

МИНИСТЕРСТВО ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ПРИРОДНЫХ  
РЕСУРСОВ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
КОМИТЕТ ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ  
РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ  
ОКСКИЙ БИОСФЕРНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК

# НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПТИЦ

*(Труды Окского биосферного государственного  
заповедника)*

*Выпуск 19*



Рязань  
Русское слово  
1995

MINISTRY OF NATURE AND NATURE RESOURCES PROTECTION  
RJAZAN REGION KOMMITTY OF NATURE PROTECTION  
OKA STATE BIOSPHERE RESERVE

# SCIENTIFIC FOUNDATIONS FOR PROTECTION AND RATIONAL WISE USE OF BIRD RESOURCES

*(Proceeding of Oka State Biosphere Reserve)  
Volume XIX*



## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*С. Г. Приклонский* (ответственный редактор),  
*О. М. Бутенко, В. П. Иванчев, Ю. В. Котюков,*  
*Ю. М. Маркин, М. В. Онуфреня* (секретарь),  
*Я. В. Сапетин.*

Ответственный за выпуск: *В. П. Иванчев*

Научный редактор: *к.б.н. С. Г. Приклонский*

ISBN-5-900312-28-3

@ Окский государственный биосферный  
заповедник, 1995 г.

© Евсин И. В., художественное оформление

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ МУХОЛОВКИ-  
ПЕСТРУШКИ НА ТЕРРИТОРИИ ОКСКОГО  
ЗАПОВЕДНИКА**

*А. Д. Нумеров*

Мухоловка-пеструшка — один из наиболее излюбленных модельных объектов популяционных орнитологических исследований. Виду посвящено громадное количество публикаций. Многие работы базируются на материале 10—20-летних наблюдений. В нашей стране это прежде всего работы, выполненные в Прибалтике (М. Г. Чаун, Х. А. Михельсон, А. Лейвитс), Приокско-Тerrasном заповеднике (Г. Н. Лихачев, Н. С. Анорова), северо-западе европейской части СССР (В. И. Головань, В. Б. Зимин, А. В. Артемьев, Л. В. Соколов, В. Г. Высоцкий, А. В. Бардин). Но ряд моментов в популяционной экологии мухоловки-пеструшки остаются неясными и в настоящее время. Публикуя основные сведения по экологии размножения мухоловки-пеструшки в районе Окского заповедника (юго-восток Мещерской низменности), мы надеемся, что они будут полезны для возможной последующей характеристики вида на всем пространстве ареала. В то же время при обработке материала возникли некоторые предположения и гипотезы, которые могут показаться недостаточно доказанными, но по логике автора имеют право на существование хотя бы для привлечения внимания к этим вопросам других исследователей.

## Материал и методика

Материалы для настоящей статьи собраны в 1976-1982 гг. \* на территории Окского заповедника и его охранной зоны. При написании некоторых разделов использованы сведения за 1972-75 гг. по материалам автора и Летописи природы заповедника, а также данные кольцевания мухоловок-пеструшек в заповеднике с 1953 г.

Первые искусственные гнездовья (ИГ) появились на территории заповедника в начале сороковых годов. Сейчас они размещены около 8 кордонов и в поселке Брыкин Бор. На 9 постоянных пробных площадках развешено 2000 гнездовий (700 скворечников и 1300 синичников).

Все наблюдения и расчеты проведены нами только по тем птицам, которые заселяют искусственные гнездовья. Ежегодно проводится 2—3-кратный обязательный осмотр всех гнездовий, а при проведении отловов и других специальных работ гнездовья осматриваются ежедневно.

С 1972 по 1982 гг. гнездовья осмотрены 17202 раз, в 3753 обнаружены гнезда мухоловки-пеструшки с кладками. Размер кладки определен в 2727 гнездах, размер выводка — в 1381 гнезде, процент вылета птенцов вычислен по наблюдениям за 9217 яйцами из 1544 гнезд. Демографические показатели рассчитаны по 250 возвратам колец по методике В. А. Паевского (1974, 1977).

Статистическая обработка материала проводилась по основным общепринятым критериям (Стьюдента, «хи» квадрат): вычислялись средние, ошибка, коэффициенты вариации, корреляции и регрессии (Зайцев, 1973; Лакин, 1980).

При сборе полевого материала и написания работы автор постоянно пользовался советами и помощью научного руководителя к. б. н. С. Г. Приклонского, научных сотрудников заповедника Ю. В. Котюкова, Т. А. Кашенцевой и Ю. М. Маркина. В сборе полевого материала автору

\* Настоящая статья была подготовлена к печати к марте 1984 г. В связи с тем, что прошло уже почти десятилетие, необходимо сделать некоторые замечания. Все материалы, касающиеся величины кладок и размеров яиц мухоловки-пеструшки, вошли в книгу «Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности». 1995 г. В книге материал по кладкам мухоловки-пеструшки обобщен по 1986 г. включительно, поэтому в статью внесены коррективы во избежание путаницы. Исключены из статьи разделы, посвященные описанию территории, на которой размещены искусственные гнездовья, и особенностям развески скворечников и синичников. Схема развески описана в работе В. Н. Карповича (1962).

помогали также студенты-практиканты В. Хохлов, А. Ковалев, В. Беляков, Т. Черницына и О. Несмеянова. Всем им автор выражает глубокую признательность.

## Размещение в период размножения. Численность

Мухоловка-пеструшка — самый массовый обитатель ИГ на территории Окского заповедника. Она гнездится в скворечниках и синичниках всех постоянных пробных площадей. При анализе размещения и численности мы выделили три участка: западный (300 синичников — у кордонов Старое, Полунино и Кормилицын); центральный (150 синичников и 300 скворечников — п. Брыкин Бор, к. Бедная Гора) и восточный (400 скворечников и 750 синичников — кордоны Ерус, Тышлово и Липовая гора).

С 1972 по 1986 гг. число пар мухоловок, гнездящихся в ИГ, изменялось от 199 (1983) до 563 (1975), в среднем за эти годы составило 317,1 пары. Заселенность гнездовий мухоловкой изменялась от 16,0% (1982) до 31,6% (1975), в среднем — 21,98%. Доля мухоловок среди всех птиц, гнездящихся в ИГ (а их 17 видов) составляла 32,8—75,2%, в среднем — 58,21%. Последняя цифра (более половины всех гнездящихся в ИГ птиц) убедительно показывает массовость вида.

Распределение по территории гнездящихся мухоловок неодинаково. Если соотношение гнездовий по участкам запад — центр — восток равно: 300 (15,8%), 450 (23,7%) и 1150 (60,5%), то население мухоловок по этим же участкам составляет в среднем за год 148,3 пары; 61,8 и 110,7, или соответственно 46,2%, 19,3% и 34,5% (табл. 1). Таким образом, на 1 гнездовье на «западе» приходится в среднем 0,5 пары мухоловок, в «центре» — 0,16, а на «востоке» — 0,12.

По нашим данным соотношение хвойных и лиственных пород на западном участке заповедника составляет 3,5:1, а на восточном — 0,08:1. То есть на западном участке преобладает хвойный древостой, на восточном — лиственный. Это обуславливает специфику населения мухоловок изучаемого района и показывает целесообразность рассмотрения отдельных моментов биологии вида не только в целом, но и по отдельным участкам.

Изменения численности в центральном и восточном участках происходят в целом синхронно, но не всегда соответствуют изменениям общего количества и численности на западном участке.

Заселенность искусственных гнездовых мухоловкой-пеструшкой в 1976—1982 гг. в различных участках заповедника

Годы	Заселенность по участкам								
	запад			центр			восток		
	гнезд пар	% от осмотренных ИГ	доля мухолов.—пестр. среди всех птиц, %	гнезд пар	% от осмотренных ИГ	доля мухолов.—пестр. среди всех птиц, %	гнезд пар	% от осмотренных ИГ	доля мухолов.—пестр. среди всех птиц, %
1976	149	48,7	88,7	65	19,2	40,9	170	21,3	59,6
1977	<b>189</b>	63,9	96,4	45	<b>15,1</b>	41,3	143	13,8	50,4
1978	125	41,7	87,4	62	16,3	53,9	150	13,9	66,9
1979	156	52,4	93,9	75	16,9	53,2	98	10,5	40,8
1980	126	<b>42,0</b>	93,3	64	15,2	46,7	86	8,8	40,2
1981	150	52,3	93,8	55	16,1	49,5	73	7,6	25,9
1982	143	48,8	<b>95,9</b>	67	14,4	48,2	55	6,1	33,5
Всего	1038	—	—	433	—	—	775	—	—
В среднем:	148,3	50,0	91,9	61,8	16,6	48,0	<b>110,7</b>	<b>11,5</b>	43,4

Общая характеристика размножения.  
Показатели успешности размножения

Сроки размножения. Период размножения мухоловки-пеструшки сильно растянут. Гнезда с начатыми кладками мы встречали в разные годы на западном участке в течение 24—27 дней, в среднем 36,3; в центральном — 27-44 (33,3); в восточном — 31—41 (34,0). В целом для района заповедника период появления гнезд с началом кладки равен, в среднем, 34,5 дня. Крайние даты начала кладки в Окском заповеднике: 2 мая — 24 июня. Картина нарастания и спада числа гнезд с первым яйцом на всех участках сходная. 50% всех гнезд появляется к 17—22 мая, но в восточном участке гнезда появляются несколько раньше, и интенсивность нарастания выше. Более раннее появление кладок в гнездах мухоловки в лиственных древостоях по сравнению с хвойными отмечает и В. Б. Зимин (1972) для Карелии. Основная масса (87%) кладок появляется до 1 июня. Гистограмма имеет один пик, который приходится в условиях Окского заповедника на период 17—22 мая.

Размер кладки. С 1972 по 1986 гг. в гнездах мухоловки-пеструшки зарегистрированы полные кладки с 3—10 яйцами. Средний размер кладки, по данным обследования 2727 гнезд, составил  $6,39 \pm 0,2$  яйца, с колебаниями по годам от  $5,95 \pm 0,12$  (1975) до  $6,73 \pm 0,08$  (1983).

Основную массу кладок мухоловки-пеструшки в районе Окского заповедника (от 57,8 до 80,5%, в среднем 71,6%) составляют гнезда с 6—7 яйцами.

Средние размеры кладок мухоловки-пеструшки в западном и восточном участках (в 1976-1982 гг.) оказались сходными ( $6,34 \pm 0,04$  и  $6,37 \pm 0,05$  яиц на гнездо соответственно) и достоверно более высокими, чем в гнездах центрального участка ( $6,13 \pm 0,06$ ). По отдельным годам эта закономерность также проявлялась.

Сезонные изменения размера средней кладки в зависимости от даты откладки первого яйца для мухоловки-пеструшки известны давно и подробно описаны в литературе (Лихачев, 1967; Анорова, 1977). Поэтому мы приводим здесь лишь краткую количественную характеристику этих изменений для района Окского заповедника. Изменения размера кладки происходили одинаково на всех трех участках. Во всех случаях связь оказалась сильной, отрицательной и высоко достоверной. Синхронно с уменьшением размера средней кладки возрастал коэффициент вариации.

Таблица 2

**Распределение выводков с различным числом птенцов в гнездах мухоловки-пеструшки в 1972—1982 гг.**

Годы	Выводки с данным количеством птенцов (абс./%)										Число данных (n)	Средний размер выводка (M±m)	Коэффициент вариации (CV,%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
1972		2 2,2	4 4,5	7 <b>7,9</b>	24 26,9	20 22,5	26 29,2	6 6,7	—	—	89	5,78+0,15	23,8
1973	1 <b>0,6</b>	3 1,7	8 4,5	14 7,9	23 13,1	49 27,8	69 39,2	9 5,1	—	—	176	5,97+0,10	22,9
1974	—	—	2 2,8	3 4,2	20 27,8	26 38,9	17 23,6	1 1,4	1 1,4	—	72	5,86+0,12	17,9
1975	1 1,4	2 2,7	3 4,1	13 17,6	23 31,1	22 29,8	6 8,1	4 5,4	—	—	74	5,23+0,16	26,2
1976	1 0,5	2 0,9	11 5,0	17 7,8	39 17,8	60 27,4	76 34,7	13 5,9	—	—	219	5,92+0,09	21,6
1977	1 0,9	2 1,9	10 9,3	13 12,0	25 23,1	26 24,1	26 24,1	5 4,5	—	—	108	5,46+0,14	27,4
1978	—	3 2,5	15 <b>12,3</b>	26 21,3	29 23,8	33 <b>27,0</b>	16 13,1	—	—	—	122	5,00+0,12	26,4
1979	2 1,6	3 2,3	15 11,6	16 12,4	29 22,5	37 28,7	25 19,4	2 1,6	—	—	129	5,23+0,13	28,4
1980	3 1,9	6 3,8	13 8,2	20 12,7	40 25,3	37 23,4	35 22,2	4 2,5			158	5,27+0,12	29,3
<hr/>													
1981	1 0,7	2 1,5	5 3,7	15 <b>11,2</b>	36 26,9	33 24,6	23 17,2	14 10,4	4 2,9	1 0,7	134	5,79+0,26	51,9
1982	—	3 3,0	4 4,0	19 19,0	29 29,0	26 26,0	17 17,0	2 2,0	—	—	100	5,30+0,12	24,4
1972 -													
1982	10 0,73	28 2,03	90 6,52	163 <b>11,80</b>	317 22,95	371 26,86	336 24,33	60 4,35	5 0,36	1 0,07	1381	5,56+0,04	25,84

Общая количественная характеристика изменений размера средней кладки в зависимости от даты снесения первого яйца ( $n=1034$ ) выражается уравнением:  $y=7,253-0,060(x-1)$  (где  $x=1$  мая и т. д. По этому уравнению уменьшение размера кладки происходит, в среднем, на 0,06 яйца в день.

Рассмотренная закономерность (сезонные вариации числа яиц в кладке), по мнению Р. Берндта и В. Винкеля (Berndt, Winkel, 1967), имеет адаптивное значение к уменьшающимся кормовым возможностям для птенцов.

**Размер выводка.** За время наблюдений число птенцов в выводке изменялось от 1 до 10, в среднем составило  $5,56 \pm 0,04$  (1381) птенца на гнездо. Наиболее часто (74,3%) встречаются выводки с 5—7 птенцами. Минимальным выводок был в 1978 г. —  $5,00 \pm 0,12$  птенца на гнездо, максимальным — в 1973 г. ( $5,97 \pm 0,10$ ). Коэффициент вариации изменялся от 17,95 до 51,9%, в среднем — 25,84% (табл. 2). То есть размер выводка варьировал значительно сильнее, чем размер кладки. Изменения средних размеров кладок и выводков по годам происходят в целом синхронно (рис. 1).

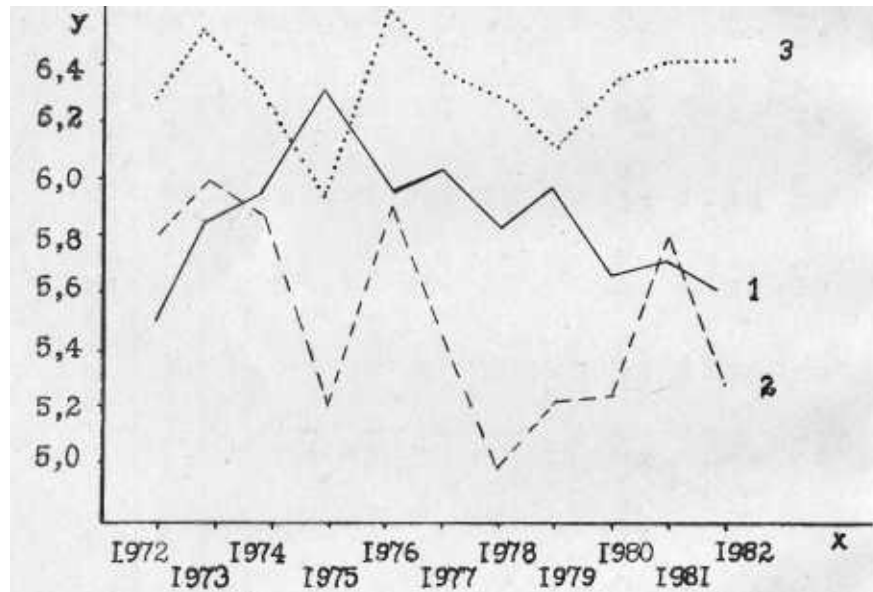


Рис. 1. Изменение среднего размера кладки /3/, выводка /2/ мухоловки-пеструшки по годам и число гнездящихся пар /1/ — Ln численности, y — Ln численности, размер кладки, выводка; x — годы.

С численностью эти показатели имеют отрицательную корреляцию. Наиболее четко эта зависимость проявляется в западном участке, отличаясь от сходных между собой восточного и центрального.

В табл. 3 представлены данные о средних размерах выводков мухоловки-пеструшки по участкам. В западном и восточном участках они оказались близкими по значению (5,60 и 5,54 соответственно) и достоверно большими, чем в центральном участке ( $P < 0,001$ ).

**Процент вылета птенцов.** Материал, характеризующий вылет птенцов мухоловки-пеструшки в условиях Окского заповедника, представлен в виде годовых показателей по всей его территории (1972—1982 гг.) с указанием причин гибели (табл. 4) и за 1976—1982 гг. по отдельным участкам (табл. 5).

Около трети всех отложенных яиц гибнет в период насиживания. Брошенные и разоренные кладки составляют в сумме 20,8%; 5,9% гибели приходится на неоплодотворенные яйца и яйца с неразвившимися эмбрионами. Гибель птенцов (от вылупления до вылета из гнезд) значительно ниже (в среднем 5,4%), чем яиц. Средний процент вылета от числа отложенных яиц составляет  $67,9 \pm 0,48$ . По годам он меняется от 51,9% (1977) до 86,2% (1972). Такую же успешность вылета птенцов мухоловки отмечает В. И. Головань (1982) для Ленинградской области (56,8-89,2%). По отдельным участкам Окского заповедника этот показатель оказался самым низким на западе (58,69%) и самым высоким на востоке (72,81%) (табл. 5).

Различия средних между всеми участками высоко достоверны ( $P < 0,001$ ). На повышенную смертность птенцов мухоловки-пеструшки в хвойных биотопах (в нашем случае — западный участок) по сравнению с лиственными (восточный участок) указывает А. А. Иноземцев (1960). Однако, по его данным, число гнездящихся мухоловок-пеструшек на 1 га при полной обеспеченности синичниками, больше в лиственных биотопах, чем в хвойных. Это вывод не совпадает с нашей ситуацией.

Более высокую гибель птенцов мухоловки-пеструшки в густонаселенных участках отмечает Ф. Томпа (Tompa, 1967) по наблюдениям в Финляндии.

Коэффициенты корреляции числа гнездящихся мухоловок и процента вылета птенцов по годам в восточном и центральном участках оказались положительным ( $r=0,77 \pm 0,34$  и  $r=0,66 \pm 0,33$  соответственно), а в западном



Таблица 3

Средние размеры выводков мухоловки-пеструшки  
в 1976-1982 гг. в различных участках заповедника

	Западный участок			Центральный участок			Восточный участок		
	M±m	CV, %	n	M±m	CV, %	n	M±m	CV, %	n
1976	5,97±0,15	19,7	63	5,23±0,18	20,4	35	6,09±0,11	19,9	121
1977	5,29±0,25	30,5	42	5,29±0,29	22,6	17	5,67±0,21	26,0	49
1978	5,40±0,17	21,1	45	4,59±0,21	21,4	22	4,86±0,18	28,4	55
1979	4,87±0,25	32,3	39	5,40±0,19	26,3	55	5,37±0,26	29,1	35
1980	5,50±0,15	23,7	76	5,00±0,26	24,2	42	5,13±0,27	33,3	40
1981	5,99±0,14	24,8	115	4,71±0,41	32,7	14	4,40±0,51	25,9	5
1982	5,46±0,16	23,4	67	4,94±0,23	18,8	16	5,00±0,37	30,8	17
1976-1982	5,60±0,07	25,71	447	5,11±0,10	24,49	201	5,54±0,08	26,69	322

Таблица 4.

Процент вылета птенцов в гнездах мухоловки-пеструшки в 1972—1982 гг.

Годы	Количество яиц (гнезд)	Гибель яиц									
		Брошено птицей		Разорено		Неплодотв. яиц с погиб. эмбрионом		Вылупилось птенцов		Вылетело птенцов	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1972	603 (95)			30	5,0	31	5,2	542	<b>89,8</b>	520	86,2
1973	1504 (236)	193	12,8	118	7,8	68	4,5	1125	74,4	1051	69,9
1974	570 (84)	23	4,0	88	15,4	37	6,5	422	74,0	381	72,4
1975	440 (73)	8	1,8	25	5,7	47	10,7	360	81,8	342	77,7
1976	1525 (292)	137	8,9	144	9,4	70	4,8	1174	76,9	1297	85,0
1977	1135 (184)	67	5,9	240	21,1	26	2,3	802	70,7	590	51,9
1978	528 (87)	72	13,6	25	4,7	41	7,8	390	73,9	321	60,8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1979	1012 (168)	129	12,7	141	13,9	64	6,3	678	66,9	642	63,4
1980	971 (162)	133	13,7	82	8,4	99	10,2	657	67,7	593	61,1
1981	351 (60)	60	17,1	19	5,4	36	10,3	236	67,2	214	60,9
1982	678 (103)	93	13,7	117	17,3	27	3,9	441	65,0	379	55,9
1972— 1982	9317 (1544)	915	9,8	1029	11,0	546	5,9	6827	73,3	6330	67,9

Процент вылета птенцов мухоловки-пеструшки  
в различных участках заповедника в 1976-1982 гг.

Годы	% слетков от числа отложенных яиц		
	Участки		
	западный	центральный	восточный
1976	84,1±1,7	76,9±2,7	87,9±1,1
1977	44,9±2,2	44,8±3,5	63,2±2,3
1978	50,8±3,7	65,0±4,4	66,7±3,1
1979	40,3±2,3	79,6±2,1	80,0±2,6
1980	65,4±2,5	62,3±2,8	54,7±2,8
1981	65,9±3,1	56,5±5,2	16,7±8,8
1982	61,3±2,2	45,5±4,3	30,8±6,4
1976- 1982	58,69±0,95	65,02±1,25	72,81±0,97

участке отрицательным —  $r = -0,36$ . На рис. 2 показаны соотношения рассмотренных показателей успешности размножения и численности по разным участкам.

Расчеты изменения числа гнездящихся птиц и успешности размножения в предыдущем году показали достаточно сильную взаимосвязь в западном и восточном участках ( $r = 0,76 \pm 0,373$  и  $r = 0,75 \pm 0,385$  соответственно). В центральном участке этой взаимосвязи не обнаружено ( $r = 0,138$ ). По наблюдениям в Финляндии успешность размножения не коррелирует с численностью на следующий год (Jarvinen, 1980).

**Показатели успешности размножения мухоловки-пеструшки в различных участках заповедника.** В табл. 6. Предоставлены все необходимые материалы для определения показателей успешности размножения. Количество птенцов получено по формуле:

число гнездящихся самок · размер средней кладки · % вылета птенцов

Соотношение птенцы/родители на западном участке изменялось по годам от 1,20 до 2,69, на центральном — от 1,28 до 2,42, восточном — от 1,79 до 2,94.

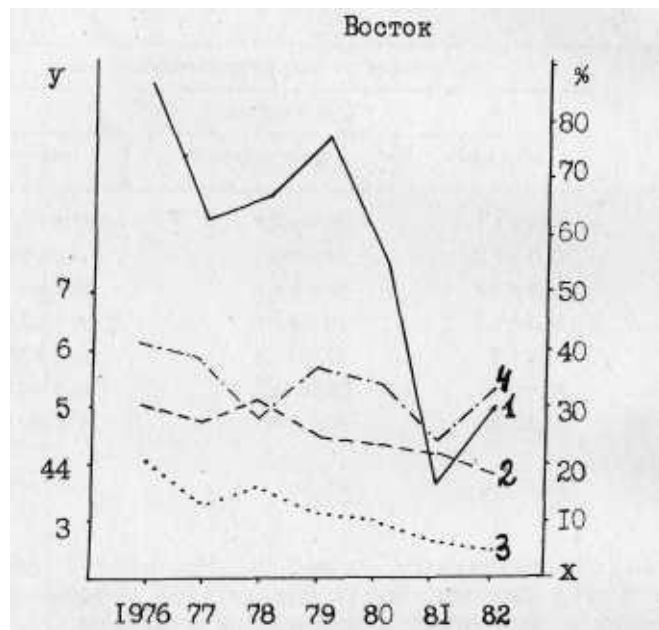


Рис. 2. Показатели численности и успешности размножения мухоловки-пеструшки в различных участках заповедника, 1 — средний размер выводка, 2 — процент вылета птенцов, 3 — число гнездящихся пар /Ln/, 4 — процент заселенных гнездовых мухоловкой от числа осмотренных. У, х — как на рис 1.

Изменение этого соотношения по годам и численность гнездящихся мухоловок на западном участке идут в противофазе, в центре — синхронно, а на востоке четкой зависимости нет. В итоге наиболее высокое соотношение птенцы/родители наблюдается у птиц, гнездящихся в восточном участке (2,32), затем следует центр (1,99) и самое низкое соотношение наблюдается у мухоловок западного участка (1,86) (табл. 6).

Таким образом, несмотря на общность территории, ежегодно и закономерно наблюдаются различия всех показателей успешности размножения мухоловок, гнездящихся в различных участках. Возможно, причина этого кроется в неодинаковой «емкости» угодий и особенностях действия внутрипопуляционных факторов.

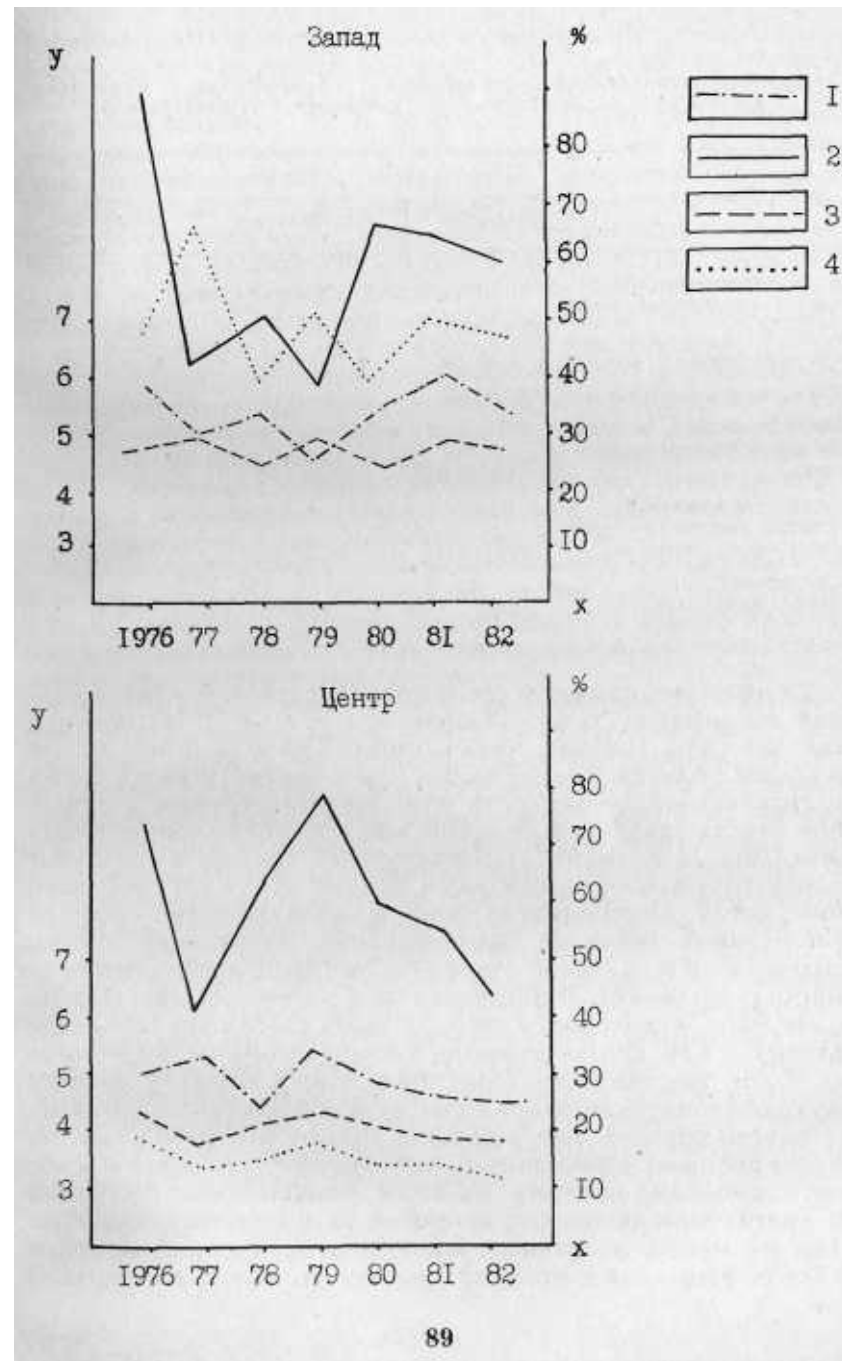


Таблица 6

Значения показателей успешности размножения мухоловки-пеструшки в различных участках заповедника (1976-1982 гг.)

Показатели	Участки		
	Западный	Центральный II <sub>3</sub>	Восточный
Количество птиц, гнездящихся на участке (особей), %	2076 (46,2)	866 (19,3)	1550 (34,5)
Средний размер кладки	6,34±0,04	6,13±0,06	6,37±0,05
Средний размер выводка	5,60±0,07	5,11±0,11	5,54±0,08
Процент вылета птенцов от числа отложенных яиц	58,69±0,95	65,02±1,29	72,81±0,97
Расчетное количество птенцов (число) (% от общего числа птенцов)	3862 (42,1)	1726 (18,8)	3594 (39,1)
Отношение: птенцы/родители	1,86	1,99	2,32

Попытаемся привести некоторые теоретические рассуждения по данному тезису. Обратимся к табл. 1, из которой следует, что среднее число гнездящихся пар на западе и востоке близки и вдвое выше, чем в центре. В то же время относительная численность мухоловки-пеструшки в западном участке значительно выше, чем в восточном и центральном (50,0; 11,5 и 16,6% соответственно). На наш взгляд, этот показатель наиболее интересен, так как отражает соотношение числа гнездящихся птиц и возможностей для их гнездования (наличие искусственных гнездовий). В нем содержится и значение степени возможной конкуренции за места гнездования. В центральном и восточном участках на одну пару мухоловок, ежегодно здесь гнездящихся, приходится 6 и 8 ИГ соответственно, а в западном участке — только 2. Это теоретически. Практически же к моменту прилета мухоловок часть гнездовий уже занята большими синицами, т. е. конкуренция еще выше (не только внутривидовая, но и межвидовая). Специальных наблюдений за поведением мы не проводили, поэтому касаться конфликтных ситуаций и других поведенческих вопросов не имеем возможности. Тем не менее, различные закономерности связи размеров кладок, выводков и процента вылета птенцов с абсолютной

и относительной численностью мухоловок-пеструшек, гнездящихся в различных участках, на наш взгляд, можно объяснить влиянием плотности (через внутривидовые механизмы). Х. А. Михельсон (1982), рассматривая различные внутривидовые механизмы регулирования численности уток в соответствии с емкостью гнездовых угодий, называет эти механизмы «саморегуляцией численности». Изменение числа гнездящихся мухоловок-пеструшек в восточном участке (55-170 пар, в среднем 110,7 пары или 11,5% от осмотренных гнездовой участка) положительно коррелирует с размером кладки, выводка и процентом вылета птенцов. Плотность населения как ведущий фактор «не действует», а успешность размножения определяется, по-видимому, погодными условиями (через питание и т. д.). В западном участке при сходном уровне абсолютной численности гнездящихся 125-189 пар (в среднем 148,3 пары) те же показатели успешности размножения имеют отрицательную корреляцию. Однако здесь заселенность гнездовой мухоловкой-пеструшкой составляет 50,0%.

Следует отметить, что наиболее сильную положительную или отрицательную взаимосвязь с численностью имеют размер выводка и процент вылета птенцов. Размер кладки, видимо, эволюционно более стабильный показатель и его изменения не так существенны.

Теоретизированная кривая зависимости показателей успешности размножения (ПУР) от плотности популяции, вероятно, должна быть такой, какая изображена на рис. 3. В зоне А численность и ПУР изменяются под прямым и косвенным влиянием погодных условий. Хорошие условия создают обилие кормов, а это способствует тому, что к размножению приступает большее число особей, ПУР становится выше, чем при плохих условиях погоды. Фактор плотности населения не играет существенной роли, так как в целом она низкая. В зоне В повышенная плотность населения уже сказывается и дальнейшее улучшение условий не увеличивает успешности размножения (увеличение численности и ПУР не имеют четкой взаимосвязи). При дальнейшем увеличении численности (зона С) плотность выступает как один из ведущих факторов и приводит к уменьшению ПУР (связь обратная). Вероятно, это мы и наблюдаем в изменениях ПУР мухоловки-пеструшки на различных участках заповедника.

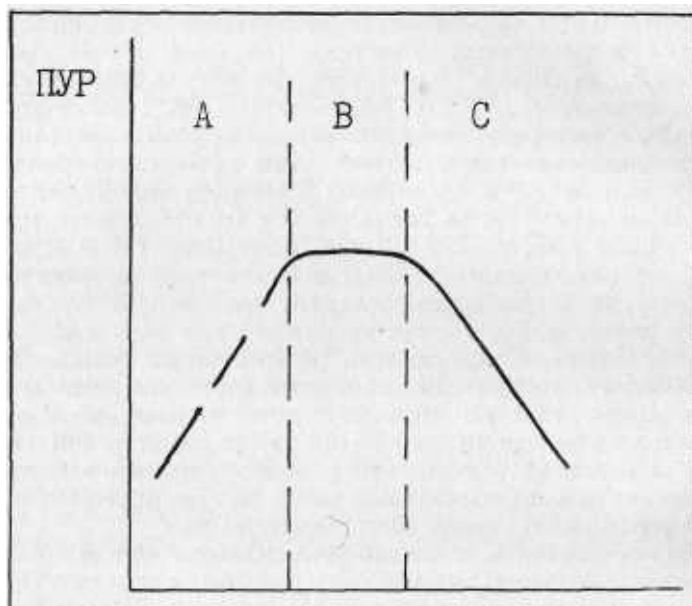


Рис. 3. Теоретизированная кривая зависимости показателей успешности размножения от плотности популяции.

### Некоторые демографические показатели мухоловки-пеструшки в Окском заповеднике

Приводим сведения, полученные на основе массового кольцевания мухоловок-пеструшек в Окском заповеднике и последующего контроля за судьбой меченых птиц. Всего в заповеднике и прилегающих районах окольцовано более 24 тыс. особей этого вида. Результаты отловов и кольцевания мухоловок, гнездящихся в районе заповедника, за 1952-1958 гг. опубликованы В. Н. Карповичем (1962). В его работе анализируются данные по гнездовому консерватизму молодых и взрослых мухоловок, возрастному соотношению гнездящихся птиц. Мы же рассматриваем некоторые другие вопросы, выясненные с помощью кольцевания.

**Выживаемость молодых мухоловок-пеструшек в зависимости от размеров выводка, в котором они выросли.** Мы обработали 84 возврата молодых мухоловок-пеструшек в район рождения в последующие после кольцевания годы. Во всех

Таблица 7

### Число выводков с различным количеством птенцов и возврата мухоловок

Показатели	Число птенцов в выводке									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Всего
Количество выводков	40	133	169	301	517	755	723	161	10	2809
Количество окольцованных птенцов в выводках	40	266	507	1204	2585	4530	5061	1288	90	15571
Возвратов птенцов из различных выводков:	—	—	—	8	11	25	28	11	1	84
в % от окольцованных	—	—	—	0,66	0,43	0,55	0,55	0,85	1,1	0,54
Теоретическое число возвратов в случае независимого распределения	0,3	1,3	2,8	6,8	14,2	24,2	27,2	6,8	0,4	84,0

случаях был точно известен размер выводка, в котором эта особь выросла. Кроме того, было высчитано количество выводков (и соответственно птенцов), благополучно покинувших гнезда за тот же период (1953-1960 гг.). Результаты сведены в табл. 7.

Наивысший процент возврата оказался у птенцов из самых крупных выводков (8 и 9 птенцов; 0,85 и 1,1% соответственно). Ни одного возврата не получено от птиц из 1—3 птенцовых выводков, хотя по числу вылетевших слетков из них (в сумме 813) они почти в 10 раз превосходят 9-птенцовые выводки и близки 4 и 8-птенцовым.

Если бы птенцы возвращались в район рождения независимо от размеров выводка, в котором они выросли, количество возвратов распределилось бы по-иному. Как видим, теоретическое число возвратов молодых мухоловок из выводков с 1—5 птенцами включительно превышает фактическое их количество (24,5 и 19 соответственно). Начиная с 6-птенцовых, картина меняется, — теоретическое число возвратов равно 58,6; фактическое — 65. Иными словами, птенцы, выросшие в выводках из 6—9 птенцов, возвращаются в район рождения несколько чаще, чем птенцы из меньших выводков.

Анализ происхождения птенцов (43), встреченных на пролете или зимовке (вне территории заповедника), выявил ту же тенденцию, что и для мухоловок, возвращающихся в заповедник. Нам известно 7 встреч (возвратов) птенцов, которые происходили из 3—5-птенцовых выводков (ожидаемое расчетное — 12) и 36 возвратов от птенцов из 6—8-птенцовых выводков (теоретически ожидаемое число — 24,1).

Таким образом, большая часть птенцов мухоловки-пеструшки, встреченных в последующие годы в районе рождения, на путях пролета или зимовочных районах, происходят из крупных выводков (6—9 птенцов). По видимому, птенцы из крупных выводков выживают лучше. Говоря более точно, отдельные птенцы из крупных выводков выживают лучше, чем отдельные птенцы из маленьких выводков.

На рис. 4 показано процентное распределение выводков с различным числом птенцов, полученное по данным кольцевания (1) и по возвратам (2). Соотношение выводков в первом и втором случаях различно: доля окольцованных выводков из 1—5 птенцов составляет 41,3%, а доля таких же выводков среди тех, которые «дали» возвраты, — только 22,6%. Доли 6—9-птенцовых выводков составляют 58,7 и 77,4% соответственно.

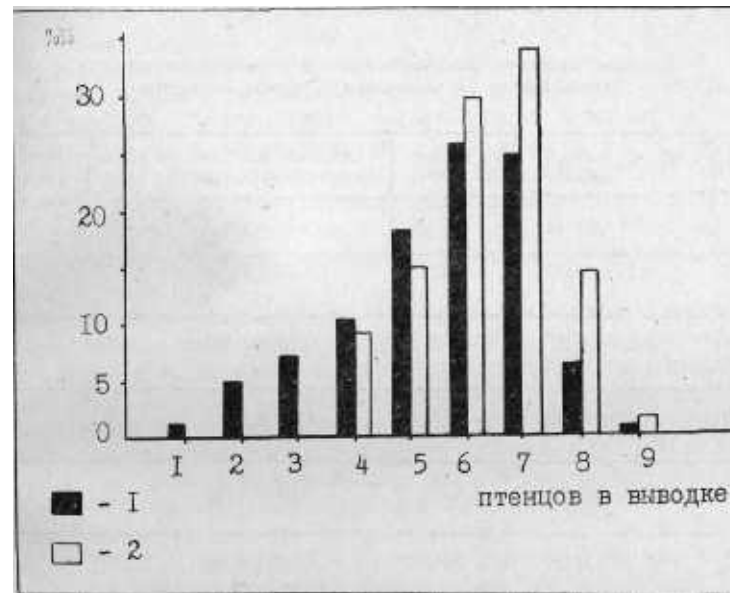


Рис. 4. Процентное распределение выводков мухоловки-пеструшки с различным числом птенцов. 1 — по окольцованным выводкам / $n=2809$ /; 2 — по выводкам, «давшим» возвраты / $n=84$ /.

Другим подтверждением ранее сделанного вывода служат и расчеты среднего размера выводка, сделанные по материалам кольцевания за год по выводкам, давшим «возвраты» за этот же год, т. е. в расчет средних принимались только те выводки, из которых хотя бы один птенец встречен в последующие после кольцевания годы.

Как видим (табл. 8), во все годы выводок, рассчитанный по «возвратам», выше, чем по данным кольцевания, правда, это различие не всегда было достоверным (4 года из 8), но это, вероятно, из-за малого числа данных. Общие средние высоко достоверно различаются ( $P < 0,001$ ).

Кроме выживаемости птенцов нами рассчитана продолжительность жизни особей, встреченных в последующие после кольцевания годы на пролете, зимовках или в районе заповедника. Установлено, что средняя продолжительность жизни особей из 5—9-птенцовых выводков одинакова и составляет 15,9—16,3 месяца; а особей из 4-птенцовых выводков — 25,5 месяца (табл. 9).

Таким образом, особи из 5—9-птенцовых выводков проживают в среднем немногим больше года и размножа-

Таблица 8

Средние выводки, рассчитанные по всем окольцованным выводкам и по выводкам, давшим возвраты

Годы	Средний выводок по данным кольцевания		Средний выводок по данным «возвратов»		Различия по критерию Стьюдента, t
	M±m	n	M±m	n	
1953	5,17 + 0,09	332	6,00 + 0,58	7	1,4
1954	5,87 + 0,07	377	6,45 + 0,20	29	2,7
1955	5,60 + 0,08	358	6,62 + 0,22	25	4,3
1956	5,32 ± 0,08	422	6,45 + 0,37	11	3,0
1957	5,30 + 0,09	346	5,84 + 0,29	19	1,7
1958	5,87 + 0,07	382	6,40 + 0,28	20	1,9
1959	5,61 ± 0,09	337	6,22 + 0,46	9	1,3
1960	5,58 + 0,11	255	6,80 + 0,49	7	2,4
1953—					
1960	5,54 ± 0,03	2809	6,35 + 0,11	127	7,2

Таблица 9

Продолжительность жизни молодых мухоловок-пеструшек в зависимости от размера выводка, в котором они выросли

Птенцов в выводке:	4	5	6	7	8—9
Количество выводков	12	14	37	46	18
Продолжительность жизни (в месяцах)	25,5+4,5	16,1+2,9	15,9+2,1	16,3+2,2	16,2+2,6

ются один раз. Особи из 4 птенцовых выводков в среднем успевают это сделать дважды. В работе Ю. Т. Артемьева (1980) высказывается предположение о том, что при наследуемой плодовитости и действии «поступательности размножения» соотношение малоплодных и многоплодных особей будет изменяться из поколения в поколение в сторону увеличения доли многоплодных. В действительности (в природе) этого не происходит. Возможно, описанный выше пример представляет собой один из вероятных механизмов регуляции соотношения мало- и многоплодных особей в популяции.

**Продолжительность жизни и смертность мухоловок-пеструшек по данным кольцевания.** Расчеты смертности производились нами методом составных таблиц смертности (Паевский, 1974, 1977). Средняя ежегодная смертность взрослых птиц, вычисленная по найденным на пролете и зимовках мертвым птицам, окольцованным птенцами, составила  $52,94 \pm 3,44\%$  ( $n=46$ ), а по вернувшимся в район заповедника —  $53,26 \pm 3,68\%$  ( $n=98$ ). По взрослым (точный возраст которых при кольцевании неизвестен), вернувшимся в район гнездования —  $67,95\%$  ( $n=106$ ). По литературным данным, смертность взрослых мухоловок-пеструшек составляет 43% , 59% для территории ФРГ, 50 и 63% — Финляндии и 55% — ГДР (Berndt, Sternderg, 1963; Naartaman von, 1951; Greutz, 1955; Drost et al., 1940; Naukioja, 1969] цит. по В. А. Паевскому (1974), 53% во Франции (Dejonghe, Cournuet, 1982].

По данным кольцевания мухоловок в заповеднике самые старые особи встречены в возрасте 5 лет — 5 лет 3 месяца (4). По литературным данным: 7 лет (Greutz, 1955; Glutz, 1964], 9 лет (Rydzewski, 1962] также цит. по В. А. Паевскому (1974).

Таким образом, для мухоловок района Окского заповедника наиболее реальная цифра средней ежегодной смертности взрослых птиц может быть определена в 53% , а ожидаемая продолжительность жизни особей, ставших взрослыми — 1,43 года. Смертность молодых (до 1 года) вычислена по находкам мертвых птиц, окольцованных птенцами. Она составила  $80,43 + 5,85$ . Смертность молодых, рассчитанная по формуле В. А. Паевского (1974, 1982) для стабильных популяций, оказалась несколько ниже — 73,2% . Такая же смертность молодых мухоловок отмечена во Франции (Dejonghe, Cornuet, 1982].

## Заключение

Из 17 видов птиц, заселяющих искусственные гнездовья на территории Окского заповедника, мухоловка-пеструшка — самый массовый вид, ее доля составляет 32,8—75,2%, в среднем 58,21%. Число гнездящихся пар мухоловки за годы наблюдений изменялось от 199 до 536, в среднем — 317,1 пары.

Период размножения мухоловки-пеструшки в районе заповедника растянут. Гнезда с незавершенной кладкой встречаются 24—47 дней, в среднем — 34,5 дня. Это объясняется разновременностью размножения отдельных пар и наличием повторных (возобновленных) кладок после гибели основных.

Средний размер кладки мухоловки зависит от даты откладки первого яйца: чем позднее начата кладка, тем меньше ее размер. Число яиц в кладке убывает к концу периода размножения, в среднем на 0,06 яйца в день. Указанная закономерность описывается уравнением линейной регрессии:  $y = 7,253 \cdot x$  ( $r = -0,923 \pm 0,135$ ;  $P < 0,01$ ), где  $x$  — первое мая и т. д. до 5 мая (25 июня).

Показатели успешности размножения мухоловки-пеструшки на изучаемой территории, вероятно, зависят от плотности населения гнездящихся птиц. При численности 1 пара мухоловок на 6 (центр) и 8 (восток) гнездовий — зависимость положительная; при численности 1 пара на 2 гнездовья (запад) — все показатели успешности размножения отрицательно коррелируют с числом гнездящихся пар. В итоге соотношение — птенцы-слетки/родители — на центральном и восточном участках — 1,99 и 2,32; на западном — 1,86.

Анализ многолетних материалов кольцевания мухоловок в заповеднике, а также встреч и находок в последующие годы в районе рождения и других местах позволил установить, что отдельные птенцы, выросшие в крупных выводках (6—9 птенцов), не только возвращаются в район рождения чаще, чем отдельные птенцы из меньших выводков, но и, вероятно, выживают лучше.

Продолжительность жизни у молодых мухоловок-пеструшек, выросших в 5—9-птенцовых выводках, составляет в среднем 15,9—16,3<sup>3</sup> месяца, а у особей из 4-птенцовых выводков — 25,5 месяца.

Средняя ежегодная смертность взрослых птиц, вычисленная методом составных таблиц смертности, равняется  $52,94 \pm 3,55\%$ . Ожидаемая продолжительность жизни осо-

бей, ставших взрослыми - 1,43 года. Смертность молодых (до 1 года) мухоловок-пеструшек составляет  $80,43 + 5,93\%$ .

В целом годовой цикл прироста и убыли популяции мухоловки-пеструшки в районе Окского заповедника можно представить в виде следующей общей схемы: 2 взрослые птицы + 6,39 яйца - 1,65 яйца = 2 взрослые птицы + 4,68 птенца - 0,32 птенца = 2 взрослые птицы + 4,36 слетка - 1,06 взрослые птицы - 3,51 слетка = 1,79 взрослые птицы.

Таким образом в среднем от 2-х взрослых птиц и их потомства к следующему сезону размножения выживает только 1,79 птицы, что не может обеспечить стабильную численность ежегодно гнездящихся птиц без притока из других мест. К такому же выводу приходит Н. С. Анорова (1977) по наблюдениям за мухоловкой-пеструшкой в Московской области. При расчете используя смертность молодых, вычисленную по формуле Паевского (формула подразумевает смертность молодых на таком уровне, чтобы поддержать численность стабильной) 0,732 - получаем в итоге 2,11 взрослые птицы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анорова Н. С. Особенности становления популяции мухоловки-Пеструшки на юге Московской области // Тезисы докл. УП Всес. онитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 186-188.
- Артемьев Ю. Т. Биология размножения (микроэволюционные аспекты). Казань: Изд-во КГУ, 1980. 87 с.
- Головань В. И. Сравнительная экология европейских видов мухоловок (биология размножения, линька и территориальное поведение): Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с.
- Зайцев Г. И. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
- Зимин В. Б. Экология размножения мухоловки-пеструшки в Южной Карелии // Экология. 1972. № 5. С. 23-29.
- Иноземцев А. А. Влияние биотопа на размножение птиц-дуплогнездящих // УЧ. зап. МПИ. им. В. И. Ленина. 1980. Вып. 4. С. 153-163.
- Карпович В. Н. Экология массовых обитателей искусственных гнездовий (скворца, мухоловки-пеструшки) в районе Окского заповедника // Труды Окского гос. зап-ка. 1962. Вып. 4. С. 66-176.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лихачев Г. Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1967. Вып. 8. С. 165-174.
- Михельсон Х. А. Вероятная связь саморегуляции численности гнездящихся уток с емкостью гнездовых угодий // Тез. докл., и станд. сообщ. 18-го Междунар. орнитол. конгр. М., 1982. С. 198-199.
- Паевский В. А. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц // Исследования по биологии птиц: Труды Зоологического ин-та. Л.: Наука, 1974. Т. 55. С. 142-185.
- Паевский В. А. Основные методы определения демографических параметров популяций птиц // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах и ареалов. 1977. Ч. 1. С. 70-82.



*Паевский В. А.* Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // Популяционная экология зяблика. Л.: Наука, 1982. С. 165-190.

*Berndt R., Winkel W.* Die Gelegegrösse des Trauerschnappers [Ficedula hypoleuca] in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter // Vogelwelt. 1967. Vol. 88. N 4-5. P. 97-136.

*Dejonghe., Cornuet J. F.* La migration du Gobe-mouche noir en France et dans le Maghreb: Une analyse des reprises // Oiseau et Rev. franc ornithol. 1982. Vol. 52. N 3. P. 259-288.

*Jarvinen A.* Population dynamics in the pied flycatcher Ficedula hypoleuca at subarctic Kilpisjärvi, Finnish Lapland // Ornis fenn. 1980. Vol. 57. N 1. p. 17-25.

*Tompa F. S.* Reproductive success in relation to breeding density in pied flycatchers, Ficedula hypoleuca [Pall.] // Actazool. fennica. 1967. N 118. P. 1-28.