяции сороки являются увеличение доли разоренных гнезд и повышение эмбриональной и частичной птенцовой смертности. Таким образом, повышение плотности гнездования вида в городе

сопровождается увеличением потерь от хищничества и, вероятно, каннибализма. Рост частичной птенцовой смертности, по-видимому, связан с нехваткой высококачественной животной пищи в городе, на что указывает пониженный вес слетков. В городе также прослеживается отрицательное влияние фактора беспокойства на успех размножения вида.

Урбанизированная популяция садовой камышевки испытывает положительное влияние от снижения пресса хищничества. Вид в городе характеризуется пониженной эмбриональной смертностью и увеличенным размером кладки. В то же время садовая камышевка подвергается сильному влиянию хозяйственной и рекреационной деятельности человека. Повышенная гибель гнезд вида из-за прямого вмешательства человека в период выкармливания птенцов и некоторое увеличение птенцовой смертности нивелируют преимущество, которое получает вид в урбанизированном ландшафте из-за снижения пресса хищничества. В итоге городская популяция садовой камышевки сближается по продуктивности размножения с контрольной популяцией вида.

Можно сделать вывод, что группа видов с повышенной продуктивностью размножения в условиях города формируется исключительно дуплогнездниками. Данные виды и в естественных условиях обычно имеют лучшие результаты размножения по сравнению с открыто гнездящимися видами. В городе снижается численность потенциальных врагов дуплогнездников, что благотворно сказывается на выживаемости потомства горихвостки и мухоловки-пеструшки. Скворец менее других дуплогнездников страдает от хищничества, а более комфортные условия в городе положительно влияют на результативность размножения вида.

Размер выводка – число птенцов на успешную попытку размножения – является интегральным показателем, объединяющим размер кладки, эмбриональную и частичную птенцовую смертность, и учитывает качество местообитания, в основном трофический компонент, на протяжении всего гнездового периода. По сравнению с контролем данный показатель в городе меньше у сороки и мухоловки-пеструшки, больше у садовой камышевки, скворца, горихвостки и не отличается у большой синицы. Можно оценить

трофические условия городской среды для сороки и мухоловки-пеструшки как субоптимальные: для сороки – в период выкармливания птенцов, для мухоловки-пеструшки – на весь сезон размножения. Для остальных видов в городе создаются или более благоприятные условия на протяжении всего сезона размножения (садовая камышевка, скворец, горихвостка), или не уступающие таковым в контроле, по крайней мере, в период выкармливания птенцов (большая синица). В данную группу входят виды, предпочитающие в сезон размножения полуоткрытые пространства и разреженные лесные территории. Исключением в этом плане является сорока. Вероятно, регулярное использование птицами кормов антропогенного происхождения снижает качество яиц и усиливает птенцовую смертность.

Сравнение коэффициентов вариации репродуктивных показателей свидетельствует о том, что в подавляющем числе случаев их вариабельность у городских популяций изученных видов меньше или не отличается от величины в контрольной группе. Можно говорить о более стабильных условиях размножения большинства видов птиц в урбанизированном ландшафте. Для скворца, большой синицы, горихвостки и садовой камышевки – это сочетание стабильных и благоприятных условий, но для мухоловки-пеструшки такая стабильность, скорее, является следствием снижения качества городских местообитаний для вида. Для сороки условия являются стабильными и благоприятными в начальном периоде сезона размножения с последующим ухудшением в период выкармливания птенцов. Такое ухудшение не носит повсеместного характера на всей территории города, что подтверждается увеличением изменчивости размера выводка у городской популяции вида.

Изменение морфологических признаков у птенцов сороки в городе следует отнести к разряду модификационной изменчивости, обусловленной особенностями питания, что заключается в значительном потреблении птенцами концентрированной пищи антропогенного происхождения. В то же время интерьерные и экстерьерные признаки у птенцов в городе не обнаруживают существенных изменений. По-видимому, для защиты органов от негативного внешнего влияния, в частности несбалансированного питания,

имеются специальные механизмы, которые обеспечивают их нормальное развитие. Несмотря на отмеченные различия в величине кладки и яиц, а также частичной смертности потомства, продуктивность размножения большинства изученных видов птиц в городе больше или не отличается от аналогичного показателя в контроле. Ведущими факторами повышения продуктивности урбанизированных популяций птиц являются прямое и косвенное влияние городского мезоклимата и заметное снижение пресса хищничества.

Проведенные исследования дают основание полагать, что большинство обследованных видов птиц на урбанизированной территории находят подходящие условия для воспроизводства, а некоторые виды – более благоприятные, чем в естественных местообитаниях. В целом прослеживается тенденция увеличения продуктивности размножения в городе у экологической группы видов, гнездящихся в укрытиях.

Литература

1. Абдусалямов И.А. Фауна Таджикской ССР. Птицы. Душанбе: Дониш, 1973. Т. 19, ч. 2. 403 с.
2. Адамцевич Э.А. Некоторые особенности интерьерных признаков утиных Прибайкалья // Проблемы экологии Прибайкалья. Ч. 4. Популяционные аспекты экологии. Иркутск, 1979. С. 65–66.
3. Амеличев В.Н. Экология сороки (*Pica pica* L.), заселившей промышленные города Урала // Уральский научный центр АН СССР. Ин-т экол. раст. и животных. Свердловск, 1979. 22 с. Деп. в ВИНТИ 23.04.79 г., № 1458-79.
4. Ананин А.А., Москвитин С.С. Уровень репродукции широкоареальных видов воробьиных в интразональном ландшафте юго-востока Западной Сибири // Экологические аспекты изучения, практического использования и охраны птиц в горных экосистемах: тез. докл. всесоюз. симп. Фрунзе: Илим, 1989. С. 4–5.
5. Анорова Н.С. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 12. С. 77–86.
6. Анорова Н.С. Факторы, определяющие успех размножения мухоловки-пеструшки // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1984. Вып. 19. С. 100–112.
7. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008а. 267 с.
8. Артемьев А.В. Популяционная экология большой синицы *Parus major* в таёжных лесах Карелии. Ч. 1. Структура населения и особенности гнездования // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2008б. № 2 (92). С. 31–43.
9. Артемьев А.В. Популяционная экология большой синицы *Parus major* в таёжных лесах Карелии. Ч. 2. Продуктивность размножения и динамика популяций // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2008в. № 3 (94). С. 21–29.
10. Баккал С.Н. О роли двукрылых насекомых в питании птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Русский орнитол. журнал. 1997. № 11. С. 3–9.

11. Балацкий Н.Н. Кукушка *Cuculus canorus* – гнездовой паразит обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* под Новосибирском // Русский орнитол. журнал. 2008. Т. 17, № 455. С. 1835–1837.

12. Барановский А.В., Иванов Е.С. Гнездящиеся птицы города Рязани (Атлас распространения и особенности биологии). Рязань: ПервопечатникЪ, 2016. 367 с.

13. Бахмутов В.А. Изменчивость некоторых эколого-морфологических признаков серой вороны в Субарктике // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: УФ АН СССР, 1974. Вып. 2. С. 25–26.

14. Бельский Е.А., Безель В.С., Поленц Э.А. Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнездников в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995. № 1. С. 46–52.

15. Бельский Е.А. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья в градиенте природных и антропогенных экологических факторов на Среднем Урале / Е.А. Бельский, А.Г. Ляхов, В.А. Коровин, И.Ф. Вурдова // Сибирский экологический журнал. 2002. № 4. С. 417–423.

16. Березовников Н.Н., Хроков В.В., Карпов Ф.Ф., Коваленко А.В. Аномальное гнездование сороки в Уральской области: материалы 10-й всесоюз. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2. Кн. 1. С. 58–59.

17. Блинов В.Н. Опыт учета врановых птиц и их гнезд с самолета // Тез. докл. орнитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 201.

18. Блинов В.Н. Материалы по гнездованию сороки, серой вороны и галки в пойме верхней Оби // Экология и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 109–127.

19. Блинов В.Н. Врановые Западно-Сибирской равнины. М: КМК Scientific Press Ltd, 1998. 283 с.

20. Блинов В.Н., Николаев В.В. Размещение и численность врановых в Новосибирской области // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 173–182.

21. Блинова Т.К., Самсонова М.М. Птицы томского Причумылья. Томск: Scientific & Technical Translation, 2004. 344 с.

22. Болотников А.М., Маркс Л.П. О влиянии разнокачественности яиц береговой ласточки на выживаемость и рост птенцов // Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Перм. гос. пед. ун-та, 1980. С. 3–6.

23. Брезгунова О.А. Особенности гнездовой биологии сороки в Харьковской области // Беркут. 2015. Т. 17, вып. 1–2. С. 67–78.

24. Бурский О.В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 108–142.

25. Бутьев В.Т. Географическая изменчивость структуры населения птиц смешанных лесов Европейского центра СССР // Уч. Зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. 1970. № 272. С. 57–71.

26. Ваничева Л.К. Экологические особенности синантропных популяций сизых голубей (*Columba livia* Gm.) в промышленных центрах Западной Сибири и их использование в целях биомониторинга (на примере г. Новокузнецка) / Л.К. Ваничева, М.П. Мошкин, А.С. Ксенц, А.С. Родимцев // Сибирский экологический журнал. 1996. Т. 2, № 6. С. 585–596.

27. Вахрушев А.А. Сегрегация экологических ниш у городских птиц // Птицы и урбанизированный ландшафт: сб. крат. сообщ.). Каунас, 1984. С. 32–34.

28. Венгеров П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2001. 248 с.

29. Вершинин В.Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.

30. Вискне Я. Гнездование чайковых птиц и куликов на крышах в Латвии // Орнитологические исследования в Северной Евразии (материалы 12-й междунар. орнитол. конф.). Ставрополь, 2006. С. 112–113.

31. Вильбасте Х. Опыт изучения сезонного размещения популяций большой синицы методом кольцевания // 2-я Междунар. конф. по изучению и охране перелетных птиц. Таллин, 1977. С.11.

32. Владышевский Д.В. Морфологические реакции птиц на изменение условий существования в антропогенном ландшафте // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 242–248.
33. Владышевский Д.В. Птицы в антропогенном ландшафте. М.: Наука, 1975. 199 с.
34. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск: Наука, 1980. 264 с.
35. Гаврилов Э.И. Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974. Т. 5. 480 с.
36. Гашков С.И. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Приложение № 8. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. С. 34–39.
37. Гашков С.И. Биология большой синицы (*Parus maior* L.) южной тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук, Томск, 2007. 24 с.
38. Гашков С.И., Москвитин С.С. К вопросу о постоянстве территориальных и брачных связей большой синицы // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц восточной Европы и Северной Азии (материалы междунар. XI орнитол. конф., Казань). 2001. С. 169-170.
39. Гладков Н.А. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц) // Уч. записки. М.: МГУ, 1958. Вып. 197. Орнитология. С. 17–34.
40. Гуреев С.П. Величина кладки и успешность размножения птиц в Кузнецком Алатау // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 56–74.
41. Гуреев С.П. Население наземных позвоночных г. Томска / С.П. Гуреев, В.Н. Куранова, С.П. Миловидов, В.Г. Лялин, Н.С. Москвитина, Н.Г. Дмитриева // Природокомплекс Томской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1990. С. 118–121.
42. Гуреев С.П., Миловидов С.П. Материалы по экологии славковых (*Sylviidae*) в Западной Сибири // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1983. С. 105–119.

43. Гуреев С.П., Миловидов С.П. Общие особенности летнего населения птиц Северска и санитарно-защитной зоны СХК // Экологическая оценка территории ЗАТО Северск и 30-км зоны СХК: материалы науч.-практ. конф. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2000. Ч. 1. С. 141–142.

44. Диатроптов М.Е. Некоторые закономерности репродуктивного периода у обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris* // Русский орнитол. журнал. 2017. Т. 26, № 1541. С. 5341–5352.

45. Добринский Л.Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.

46. Доржиев Ц.З. К биологии обыкновенной горихвостки в Западном Забайкалье // Гнездовая жизнь птиц (межвуз. сб. науч. тр.). Пермь, 1981. С. 144–151.

47. Доржиев Ц.З. О распространении и экологии майны, серого и обыкновенного скворцов в Западном Забайкалье // Фауна и экология птиц Восточной Сибири (сб. науч. тр.). Иркутск, 1984. С. 26–33.

48. Евсеева Н.С. География Томской области (Природные условия и ресурсы). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 223 с.

49. Елаев Э.Н. Экология симпатрических популяций синиц (на примере озера Байкал). Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ун-та, 1997. 159 с.

50. Железнова Т.К., Миловидов С.П., Блинов Л.В. Птицы города Томска. Т. 1. Орнитофауна и её сезонная динамика. М.: Изд-во «У Никитских ворот», 2021. 372 с.

51. Зимин В.Б. Орнитофауна Карелии / В.Б. Зимин, С.В. Сазонов, Н.В. Лапшин, Т.Ю. Хохлова [и др.]. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1993. 220 с.

52. Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Матанцева М.В. Этологическая лабильность птиц рода *Sylvia* как механизм обеспечения локальных популяций // Орнитологические исследования в Северной Евразии (материалы 12-й междунар. орнитол. конф.). Ставрополь, 2006. С. 227–228.

53. Зукопп Г., Эльверс Г., Маттес Г. Изучение экологии урбанизированных территорий (на примере Западного Берлина) // Экология. 1981. № 2. С.15–19.

54. Иваницкий В.В., Кесева Л. О совместном обитании садовой (Acrocephalus dumetorum) и болотной (A. palustris) камышевок в Костромской области // Вестн. МГУ. 1996. Сер. 16. № 3. С. 60–66.

55. Игнатьева Л.Е. Морфофункциональные особенности большой синицы в городском и сельском ландшафтах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск: Мордовский гос. ун-т, 2005. 20 с.

56. Ильина И.С. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко, Л.И. Мельцер, Е.А. Романова, Е.А. Богоявленский, В.Д. Махно. Новосибирск: Наука, 1985. 251 с.

57. Исаков Ю.А. Изменение структуры населения птиц в процессе роста городов // Птицы и урбанизированный ландшафт: сб. крат. сообщ. Каунас, 1984. С. 61–64.

58. Карташев А.Г. Биоиндикация антропогенных загрязнений. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та систем упр. и радиоэлектроники, 2019. 226 с.

59. Кашкаров Д.Ю. О проблеме адаптации птиц к антропогенным ландшафтам // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии (материалы междунар. конф.). Казань: Изд-во «Матгубат йорты», 2001. С. 291–292.

60. Кашкаров Д.Ю., Шарипов А. О гнездовой биологии сороки в условиях культурного ландшафта Узбекистана // Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969. Кн. 2. С. 276–279.

61. Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 246 с.

62. Климат Томска / под ред. С.Д. Кошинского, Л.И. Трифоновой, Д.А. Швер. Л.: Гидрометеоздат, 1982. 176 с.

63. Константинов В.М. Изменение плодовитости серых ворон, обитающих в культурном ландшафте // Синантропизация и доместикация животных (тез. докл. всесоюз. совещ.). М., 1969. С. 46–47.

64. Константинов В.М. О гнездовании сороки в культурном ландшафте средней полосы европейской части СССР // Уч. записки Моск. пед. ин-та. 1970. № 394. С. 156–172.

65. Константинов В.М. Фауна, население и экология птиц антропогенных ландшафтов лесной зоны Русской равнины: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 48 с.

66. Константинов В.М. Особенности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов // Животные в городе: материалы науч.-практ. конф. М., 2000. С. 18–21.

67. Константинов В.М. Серая ворона (*Corvus cornix* L.) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (проблемы синантропизации и урбанизации) / В.М. Константинов, В.А. Пономарев, В.Н. Воронов [и др.]. М.: МГПУ, 2007. 368 с.

68. Константинов В.М. Сорока (*Pica pica* L) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (проблемы синантропизации и урбанизации) / В.М. Константинов, А.С. Родимцев, В.А. Пономарев, С.М. Климов, В.А. Марголин, И.Г. Лебедев. М.: Прометей, 2004. 157 с.

69. Корбут В.В. Врановые в антропогенных ландшафтах – гнездостроение, защитное поведение и акустическая сигнализация // Птицы и урбанизированный ландшафт: сб. крат. сообщ. Каунас, 1984. С.73–74.

70. Корбут В.В. Стратегии существования и процессы урбанизации: серая ворона, грач и галка в московской городской агломерации // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России (материалы 7-й всерос. конф.). Казань, 2005а. С. 83–85.

71. Корбут В.В. Птицы в мегаполисе: стратегии существования и механизмы урбанизации // Экология фундаментальная и прикладная: Проблемы урбанизации. Екатеринбург, 2005б. С. 161–163.

72. Коровин В.А., Дельмухаметова Д.Ф. Плотность гнездования сороки (*Pica pica*) и серой вороны (*Corvus cornix*) в г. Березовском – спутнике Екатеринбурга // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии (материалы всерос. науч. конф.). Казань, 2017. С. 104–106.

73. Кривошеев В.А. К особенностям распространения, численности и гнездования сороки (*Pica pica*) в урбанизированных ландшафтах города Ульяновска // Бутурлинский сборник: материалы 2-х междунар. Бутурлинских чтений. Ульяновск, 2006. С. 217–219.

74. Ксенц А.С., Ксенц Г.Х., Лалетин Б.А. Сравнительный анализ популяционной биологии дикой и синантропной форм сизого

голубя // Орнитологические проблемы Сибири (тез. докл.). Барнаул, 1991. С. 19–20.

75. Кудашева Н.Н. Морфотипы по окраске яиц садовой камышевки // Птицы Сибири (тез. докл. ко Второй сибирской орнитол. конф.). Горно-Алтайск, 1983. С. 182–183.

76. Кудашева Н.Н. Сравнительная характеристика питания птенцов в первых и повторных выводках // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1989а. С. 186–195.

77. Кудашева Н.Н. Показатели размножения некоторых видов воробьиных в лесных пойменных биоценозах // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1989б. С. 42–55.

78. Куранов Б.Д. Изучение распределения сороки в гнездовой период с помощью мечения // Тез. всесоюз. конф. молодых ученых «Экология гнездования птиц и методы ее изучения». Самарканд, 1979. С. 122–123.

79. Куранов Б.Д. Особенности биологии сороки в условиях крупного города. 4. Фенетический анализ слетков сороки из городской и пригородной зон. Томск: Том. ун-т, 1983. 42 с. Деп. в ВИНТИ 3.10.83, № 5448-83.

80. Куранов Б.Д. Оологические показатели птиц-дуплогнезdnиков в зонах с разной степенью урбанизированности среды // Материалы 3-й междунар. конф. стран СНГ «Актуальные проблемы оологии». Липецк: Изд-во ЛГПУ, 2003. С. 58–61.

81. Куранов Б.Д. Особенности гнездовой биологии урбанизированной популяции сороки (*Pica pica* L.) // Вестн. Том. гос. ун-та. Бюллетень оперативной научной информации. Современные исследования в биологии. 2004. № 30. С. 99–108.

82. Куранов Б.Д. Изменение гнездовой численности сороки в городе Томске за многолетний период // Материалы 7-й всерос. науч. конф. «Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России». Казань, 2005. С. 89–92.

83. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Вестн. Том. гос. ун-та. Томск: Изд-во ТГУ, 2007а. № 297. С. 192–200.

84. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) // Вестн. Том. гос. ун-та. Томск: Изд-во ТГУ, 2007б. № 299. С. 207–211.

85. Куранов Б.Д. Особенности урбанизации птиц // Сибирский экологический журнал. 2008а. № 1. С. 123–132.

86. Куранов Б.Д. Особенности гнездовой биологии садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Passeriformes, Sylviidae) в урбанизированном ландшафте // Зоологический журнал. 2008б. Т. 87, № 4. С. 466–475.

87. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнездников // Сибирский экологический журнал. 2009а. № 3. С. 429–438.

88. Куранов Б.Д. Гнездовая биология птиц в урбанизированном и техногенно загрязненном ландшафте: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск: Том. гос. ун-т, 2009б. 49 с.

89. Куранов Б.Д. Влияние способа развески искусственных гнездовых на некоторые популяционные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Русский орнитол. журнал. 2011. Т. 20, № 700. С. 2156–2159.

90. Куранов Б.Д. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // Русский орнитол. журнал. 2017. Т. 26, № 1425. С. 1291–1300.

91. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, № 3. С. 321–336.

92. Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*, Passeriformes, Sturnidae) на юго-востоке Западной Сибири // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 1. С. 79–93. DOI: 10.31857/S0044513421110076.

93. Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2022. № 57. С. 67–88. DOI: 10.17223/19988591/57/4.

94. Курлавичус П.И. Распределение гнездящихся птиц в зависимости от размеров мелких лесных участков среди полей // Материалы 7-й Всесоюзн. орнитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 266–267.

95. Лебедев И.Г. О морфологических особенностях урбанизированной популяции серой вороны // Сезон. перемещения и структура популяций назем. позвоночных животных. М., 1989. С. 85–90.
96. Левин А.С., Губин Б.М. Материалы по размножению сороки в низовьях Урала // Материалы 7-й Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 272–274.
97. Левонтин Р.К. Адаптация // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 241–284.
98. Липин С.И., Сонин В.Д., Вержуцкий Б.Н. Синантропные черты в характере пребывания и питания некоторых вороновых лесостепного Приангарья // Орнитология в СССР: тез. докл. 5-й все-союз. орнитол. конф. Ашхабад, 1969. Ч. 2. С. 374–377.
99. Лихачев Г.Н. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и ее связь с гнездовой территорией // Труды Бюро кольцевания. М., 1955. Вып. 8. С. 123–156.
100. Лупинос М.Ю. Гнездовая биология сороки *Pica pica* (L., 1758) в условиях города Тюмени // Алтайский зоологический журнал. 2015. Вып. 9. С. 47–49.
101. Лялин В.Г. Экология серой крысы Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1975. 20 с.
102. Ляхов А.Г., Галишева М.С. Плотность гнездования и успешность размножения серой вороны и сороки в Екатеринбурге // Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии: X междунар. конф. М. ; Казань, 2012. С. 135–139.
103. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. Т. 2. 504 с.
104. Марочкина Е.А. Механизмы экологической сегрегации трёх совместно обитающих видов мухоловок – мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata*, малой мухоловки *Muscicapa parva* / Е.А. Марочкина, А.В. Барановский, Н.А. Чельцов [и др.] // Русский орнитол. журнал. 2006. Т. 15, № 323. С. 611–630.

105. Марочкина. Е.А., Чельцов Н.А. Экологическая сегрегация большой синицы (*Parus major* L.) и лазоревки (*P. caeruleus* L.) в лесных биотопах Окского заповедника // Пове́дение, экология и эволюция животных (сб. науч. тр.). Рязань, 2004. С. 36–52.

106. Матанцев В.А. Трансформация структуры населения птиц в процессе фрагментации лесных массивов // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии (материалы междунар. конф.). Казань: Изд-во «Матгубат йорты», 2001. С. 406–407.

107. Миловидов С.П. Орнитофауна города Томска, пути ее формирования и динамика // Биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1976. С. 41–47.

108. Миловидов С.П. К экологии обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus* L.) в южной части Томского Приобья // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 84–92.

109. Миловидов С.П., Лялин В.Г. К вопросу формирования фауны наземных позвоночных в населенных пунктах Западной Сибири // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 3–8.

110. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г. Динамика населения птиц г. Томска // Вестн. Том. гос. ун-та. Томск: Изд-во ТГУ, 2007. № 300(2). С. 182–185.

111. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2015. № 4(32). С. 91–106.

112. Морозова Г.В. Птицы как индикатор антропогенной нарушенности городских лесов // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование (тез. докл. 1-го съезда всесоюз. орнитол. общества и IX всесоюз. орнитол. конф.). Л., 1986. Ч. 2. С. 85–86.

113. Москвитин С.С. О величине кладки и размере яиц у некоторых воробьиных // Экология гнездования птиц и методы ее изучения (тез. всесоюз. конф. молодых ученых). Самарканд, 1979. С. 145–146.

114. Москвитин С.С., Ананина Т.Л. Ритмика поведения и бюджет рабочего времени садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*) в период выкармливания птенцов // Современная орнитология. М.: Наука, 1990. С. 172–178.

115. Москвитина Н.С., Дмитриева Н.Г., Сучкова Н.Г. Население мелких млекопитающих парков Томска // Университетская роща как составная часть ландшафтно-архитектурной структуры города. Томск, 1990. С. 54–56.

116. Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г. Биоразнообразие Томского Приобья. Млекопитающие. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2009. 312 с.

117. Мустафаев Г.Т. Зимнее население Ленкоранской низменности // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. Вып. 10. С. 280–287.

118. Мяндр Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин: Валгус, 1988. 193 с.

119. Нехорошев О.Г., Манаков Ю.А. К гнездовой биологии обыкновенной горихвостки // Орнитологические проблемы Сибири: тез. докл. к 4-й конф. орнитологов Сибири. Барнаул, 1991. С. 68–70.

120. Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Гнездовая биология вертишейки в разных экологических условиях // Вопросы орнитологии: тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири. Барнаул, 1995. С. 134–136.

121. Никитина Т.Х. Трофические связи обыкновенной горихвостки в бассейне озера Байкал в гнездовой период // Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. к 3-й всесоюз. науч. конф. Иркутск, 1988. Ч. 4. С. 116.

122. Нумеров А.Д. Взаимосвязь числа яиц в кладке и других показателей успешности размножения обыкновенного скворца // Научные основы охраны и рационального использования птиц (тр. Окского биосферного гос. заповедника). М.: Московский рабочий, 1984. Вып. 15. С. 229–231.

123. Нумеров А.Д. О некоторых внутрипопуляционных механизмах, определяющих успешность размножения обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) // Развитие современной орнитологии в

Северной Евразии (тр. XII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии). Ставрополь, 2006. С. 446–460.

124. Нумеров А.Д. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа / А.Д. Нумеров, П.Д. Венгеров, О.Г. Киселев, Д.А. Борискин, Е.В. Ветров [и др.]. Воронеж: Научная книга, 2013. 360 с.

125. Одум Ю. Экология, М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.

126. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.

127. Пасхальный С.П. Некоторые особенности гнездования сойки в лесотундре // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. Ч. 2. С. 75.

128. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

129. Пирогов Н.Г. Значение гнездовых построек врановых для других видов птиц // Экол. проблемы врановых птиц: материалы 3-го совещания Мензбиров. орнитол. общества РАН. Ставрополь, 1992. С. 125–128.

130. Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука, 1979. 296 с.

131. Попельнюх В.В. Биология размножения болотной и садовой камышевок в южном Приладожье // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2. Кн. 2. С. 159–160.

132. Преображенская Е. С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: КМК Scientific Press LTD, 1998. 200 с.

133. Прокофьева И.В. Кормовое поведение и питание скворца в период гнездования // Экология птиц в репродуктивный период. Л., 1985. С. 29–39.

134. Прокофьева И.В. Особенности питания и поведения садовых камышевок *Acrocephalus dumetorum* в период выкармливания птенцов // Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 2004. Т. 13, № 266. С. 624–628.

135. Птушенко Е.С. Славковые // Птицы Советского Союза. М.: Советская наука, 1954. Т. VI. С. 146–350.

136. Пяк А.И., Мерзлякова И.Е. Сосудистые растения города Томска. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2000. 80 с.

137. Резанов А.Г., Резанов А.А. Гнездование врановых птиц (Passeriformes, Corvidae) на зданиях и на сооружениях человека:

экологический и историко-географический анализ // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России (тр. 7-й всерос. науч. конф.). Казань, 2006. С. 94–111.

138. Реймерс Н.Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.: Наука, 1966. 420 с.

139. Родимцев А.С. Экстерьерная характеристика птенцов сороки // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1989. С. 73–87.

140. Родимцев А.С. Успешность размножения серой вороны *Corvus cornix* на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитол. журнал. 1996. Т. 5, № 1–2. С. 3–10.

141. Родимцев А.С. Успешность размножения сороки *Pica pica* в различных ландшафтах юго-востока Западной Сибири // Русский орнитол. журнал. 2004а. Т. 13, № 255. С. 232–242.

142. Родимцев А.С. Этапность и критические периоды раннего онтогенеза птиц: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004б. 39 с.

143. Родимцев А.С. К экологии синантропных вороновых в Кузбассе / А.С. Родимцев, И.А. Овсянников, М.А. Лимонова, Е.А. Меркулова, Е.Н. Андреева // Природа и экономика Кузбасса. Новокузнецк, 1983. С. 157–160.

144. Рольник В.В. Биология эмбрионального развития птиц. Ленинград: Наука, 1968. 425 с.

145. Рыбкин А.В. Гнездование мухоловки-пеструшки в Перми // Методы популяционной биологии: сб. материалов 7-го всерос. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 180–181.

146. Рыбкин А.В. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки и большой синицы на двух участках с разным уровнем урбанизации // Материалы 3-й междунар. конф. «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий». Оренбург, 2006. С. 258–260.

147. Рыбкин А.В., Рыбкина Д.О. Оценка уровня загрязненности хлорорганическими соединениями крови мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на территории крупного промышленного центра // Поволжский экологический журнал. 2006. № 1. С. 51–60.

148. Рысьева Т.Г. Интенсивность кормления и состав пищи птенцов горихвостки и москочки // Птицы Сибири (тез. докл. орнитол. конф.). Горно-Алтайск, 1983. С. 209–211.

149. Сазикова Т.Г., Добринский Л.Н. Опыт оценки действия голодания на величину интерьерных признаков у птиц // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: УФ АН СССР, 1974. Вып. 2. С. 21–22.

150. Семаго Л.Л. Образование оседлой популяции большой синицы в Воронеже // Материалы 7-й всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 318–319.

151. Симкин Г.Н. Певчие птицы. М.: Лесная промышленность, 1990. 399 с.

152. Скрыпникова Е.Б. Особенности экологии большой синицы как фонового вида орнитокомплексов г. Воронежа // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 5. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4821>.

153. Сметана Н.М. Экология сороки в Наурзумском заповеднике (Северный Казахстан) в период инкубации яиц и выкармливания птенцов // Биология птиц в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1978. С. 20–28.

154. Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1981. Вып. 16. С. 185–188.

155. Современное состояние орнитофауны и популяций редких видов птиц, включенных в Красную книгу России и Томской области на особо охраняемой природной территории ЗАТО Северск: отчет о НИР (НИИ биологии и биофизики при Томском гос. университете); рук. Б.Д. Куранов. Томск, 2008. 102 с.

156. Строков В.В. Выпадение птенцов из гнезд как фактор выживания вида // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1967. Т. 72, № 5. С. 156.

157. Тарасов Ф.Б. Городские ландшафты (вопросы теории и практики) // Вопросы географии. Влияние человека на ландшафт: сб. М.: Мысль, 1977. № 106. С. 58–64.

158. Тербор Дж., Уинтер Б. Некоторые причины вымирания // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. Гл. 7. С. 149–159.

159. Толстогузов А.О. Мониторинг популяции большой синицы (*Parus major*) на территории Ботанического сада ПетрГУ //

Научные труды Национального парка «Хвалынский»: сб. науч. ст. Саратов ; Хвалынский: Амирит, 2019. Вып. 11. С. 49–55.

160. Торопов К.В., Бочкарёва Е.Н. Птицы подтаёжных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2014. 240 с.

161. Торопова В.И. Распределение и численность вороновых птиц на зимовках в Киргизии // Миграции птиц в Азии. Ашхабад: Ылым, 1981. С. 265–270.

162. Тотунов В.М. Гнездование садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum* Bluth) в районе оз. Чаны (Западная Сибирь) // Экология и биоценотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 160–165.

163. Тухватулин Р.Т. Адаптивные изменения обратимой агрегации эритроцитов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1996. 29 с.

164. Франклин Я.Р. Эволюционные изменения в небольших популяциях // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. Гл. 8. С. 160–176.

165. Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М.: Книжный дом «Либроком», 2009. 240 с.

166. Фридман В.С., Еремкин Г.С., Захарова Н.Ю. Урбанизация «диких» видов птиц: трансформация популяционных систем или адаптации особей? // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69, № 3. С. 207–219.

167. Фридман, В.С., Еремкин Г.С., Захарова Н.Ю. Возвратная урбанизация – последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2016-4-3.

168. Фридман В.С., Суслов В.В. Микроэволюционные изменения при урбанизации «диких» видов птиц // Социально-экологические технологии. 2021. Т. 11, № 1. С. 75–120.

169. Фуфаев А.А., Фуфаева А.А. К гнездовой биологии скворца в Прикамье // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 2001. С. 192–130.

170. Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116, № 4. С. 447–462.

171. Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение как видовая характеристика птиц // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 1. С. 54–62.

172. Хохлов А.Н., Афанасьева Л.В., Тельпов В.А. Эффективность гнездования сороки в Ставрополье // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1982. С. 69–72.

173. Храбрый В.М. Пути приспособления птиц к урбанизированному ландшафту // Птицы и урбанизированный ландшафт: сб. крат. сообщ. Каунас, 1984. С. 4–8.

174. Храбрый В.М. Многолетняя динамика гнездящихся ржанкообразных в административных границах Санкт-Петербурга // Орнитологические исследования в Северной Евразии (тез. 12-й междунар. орнитол. конф.). Ставрополь, 2006. С. 554–556.

175. Хырак П., Мяндр Р. Сравнительные аспекты гнездовой биологии большой синицы в городском и агроландшафтах // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1988. С. 237–238.

176. Цыбулин С.М. Птицы диффузного города. Новосибирск: Наука, 1985. 175 с.

177. Чернышев В.М. Структура популяции садовой камышевки в Барабинской лесостепи // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 1. С. 163–164.

178. Чернышев В.М. Изменчивость величины кладки, размеров яиц и успешность размножения садовой камышевки на юге Западной Сибири // Материалы 6-го Совещания «Вид и его продуктивность в ареале». СПб., 1993. С. 134–136.

179. Чернышев В.М. Вариации индивидуальных морфологических параметров яиц у садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*) // Актуальные проблемы оологии: материалы II междунар. конф. стран СНГ. Липецк, 1998. С. 46–47.

180. Чернышев В.М. Наследуемость морфологических параметров яиц в популяциях садовой камышевки и полевого воробья на юге Западной Сибири // Актуальные проблемы оологии: материалы III междунар. конф. стран СНГ. Липецк, 2003. С. 28–32.

181. Чичкова А.С. Особенности размножения птиц-дуплогнездников в условиях урбанизированной среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2009. 23 с.

182. Шарипов М. Некоторые черты приспособления птиц в городах Ферганской долины // Экология и морфология животных. Самарканд, 1980. С. 84–89.

183. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФ АН СССР, 1968. 386 с.

184. Шемякина О.А. Кормовое поведение горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* в лесных сообществах и антропогенном ландшафте // Поведение, экология и эволюция животных: сб. науч. тр. Рязань, 2002. С. 96–106.

185. Шемякина О.А. Механизмы экологической сегрегации четырёх совместно обитающих видов синиц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus* / О.А. Шемякина, Е.А. Марочкина, И.В. Зацаринный, Н.В. Чельцов // Русский орнитол. журнал. 2007. Т. 16, № 362. С. 759–783.

186. Шкарин В.С., Родимцев А.С. Размножение скворца в Кемеровской области // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1982. С. 20–25.

187. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Кн. 2. 384 с.

188. Шубин Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 263 с.

189. Шураков А.И. Особенности раннего онтогенеза и успешность размножения грача в Прикамье // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск, 1991. Кн. 2, ч. 2. С. 302–303.

190. Юдкин В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2000. 105 с.

191. Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 488 с.

192. Язиков Е.Г., Таловская А.В., Жорняк Л.В. Оценка эколого-геохимического состояния территории г. Томска по данным изучения пылеаэрозолей и почв. Томск: Изд-во Том. политехн. ун-та, 2010. 264 с.

193. Яремченко О.А. Влияние антропогенных факторов на гнездовую биологию большой синицы // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2, кн. 2. С. 214–215.
194. Нанкинов Д. Стадии в урбанизацията и синантропизацията на българските птици // Орнитол. инф. бюл. (НРБ). 1981. № 10. С. 8–29.
195. Antonov A., Atanasova D. Nest-site selection in the Magpie *Pica* in a high-density urban population of Sofia (Bulgaria) // *Acta ornithol.* 2002. Vol. 37, No 2. P. 55–66.
196. Antonov A., Atanasova D. Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica* // *Ornis fenn.* 2003. Vol. 80, No 1. P. 21–30.
197. Askokova N.I., Konstantinov V.M., Khokhlov A.N. Synanthropization and synurbization of the Magpie in Russia // *Acta ornithol.* 1997. Vol. 32, No 1. P. 128.
198. Atwell J. W. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation / J.W. Atwell, G.C. Cardoso, D.J. Whittaker, S. Campbell-Nelson, K.W. Robertson, E.D. Ketterson // *Behavioral Ecology.* 2012. No 23. P. 960–969.
199. Baeyens G. Magpie breeding success and crow interference // *Ardea.* 1981. No 1. P. 125–139.
200. Bahrman U. Zum Balzerhalten der Elster (*Pica pica pica* L.) // *Entomol. Abhandl. und Berstete. Tierkunde Dresden,* 1964. Vol 26, No 14-26. P. 289–291.
201. Balen J. H. A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats // *Ardea.* 1973. Vol. 55 (1–2). P. 1–93.
202. Batten L. Blackbird boom in suburbia // *Wildlife.* 1974. Vol. 16, No 6. P. 274–277.
203. Beaumont A. Lowestopftes kittwakes // *Wildlife.* 1978. Vol. 20, No 1. P. 34–35.
204. Beisenherz W. Elsternbrut im Jalovsiekasten // *Charadrius.* 1994. Vol. 30, No 2. P. 108–109.

205. Berndt R., Dancker P. Die Expansion der Turkentaube (*Streptopelia decaoto*) eine notwendige Folge ihrer Populationsdynamik // *Vogelwelt*. 1966. Vol 87, No 2. P. 48–52.

206. Berressem K.G., Berressem H., Schmidt K.-H. Vergleich der Brutbiologie von Höhlenbrutten in innerstädtischen und Saaten ferneren Biotopen // *J. Ornithol.* 1983. Vol. 124, No 4. P. 431–445.

207. Berthold P. The control and significance of animal and vegetable nutrition in omnivorous // *Ardea*. 1976. Vol. 64, No 3-4. P. 140–154.

208. Berthold P., Querner U. Partial migration in birds: experimental proofs of polymorphism as a controlling system // *Experientia*. 1982. Vol. 38, No 7. P. 805–806.

209. Bozsko S. A madarurbanizáció néhány alapvető kérdése // *Aquila*. 1973–1974 (1975). Vol. 80-81. P. 175–183.

210. Biebach H. Genetic determination of partial migration in the European robin (*Erithacus rubecola*) // *Auk*. 1983. Vol. 100, No 3. P. 601–606.

211. Bosse M. Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait / M. Bosse, L.G. Spurgin, V.N. Laine [et al.] // *Science*. 2017. Vol. 358, No 6361. P. 365–368.

212. Caminski P. Impact of different town environment on development of nestling tree sparrows // *Mesogee*. 1992. Vol. 52. P. 105.

213. Cramp S., Perrins C.M. Flycatchers to Shrikes // *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford university press, 1993. Vol. VII. 577 p.

214. Dhindsa M.S., Boag D.A. The effect of food supplementation on the reproductive success of Black-billed Magpies *Pica pica* // *Ibis*. 1990. Vol. 132, No 4. P. 595–602.

215. Drobney R.D. Effect of diet on visceral morphology of breeding wood ducks // *Auk*. 1984. Vol. 101, No 1. P. 93–98.

216. Dyrce A. Synanthropy in tropics as studied in clay-colored robin // *Anim. Urban. Environ: Proc. Symp. Occes. 60th Anniv. Inst. Zool. Pol. Acad. Sci., Wrocław e.a.*, 1982. P. 27–37.

217. Earle R.A. Factors governing avian breeding in Acacia Savanna. Pitermaritsburg. Part 2. Intrinsic. Factors // *Ostrich*. 1981. Vol. 52, No 2. P. 74–83.

218. 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.

219. Ebinger P., Lohmer R. Vergleichend – allometrische untersuchungen an organen von haus- und stadttauben (*Columba livia domestica*) // *Zool. Anz*. 1979. Vol. 202, No 1–2. P. 51–70.

220. Eden S.F. The social organization of non-breeding Magpies *Pica pica* // *Ibis*. 1989. Vol. 131, No 1. P. 141–153.

221. Gavarevski C.A. Relation of park size and vegetation to urban birds populations in Seattle // *Condor*. 1976. Vol. 78, No 3. P. 375–382.

222. Geselius L. Habitat-related differences in clutch size of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* / L. Geselius, M. Grahn, H. Kallander, J. Karlsson // *Ann. zool. fenn.* 1984. Vol. 21, No 3. P. 209–212.

223. Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Muscicapidae – Paridae. Wiesbaden, Aula-Verlag, 1993. Bd. 13. Vol. 1. 808 s.

224. Gorski W. Urban and rural populations of the Magpie *Pica pica* in the Koszalin Region, NW Poland // *Acta ornithol.* 1997. Vol. 32, No 1. P. 51–59.

225. Gorska E., Gorski W. Nest sites of the Magpie *Pica pica* in urban and rural habitats in the Koszalin Region, NW Poland // *Acta ornithol.* 1997. Vol. 32, No 1. P. 45–50.

226. Graszyk R. Badania nad zmiennosia, biologia i znaczeniem gospodaszym koza (*Turdus merula*) // *Ekol. Polska*. 1961. A.9. No 23. P. 453–485.

227. Graszyk R. Badania eksperymentalne nad etologia gatunkow z rodzaju *Turdus* // *Roczn. Wyzsz. szkoly. roln. Poznaniu*. 1963. No 17. P. 21–71.

228. 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. B. 42. H. 1–2. P. 142.

229. Gyrski W., Antczak J., Hetmacski T. The breeding, ecology of the wood pigeon *Columba palumbus* in urban areas of north-west Poland // *Acta zool. lituan.* 1998. Vol. 8. Spec. Issue. P. 137–143.

230. Hamman Y.J., Schmidt K-H., Simonis S. Der Einfluß Höhenlage auf Ei- und Gelegegröße bei Kohlmeise (*Parus major*) // *J. Ornithol.* 1989. Vol. 130, No 1. P. 69–74.

231. 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, No 1. P. 57–60.

232. Harvey P.H., Stenning M.J., Campbell B. Individual variation in seasonal breeding success of Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *Journal of Animal Ecology.* 1985. Vol. 54, No 2. P. 391–398.

233. Haverschmidt F. Waarnemingen aaneen populatie bonte vliegenvangers *Ficedula hypoleuca* // *Limosa.* 1973. Vol. 46, No 1–2. P. 1–20.

234. Havlin J. Promenlivost telesnych znaku koza cerneho evropskeco // *Zool Listy.* 1962. A.11. No 1. P. 1–14.

235. Havlin J. Rozmnozovanie sa cerneto (*Turdus merula* L.) // *Zool. Listy.* 1963. Vol. 12, No 3. P. 195–216.

236. Hilden O., Solonen T. Helsingin puistojen pönttölintututkimus 1987-89 // *Tringa.* 1990. Vol. 17. P. 66–70.

237. Hochachka W.M., Boag D.A. Food shortage for breeding Blackbilled Magpies (*Pica pica*) an experiment using supplemental food // *Can. J. Zool.* 1987. Vol. 65, No 5. P. 1270–1274.

238. Hogstedt G. Effect of additional food on reproductive success in the magpie (*Pica pica*) // *J. Animal Ecol.* 1981. Vol. 50, No 1. P. 219–229.

239. Hörak P. Low fledging success of urban Great Tits // *Ornis fenn.* 1993. Vol. 70. P. 168–172.

240. Hörak P. Egg size in the Great Tit *Parus major*: Individual habitat and geographic differences / P. Hörak, R. Mänd, J. Ots, A. Levits // *Ornis fenn.* 1995. Vol. 72, No 3. P. 97–114.

241. Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of birds eggs // *Auk.* 1979. Vol. 96, No 1. P. 73–77.

242. Huhta E., Jokimaki J., Rahko P. Breeding success of pied flycatchers in artificial forest edges: The effect of a suboptimally shaped foraging area // *Auk.* 1999. Vol. 116, No 2. P. 528–535.

243. Jarvinen O., Ulfstrand S. Species turnover of a continental bird fauna: Northern Europe, 1850–1970 // *Oecologia*. 1980. Vol. 46, No 2. P. 186–195.
244. Järvinen A., Ylimaunu J. Significance of egg size on the growth of nestling Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. // *Annales Zoologici Fennici*. 1984. Vol. 21, No 3. P. 213–216.
245. Jones P.J., Ward P. The level of reserve protein as the proximate factors controlling the timing of breeding and clutch-size in the Red-billed quelea *Quelea quelea* // *Ibis*. 1976. Vol. 118, No 4. P. 547–574.
246. Juskaitis R. Relations between Common dormice (*Muscardinus avellanarius*) and other occupants of bird nest-boxes in Lithuania // *Folia zool.* 1995. Vol. 44, No 4. P. 289–296.
247. Kallander H., Karlsson J. Supplemental food and laying date in the European starling // *Condor*. 1993. Vol. 95, No 4. P. 1031–1034.
248. Karlsson S. Analyses on prey composition of overwintering Great Grey Shrikes *Lanius excubitor* in southern Finland // *Ornis fennica*. 2002. Vol. 79, No 4. P. 181–189.
249. Keve A. Kiegeszitesek a madarak urbanizaciojarol szolo tanulmanyomhoz // *Alltt. kozl.* 1979. Vol. 66, No 1-4. P. 103–108.
250. Klejnotowski Z. Urbanizacia sroki – *Pica pica* (L.) w Polsce // *Rocz. AR Poznaniu*. 1974. Vol. 70. P. 77–88.
251. Kluyver H.N. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. // *Ardea*. 1951. Vol. 39. P. 1–135.
252. Knight R.L. Effects of supplemental food on the breeding biology of the Black-billed Magpie // *Condor*. 1988. Vol. 90, No 4. P. 956–958.
253. Korpimaki E. Breeding biology of the Starling *Sturnus vulgaris* in Western Finland // *Ornis Fennica*. 1978. Vol. 55. P. 93–104.
254. Kosicski Z. Effects of urbanization on nest site selection and nesting success of the Greenfinch *Carduelis chloris* in Krotoszyn, Poland // *Ornis fenn.* 2001. Vol. 78, No 4. P. 175–183.
255. Koskimies P. Breeding biology of Blyth's reed warbler *Acrocephalus dumetorum* in SE Finland // *Ornis fenn.* 1980. Vol. 57, No 1. P. 26–32.

256. Kuroda N. The comparative analysis of breeding rates of rural and urban grey colonies in Tokyo area : 2 rept. Part 2 // Res. Populat. Ecol. 1964. Vol. 6, No 1. P. 1–12.

257. Lack D. Population studies of birds. Oxford: Clarendon Press, 1966. 341 p.

258. Lancaster R.K., Rees W.E. Bird communities and the structure of urban habitats // Can. J. Zool. 1979. Vol. 57, No 12. P. 2358–2368.

259. Leach M.C. The 1978-1979 survey of Berring gull (*Larus argentatus*) colonies on the Yorkshire and Cleveland coast / M.C. Leach, P. Mericas, S.V. Kearsey, C. Wells // Nature. 1980. Vol. 105, No 594. P. 107–114.

260. Lesinski G. Location of bird nests in vertical metal pipes in suburban built-up area of Warsaw // Acta ornithol. 2000. Vol. 35, No 2. P. 211–214.

261. Luniak M. Liczebność i produktywność legow szpaca *Sturnus vulgaris* L., w Warszawie // Acta ornithol. 1977. Vol. 16, No 7. P. 241–274.

262. Luniak M., Kozmowski P., Nowicki W. Magpie *Pica pica* in Warsaw abundance, distribution and changes in its population // Acta ornithol. 1997. Vol. 32, No 1. P. 77–86.

263. Martin T.E. Diversity and abundance of spring migratory birds using habitats islands on the great Plains // Condor. 1980. Vol. 82, No 4. P. 430–439.

264. Martinez J. Alimentación de los pollos de urraca (*Pica pica*) en relación con la edad y disponibilidad de presas / J. Martinez, M. Soler, J.J. Soler, M. Paracuellos, J. Sanchez // Ardeola. 1992. Vol. 39, No 1. P. 35–48.

265. Meijer T., Langer U. Food availability and egg-laying of captive European starlings // Condor. 1995. Vol. 97. P. 718–728.

266. Mende A., Sperr G. Ungatewohnlcher Nesttandart der sturmowe (*Larus canus*) // Corax. 1971. No 4. P. 184–185.

267. Miranda A.C. Mechanisms of behavioural change in urban animals: The role of microevolution and phenotypic plasticity // Ecol. Conserv. Birds in Urb. Envir. / E. Murgui, M. Hedblom (eds.). Springer Int. Publ., 2017. P. 113–132. DOI: 10.1007/978-3-319-43314-1_7.

268. Miranda A.C. Urbanization and its effects on personality traits: A result of microevolution or phenotypic plasticity? / A.C. Miranda, H. Schielzeth, T. Sonntag, J. Partecke // *Glob. Change Biol.* 2013. Vol. 19, No 9. P. 2634–2644.

269. Mockel R. Häufigkeitsveränderungen hohlenbrutender Singvogel des Fichtenwaldes während des "Waldsterbens" im Westerzgebirge // *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. und Geogr. Tiere*, 1992. Vol. 119, No 3. P. 437–492.

270. Monaghan P., Coulson J.E. Status of Larde gulls nesting on buildings // *Bird study*. 1977. Vol. 24, No 2. P. 69–104.

271. Monros J.S. Open nesting in Great Tits *Parus major* / J.S. Monros, J. Gomez, S.I. Encabo, S. Bradt, E. Barba, J.A. Gil-Delgado // *Ardeola*. 1999. Vol. 46, No 1. P. 89–91.

272. Morse D. The occupation of small islands by passerine birds // *Condor*. 1977. Vol. 79, No 4. P. 339–412.

273. Moss R. Effects of captivity on gut lengths in red grouse // *J. Wildlife Manag.* 1972. Vol. 36, No 1. P. 99–104.

274. Moss R., Watson A. Maternal nutrition, egg quality and breeding success of Scottish Ptarmigan *Lagopus mutus* // *Ibis*. 1984. Vol. 126, No 2. P. 212–220.

275. Nager R.G., Noordwijk A.J. Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment // *American Naturalist*. 1995. Vol. 146. P. 454–474.

276. Nilsson S.G. Density compensation and competition among birds breeding on small islands in South Swedish lake // *Oecos*. 1977. Vol. 28, No 2–3. P. 170–176.

277. Nilsson S.G. Nesting holes and food supply in relation to forest bird densities on islands and mainland / S.G. Nilsson, C. Bjorkman, P. Forsland, J. Hoglund // *Oecologia*. 1985. Vol. 66, No 4. P. 516–521.

278. Nour N. Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit) / N. Nour, D. Currie, E. Matthysen, R. Damme, A.A. Dhondt // *Oecologia*. 1998. Vol. 114. P. 522–530.

279. Ojanen M. Egg development and the related nutrient reserve depletion in Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // *Ann. Zool. fenn.* 1983. Vol. 20, No 4. P. 293–300.

280. Ojanen M., Orell M., Väisänen R.A. Role of heredity in egg size variation in the Great Tits, *Parus major*, and Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // *Ornis. scand.* 1979. Vol. 10, No 1. P. 22–28.

281. Perrins C.M. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. // *J. Animal Ecology.* 1965. Vol. 34. P. 601–647.

282. Petterson A. Hockningsframgång och ungvicter hos Kvismareomradets krakor *Corvus corone cornix* 1973–1976 // *Var. fagelvarld.* 1977. Vol. 36, No 2. P. 161–173.

283. Picula I., Beklova M., Kubik V. The nidobiology of *Falko tinunculus* // *Prirodoved. pr. Ustavu CSAV Brno*, 1984. Vol. 18, No 4. P. 1–60.

284. Pierotti R., Annett C. Diet and reproductive output in seabirds // *Bioscience.* 1990. Vol. 40, No 8. P. 568–574.

285. Pisarski B., Trojan P. Zoocenozy obszarów zurbanizowanych // *Wiad. ecol.* 1976. Vol. 22, No 4. P. 338–344.

286. Potti J. Maternal effects and the pervasive impact of nestling history on egg size in a passerine bird // *Evolution (USA).* 1999. Vol. 53, No 1. P. 279–285.

287. Pulliainen E., Jussila P., Tunkkari P.S. Variation in the laying intervals of the Pied Flycatcher and the Redstart // *Ornis fenn.* 1994. Vol. 71, No 3. P. 109–114.

288. Ribaut J.-P. Dynamique d'une population de Merles noirs, *Turdus merula* L. // *Rev. Suisse zool.* 1964. Vol. 71, No 4. P. 815–902.

289. Roll A., Bossema I. A comparison of nest defense by jackdaws, rooks, magpies and crows // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 1982. Vol. 11, No 1. P. 1–6.

290. Sasvari L. Interindividualis veselkedes mint tarsasdinamikai teneeso a modarpopulacioban // *Magy. Pszishol. Szemee.* 1977. Vol. 36, No 3. P. 238–249.

291. Satgé J., Strubbe D., Elst J., Laet J., Adriaensen F., Matthysen E. // *Journal of Avian Biology.* 2019. Vol. 50, No 11. P. e02108. doi: 10.1111/jav.02108.

292. Schmidt K.-H., Steinbach J., J. Bruterfolg der Kohlmeise (*Parus major*) in städtischen Parks und Friedhöfen // *Ornithol.* 1983. Vol. 124, No 1. P. 81–83.

293. Shuttleworth C.M. Interactions between the red squirrel (*Sciurus vulgaris*), great tit (*Parus major*) and jackdaw (*Corvus monedula*) whilst using nest boxes // *J. Zool.* 2001. Vol. 255, No 2. P. 269–277.

294. Solonen T. Effect of Sparrowhawk *Accipiter nisus* predation on forest birds in southern Finland // *Ornis fenn.* 1997. Vol. 74, No 1. P. 1–14.

295. Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // *Ornis fenn.* 2001. Vol. 78. P. 49–60.

296. Spencer R. The blackbird // *Animals.* 1971. Vol. 13, No 17. P. 784–787.

297. Stone E., Trost C.H. The effects of supplemental food on nest dispersion in Black-billed Magpies // *Condor.* 1991. Vol. 93, No 2. P. 452–454.

298. Tomialojc L. An impact of predation on urban and rural Wood-pigeon *Columba palumbus* populations // *Pol. Ecol. Stud.* 1979. Vol. 5, No 4. P. 141–220.

299. Tormala T., Kovanen J. Growth and ageing of Magpie (*Pica pica* L.) nestlings // *Biol. Res. Repts Univ. Jyväskylä,* 1979. No 6. P. 63–77.

300. Tubbs C.R. Seling the wood for the trees // *Birds.* 1977. Vol. 6, No 8. P. 22–26.

301. Vines G. A socio-ecology of Magpies *Pica pica* // *Ibis.* 1981. Vol. 123, No 2. P. 190–202.

302. Vogrin M. Density, nest site and breeding success of a rural population of the Magpie (*Pica pica*) in NE Slovenia // *Vogelwarte.* 1998. Vol. 39, No 3. P. 293–297.

303. Wawrzyniak J. Differences in the breeding performance of great tits *Parus major* between a forest and an urban area: a long term study on first clutches / J. Wawrzyniak, M. Gładalski, M. Kaliński, A. Bańbura, M. Markowski, J. Skwarska, P. Zieliński, J. Bańbura // *European Zoological Journal.* 2020. Vol. 87, No 1. P. 294–309. DOI: 10.1080/24750263.2020.1766125.

304. Wenland V. Der Waldkauz (*Strix aluco*) im bebauten Stadtgebiet von Berlin (West) // *Beitr. Vogelk.* 1980. Vol. 26, No 3–4. P. 157–171.

305. Winkel W., Winkel D. Über die brutzeitliche Gewichtsentwicklung beim Trauerschnapper (*Ficedula hypoleuca*) // J. Ornithol. 1976. Vol. 117, No 4. P. 419–437.

306. Whitcomb R.F. Islands biogeography and “habitat islands” of lastern forest // Birds. 1977. Vol. 31, No 1. P. 3–5.

307. Yom-Tov Y. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the crow (*Corvus corone* L.) // Anim. Ecol. 1974. Vol. 43, No 2. P. 479–498.

Оглавление

| | |
|---|-----|
| Введение..... | 3 |
| 1 ОСОБЕННОСТИ УРБАНИЗАЦИИ ПТИЦ..... | 5 |
| 1.1 Урбанизация птиц на уровне сообщества | 5 |
| 1.2 Популяционные аспекты урбанизации птиц | 10 |
| 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ | 21 |
| 3 ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ..... | 24 |
| 4 ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ..... | 29 |
| 4.1 Общие положения | 29 |
| 4.2 Открыто гнездящиеся виды..... | 30 |
| 4.3 Укрыто гнездящиеся виды | 32 |
| 5 РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ В УРБАНИЗИРОВАННОМ ЛАНДШАФТЕ..... | 38 |
| 5.1 Классификация модельных видов | 38 |
| 5.2 Сорока | 40 |
| 5.3 Садовая камышевка..... | 65 |
| 5.4 Обыкновенный скворец..... | 78 |
| 5.5 Большая синица | 89 |
| 5.6 Обыкновенная горихвостка..... | 104 |
| 5.7 Мухоловка-пеструшка | 114 |
| Заключение | 132 |
| Литература | 137 |

Научное издание
Куранов Борис Дмитриевич
Карташев Александр Георгиевич
ГНЕЗДОВАЯ ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ
В УРБАНИЗИРОВАННОМ ЛАНДШАФТЕ
Монография

Подписано в печать 21.02.23. Формат 60x84/16.
Усл. печ. л. 9,77. Тираж 100 экз. Заказ № 40.
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Томский государственный университет
систем управления и радиоэлектроники».
634050, г. Томск, пр. Ленина, 40.
Тел. (3822) 533018.