БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ / BIOLOGY OF SELECTED SPECIES

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛЕСНОЙ ЗАВИРУШКИ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

М.В. Яковлева

ФГБУ «Государственный природный заповедник «Кивач»», пос. Кивач, Кондопожский р-н, Республика Карелия, 186210, Россия; e-mail: kivach-bird@rambler.ru

Лесная завирушка (*Prunella modularis*) широко распространена в Европе от Средиземноморья до северной тайги. На западе ареала она гнездится с высокой плотностью в антропогенном ландшафте. Здесь завирушка являлась объектом многочисленных исследований, посвящённых её необычному брачному поведению — частой встречаемости, наряду с парами, полиандричных и полигинных группировок (Birkhead, 1981; Snow, Snow, 1982; Davis, Lundberg, 1984, Davies, 1985; Davies, Hatchwell, 1992, и др.). В таёжной зоне этот вид населяет естественные местообитания, и в связи со скрытным образом жизни и более низкой численностью его биология, в частности, особенности размножения, изучены слабее. Наиболее подробные данные получены для территории Фенноскандии (Enemar, 1987; Tuomenpuro, 1989, 1990, 1991), однако и для этого региона отсутствуют сведения, основанные на наблюдениях за маркированными особями, которые позволили бы получить данные о варьировании репродуктивных параметров на индивидуальном уровне. В отечественной литературе посвящённые этому виду работы немногочисленны (Алекнонис, 1965; Зимин, 1966; Яковлева, 1983, 2008; Коханов, 1990; Прокофьева, 2006). В предлагаемой работе мы попытались определить основные показатели продуктивности вида — одного из основных демографических параметров, а также оценить их изменчивость.

Материал и методы

Работы проводили в юго-восточном Приладожье в 1979–1981 гг. на стационаре Института биологии Карельского научного центра Маячино (60°46′ с.ш., 32°48′ в.д.) и в 1982–2011 гг. в заповеднике «Кивач» (62°20′ с.ш., 33°59′ в.д.). Территория стационаров неоднократно описана в литературе (например, Ивантер, Тихомиров, 1988; Артемьев, 2008). В Приладожье материал собран преимущественно в хвойно-лиственных молодняках, в заповеднике — в основном в спелых лесах различных типов. Всего обработаны сведения по 498 гнёздам, в том числе по 371 жилому гнезду (94 — в Маячино и 277 — в «Киваче»), большинство из которых находились под контролем до их гибели или вылета птенцов. У гнёзд с птенцами (как правило, 7–8-дневными) паутинными сетями или при помощи западка, модифицированного для отлова дендрофильных птиц (Зимин, Артемьев, 1981), отлавливали родителей; всего пойманы и помечены 165 самцов и 161 самка.

Успех размножения определяли по методу Мэйфилда (Mayfield, 1975) для разных стадий гнездового цикла. Показатель ежедневного отхода гнёзд (q) вычислен по формуле $q = \Sigma d/\Sigma t$, где d — число гнёзд, погибших на данной стадии, t – продолжительность экспозиции (риска), дни. Успешность размножения на протяжении одной стадии рассчитывали как $s = (1–q)^n$, где n — продолжительность стадии в сутках. Стадии откладки и насиживания яиц, из-за недостатка материала по первому из указанных параметров, были объединены и названы «стадией яиц» (по литературным данным, у завирушки достоверных различий величины ежедневной смертности в эти два периода не выявлено (Tuomenpuro, 1990)). Продолжительность «стадии яиц» (15.8 су-

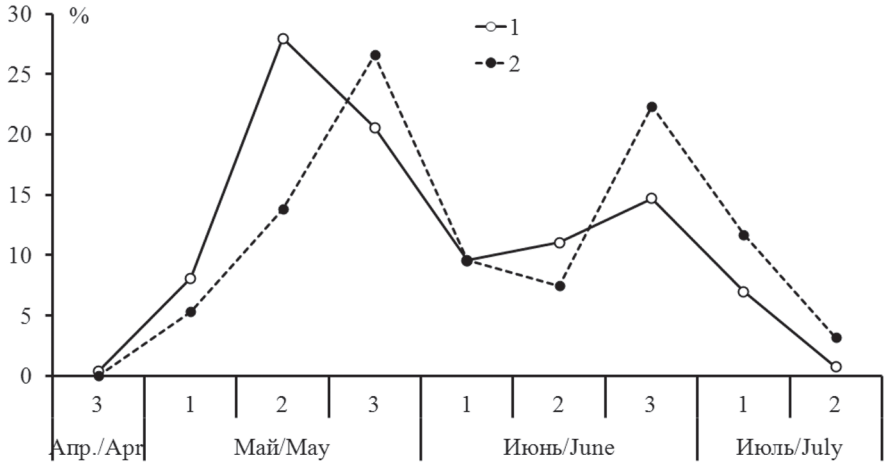

Рис. Сроки начала откладки яиц у лесной завирушки в южной Карелии: 1 — в заповеднике «Кивач» (1973–2011, n = 272), 2 — в юго-восточном Приладожье (1979–1981, n = 94).
Fig. Dates of clutch initiation by the Dunnock in southern Karelia. 1 — "Kivach" Nature Reserve (1973–2011, n = 272); 2 — the southeast Ladoga region (1979–1981, n = 94).

ток) вычислена как средний интервал от даты откладки первого яйца до даты начала вылупления птенцов (n = 39). Продолжительность выкармливания птенцов принята равной 10 суткам, хотя обычно птенцы сидят в гнезде 11–12 дней (Зимин, 1966; Яковлева, 1983). Однако при нападении хищника они могут покинуть его уже в возрасте 8–9 дней, и в этом случае хотя бы у части птенцов есть шанс остаться в живых. Общий успех гнездования (доля неразорённых гнёзд) вычислен как произведение успеха размножения на «стадии яиц» и стадии выкармливания птенцов. В неразорённых гнёздах (которые покинул хотя бы один слёток) определены показатели эмбриональной смертности, а также гибели яиц и птенцов от частичного разорения и других причин. Итоговый успех гнездования рассчитан как произведение доли неразорённых гнёзд на успех размножения в них.

Помимо собственных данных, использованы архивные материалы заповедника «Кивач» и некоторые сведения по гнездованию лесной завирушки в Приладожье, любезно предоставленные сотрудниками Института биологии КНЦ РАН.

Температурные данные получены метеопостом заповедника. Сравнение средних величин анализируемых признаков проводилось по t-критерию Стьюдента. При сравнении долей применялся F-критерий Фишера с φ-преобразованием (Ивантер, Коросов, 2003).

Результаты

Сроки размножения

Первые яйца в гнёздах лесной завирушки появляются обычно во II декаде мая, но при необычно тёплом апреле в 2001 г. — уже 30.04, а в годы с холодной весной (1981 г.) — лишь 23.05. В наиболее поздних гнёздах размножение начиналось в середине июля: 16.07.1982 г. («Кивач»), 17.07.1979 г. (Приладожье). Продолжительность периода начала откладки яиц в южной Карелии составляет свыше 2.5 месяцев. Однако подавляющее большинство — 94% кладок (n = 366), были начаты всего за 2 месяца (8.05–7.07), а в годы с поздней весной сроки массового гнездования ещё более сокращаются.

На обоих стационарах зарегистрированы два пика начала откладки яиц — во II–III декадах мая и в III декаде июня (рис. 1), что указывает на наличие второго цикла размножения по крайней мере у части особей. Нам удалось его установить у 13 меченых самок. Расстояние между первым и вторым гнёздами варьировало от 19 до 380 м, медиана составила 140 м. Обычно самка второй раз гнездилась с тем же самцом или в составе той же полиандричной группы (n = 9), в двух случаях произошла смена партнёра. Первую кладку птицы начинали в период со 2.05 по 1.06, вторую — со 2.06 по 1.07. У четырёх самок откладка во втором гнезде началась вскоре после вылета птенцов первого выводка, когда им было всего 14–16 суток, но в остальных 9

Таблица 1
Table 1

Величина кладки лесной завирушки в южной Карелии
Clutch size in Dunnock in southern Karelia

Сроки начала размножения* Dates of clutch initiation*	Число гнёзд с известной величиной кладки The number of nests with the known clutch size						M ± m
	2	3	4	5	6	7	
28.04–15.05		1	1	49	5		5.0 ± 0.06
16–31.05		1	5	67	11		5.0 ± 0.05
1–15.06				17	21	1	5.6 ± 0,09
16–30.06		1	18	32	21		5.0 ± 0.09
1.07–17.07	1	1	19	8	2		4.3 ± 0.14
Всего / Total	1	4	41	167	59	1	5.0 ± 0.04

* даты начала откладки яиц
* dates of the start of egg-laying

случаях им было уже 21–25 дней. В среднем между началом размножения в гнёздах одной и той же самки проходило 36 дней. Очевидно, что второй пик начала размножения через 30–40 суток после массового начала первых кладок соответствует второму циклу размножения.

Большое число кладок были, очевидно, повторными, отложенными после разорения первого гнезда. Однако, поскольку взрослых птиц кольцевали обычно лишь незадолго до вылета их птенцов, точно установлено наличие повторной кладки только у одной из меченых самок. Выводок её 8-дневных птенцов полностью погиб в гнезде 8.06, а повторную кладку птица начала через 6 дней после разорения, т.е. примерно через такой же интервал, что и при успешном размножении.

Величина кладки

Размер кладки варьирует от 2 до 7 яиц, крайние значения зарегистрированы всего однажды (табл. 1). Средний размер кладки составлял 5.0 ± 0.04 (n = 282). Максимальные показатели отмечены в начале июня, минимальные — в июле. В результате средняя величина кладок суммарно в июньских и июльских гнёздах (5.0 ± 0.07, n = 142) — в подавляющем большинстве вторых или повторных — не отличалась от этого показателя в мае (5.0 ± 0.04, n = 140). Чаще всего встречались гнёзда, содержавшие 5 яиц, в среднем их доля составляла 61%. Особенно много их найдено в мае — 83%. Позднее нарастала доля кладок из 6 яиц, а со второй половины июня — из 4. Эта же закономерность наблюдалась и на индивидуальном уровне, у меченых бицикличных самок. У всех 12 птиц с известной величиной первой кладки она состояла из 5 яиц. Размер второй кладки изменялся в широких пределах. В тех случаях, если птицы начинали её до 25.06, в ней было 5 (n = 4) или 6 (n = 4) яиц. В более поздние сроки в гнёздах второго цикла было 4 (n = 3) и даже 2 яйца (n = 1). В итоге из 11 самок, у которых была известна величина и первой, и второй кладки, в 4 случаях вторая кладка была меньше первой, в 4 случаях соотношение было обратным, и у 3 самок размер первой и второй кладок был одинаковым.

Успех размножения

Разорение гнёзд. Наибольший ущерб гнездованию наносили хищники. В подавляющем большинстве случаев вид хищника, разорившего гнездо, остался неизвестен. Отмечено разорение гнёзд врановыми птицами, белкой (*Sciurus vulgaris*), большим пёстрым дятлом (*Dendrocopos major*) и мелкими куньими. В Приладожье наблюдали гибель птенцов завирушки от сорокопута-жулана (*Lanius collurio*). Как правило, хищники разоряли гнездо полностью.

Доля ежедневно разоряемых гнёзд (q) на стадии выкармливания птенцов на двух стационарах была близкой (табл. 2), однако для гнёзд с яйцами этот показатель в «Киваче» была существенно выше, чем в Приладожье (F = 6.78, df = 1, 2700, p < 0.01). В результате общая доля неразорённых гнёзд составила в Приладожье 58%, в заповеднике «Кивач» — лишь 48%. Эта разница может объясняться

Таблица 2
Table 2

Степень разорения гнёзд лесной завирушки в заповеднике «Кивач» и в Приладожье: N — общее число гнёзд; n — число разорённых гнёзд; Σt — число дней экспозиции; q — ежедневная гибель гнёзд; S — успешность размножения на «стадии яиц» и в период выкармливания птенцов.
The rate of the Dunnock nest predation in "Kivach" Nature Reserve and in the Ladoga region: N — total number of nests; n — number of predated nests; Σt — number of exposure days; q — daily nest losses; S — nesting success.

Район наблюдений Study site	Сроки откладки Laying terms	«Стадия яиц» / "Egg stage"					Период выкармливания птенцов Nestling period				
		N	*Σt*	*n*	*q±m*	*S*	*N*	*Σt*	*n*	*q±m*	*S*
Заповедник «Кивач» "Kivach" Nature Reserve	май / May	119	1236	41	0.033±0.005	58.7	95	633	18	0.028±0.007	74.9
	июнь–июль June–July	80	760.5	25	0.033±0.006	59.0	72	509.5	5	0.010±0.004	90.6
	все сроки / Total	199	1996.5	66	0.033±0.004	58.8	167	1142.5	23	0.020±0.004	81.6
Приладожье The Ladoga region		67	706	13	0.018±0.005	74.6	66	490	12	0.024±0.007	78.0

разной численностью хищников и их жертв на двух стационарах или различиями в степени укрытости гнёзд. Поэтому при дальнейшем анализе рассмотрен лишь материал, полученный в заповеднике, объём которого был значительно больше.

В заповеднике «Кивач» доля ежедневно разоряемых гнёзд с яйцами оказалась выше, чем гнёзд с птенцами ($F = 7.11$; $df = 1, 3136$; $p < 0.01$). В целом, на «стадии яиц» разорён 41% гнёзд, а в период выкармливания — всего 18%. Майские кладки и кладки, начатые в более поздние сроки, хищники разоряли с одинаковой частотой, но гнёзда с птенцами чаще гибли при более раннем размножении ($F = 5.22$; $df = 1, 1140$; $p < 0.05$). В целом, связанная с разорением успешность гнёзд в мае составляла 44%, а в июне и в июле — 53%.

Подавляющее большинство гнёзд было построено на елях: в заповеднике «Кивач» — 83% ($n = 377$), в Маячино — 73% ($n = 121$), причём преимущественно использовался еловый подрост. Это предпочтение не изменялось в течение сезона размножения. Так, в «Киваче» в мае завирушки строили на молодых елях 76% гнёзд ($n = 146$), в июне и июле — 82% ($n = 104$); различия статистически незначимы ($F = 1.19$, $df = 1, 248$, $p > 0.05$). Значительно реже для размещения гнёзд использовался ветровал (преимущественно поваленные ели — как кроны, так и подошвы корневых вывалов), а также пни, кучи хвороста, кустарник и прикорневая поросль деревьев лиственных пород. Чтобы сравнить успех размножения в гнёздах с наиболее типичным для вида размещением — на еловом подросте, и иным расположением, мы вычислили для этих групп долю гнёзд, птенцы из которых благополучно вылетели, от общего их числа. В большинстве случаев судьбу гнезда, т.е. вылетели из него птенцы или нет, удаётся определить, даже если оно было найдено уже после разорения или успешного вылета. Поэтому в данном случае мы учитывали все гнёзда, в том числе найденные уже пустыми. На молодых елях доля выживших гнёзд составила 44.3% ($n = 271$), а при ином размещении — 58.1% ($n = 74$); эти различия оказались статистически достоверны ($F = 4.46$, $df = 1, 343$, $p < 0.05$).

Эмбриональная смертность. В 44% кладок содержалось до 5, но чаще всего одно неразвившееся яйцо; в среднем их число составляло 13.6% от общего числа отложенных яиц (табл. 3). По нашим данным, неоплодотворёнными были примерно 2/3 от общего числа яиц, из которых не вывелись птенцы, а 1/3 содержали погибшие эмбрионы. Надёжное различение неоплодотворённых яиц от тех, эмбрионы в которых погибли на самых ранних стадиях развития, невозможно (Зимин, 2009), поэтому в дальнейшем мы не разделяли эти две категории. В кладках из 4 яиц величина эмбриональной смертности была значительно выше, чем в кладках из 5 или 6

Таблица 3
Table 3

Число невылупившихся яиц (неоплодотворённых или с погибшими эмбрионами) в кладках лесной завирушки разной величины.
The number of non-hatched eggs (unfertilized eggs or the eggs with the dead embryos) in the Dunnock clutches of different size.

Величина кладки Clutch size	Общее число гнёзд Total number of nests	Число гнёзд, содержавших неразвившиеся яйца (%) The number of nests with non-hatched eggs (%)	Число неразвившихся яиц (%) The number of non-hatched eggs (%)
2	1	0 (0)	0 (0)
3	2	2 (100)	4 (66.7)
4	31	15 (48.4)	28 (22.6)
5	122	52 (42.6)	75 (12.3)
6	50	21 (42.0)	35 (11.7)
7	1	1 (100)	1 (14.3)
Всего / Total	207	91 (44.0)	143 (13.6)

Таблица 4
Table 4

Число яиц, из которых не вылупились птенцы, в кладках лесной завирушки при разных сроках размножения.
The number of non-hatched eggs in the Dunnock clutches depending on the terms of breeding.

Сроки откладки Laying terms	Число гнёзд The number of nests	Число яиц The number of eggs	Число гнёзд, содержавших неразвившиеся яйца (%) The number of nests with non-hatched eggs (%)	Число неразвившихся яиц (%) The number of non-hatched eggs (%)
Май / May	100	507	41 (41.0)	55 (10.8)
Июнь / June	83	439	38 (45.8)	67 (15.3)
Июль / July	24	103	12 (50.0)	21 (20.4)

яиц, различия статистически достоверны (соответственно, $F = 7.74$, $df = 1, 732$, $p < 0.01$ и $F = 7.53$, $df = 1, 422$, $p < 0.01$).

В течение сезона размножения степень эмбриональной смертности возрастала (табл. 4) — в мае она была достоверно ниже, чем в июне или в июле (соответственно, $F = 4.22$, $df = 1, 944$, $p < 0.05$ и $F = 6.10$, $df = 1, 608$, $p < 0.05$). При этом увеличивалась и доля гнёзд, содержащих 3 и более неразвившихся яиц: 1.0% в мае и 9.4% в более поздние сроки ($F = 46.21$, $df = 1, 205$, $p < 0.01$).

Отмечено варьирование этого показателя в разных гнёздах одних и тех же самок. Так, у одной из них в первой кладке, начатой 1.06, птенцы вылупились из всех 5 яиц, а во второй (1.07) — все 4 эмбриона погибли на ранней стадии. У другой самки в кладке, начатой 30.06, не вылупилось ни одно из 4 яиц, а на следующий год в кладке, начатой 6.05, таких яиц было 2 из 5.

Весной, при возврате холодов, когда самка вынуждена больше времени тратить на кормёжку, прерывая при этом инкубацию, у ряда видов отмечали повышенную эмбриональную смертность (Коровин, 1988). Средняя многолетняя температура мая в заповеднике «Кивач» составляла +8.2°C (Скороходова, 2008). В холодные вёсны (температуры мая ниже средних многолетних значений) эмбриональная смертность в майских гнёздах составляла 9.8% и не отличалась от величины этого показателя в тёплые вёсны (11.8%; $F = 0.52$, $df = 1, 505$, $p > 0.05$). Не отмечено достоверного повышения эмбриональной смертности даже тогда, когда среднемесячная температура мая была ниже +7°C (12.4 ± 2.2%, $n = 121$).

Оставление гнёзд. Родители оставляли гнёзда относительно редко: из 296 гнёзд с кладкой 16 были брошены птицами до вылупления птенцов (5.4%). Большинство из них были покинуты в период откладки яиц или сразу после

её завершения. Воробьиные птицы могут бросать гнёзда из-за неблагоприятных погодных условий, особенно при весенних возвратах холодов (Hilden et al., 1982; Зимин, 1988, 2009). Возможно, о влиянии неблагоприятной погоды свидетельствует то, что в мае, когда она более обычна, птицы оставляли кладки достоверно чаще, чем в более поздние сроки: соответственно, 8.6%, (n = 162) и 1.5% (n = 132), различия статистически значимы (F = 8.56, df = 1, 292, p < 0.01). Но наблюдались и случаи, когда гнёзда с полной кладкой благополучно переживали продолжительные весенние похолодания. Так, в 1999 г., когда в период с 7 по 13.05 среднесуточные температуры были отрицательными, а ночами были зарегистрированы морозы до –8ºС, в двух гнёздах, где откладка яиц началась в первых числах этого месяца, птенцы успешно вылупились. Гибели выводка из-за неблагоприятных погодных условий мы не отмечали. Нам известен лишь один случай, когда 2–3-дневные птенцы завирушки погибли в конце мая в период похолодания, сопровождавшегося снегопадом (сообщ. В.Б. Зимина и Н.В. Лапшина).

Другие причины гибели яиц и птенцов. Отдельные яйца из гнёзд исчезали редко. Из 61 неразорённой кладки, величина которых была определена сразу после их завершения, исчезли всего 3 яйца (1.0%).

Более значительным был частичный отход птенцов. Из 731 вылупившегося птенца, находившегося под наблюдением, до вылета не дожили 63 (8.6%). По неизвестным причинам исчезли из гнёзд 37 птенцов, возможно, часть из них была похищена хищниками. Ещё в 16 случаях погибал самый младший и лёгкий из птенцов, или все птенцы в гнезде развивались очень плохо и гибли.

Выводок из 5 птенцов погиб полностью из-за сильного поражения птенцов личинками мух, прикрепившихся к птенцам снаружи. До вида насекомые не были определены, но можно предположить, что они принадлежали к роду *Protocalliphora* (семейство Calliphoridae), для личинок которых характерно наружное паразитирование (Шутова, 1986). Вообще-то личинки мух встречаются в гнёздах завирушек довольно часто. В заповеднике «Кивач» из 24 разобранных гнёзд, из которых вылетели птенцы, в 13 были найдены их пупарии; в одном случае насекомые определены А.В. Полевым как *Protocallyphora proxima*.

Два птенца были найдены погибшими после сильного ливня. Выводок из 5 птенцов погиб, скорее всего, после гибели самки. Ещё три птенца были выкинуты из гнезда птенцом обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*). Яйца или птенцы кукушки были найдены всего в 3 из 362 гнёзд, содержавших полную кладку или выводок (менее 1%), однако два гнезда были разорены, и лишь в третьем кукушонок (вылупившийся из яйца «зябличьего» типа) благополучно дожил до вылета.

Принимая в расчёт основные причины отхода: разорение гнёзд полностью, эмбриональную смертность, оставление гнёзд, исчезновение отдельных яиц, частичное разорение на стадии выкармливания птенцов и гибель птенцов по другим причинам, мы получили, что итоговый успех размножения лесной завирушки, оказался равен 35% в заповеднике «Кивач» и 43% — в Приладожье. При средней величине кладки 5.0, на одну попытку размножения приходится в среднем примерно 2 слётка (соответственно, в двух этих районах, 1.8 и 2.2). Из неразорённых гнёзд вылетали 1–6, в среднем 4.2 ± 0.08 птенца (n = 203).

Обсуждение

Бициклия. При определении общей продуктивности гнездования наиболее сложный вопрос — установление числа попыток размножения, предпринимаемых одной самкой (Паевский, 1985). На основании выявления двух чётких пиков откладки яиц в южной Карелии можно заключить, что второй цикл существует у значительного числа особей. При этом два выводка птицы успевали выкормить даже при позднем начале размножения – вплоть до 1.06 (возможно, уже предприняв неудачную попытку). Лесная завирушка может выводить птенцов дважды за сезон даже у самого северного предела ареала — на юге Мурманской области, где этот вид гнездится не ежегодно, а начало откладки яиц в наиболее ранних гнёздах приходится на 20.05–6.06 (Коханов, 1990). Л. Хаартман (Haartman, 1969), основываясь на данных по срокам размножения лесной завирушки в Финляндии, отнёс её к видам с наибольшим процентом вторых кладок. У бицикличных видов в северных широтах, при коротком благоприятном для размножения периоде, отмечается совмещение докармливания птенцов первого выводка

с постройкой второго гнезда, откладкой яиц и началом насиживания (Хохлова и др., 1983; Зимин, 2009). Это же происходит и у лесной завирушки. Большинство бицикличных самок начинало вторую кладку до окончания выкармливания первого выводка, которое продолжается около 2–2.5 недель (Яковлева, 1983); в южной Финляндии зарегистрировано начало постройки лесной завирушкой нового гнезда ещё до вылета птенцов (Tuomenpuro, 1990). При сравнении с другим бицикличным видом мелких воробьиных птиц — зарянкой (*Erithacus rubecula*), промежуток между двумя циклами у завирушки в среднем оказывается более продолжительным: если у зарянки в Карелии возраст первых птенцов к моменту начала второй кладки в большинстве случаев был менее 20 дней (Зимин, 2009), то у лесной завирушки — обычно 21 день и более.

Величина кладки. Средняя величина кладки лесной завирушки в южной Карелии (5.03 ± 0.04) в целом укладывается в общую картину её широтного изменения у этого вида — увеличению с юга на север (Weitz, 1988; Tuomenpuro, 1990). Она ниже показателей, полученных в Шведской Лапландии, у северного предела ареала — 5.2 (Enemar, 1987) и превышает её величину в более южных широтах: в Германии — 4.5 (Weitz, 1988), в Великобритании — 3.8 (Snow, Snow, 1982), в Польше — 4.91 (Tomek, 1988). Однако средний её размер в южной Финляндии, приблизительно на тех же широтах (5.16 ± 0.04; Tuomenpuro, 1990), был достоверно выше ($t = 2.10$, $df = 549$, $p < 0.05$) (df – число степеней свободы, которое определялось как n_1+n_2-2, где n_1 – число гнезд в Карелии, n_2 – число гнезд в Финляндии – М.Я.).

Сходный характер сезонной динамики величины кладки — с пиком в июне — наблюдается и в других районах ареала, за исключением самых северных областей, где начало размножения сдвигается на очень поздние сроки (Tuomenpuro, 1990). Данные, полученные на маркированных особях, свидетельствуют о том, что величина вторых кладок в зависимости от сроков их начала может быть как больше, так и меньше величены первых кладок.

Наиболее стабильной величина кладки была в мае, когда 83% гнёзд содержало по 5 яиц. Таким образом, на её величине, видимо, не сказывалось существенное непостоянство погодных и кормовых условий в этот период. Отсутствие зависимости величины кладки от обилия пищи и погоды в период её формирования отмечалось у воробьиных птиц на Северо-Западе России, хотя здесь эти условия могут быть весьма неблагоприятными, особенно весной (Зимин, 1988; Артемьев, 2008). В июне, особенно во второй половине месяца, наоборот, размер кладки варьировал наиболее сильно. Видимо, в этот период физиологическое состояние отдельных самок значительно различается.

В Великобритании отмечали, что в полиандричных «семьях» величина кладки была выше — самки откладывали больше яиц, когда «рассчитывали» на помощь двух самцов в воспитании птенцов (Davies, Hatchwell, 1992), хотя другие исследования указывали на отсутствие таких различий (Bishton, 2001). В Карелии гнёзда с «помощниками» также были обычны (Яковлева, 2008). Однако, учитывая высокую стабильность величины майских кладок, форма брачных отношений вряд ли оказывала существенное влияние на их размер. Мы располагаем очень небольшим материалом по величине кладок у пар и «семей». В мае величина кладок у пар (5.1, n = 10) оказалась несколько ниже, чем в группах (5.3, n = 12), однако различия статистически недостоверны.

Эмбриональная смертность. Полученная нами величина эмбриональной смертности (13.6%) является весьма высокой для воробьиных птиц. Например, на Куршской косе у 20 видов воробьиных этот показатель варьировал от 1.8 до 11.6% (Паевский, 1985). В других частях ареала у лесной завирушки доля неразвившихся яиц также была значительной. Так, в Великобритании они составляли до 20% яиц (Snow, Snow, 1982), а 53% гнёзд содержали по крайней мере одно неразвившееся яйцо (Birkhead, 1981); в Германии таких гнёзд было 46%, а величина эмбриональной смертности составляла 16.7% (Weitz, 1984). Несколько более низкой (около 10%) была доля невылупившихся яиц в Польше и Финляндии (Tomek, 1988; Tuomenpuro, 1990).

Высокую эмбриональную смертность иногда рассматривают как следствие широкого распространения у этого вида «семей», состоящих обычно из самки и двух самцов (Birkhead, 1981; и др.). Т. Томек (Tomek, 1988), исследовавшая размножение лесной зави-

рушки в Польше, считает, что более высокая доля вылупившихся яиц в этой части ареала связана с тем, что там завирушки были почти исключительно моногамны. Однако мы не обнаружили более высокой эмбриональной смертности в гнёздах с «помощниками». В мае и июне из 23 гнёзд, принадлежавших «семьям», лишь 9 содержали неоплодотворённые яйца или яйца с погибшими эмбрионами, всего таких яиц было 9% от их общего числа (n = 122), тогда как в целом эмбриональная смертность в мае и июне составляла 11–15% (табл. 4).

Величина эмбриональной смертности не зависела от погодных условий, однако возрастала от мая к июлю. Очевидно, на этот показатель влияет физиологическое состояние птиц, которое может изменяться в течение сезона.

Разорение гнёзд. В заповеднике «Кивач» гнёзда завирушки гибли от хищников чаще, чем в Приладожье. Ранее аналогичные различия, обусловленные разной численностью хищников и их жертв на этих стационарах, были выявлены также у белобровика (*Turdus iliacus*) и певчего дрозда (*T. philomelos*) (Яковлева, Хохлова, 2008). Многие особенности размножения этих птиц сходны. Все они населяют лесные местообитания, размножаются почти в одни и те же сроки; с певчим дроздом завирушку сближает предпочтение для постройки гнёзд ели, с белобровиком — низкое их расположение. Однако с уверенностью говорить о меньшем воздействии хищников на гнёзда завирушки в Приладожье мешает слишком небольшой объём материала с этого стационара, собранный всего за 3 года. В заповеднике «Кивач» доля разорённых гнёзд этого вида (52%) была почти такой же, как у белобровика (55%) и заметно ниже, чем у певчего дрозда (64%).

Отмеченное нами сокращение гибели гнёзд завирушки от хищников в течение сезона выявлено также и в некоторых других районах ареала. Такая тенденция наблюдалась в Германии (Weitz, 1988); в Финляндии кладки, начатые в мае, чаще страдали от хищников, чем начатые в июне и июле (Tuomenpuro, 1990). В последнем случае автор объясняет различия развитием растительности, которая обеспечивает лучшую маскировку гнезда, особенно важную для гнёзд с яйцами, имеющими яркую голубую окраску. Однако в заповеднике «Кивач» больший пресс хищников при ранних сроках размножения отмечен как раз для гнёзд, в которых находились птенцы. Такая же закономерность — снижение от весны к лету воздействия хищников как на кладки, так и на птенцов, отмечена в Карелии также у трёх видов дроздов (Захарова, Яковлева; 1999; Яковлева, Хохлова, 2008). Зарегистрированная ранее у завирушки повышенная гибель гнёзд в годы с холодной весной (Tuomenpuro, 1990; Яковлева, 2009), видимо, объясняется теми же причинами, что и тенденция снижения степени разорения гнёзд в течение сезона, поскольку низкие температуры задерживают развитие весенних фенологических явлений в растительном и животном мире (Шульц, 1981).

Гнёзда на еловом подросте, где они располагались чаще всего, не были наиболее успешными. Предпочтение елового подроста связано, видимо, с тем, что для размещения гнёзд этого вида, имеющих рыхлый наружный слой, состоящий из сухих еловых веточек, необходимо густое переплетение ветвей. В Карелии такие условия чаще всего предоставляет еловый подрост, в других частях ареала — можжевельник (Enemar, 1987) и колючие кустарники (Bishton, 2001).

В Западной Европе лесную завирушку причисляют к разряду основных воспитателей обыкновенной кукушки; в России выкармливаемых ею кукушат встречают реже, что объясняют лучшей маскировкой гнёзд в густых захламлённых лесах (Мальчевский, 1987). Тем не менее кукушата, выкармливаемые завирушкой, не были редкостью в Псковской обл. (Бардин, 2007), а в Лужском районе Ленинградской обл. 2 из 64 гнёзд, обследованных И.В. Прокофьевой (2006), содержали яйца кукушки. В Карелии таких гнёзд было менее 1%. Очевидно, лесная завирушка редко является хозяином кукушки и на сопредельной территории Финляндии, т.к. Я. Туоменпуро (Tuomenpuro, 1990), исследовавший размножение лесной завирушки в этом регионе, вообще не упоминает паразитирование кукушки в числе факторов, снижающих его успешность.

Благодарности

Пользуясь случаем, хочу высказать искреннюю признательность сотруднику КНЦ

РАН В.Б. Зимину, по чьей инициативе и под чьим руководством было начато изучение этого вида, а также Н.В. Лапшину, Т.Ю. Хохловой, А.В. Артемьеву и сотрудникам заповедника «Кивач» Л.С. Захаровой и А.В. Сухову за помощь в работе и предоставленные материалы.

Литература

Алекнонис А. 1965. О биологии лесной завирушки в лесах Судува. — Мат-лы VII Прибалтийской орнитол. конф. Ч. 2. Рига, с. 15–17.

Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М., 267 с.

Бардин А.В. 2007. Находки птенцов кукушки *Cuculus canorus* в окрестностях Печор. — Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск, 339: 29–30.

Захарова Л.С., Яковлева М.В. 1999. Сезонная изменчивость величины кладки и успешности размножения рябинника *Turdus pilaris* в заповеднике «Кивач», Карелия. — Русскийорнитол. журн. Экспресс-выпуск, 71: 3–8.

Зимин В.Б. 1966. О гнездовании лесной завирушки (*Prunella modularis* L.) в лесах Карелии. — Учёные записки Карельского пед. ин-та, 19: 96–100.

Зимин В.Б. 1988. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л., 184 с.

Зимин В.Б. 2009. Зарянка на севере ареала. Т. 1. Распространение. Численность. Размножение. Петрозаводск, 443 с.

Зимин В.Б., Артемьев А.В. 1981. О методах отлова открытогнездящихся дендрофильных птиц. — Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, с. 32–37.

Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 304 с.

Ивантер Э.В., Тихомиров А.А. 1988. Заповедник «Кивач». — Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. Ч. 1. М., с. 100–128.

Коровин В.А. 1988. Экологические последствия весенних похолоданий для гнездящихся птиц. — Экология птиц Волжско-Уральского региона: информационные материалы. Свердловск, с. 48–49.

Коханов В.Д. 1990. Материалы по биологии лесной завирушки и желтоголового королька в Мурманской области. — Наземные животные в заповедниках севера европейской части РСФСР. М., с. 86–96.

Мальчевский А.С. 1987. Кукушка и её воспитатели. Л., 264 с.

Паевский В.А. 1985. Демография птиц. Л., 285 с.

Прокофьева И.В. 2006. Биология лесной завирушки *Prunella modularis* в гнездовой период в Ленинградской области — Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск, 329: 825–831.

Скороходова С.Б. 2008. О климате заповедника «Кивач». — Труды государственного природного заповедника «Кивач». Т. 4. Петрозаводск, с. 3–34.

Щульц Г.Э. 1981. Общая фенология. Л., 188 с.

Шутова Е.В. 1986. К биологии каллифорид (Calliphoridae, Diptera), паразитирующих на птенцах воробьиных птиц. — Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., с. 71–82.

Хохлова Т.Ю., Захарова Л.С., Зимин В.Б. 1983. Сроки и динамика сезонных явлений у дрозда-белобровика в Карелии. — Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, с. 11–29.

Яковлева М.В. 1983. К биологии лесной завирушки *Prunella modularis* (L.) на юго-восточном побережье Ладожского озера. — Фауна и экология птиц и млекопитающих Севера-Запада СССР. Петрозаводск, с. 52–57

Яковлева М.В. 2008. О формах брачных отношений у лесной завирушки *Prunella modularis modularis* в южной Карелии. — Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск, 408: 452–458.

Яковлева М.В. 2009. Об изменчивости степени разорения гнёзд некоторых открытогнездящихся птиц. — Экология, эволюция и систематика животных. Мат-лы Всероссийской научно-практической конференции. Рязань, с. 298–299.

Яковлева М.В., Хохлова Т.Ю. 2008. О влиянии хищников на продуктивность гнездования белобровика и певчего дрозда в южной Карелии. — Труды государственного природного заповедника «Кивач». Т. 4. Петрозаводск, с. 135–144.

Birkhead M.E. 1981. The social behavior of the Dunnock *Prunella modularis*. — Ibis, 123 (1): 75–84.

Bishton G. 2001. Social structure, habitat use and breeding biology of hedgerow Dunnocks *Prunella modularis*. — Bird Study, 48 (2): 188–193.

Davies N.B. 1985. Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. — Animal Behav., 33: 628–648.

Davies N.B., Hatchwell B.J. 1992. The value of male parental care and its influence on reproductive allocation by male and female dunnocks. — J. Anim. Ecol., 61 (2): 259–272.

Davis N.B., Lundberg A. 1984. The influence on time budgets and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*. — Ibis, 127 (1): 100–110.

Enemar A. 1987. Nesting, clutch-size and breeding success of the Dunnock *Prunella modularis* in mountain birch forest in Swedish Lapland. — Acta Reg. Sci. Gothoburgensis Zool., 14: 29–35.

Haartman L. 1969. The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. Helsinki. — Commentationes Biologicae Soc. Sci. Fennica, 32: 187 p.

Hilden O., Järvinen A., Lehtonen L., Soikkeli M. 1982. Breeding success of Finnish Birds in the bad summer of 1981. — Ornis fennica, 59 (1): 20–31.

Mayfield H.F. 1975. Suggestion for calculation nest success. — Wilson Bull., 87 (4): 456–466.

Snow B.K., Snow D.W. 1982. Territory and social organization in population of Dunnock *Prunella modularis*. — J. Yamashina Inst. Ornothol., 14 (2–3): 281–292.

Tomek T. 1988. The breeding biology of the Dunnock *Prunella modularis modularis* (Linnaeus, 1758) in the Ojców National Park (South Poland). — Acta Zool. Cracov., 31 (3): 115–165.

Tuomenpuro J. 1989. Habitat preferences and territory size of the Dunnock *Prunella modularis* in southern Finland. — Ornis Fennica, 66 (4): 133–141.

Tuomenpuro J. 1990. Population increase and breeding biology of the Dunnock *Prunella modularis* in the southern Finland. — Ornis Fennica, 67 (2): 33–44.

Tuomenpuro J. 1991. Effect of nest site on nest survival in the Dunnock *Prunella modularis*. — Ornis Fennica, 68 (2): 49–56.

Weitz H. 1988. Zur Brutebiologie Heckenbrounelle (*Prunella modularis*). — Charadrius, 24 (2): 73–84.

THE EFFICIENCY OF REPRODUCTION OF THE DUNNOCK (*PRUNELLA MODULARIS*) IN SOUTHERN KARELIA

M.V. Yakovleva

State Nature Reserve "Kivach", Kivach, Kondopoga District, Republic of Karelia, 18210, Russia;e-mail: kivach-bird@rambler.ru

Summary

Data on productivity of the Dunnock (*Prunella modularis*) were collected in 1979–2011 in southern Karelia (94 nests the southeast of the Ladoga region and 277 nests in "Kivach" Nature Reserve). The nesting adult birds were marked individualy. The terms of egg-laying varied from 30.04 to 17.07, but the overwhelming majority (94%) of clutches were initiated within two months (8.05–7.07). Some females had two breeding cycles, initiating their second clutches when the first fledglings were not less than 14, usually 21–25 days old (n = 13). The mean clutch size was 5.0 ± 0.04 eggs with maximum in early June and minimum in July. The second clutches were both larger and smaller than the first clutches of the same females. Predators destroyed about 42% of the nests in the Ladoga region and 52% in "Kivach" Nature Reserve; their pressure decreased from May to June–July. The nests placed on the young spruces (about 80% of the nests) were destroyed more frequently than other nests. The proportion of the non-hatched eggs was 13.6% (n = 1019) and increased in the second half of breeding season. The embryo death rate in May did not depend on air temperatures. The parents abandoned 5.4% of the nests, and did it more often in the beginning of the breeding season. The Cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs and nestlings were found only in three of 362 nests. The overall reproductive success was about 35% in "Kivach" Nature Reserve and 43% in the Ladoga region (about 2 fledglings per a nesting attempt).