

ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ МУХОЛОВКИ-БЕЛОШЕЙКИ В ЛЕСОСТЕПНЫХ ДУБРАВАХ СУМСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.П. Кныш

Breeding ecology of the Collared Flycatcher in forest-steppe deciduous forests of Sumy region. - N.P. Knysh. - Berkut. 12 (1-2). 2003. - The study was carried out on the station "Vakalivshchina" (51.01 N, 34.55 E) near Sumy mainly in 1999–2002. In middle-aged and old deciduous forest population density of the species remains at a level in 20–50 pairs/km², in areas with many nest boxes it increases till 426 pairs/km². In spring first Collared Flycatchers arrive from 1.04 (1979) till 3.05 (1987), on average 17.04 ± 1,8 (standard error) days (n = 19). 535 cases of nesting were observed. 44 (8,2 %) nests were found in tree hollows, 478 (91,8 %) – in nest boxes for small birds. The earliest nests with first egg were recorded from 27.04 (2000) till 10.05 (1991, 1999), on average 5.05 ± 1,2 days (n = 13); the latest ones – 26.05 (1997, 1999) – 12.06 (1974), on average 3.06 ± 1,7 days (n = 10). The maximum (30,6 %) of clutches arrives during the third pentad of May (Table 1). Average date of beginning of egg laying (including repeated clutches) is 14.05 ± 0,4 days (n = 382, SD = 7,7). Average duration of phases of successful reproductive cycle, days: nest building – 4 (n = 4), pause before egg laying – 2,6 ± 0,2 (n = 47), egg laying – 6,47 ± 0,05 (n = 363), brooding – 13,2 ± 0,2 (n = 25), feeding of nestlings – 15,0 ± 0,2 (n = 25). Full clutches have 4–9, on average 6,47 ± 0,05 eggs (n = 363). Differences of average clutch sizes in separate years are described (Table 3). Number of eggs decreases during the breeding season (Table 4). Egg measurements depend on clutch size (Table 5), average values: 18,06 ± 0,02 x 13,36 ± 0,01 mm (15,6–21,0 x 11,4–14,8 mm; n = 1545). Their differences in separate years were studied (Table 6). Broods have on average 5,68 ± 0,10 (n = 193) hatchlings and 5,25 ± 0,13 (n = 162) fledglings (Table 7). Hatching productivity makes up on average 4,66 ± 0,19 (n = 183), fledging productivity – 4,01 ± 0,20 individuals per active nest (Table 8) or 74,3 and 63,9 % from eggs laid. Breeding success differs on years a little, but it depends on clutch size (Table 9). The largest losses of offspring (Table 10) are during brooding (20,9 %) and feeding of nestlings (10,4 %), the least ones – during egg laying (4,8 %). Predation (mainly by *Dryomys nitedula*) is the main reason of death (46,4 % of reproductive losses). [Russian].

Key words: Collared Flycatcher, *Ficedula albicollis*, Sumy region, ecology, breeding, clutch, breeding success, migration.

Adress: N.P. Knysh, Sumy Pedagogical University, Dep. of Zoology, Romenska str. 87, 40002, Sumy, Ukraine.

Размещение, численность, фенология, гнездовая жизнь, демографические показатели и другие стороны экологии мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) в ареале выяснены еще далеко не достаточно. В отличие от давно и тщательно изучаемой мухоловки-пеструшки (*F. hypoleuca*), она не стала модельным объектом для исследований в определенных направлениях орнитологии. Фрагментарные во многих отношениях, в том числе географическом, сведения по биологии белошейки в свое время были обобщены А.М. Пекло (1987).

В настоящей статье представлены дополнительные материалы к экологическому портрету мухоловки-белошейки, основанные на наблюдениях автора в 1967–2002 гг., проводившихся на северо-востоке Украины – в лесостепной части Сумской области. Полученная базовая информация

важна в плане всестороннего мониторинга популяции рассматриваемого вида, который интересен в научном и в сугубо практическом отношении (прежде всего способностью к резкому увеличению своей численности в местах развески искусственных гнездовий).

Материал и методика

Исследования проводились преимущественно на полевом зоологическом стационаре Сумского педуниверситета, расположенном на краю большого массива нагорных дубрав возле с. Вакаловщина Сумского района (51.01 N, 34.55 E). Главные сведения по размножению мухоловки-белошейки собраны в 1999–2002 гг.

Полученный материал иллюстрируют следующие количественные показатели. Всего прослежено 535 случаев гнездова-



ния мухоловки-белошейки, в том числе 44 (8,2 %) – в дуплах деревьев и 491 (91,8 %) – в искусственных гнездовьях для мелких птиц (преимущественно дощатые синичники с вынимающейся передней стенкой). Соответственно практически все данные по размножению вида основаны на наблюдениях за птицами в искусственных гнездовьях. Для определения узловых моментов гнездовой жизни (постройка гнезда, откладка первого яйца, величина полной кладки и выводка, сроки вылупления и вылета птенцов, гибель потомства и т. д.) гнезда посещались не менее 1–2 раз в неделю. Использовалось определение В.В. Иванова (1998): пара считалась размножившейся (активное гнездо), если приступила к откладке яиц – это зафиксировано в 522 случаях. Гнездование считалось успешным, если пара вырастила птенцов до вылета. Календарные сроки откладки первого яйца определены в 382 случаях, в том числе в 44 (11,5 %) гнездах установлены прямым наблюдением, в 212 (55,5 %) – по откладке 2-го и последующих яиц, в 51 (13,4 %) случае высчитаны на основании установленных дат вылупления птенцов и в 75 (19,6 %) – по их точному возрасту. Демографические показатели рассчитаны по традиционной методике. При этом величина полной кладки определена в 363 случаях, размер выводка – по 193 гнездам с новорожденными птенцами и 162 гнездам со слетками, процент вылета птенцов и продуктивность размножения – по наблюдениям за 1147 яйцами 183 кладок. Измерено 1545 яиц 255 кладок. Неразвившиеся яйца вскрывались для выяснения точной причины их гибели.

Размещение, численность

В лесостепных дубравах Сумской области (преимущественно южнее р. Сейм) мухоловка-белошейка обычна, севернее, в смешанных лесах полесских районов – редка, при этом в 1960-е гг. была встречена здесь лишь дважды (Матвеевко, 1971), а в заметных количествах начала встречаться

с конца 1970-х гг. (Белик, Москаленко, 1993).

В пределах биостационара “Вакаловщина” – основного места наших исследований – мухоловка-белошейка населяет крупный единый массив разновозрастной кленово-липовой и ясеневой дубравы, небольшие участки средневозрастной субори, заболоченного ольшаника по долине ручья в дубраве, а также старый запущенный яблоневый сад (приблизительно 4 га), расположенный на опушке. Дубрава здесь как семенного, так и пневого происхождения, в последнем случае с повышенной фаунистостью деревьев. Подлесок (лещина, реже черемуха) и подрост распределяются неравномерно, а иногда почти отсутствуют, травянистый покров густой. В пору прилета и начала гнездования мухоловок весенняя синузия травянистых растений представлена разнообразными эфемероидами (пролеска сибирская, чистяк весенний, анемона лютичная, виды хохлаток, зубянок) и многолетнезелеными видами (будра плющевидная, копытень, осока волосистая), позже доминирует сныть лесная вместе с крапивой двудомной, звездчаткой ланцетной и др.

По данным многолетних учетов, плотность гнездования белошейки на участках средневозрастной и спелой дубравы стабильно держится на уровне 20–50 пар/км², в ольшанике она такая же или несколько выше. Повсюду в молодых насаждениях белошейка отсутствует. Всегда охотно заселяет искусственные гнездовья, и в местах их массовой развески гнездовая плотность вида увеличивается во много раз. Так, в 2002 г. в средневозрастной дубраве на трех линейно вытянутых участках, площадью 3,40, 6,75 и 6,80 га каждый, белошейки заняли соответственно 6, 21 и 29 гнездовых, что в пересчете составляет 176, 311 и 426, в среднем – 330 пар/км². Заселяет также гнездовья в яблоневом саду в непосредственной близости от жилых и хозяйственных построек биостационара (9 пар в 2002 г. или 225 пар/км²), изредка гнездит-



ся в синичниках на примыкающих к лесу усадьбах с. Вакаловщина.

По числу занятых искусственных гнездовых мухоловка-белошейка в конце 1960-х гг. занимала второе место после большой синицы (*Parus major*), однако все последующие десятилетия постоянно находилась на первом месте. По наблюдениям 1967 г., гнездовья с белошейкой составили 15,8 % от числа осмотренных ($n = 57$) и 25,7 % – от занятых птицами ($n = 35$) (при общем проценте заселения – 61,4 %), в 1991 г. – соответственно 48,9 % от числа осмотренных ($n = 47$) и 59,0 % от занятых птицами ($n = 39$). Для 2002 г. показатели таковы: 43,9 % от числа осмотренных гнездовий ($n = 155$) и 73,1 % – от занятых птицами ($n = 93$), при общей заселенности 60,0 %. Мухоловки отдают предпочтение новым, еще не потемневшим гнездовьям, так, например, они загнездились в 33 (82,5 %) из 40 таких гнездовий, развешанных 29.04.2002 г.

Даже на тех участках дубравы и старого сада, где было много искусственных гнездовий, белошейки гнездились в дуплах деревьев. В их числе 36 (72,7 %) дупел и полостей, образовавшихся на месте выгнивших сучков и в торцах высоких пней, в морозобойных трещинах деревьев, а также 12 (27,3 %) старых дупел дятлов. Располагались они на высоте от 0,5 до 13,0 (в среднем – $3,31 \pm 0,50$) м от поверхности почвы, преимущественно – 30 (83,3 %) гнезд – в диапазоне от 0,5 до 5,0 м.

Миграции

В весенний период первые белошейки появляются на территории Сумского района с начала апреля до начала мая: 25.04.1969, 17.04.1977, 1.04.1979, 30.04.1981, 22.04.1984, 13.04.1985, 18.04.1986, 3.05.1987, 21.04.1991, 9.04.1992, 14.04.1993, 15.04.1994, 11.04.1995, 21.04.1996, 25.04.1997, 15.04.1998, 7.04.2000, 16.04.2001, 19.04.2002; в среднем за 19 лет – $17.04 \pm 1,8$ дня. Обычно в день первой регистрации наблюдаются самцы, и лишь дважды отмечены особи обоих полов (11.04.1985

г. – группа из 5–6 самцов и, в другом месте, одиночная самка; 25.04.1997 г. наблюдалась пара мухоловок). В первые дни после прилета, особенно при неблагоприятной погоде (холод, сыплет снег или крупа), одиночные самцы белошейки появляются на крайних от леса усадьбах села, где ловят насекомых на окнах и стенах построек (15–16.04.1993, 11.04.1995, 15–17.04.1998) или же на кучах навоза (9–11.04.1992, 14.04.1993). Пролетные белошейки (при хорошей погоде самцы поют) встречаются в рощицах, лесополосах, зеленых насаждениях (старые кладбища, парки, приусадебные сады и т. п.) сел и городов. Пролет никогда не бывает интенсивным и продолжается, очевидно, до начала мая. Последние пролетные белошейки наблюдались 3.05.1975 г. (2 самца на сельском кладбище в Конотопском районе) и 19.05.1997 г. (возможно, бродячий самец на кладбище в г. Сумы). В это время местные птицы уже приступили к гнездовым делам.

Отлет мухоловок из нашего района начинается рано, по окончании гнездового периода, во всяком случае в августе их уже совершенно не видно. Последние летние встречи датируются следующими числами: 28.07.1982 г. – молодая особь найдена среди запасов сорокопуга-жулана (*Lanius collurio*), 27.08.2000 г. – молодая птица раздавлена на лесной автодороге; 27.08.2003 г. – самец во внебрачном оперении прогонял пеночку-теньковку (*Phylloscopus collybita*) с окна домика биостационара. По наблюдениям М.Е. Матвиенко (1971), наиболее поздняя осенняя встреча белошейки – 13.09.1968 г.

Сроки репродуктивного цикла

Белошейки поют с прилета, особенно с момента занятия гнездовых участков. В разгар песенной активности иногда самцы поют в особом замедленном токовом полете (17.04 и 5.05.2001 г.). С появлением кладок пение угасает, последние случаи его отмечены 14.06.1988, 14.06.1989 и 9.06.2001 г. Иногда куски песни самец произно-



Таблица 1

Сроки начала яйцекладки у мухоловки-белошейки в лесостепных дубравах вблизи г. Сумы
Times of beginning of egg laying of the Collared Flycatcher in deciduous forests near Sumy

Год	n кладок	IV			V				VI		
		26–30	1–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–31	1–5	6–10	11–15
1967–1979	32	–	1	7	8	6	5	3	1	–	1
1980–1989	63	–	–	2	18	25	14	2	1	1	–
1990–1995	59	–	–	13	19	12	7	6	2	–	–
1996–1999	63	–	2	15	30	10	4	2	–	–	–
2000	46	2	7	14	11	6	1	5	–	–	–
2001	45	1	21	8	4	4	2	–	4	1	–
2002	74	3	6	23	27	8	1	3	2	1	–
Всего	382	6	37	82	117	71	34	21	10	3	1
%	100	1,6	9,7	21,5	30,6	18,6	8,9	5,5	2,6	0,8	0,3

сит в момент испуга, в присутствии опасности у гнезда с птенцами – очевидно, это смещенное пение.

К гнездованию мухоловки приступают не сразу. Между прилетом и началом гнездостроения наблюдается определенный промежуток. Приблизительную длительность его можно представить по паузе между датой первого появления птиц и датой откладки 1-го яйца (за вычетом затраты времени на строительство гнезда), которая составляет от 10 до 25 дней, в среднем по 9 годам – $17,6 \pm 1,6$ дней.

В двух прослеженных случаях постройка гнезда производилась в течение 4 дней. По иным данным, в 14 пустовавших гнездовьях в среднем через $5,6 \pm 0,5$ дней после нашего осмотра уже были готовые гнезда (через 3 дня – 3 случая, 4 дня – 1, 5 дней – 2, 6 дней – 1, 7 дней – 7). Кроме того, в 19 гнездах белошейки первые яйца появились в среднем через $6,4 \pm 0,3$ дней после предыдущего осмотра еще пустых синичников (через 4 дня – 1 случай, 5 дней – 5, 6 дней – 4, 7 дней – 5, 8 дней – 3, 10 дней – 1 случай). В целом эти наблюдения прямо или косвенно свидетельствуют о высоких темпах строительства гнезда, что значительно расходится с данными литературы. Так, согласно И.В. Марисовой и Н.М. Холиной

(1959), строительство гнезда у белошейки длится 7–12 дней, но, похоже, здесь не вычленена пауза между окончанием строительства гнезда и появлением 1-го яйца.

Отмеченная пауза составляет, по нашим наблюдениям за 47 гнездами, в среднем $2,6 \pm 0,2$ дня: первые яйца отложены на следующий день после завершения строительства в 2 гнездах, через 1, 2, 3, 4, 5 и 7 дней – соответственно в 8, 12, 17, 4, 3 и 1 гнездах. Строительство гнезд и начало яйцекладки могут затягиваться в связи с майской непогодой.

Самые ранние гнезда с началом кладки отмечались в среднем по 13 годам $5.05 \pm 1,2$ дня (5.05.1978, 9.05.1980, 10.05.1991, 7.05.1993, 6.05.1995, 6.05.1996, 8.05.1997, 4.05.1998, 10.05.1999, 27.04.2000, 30.04.2001, 29.04.2002), а самые поздние – $3.06 \pm 1,7$ дня (12.06.1974, 6.06.1981, 3.06.1989, 1.06.1993, 2.06.1995, 26.05.1997, 26.05.1999, 30.05.2000, 6.06.2001, 8.06.2002). Период начала откладки яиц в популяции белошейки в отдельные годы (табл. 1) длится от 17 (1999 г.) до 41 (2002 г.) дня, в среднем по 7 годам – $29,0 \pm 3,5$ дня. Общая его растянутость по 382 случая гнездования составила 47 дней (27.04.2000 – 12.06.1974), что, при четко выраженной моноциклии размножения белошей-

Таблица 2

Сроки начала кладок разной величины в популяции мухоловки-белошейки
Times of beginning of clutches of different size in population of the Collared Flycatcher

Вел. кладки Clutch size	n кладок	IV			V				VI		
		26–30	1–5	6–10	11–15	16–20	21–25	26–31	1–5	6–10	11–15
4	6	–	–	–	–	–	–	3	2	1	–
5	26	–	–	2	1	5	6	6	4	1	1
6	94	2	6	16	36	20	7	3	3	1	–
7	144	4	19	41	53	23	4	–	–	–	–
8	23	–	6	10	4	2	1	–	–	–	–
9	2	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–

ки, определяется в основном количеством повторных случаев гнездования. Средняя дата начала всех кладок, включая повторные, – $14.05 \pm 0,4$ дня, стандартное отклонение дат начала кладок от средней составляет 7,7 дня. Максимум (30,6 %) кладок появляется в 3-й пятидневке мая. В 2000–2002 гг. отмечено более раннее начало размножения – с конца апреля, в том числе сдвиг пика начала яйцекладки на 2-ю и 1-ю пятидневки мая. Фенологически начало откладки яиц у белошейки совпадает с массовым зелением широколиственных лесов, началом цветения черемухи, клена остролистного и поздневесеннего эфемероида зубянки бульбоносной.

У мухоловки-белошейки сроки периода размножения зависят от плодовитости самок, что, по всей вероятности, определяется их разновозрастностью и, что несомненно, учащением случаев повторного гнездования в связи с частой гибелью кладок. Бесспорные свидетельства о влиянии возраста на размножение мухоловки-пеструшки (птицы весьма родственной мухоловке-белошейке), которое сказывается и на дате снесения первого яйца, и на последующей величине кладки, содержатся в известной работе Н.С. Аноровой (1976). Из таблицы 2 видно, что у белошеек, откладывающих разное количество яиц, начало, пик и конец яйцекладки не совпадают. Первыми пика достигают самки, несущие 8 яиц,

вторыми – 6–7, далее – 5, а последними – самки, кладущие 4 яйца.

Фаза собственно насиживания у мухоловки-белошейки длится, по 25 наблюдениям, 12–15, в среднем $13,2 \pm 0,2$ дней (12 дней в 6 гнездах, 13 – в 11, 14 – в 6, 15 – в двух), что соответствует известным данным (Пекло, 1987, Maurizio, 1987). Заметных различий в продолжительности насиживания кладок разной величины не наблюдается: 4-, 5-, 6-, 7-, 8-яйцовые кладки насиживались соответственно 14,0 ($n = 1$), 13,0 ($n = 2$), $13,0 \pm 0,4$ ($n = 5$), $13,1 \pm 0,3$ ($n = 14$), $13,3 \pm 0,3$ ($n = 3$) суток. Во многих случаях рассидевшиеся самки не слетают при заглядывании в гнездовье и позволяют брать себя в руки.

Согласно обобщенным данным литературы (Пекло, 1987), птенцы белошейки покидают гнездо на 13–16-й день после вылупления из яиц, по другим сведениям – на 16–17-й день (Mauricio, 1987). По нашим наблюдениям за 25 выводками, птенцы вылетают из гнезд в возрасте 13–18, в среднем $15,0 \pm 0,2$ дней, в том числе: в двух гнездах – 13 дней, в 6 – 14, в 10 – 15, в 5 – 16, в одном – 17, еще в одном – 18 дней. Сильно потревоженные птенцы выбрасываются из открытого наблюдателем синичника уже на 11-й день своей жизни. В естественных условиях вылет птенцов выводка происходит одновременно, иногда в течение 2–3 дней.



Таблица 3

Величина кладок мухоловки-белошейки в лесостепных дубравах вблизи г. Сумы
Clutch size of the Collared Flycatcher in deciduous forests near Sumy

Год	n кладок	Число яиц			Number of eggs			M ± m	CV, %
		4	5	6	7	8	9		
1967–1990	89	3	12	32	38	3	1	6,33 ± 0,10	14,4
1991–1998	100	–	12	38	38	11	1	6,51 ± 0,09	13,5
1999	26	–	1	4	19	2	–	6,85 ± 0,12	8,9
2000	44	1	5	10	25	3	–	6,55 ± 0,13	13,2
2001	42	1	4	13	21	3	–	6,50 ± 0,13	13,1
2002	62	3	3	25	28	3	–	6,40 ± 0,11	13,3
Всего	363	8	37	122	169	25	2	6,47 ± 0,05	13,4
%	100	2,2	10,2	33,6	46,6	6,9	0,6		

Итак, средняя продолжительность фаз гнездового цикла, в случае его успешного завершения, составляет (дней): строительство гнезда – 4, пауза перед началом откладки яиц – 2,6 ± 0,2, откладка яиц (величина кладки – см. далее) – 6,47 ± 0,05, насиживание – 13,2 ± 0,2, выкармливание гнездовых птенцов – 15,0 ± 0,2. Соответственно, средняя продолжительность репродуктивного периода пары мухоловок (без учета времени до начала строительства гнезда и вождения выводка) составляет 41,3 день, а максимальная – 53 дня (строительство гнезда – 4, пауза – 7, откладка яиц – 9, насиживание – 15, выкармливание – 18 дней).

Кладки

Яйца откладываются ежедневно в утренние часы. Количество их в полных кладках (n = 363) колеблется от 4 до 9, причем численно преобладают кладки по 6 и 7 яиц – 33,6 и 46,6 % соответственно (табл. 3). Наблюдаются определенные межгодовые отличия величины этого демографического показателя. Так, в 1999 г. средняя величина кладок оказалась достоверно выше, чем в иные годы (кроме 2000 г.). Средние

размеры кладок последовательно сокращаются в течение всего сезона (табл. 4). Более рельефно и компактно этот календарный эффект выглядит при рассмотрении подекадных, начиная с 26.04, выборок: 6,95 ± 0,10 (n = 37) – 6,74 ± 0,05 (n = 164) – 6,36 ± 0,10 (n = 69) – 5,05 ± 0,16 (n = 21) – 5,0 ± 0,41 (n = 4). Все кладки, начатые после 26.05, являются повторными.

Отмечены случаи аномальной откладки яиц у белошейки, например “потеря яиц”.

Таблица 4

Изменчивость величины кладок мухоловки-белошейки в течение сезона размножения
Variability of clutch sizes in Collared Flycatcher during the breeding season

Начало кладки	n кладок	M ± m	lim	CV, %
26–30.04	6	6,67 ± 0,21	6 – 7	7,7
1–5.05	31	7,00 ± 0,11	6 – 8	8,9
6–10.05	70	6,89 ± 0,09	5 – 9	10,6
11–15.05	94	6,64 ± 0,06	5 – 8	8,7
16–20.05	51	6,49 ± 0,11	5 – 9	12,3
21–25.05	18	6,00 ± 0,21	5 – 8	15,1
26–31.05	12	5,00 ± 0,21	4 – 6	14,8
1–5.06	9	5,11 ± 0,26	4 – 6	15,3
6–15.06	4	5,00 ± 0,41	4 – 6	16,3

Таблица 5

Размеры (мм) яиц мухоловки-белошейки и зависимость их от величины кладки
Measurements of eggs (mm) of the Collared Flycatcher and their dependence on clutch size

Велич. кладки	n кладок	n яиц	Длина			Макс. диаметр		
			M ± m	Length lim	CV, %	M ± m	Max. diameter lim	CV, %
4	3	12	18,78 ± 0,34	17,5 – 21,0	6,3	13,51 ± 0,09	12,9 – 14,1	2,2
5	21	103	18,21 ± 0,08	16,3 – 20,1	4,6	13,44 ± 0,04	12,4 – 14,4	2,9
6	70	400	18,07 ± 0,04	15,6 – 20,5	4,4	13,41 ± 0,02	11,4 – 14,8	2,9
7	116	786	18,03 ± 0,03	15,8 – 20,4	4,1	13,35 ± 0,01	12,3 – 14,6	2,8
8	21	154	18,09 ± 0,07	15,7 – 20,7	5,1	13,32 ± 0,04	12,2 – 14,7	3,7
9	1	9	18,18 ± 0,23	16,7 – 19,1	3,8	13,13 ± 0,08	12,7 – 13,5	1,9
Неполн. кладки	23	81	17,92 ± 0,09	16,0 – 20,1	4,7	13,26 ± 0,03	12,5–14,0	2,3
В целом	255	1545	18,06 ± 0,02	15,6 – 21,0	4,4	13,36 ± 0,01	11,4 – 14,8	2,9

Такие яйца были найдены в пустых синичниках (без гнезд) в 1999 г., всего 2 случая. Такое поведение, по всей видимости, провоцируется присутствием опасности у гнезда и имеет адаптивное значение для дуплогнездника, сильно страдающего от хищничества.

Представляют интерес редкие случаи гнездования в одном гнездовье двух самок белошейки. Так, в 1999 г. в крупноформатном скворечнике (размер дна 20 x 20 см) яйца отложили две самки, одна из которых начала кладку 13.05. 21.05 в гнезде находилось 10 яиц, из них 4 отличались бледностью окраски. 22.05 здесь замечены две самки, причем первая из них сидела в основном гнезде на 5 своих (1 яйцо исчезло) и 3 чужих яйцах, вторая – на 2 бледно-голубых яйцах в мелком лоточке, промятом в гнездовом материале в переднем углу гнездовья. На следующий день в новом гнезде было 3 яйца, но позже, к моменту вылупления птенцов в основном гнезде, они исчезли. В 2000 г. в таком же крупноформатном скворечнике были обнаружены два гнезда, лоточки которых размещались рядом у задней стенки гнездовья. В одном из них откладка яиц началась 9.05, второе гнездо до конца оставалось пустым. Аналогичные случаи известны также для мухолов-

ки-пеструшки (Данилов, 1959; Holmes, 1990). Свое объяснение они находят в полигинии самцов, однако считаются исключительными, поскольку полигиничные самцы мухоловок обычно политерриториальны (Ковалев, Присада, 1983; Мальчевский, Пукинский, 1983; Holmes, 1990).

Значения ряда морфометрических показателей и варибельности яиц исследованной выборки характеризует таблица 5, ниже приведены сведения о параметрах кривой их распределения.

Наиболее часто встречаются яйца длиной 18,1 мм – 6,0 %. В пределах $M \pm 1\sigma$ находится 72,1 % яиц, $M \pm 2\sigma$ – 95,6 %, $M \pm 3\sigma$ – 99,7 %. За последней границей находятся 5 яиц: 15,6 x 13,5; 20,5 x 13,8; 20,5 x 14,8; 20,7 x 13,3; 21,0 x 14,1. По диаметру наибольшее количество яиц располагается в классе 13,3 мм – 11,7 %. В пределах $M \pm 1\sigma$ находятся 77,4 % яиц, $M \pm 2\sigma$ – 95,8 %, $M \pm 3\sigma$ – 99,4 %. Вышли за эти пределы 9 яиц: 15,9 x 11,4; 17,4 x 12,0; 16,7 x 12,1; 19,1 x 14,6; 19,2 x 14,6; 19,4 x 14,6; 19,1 x 14,7; 19,1 x 14,7; 20,5 x 14,8.

Исследованные нами яйца белошейки по средним размерам ($18,06 \pm 0,02$ x $13,36 \pm 0,01$ мм, $n = 1545$) и пропорциям несколько отличаются от яиц из других регионов Украины, Беларуси и Западной Европы: со-



Таблица 6

Межгодовые отличия размеров (мм) яиц мухоловки-белошейки (7-яйцовые кладки)
Annual variation of egg measurements (mm) in Collared Flycatcher (clutches with 7 eggs)

Год	n		Длина			Макс. диаметр		
	кладок	яиц	M ± m	Length lim	CV, %	M ± m	Max. diameter lim	CV, %
1990–1994	14	98	17,96 ± 0,09	16,2–19,8	5,0	13,31 ± 0,04	12,4–14,3	2,8
1995–1998	15	103	17,82 ± 0,07	15,9–20,4	4,0	13,25 ± 0,04	12,4–14,0	3,0
1999	19	129	18,28 ± 0,06	16,5–20,1	3,9	13,43 ± 0,03	12,8–14,4	2,7
2000	22	147	17,92 ± 0,05	16,5–19,8	3,6	13,35 ± 0,03	12,5–14,6	2,9
2001	21	146	17,95 ± 0,06	15,8–19,6	3,9	13,36 ± 0,03	12,3–14,2	2,7
2002	25	163	18,20 ± 0,05	16,7–19,5	3,7	13,34 ± 0,03	12,3–14,1	2,5

ответственно 17,8 ± 0,14 x 13,2 ± 0,07 мм, n = 55 (Пекло, 1987); 17,90 x 13,05 мм, n = 12 и 17,88 x 13,45, n = 230 (Никифоров и др., 1989). В данном случае причина различий кроется, скорее всего, в неадекватности выборочных данных, а не в географической тенденции. Изменчивость яиц зависит от многих причин, для дифференцировки которых нужен соответствующий подход.

Известно, что в кладках различной величины морфометрические показатели яиц мухоловки-белошейки неодинаковы. В частности, с увеличением полной кладки, диаметр и объем яиц постепенно уменьшаются (Талпош, Майхрук, 1995), однако другие исследователи отрицают какую-либо зависимость (Palieskova et al., 1988). По нашим данным (табл. 5), средняя величина яиц белошейки заметно уменьшается при увеличении размера кладок. Яйца в повторных кладках (каковыми есть 4- и 5-яйцовые) крупнее, чем в первых, что известно и для других видов птиц. В плане вариабельности размеров яиц наиболее однородны 7-яйцовые кладки, наиболее разнообразны – 8-яйцовые: сумма коэффициентов вариации длины и диаметра яиц у них составляет 6,9 и 8,8 % соответственно. В последнем случае это свидетельствует о некотором напряжении в энергетическом балансе самок при продуцировании таких крупных кладок. В целом же, с учетом показателя продуктивности размножения (см. далее), для му-

холовки-белошейки в условиях региона оптимальны 7-яйцовые кладки.

Поскольку морфометрические параметры яиц заметно зависят от величины кладки, для определения их межгодовых различий в расчет были включены лишь 7-яйцовые кладки (табл. 6). Анализ показал наличие указанных различий как по длине, так и диаметру яиц (из общего ряда заметно выделяются крупные яйца 1999 г.), что так или иначе влияет на биологическое качество яиц.

Аномалии яиц исключительно редки: карликовое безжелтковое яйцо, похожее на голубую бусину (8,9 x 8,0 мм, вес 0,290 г), обнаружено в одной из кладок 2001 г. – единственный случай за весь период исследований. Птица выбросила его из лотка на бортик гнезда.

Окраска скорлупы яиц мухоловки-белошейки нежно-голубого, различной интенсивности, цвета. Иногда они бывают почти белые, частично депигментированные. Таких случаев относительно немного, например в 2002 г. депигментированными были все 6 яиц кладки и по одному яйцу в двух 7-яйцовых кладках. Еще реже у части яиц отдельных кладок проявляется рудимент рисунка на скорлупе – мельчайший редкий крап блеклого коричневого или рыжеватого цвета (всего в четырех случаях соответственно по 2, 3, 4, 4 яйца в кладках из 3, 4, 7 и 7 яиц – 1998, 1999 и 2002 гг.) – факт весьма показательный в плане понимания

Таблица 7

Величина выводков птенцов мухоловки-белошейки
Brood size in Collared Flycatcher

Год	Новорожденные Hatchlings				Слетки Fledglings			
	n	M ± m	lim	CV, %	n	M ± m	lim	CV, %
1967–1998	43	5,70 ± 0,19	3 – 8	21,9	27	4,37 ± 0,29	1 – 7	33,6
1999	22	5,55 ± 0,33	2 – 8	28,2	20	5,45 ± 0,34	2 – 7	27,6
2000	39	5,67 ± 0,26	1 – 8	28,1	35	5,11 ± 0,33	1 – 8	37,6
2001	35	5,86 ± 0,21	2 – 8	21,3	31	5,77 ± 0,23	3 – 8	21,4
2002	54	5,63 ± 0,19	2 – 8	24,5	49	5,43 ± 0,20	2 – 7	26,0
Всего	193	5,68 ± 0,10	1 – 8	24,6	162	5,25 ± 0,13	1 – 8	30,3

редукции пятнистости при переходе к закрытому способу гнездования.

Успешность размножения и причины гибели потомства

Как свидетельствуют накопленные статистические данные (табл. 7), величина выводков белошейки – показатель, подверженный значительной изменчивости. В целом за все годы новорожденные выводки (n = 193) состояли из 1 (0,5 % случаев) – 2 (2,6 %) – 3 (5,7 %) – 4 (9,3 %) – 5 (19,2 %) – 6 (29,5 %) – 7 (30,1 %) – 8 (3,1 %) птенцов, в среднем 5,68 ± 0,10 птенцов/успешное гнездо. Размерный спектр выводков (n = 162) с птенцами накануне вылета выглядит так: 1 (2,5 % случаев) – 2 (4,9 %) – 3 (6,8 %) – 4 (13,6 %) – 5 (21,6 %) – 6 (25,9

%) – 7 (22,8 %) – 8 (1,9 %), в среднем 5,25 ± 0,13 слетков на гнездо. Количество новорожденных птенцов и слетков в гнездах варьирует значительно сильнее, нежели яиц в кладке (коэффициент вариации по суммарным многолетним данным соответственно 24,6, 30,3 и 13,4 %).

Общая успешность размножения (процент вылета птенцов с учетом всех “активных” гнезд) мухоловки-белошейки по суммарным данным (табл. 8) составляет 63,9 %. Причиной годичной изменчивости промежуточного (вылупляемость) и конечного (выводимость) итогов гнездования является различный уровень воздействия хищников, а также фено-климатические особенности различных лет. Продуктив-

Таблица 8

Продуктивность размножения (птенцы/активное гнездо)
Breeding productivity (chicks/active nest) in Collared Flycatcher

Год	n		Новорожденные		Слетки	
	гнезд	яиц	% от числа яиц	в среднем на 1 пару	% от числа яиц	в среднем на 1 пару
1999	26	170	71,8	4,69±0,49	64,1	4,19±0,53
2000	43	276	80,1	5,14±0,35	64,9	4,16±0,41
2001	42	274	74,8	4,88±0,38	65,3	4,26±0,43
2002	72	427	71,2	4,22±0,32	62,3	3,69±0,33
Всего	183	1147	74,3	4,66±0,19	63,9	4,01±0,20

ность размножения (табл. 8) мало различается по годам (за исключением 2002 г.), однако сильно зависит от величины кладки (табл. 9). Наиболее продуктивными являются кладки из 7 и 8 яиц, наиболее успешными – 7-яйцевые.

По данным анализа 183 слу-



Таблица 9

чаев гнездования мухоловки-белошейки в 1999–2002 гг. (табл. 10), наибольшие потери потомства происходят на фазе насиживания (18,7 %) и выкармливания птенцов (10,4 %), наименьшие – на фазе откладки яиц (7,1 %),

что, несомненно, стоит в прямой связи с продолжительностью фаз гнездования и экспозиции гнезд. В итоге гибель яиц – 25,7 % от исходного их числа – почти в два раза превысила гибель птенцов – 10,4 % от исходного числа яиц или 14,0 % от числа новорожденных. Ниже анализируются сведения о причинах “отхода” яиц и птенцов.

Мухоловки-белошейки заметным образом не реагируют на фактор беспокойства и исследовательский пресс и оставляют начатые и насиживаемые кладки лишь в исключительных случаях, птенцов же – никогда. В частности, из 5 погибших кладок лишь 3 (1, 5 и 6 яиц) были брошены, возможно, по вине исследователя, одна кладка (2 яйца) оставлена птицами из-за шмелей (*Bombus* sp.), поселившихся в постройке гнезда. Иногда гибель кладки может быть вызвана случайными причинами. Так, однажды наблюдателю пришлось освободить насиживавшую самку, крепко запутавшуюся лапкой и шеей в тонких лубяных волокнах выстилки лотка. Наседка и 7 яиц кладки были облеплены пометом – самец кормил ее на гнезде. Эта гнездо было брошено, а сверху построено новое.

Количество неразвившихся яиц в кладках белошейки относительно велико: неоплодотворенные (“болтуны”) – 2,3 %, с замершими эмбрионами – 3,5 % от исходного числа яиц (табл. 10), или же 2,8 и 4,4 % от числа яиц ($n = 918$), сохранившихся до

Продуктивность (птенцы/активное гнездо) кладок разной величины
Productivity (chicks/active nest) of clutches of different size

Велич. кладки	n гнезд	Новорожденные		Слетки	
		% от числа яиц	в среднем на 1 пару	% от числа яиц	в среднем на 1 пару
4	5	85,0	3,40 ± 0,40	85,0	3,40 ± 0,40
5	13	80,0	4,00 ± 0,39	63,1	3,15 ± 0,52
6	48	74,0	4,44 ± 0,32	58,0	3,48 ± 0,37
7	87	79,3	5,55 ± 0,23	70,9	4,97 ± 0,27
8	14	77,7	6,21 ± 0,66	67,9	5,43 ± 0,72

момента вылупления птенцов. В отдельных кладках бывает по 1 (20 случаев) – 2 (3) “болтуна” или по 1 (20 случаев) – 2 (4) – 3 (1) – 4 (1) – 5 (1) “задохликов”, в 6 кладках они были совместно. Количество неразвившихся яиц заметно возрастает в больших, в частности 8-яйцовых, кладках. От числа яиц, сохранившихся до вылупления птенцов, в 4-яйцовых кладках ($n = 5$) отмечено 5,6 % “задохликов”, в 5-яйцовых ($n = 12$) – 1,8 % “болтунов” и 3,6 % “задохликов”, в 6-яйцовых ($n = 40$) – соответственно 1,8 и 4,4 %, в 7-яйцовых ($n = 80$) – 2,9 и 4,0 %, в 8-яйцовых ($n = 13$) – 5,1 и 7,1 %. В последнем случае неразвившиеся яйца составили 12,2 %.

Нередки случаи, когда наседка выбрасывает из лотка на бортик гнезда или на землю яйца, чем-то отличающиеся от нормальных (в 22 случаях – 1 яйцо, в 12 – 2, в 3 – 3, в 3 – 4, в 1 случае – 5 яиц, всего 72 яйца 41 кладки – 6,3 % от исходного их числа или 17,4 % от числа всех потерь потомства). Среди них были яйца с мельчайшими повреждениями скорлупы, неоплодотворенные, с погибшими эмбрионами, карликовое, а также яйца на вид вполне нормальные. В нескольких случаях из таких “вполне нормальных” яиц, возвращенных наблюдателем в лоток гнезда, выводились птенцы. Мухоловки удаляют из гнезда и мертвых птенцов младшего возраста, что прослежено в 6 случаях.

Таблица 10

Гибель потомства мухоловки-белошейки на разных фазах гнездования (1999–2002 гг., исходное число яиц – 1147)

Death of offspring in Collared Flycatcher during different phases of breeding (1999–2002, starting number of eggs – 1147)

Причина гибели Death cause	Откладка яиц Egg laying		Насижи- вание Brooding		Выкарм- ливание Feeding		Всего погибло Total	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Брошены	8	0,7	13	1,1			21	1,8
Неоплодотворенные яйца	26	2,3					26	2,3
Эмбриональная смертность			40	3,5			40	3,5
Выброшены самкой	9	0,8	63	5,5			72	6,3
Смертность птенцов					63	5,5	63	5,5
Разорены хищниками	38	3,3	98	8,5	56	4,9	192	16,7
Всего	81	7,1	214	18,7	119	10,4	414	36,1

Естественная смертность птенцов из-за отставания их в росте, затаптывания младших птенцов старшими, а также, возможно, голода в ненастные дни или гибели родителей – третья по масовости причина отхода потомства белошейки (табл. 10). В 33 выводках погибла часть птенцов, в том числе в 19 случаях – по 1 птенцу, в 7 – по 2, в 2 – по 3, в 1 – 5 птенцов, еще 4 выводка (из 2, 3, 3, 5 и 6 птенцов) погибли полностью.

Основной причиной гибели потомства мухоловки-белошейки является деятельность хищников, которые погубили 16,7 % яиц и птенцов (46,4 % от всего числа репродуктивных потерь). Главным врагом белошейки, гнездящейся в искусственных гнездовьях, является лесная соя (*Dryotus nitedula*), полностью уничтожившая 7 кладок и 4 выводка (60 яиц и птенцов – 5,2 % от исходного числа яиц, или 14,5 % от общего числа потерь), вместе с ними были загрызены 4 насиживающие самки и самец. В двух случаях кладки были съедены, по всей видимости, желтогорлой мышью (*Apodemus flavicollis*) – всего 9 яиц (0,8 % от исходного числа яиц, или 2,2 % от общего числа потерь). Еще 1 кладку и 2 вывод-

ка (6 яиц и 12 птенцов – 1,6 % от исходного числа яиц, 4,3 % от числа потерь) разорила лесная куница (*Martes martes*). Зверек лапой вытаскивал гнезда через леток синичника, на крышке одного из них оставил свой помет. Несомненно, данных разорителей привлекает большая концентрация искусственных гнездовий, заселенных белошейкой и другими мелкими дуплогнездниками. В одном из гнездовий, находившемся на участке дубравы с муравейниками, рыжие муравьи (*Formica rufa*) погубили выводок из 6 оперенных птенцов (0,5 % от исходного числа яиц, 1,4 % от всех потерь).

Кроме того, часты случаи исчезновения всего содержимого гнезда (всего 77 яиц из 14 кладок и 17 птенцов из 3 выводков – 8,2 % от исходного числа яиц, или 22,7 % от числа всех потерь), что также следует отнести на счет хищников или, возможно, гнездовых конкурентов. Однажды вертешейка (*Jynx torquilla*) разорила в синичнике незаконченную кладку мухоловки (4 яйца – 0,3 % от исходного числа яиц или 1,0 % от общего числа потерь) и загнездилась сама. Гибель потомства по вине исследователя весьма незначительна – раздавлено



ЛИТЕРАТУРА

1 яйцо (0,1 % от исходного числа, или 0,2 % всего отхода).

По усредненным данным за 1999–2002 гг., цикл прироста и убыли популяции мухоловки-белошейки за гнездовой период можно представить в виде следующей схемы: 2 взр. птицы + 6,53 яйца – 1,87 яйца – 0,02 взр. птицы = 1,98 взр. птицы + 4,66 птенца – 0,65 птенца – 0,01 взр. птицы = 1,97 взр. птицы + 4,01 слетка = 5,98 взр. птицы. То есть 2 птицы к окончанию гнездования “дают” 5,98 птицы. В данном случае учтена наблюдавшаяся гибель взрослых птиц (4 самки и самец) на гнездовьях. К сожалению, совершенно неизвестны данные о выживаемости молодняка в период от вылета из гнезда до приобретения самостоятельности, а также потери популяции на путях миграции и зимовках. Несомненно, однако, что годовой баланс численности популяции мухоловки-белошейки в лесостепных дубравах Сумщины положительный.

В дополнение к изложенному приведем некоторые сведения о гибели мухоловок по наблюдениям 1988–1998 гг. Всего зафиксировано 166 случаев гнездования, лесные сони погубили 12 (8,9 %) кладок и выводков, а также трех взрослых птиц (2 самки и самец). Сони также загрызли трех самцов, ночевавших в пустых гнездовьях. О большом ущербе, наносимом этими грызунами мелким дуплогнездным птицам в условиях нашего биостационара, сообщалось ранее (Лебідь, Книш, 1998). Известны и такие потери: 2 мертвые, на вид вполне здоровые, самки белошейки были обнаружены на гнезде с кладкой и в пустом синичнике, причины их гибели неясны.

Некоторое представление о причинах смертности мухоловки-белошейки в послегнездовой период дают следующие записи: в разные годы 6 мухоловок были найдены среди запасов и поедены сорокопуга-жулана (1.07.1978 – молодая птица, 14.07.1980 – самец, 1.07.1982 – взрослая особь, 28.07.1982 – молодая птица, 9.07.1983 – молодая птица, 22.06.1984 – слеток), еще одна молодая белошейка погибла от движущегося автотранспорта (27.08.2000 г.).

- Анорова Н.С. (1976): Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 12: 77-86.
- Белик В.П., Москаленко В.М. (1993): Авифаунистические раритеты Сумского Полесья. 1. Passeriformes. - Беркут. 2: 4-11.
- Данилов Н.Н. (1959): Размножение мухоловки-пеструшки на Среднем Урале. - Вторая Всесоюз. орнитол. конфер.: Тез. докл. М. 62-63.
- Ивановский В.В. (1998): Мониторинг пернатых хищников Витебской области в 1994–1997 гг. - Мат-ли 3 конфер. мол. орнітологів України. Чернівці. 61-67.
- Ковалев В.А., Присада И.А. (1983): Поведение мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки, гнездящихся на одной территории. - Поведение животных в сообществах: Мат-лы 3 Всесоюз. конфер. по поведению животных. 2: 169-170.
- Лебідь С.О., Книш М.П. (1998): Хижацтво лісового вовчка (*Dryomys nitedula* Pall.) на дрібних дуплогнездіх птахів. - Вакалівшина: До 30-річчя біол. стаціону Сумського педінституту. Суми. 149-153.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. (1983): Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: ЛГУ. 2: 1-504.
- Марисова И.В., Холина Н.М. (1959): К биологии мухоловки-белошейки (*Muscicapa albicollis* Temm.) в западных областях Украины. - Фауна и животный мир Советских Карпат. Ужгород. 75-81.
- Матвеев М.Е. (1971): Птицы Сумской области (повидовые очерки). - Приложение к дисс. ... канд. биол. наук. Сумы. 1-244. (Рукопись).
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. (1989): Птицы Белоруссии. Справочник-определитель гнезд и яиц. Минск: Выш. школа. 1-479.
- Пекло А.М. (1987): Мухоловки фауны СССР. Киев: Наук. думка. 1-180.
- Magnusson A. (1989): Blue tit *Parus caeruleus* and pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* breeding simultaneously in a nest box. - Ornis fenn. 66 (4): 167-168.
- Maurizio R. (1987): Beobachtungen am Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* im Bergell, Südostschweiz. - Ornithol. Beob. 84 (3): 207-217.
- Holmes P.R. (1990): Female pied flycatchers sparing the same nestbox. - Ring. and Migr. 11 (1): 42.
- Palieskova K., Janiga M., Kocian L. (1988): Oological method in reproductive ecology of collared flycatcher (*Ficedula albicollis* Temm.). - Acta fac. rerum natur. Univ. Comen. Zool. 33: 49-59.



Н.П. Книш,
Сумской педуниверситет,
каф. зоологии,
ул. Роменская, 87,
г. Сумы, 40002,
Украина (Ukraine).