

Экологические особенности северной бормотушки *Hippolais caligata* в Барабинской лесостепи

В. М. ЧЕРНЫШОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: chernyshov@ngs.ru

АННОТАЦИЯ

По материалам, собранным в 1973–2005 гг. в окрестностях оз. Чаны (юг Западной Сибири), проанализированы экологические особенности северной бормотушки в центральной части ее ареала. Особое внимание уделено параметрам размножения как основе адаптаций этого вида к условиям обитания.

Ключевые слова: период откладки яиц, величина кладки, изменчивость размеров яиц, пресс хищников, продуктивность размножения, *Hippolais caligata*.

Несмотря на широкое распространение северной бормотушки, она изучена недостаточно. Детальных исследований этого вида за редким исключением [1] до сих пор не проведено, а общие экологические сведения по ней представлены главным образом в эколого-фаунистических сводках [2–4]. По мнению Г. Н. Симкина [5], эта кустарниковая форма пересмешек сформировалась на территории Средней Азии в период максимального усыхания древнего моря Тетиса. В ледниковый период бормотушка сумела приспособиться к условиям холодных приледниковых зон, а затем расселиться в лесные и даже таежные районы. В настоящее время северная бормотушка распространена в Европе от Прибалтики до Приполярного Урала и Каспийского моря, в Азии на севере – до низовий Оби и Енисея, на юге – до Пакистана, на востоке – до Средней Сибири. В последние десятилетия отмечена экспансия этого вида в западном и северо-западном направлениях [6–8]. В Западной Сибири этот вид во многих местностях обычен, однако гнездовая плотность год от года может сильно меняться [9].

Задача данных исследований – изучение всех стадий годового цикла северной бормотушки во время ее пребывания на юге Западной Сибири, т. е. на территории, близкой к центру возникновения этого вида. Особое внимание уделено изменчивости параметров размножения как основе адаптаций этого вида к условиям обитания.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1973–2005 гг. на причановском участке Барабинской низменности (юг Западной Сибири). Район исследований расположен в южной части лесостепной зоны в окрестностях оз. Чаны, а также на его островах (Здвинский, Купинский, Барабинский и Чановский р-ны Новосибирской области). Для причановского участка Барабинской низменности характерно чередование возвышенных увалов-грив и межгривных понижений, возникших в результате деятельности водных потоков в прошлом и обычно имеющих ориентацию с северо-востока на юго-запад. Лето здесь жаркое, но сравнительно короткое. Весенние заморозки, как правило, за-

канчиваются к 20-му мая, но нередки случаи, когда они отмечены и в первой декаде июня. Осенние заморозки в среднем начинаются 10–20-го сентября, а в отдельные годы и в первых числах августа [10]. Растительный покров весьма неоднороден. На грибах обычны осиново-березовые или березовые перелески (колки), в западинах – березняки и ивовые кустарники, ближе к болоту – различные варианты шелковицевых и волоснецовых ассоциаций, а лисохвостово-вейниковая полоса расположена непосредственно у болота тростниково-осоково-вейникового типа [11, 12].

Исследования проведены с начала прилета первых особей до конца осенних миграций. Биотопическое распределение и обилие определяли учетом на маршрутах с ограниченной шириной трансекты, а также сплошным поиском гнезд. Маршрутами охвачены все типы биотопов. Длина учетных трансект составляла от 1 до 6 км, ширина – от 20 до 50 м в зависимости от местообитания. Миграции изучали методом отлова птиц стационарными и временными линиями “паутиных” сетей [13]. Для каждой декады определены суммарная площадь всех стоявших сетей и число пойманных птиц. Показатель интенсивности миграций (попадаемость) – среднее за декаду количество птиц, отловленных в течение суток, в пересчете на 100 м² пространства, перекрываемого сетями. Пойманных птиц осматривали, определяли пол и возраст, регистрировали линьку, измеряли и кольцевали. Линьку исследовали по методике Г. А. Носкова с соавторами [14, 15] с небольшими дополнениями и изменениями. За период исследований отловлено сетями и окольцовано 300 особей этого вида.

В период размножения птиц проводили регулярные поиски гнезд и систематические наблюдения за ними для выяснения сроков гнездования, плодовитости и успешности размножения. Дату начала откладки яиц в каждом гнезде определяли при непосредственных наблюдениях, либо оценивали в результате соответствующих расчетов, исходя из насыщенности яиц, времени вылупления или возрастных признаков птенцов. С помощью штангенциркуля (точность деления 0,1 мм) определяли линейные размеры яиц: длину (L)

и максимальный диаметр (ширину) (B). Объем яиц вычисляли по формуле: $V = 0,51 \times L \times B^2$ [16], а индекс формы (округленности) – по формуле: $S_{ph} = (B/L) \times 100$ [17]. При изучении изменчивости ооморфологических признаков за исходные данные взяты не промеры отдельных яиц, а средние арифметические всех яиц в каждой кладке, а также коэффициенты их внутрикладковой вариации (CV). После вылупления птенцов подсчитывали их число, промеряли яйца с неразвившимися или погибшими эмбрионами. В период гнездования обследовано 158 гнезд, промерено 589 яиц, окольцовано 311 птенцов. Выживаемость (сохранность) гнезд оценивали с помощью программы MARK 6.0 [18–21]. Проведен корреляционный и однофакторный дисперсионный анализ данных. Статистические различия оценены по t -критерию Стьюдента и F -критерию Фишера при уровне значимости $p < 0,05$. Обработка данных проведена с помощью программного пакета Statistica 6.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки и динамика сезонных явлений.

В районе исследований северная бормотушка – обычный гнездящийся и немногочисленный пролетный вид. Первые особи прилетают в начале третьей декады мая, а наиболее интенсивные перемещения отмечены в конце мая – начале июня (рис. 1). В конце первой декады июня весенние перемещения бормотушки заканчиваются.

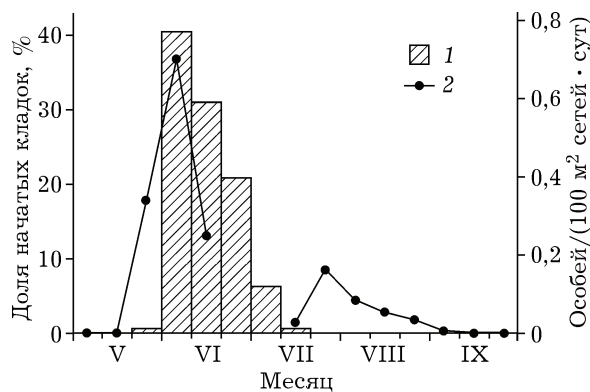


Рис. 1. Динамика миграций и сезонное распределение начатых кладок.

1 – доля начатых кладок, 2 – особей/(100 м² сетей · сут)

Период откладки яиц растянут на 1,5 мес. В самом раннем гнезде первое яйцо отложено 31 мая, в самом позднем – 11 июля. Пик начала откладки яиц у бормотушки приходится на первую декаду июня (40,5 %). Растяннутость сроков размножения у бормотушки, как и у других открыто гнездящихся видов воробьиных птиц в Барабе, в основном связана с частым разорением гнезд хищниками, в результате которого появляются дополнительные кладки. Способность бормотушки строить даже третьи гнезда в случае утраты первых отмечена ранее [22]. Возможность двух нормальных циклов размножения у бормотушки маловероятна. Об этом свидетельствует и форма гистограммы сезонного распределения начатых кладок: второй пик гнездования отсутствует (см. рис. 1). В Вологодской области отмечен случай откладки нормальной второй кладки самкой, образовавшей пару уже с другим самцом [23].

С первой декады июля по первую декаду августа у взрослых птиц отмечена смена небольшого количества мелких контурных перьев. Чаще всего растущие перья зарегистрированы на голове и шейных отделах брюшной и спинной птерилий, реже – на груди и дорсальном отделе спинной птерилии. Иногда сменяется часть перьев на бедренной и голенной птерилиях, среди кроющих хвоста. Линьки кроющих крыла нет. Явных признаков линьки у молодых птиц не отмечено. Лишь у единичных особей зарегистрировано отрастание отдельных контурных перьев, возможно, взамен случайно утерянных.

Слабо выраженные послегнездовые перемещения северной бормотушки отмечены уже в середине июля, а максимальная интенсивность ее кочевок – в конце этого месяца. В течение августа летне-осенние миграции этого вида постепенно заканчиваются, отдельные особи встречены в конце августа – первых числах сентября. В целом осенний пролет бормотушки выражен гораздо слабее, чем весенний. Существуют возрастные различия в сроках летне-осенних перемещений. В первой декаде июля в отлогах паутиными сетями отмечены только взрослые птицы, во второй и третьей декадах начинают преобладать молодые бормотушки (51,9 и 58,1 % соответственно), а в августе они составляют уже подавляющее большинство

(91,7 %). Самая поздняя встреча взрослой бормотушки – 14-го августа, а молодой – 2-го сентября.

Местообитания, обилие, территориальные связи. Северная бормотушка обитает в кустарниковых зарослях (преимущественно из шиповника *Rosa cinnamomea* и *R. acicularis*), на лугах вблизи колков, а также на пустошах и разнотравно-полынных залежах, которые особенно ее привлекают. В последние годы с появлением большого количества заброшенных полей обилие бормотушки заметно возросло. Подобное явление отмечено и в Ленинградской области [24]. На разнотравно-полынной залежи плотность гнездования, судя по найденным гнездам, может составлять не менее 30 пар/км². Плотность населения бормотушки вблизи ленточных березовых колков в весенний период не превышает 18,7 особей/км². В послегнездовой период в пятой пятидневке июля больше всего ее вблизи ленточных колков (31,3 особей/км²).

Местное население бормотушки формируется уже с прилетом первых особей. Взрослые особи находятся в районе гнездования до конца июля – начала августа. Местных молодых птиц отлавливали до середины августа. Шесть молодых особей, окольцованных в гнездах, в возрасте 24–39 сут все еще находились вблизи места рождения. В то же время одна 30-дневная молодая бормотушка переместилась на 800 м к юго-западу, а другая в 35-дневном возрасте – на 300 м в том же направлении. В последующие сезоны из окольцованных в гнездовой период особей на месте прежнего гнездования или рождения не отловлено ни одной птицы. Это, вероятно, можно объяснить недостаточной степенью контроля над гнездящейся популяцией из-за слишком большой территории. В Вологодской области на места прежнего гнездования возвращается 7,5–12,5 % окольцованных взрослых птиц, а на место рождения – лишь 0,4 % молодых [25].

Размещение и строение гнезд. Из 158 гнезд бормотушки почти половина (46,8 %) размещена над землей среди крупных стеблей полыни, преимущественно эстрагона (*Artemisia dracuncululus*), гораздо реже – обыкновенной (*A. vulgaris*) и сизой (*A. glauca*). Значительная доля гнезд (25,3 %) построена на поверхности земли среди сухих стеблей злаков, по-

лыни и бодяка (*Cirsium* sp.), как правило, под прикрытием травы или кустарника. Реже бормотушка гнездилась над землей в густом пырее (*Agropyron repens*) и других сходных злаках (13,9 %), в кустиках шиповника (7,6 %), в крапиве (*Urtica dioica*) (3,2 %). В единичных случаях ее гнезда отмечены в нижней части небольшой березки, лоха (*Elaeagnus argentea*), малины (*Rubus idaeus*), сирени (*Syringa* sp.). Гнезда размещены на высоте до 76 см, но обычно гораздо ниже. Средняя высота их расположения ($n = 149$) составляет (10 ± 1) см. В Вологодской области большая часть гнезд (84 %) расположена на поверхности земли, а надземные гнезда – гораздо ниже, чем в районе наших исследований [1]. Высота размещения гнезда существенно зависит от сроков начала откладки в нем яиц ($F = 7,36$, $p = 0,00013$). В течение сезона она увеличивается, очевидно, вследствие разрастания удобных для гнездования высокостебельных растений (например, эстрагона).

Гнездо бормотушки, имеющее форму полусфера, сплетено из тонких сухих травинки и корешков, лоток чаще всего обильно выстлан растительным «пухом» (летучками сложноцветных), реже – шерстью, перьями или конским волосом. Гнездо очень аккуратное, стенки плотные, внутренние края лотка стянуты. Диаметр гнезда ($n = 147$) от 64×64 до 128×95 и 109×109 мм, в среднем $(94,7 \pm 0,8) \times (84,0 \pm 0,6)$ мм, высота гнезда 50–108, в среднем $(68,9 \pm 0,9)$ мм. Диаметр лотка от 45×45 и 48×36 до 65×50 и 57×57 , в среднем $(52,4 \pm 0,3) \times (47,4 \pm 0,3)$ мм, его глубина 30–57, в среднем $(47,6 \pm 0,3)$ мм. Внешний диаметр гнезд бормотушки, построенных в Вологодской области, существенно меньше [1].

Величина кладки и выводка. Количество яиц в кладках бормотушки варьирует от 3 до 7. В большинстве гнезд по 5 (47,5 %) или 6 (34,0 %) яиц. Средний показатель потенциальной плодовитости ($n = 141$) составляет $(5,18 \pm 0,06)$ яиц. Коэффициент вариации величины кладки равен 14,7 %. В Вологодской области средняя величина кладки выше $(5,75 \pm 0,12)$, однако здесь не учтены гнезда с кладками, найденными после 20 июня, а выборка гораздо меньше нашей.

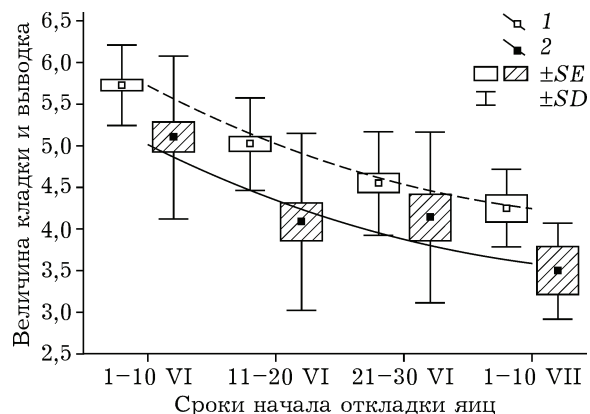


Рис. 2. Сезонная динамика величины кладки (1) и выводка (2)

В выводке после вылупления от 2 до 7, в среднем $(4,98 \pm 0,15)$ птенцов ($n = 51$). Покидают гнездо 2–6, в среднем $(4,60 \pm 0,18)$ слетков ($n = 40$).

Сезонная изменчивость. Количество откладываемых яиц у бормотушки существенно зависит от сроков начала их откладки. Средняя величина кладки в популяции снижается с $5,74 \pm 0,06$ в первой декаде июня до $4,25 \pm 0,16$ яиц в первой декаде июля (рис. 2).

Межгодовая изменчивость. В разные годы ($n = 7$) среднесезонная величина кладки бормотушки колеблется от $(4,90 \pm 0,31)$ до $(5,50 \pm 0,14)$ яиц. Попарное сравнение ($n = 21$) данных за 7 лет не выявило существенных межгодовых различий в потенциальной плодовитости (возможно, из-за недостаточного объема материала).

Ооморфологические параметры. Яйца бормотушки темно-розовые с красно-коричневыми пятнами и черными крапинками. Межкладковая изменчивость в окраске свойственна оттенкам цветового фона, степени его насыщенности, а также плотности рисунка. Нередко одно из яиц в кладке (вероятно, последнее) заметно светлее остальных. Размеры яиц варьируют от $14,2 \times 11,6$ и $14,8 \times 11,5$ до $18,2 \times 13,3$ и $16,9 \times 14,0$ мм, в среднем ($n = 589$) – $(16,16 \pm 0,03) \times (12,51 \pm 0,02)$ мм. Величина яиц, вероятно, такая же, как в Мордовии [26], но средняя длина яиц существенно меньше ($p = 0,0155$), чем в Вологодской области $(16,33 \pm 0,08)$ мм [1]. Коэффициент вариации (CV) длины равен 4,0 %, наибольшего диаметра (ширины) – 3,0 %. Индекс

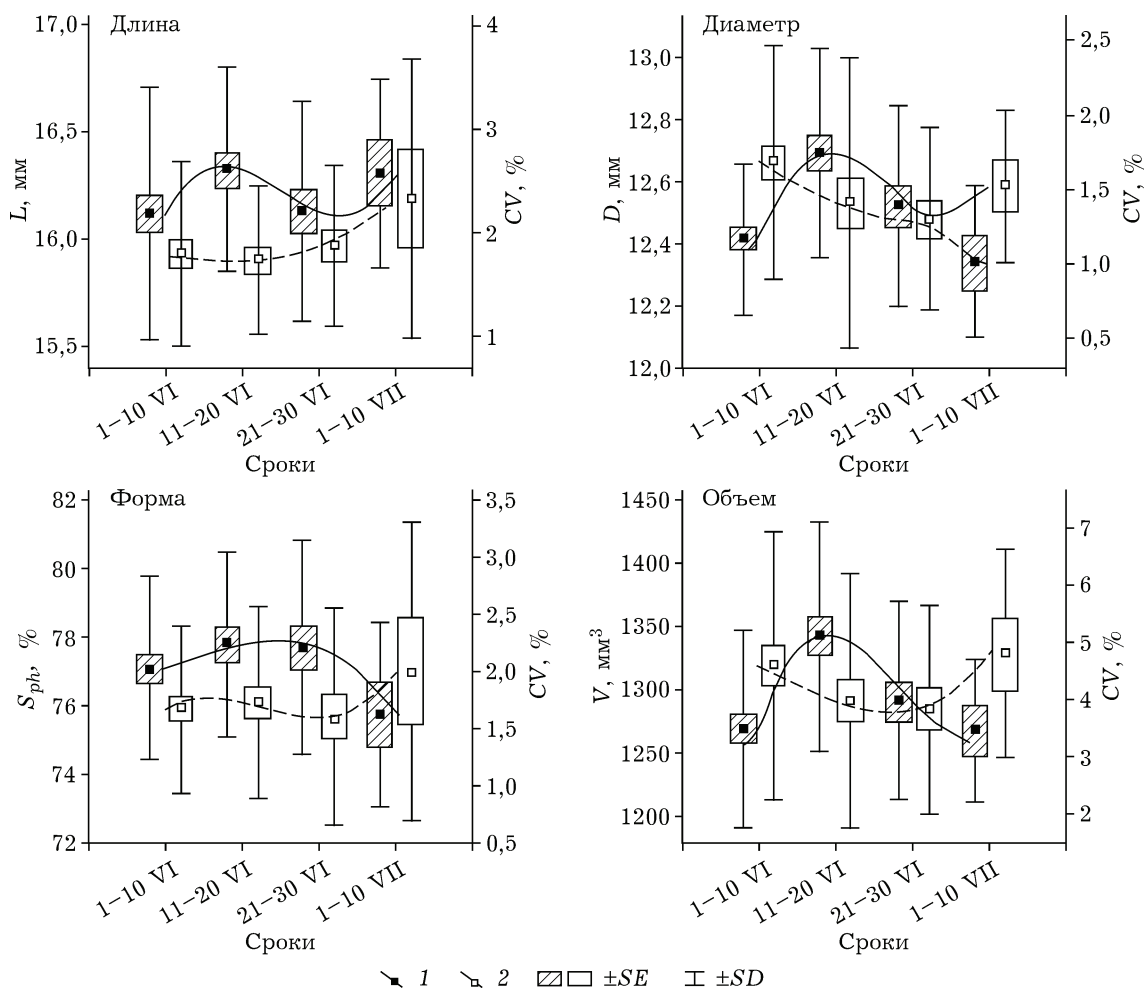


Рис. 3. Сезонная динамика средних значений и вариабельности морфологических параметров яиц.

1 – среднее параметров, 2 – среднее CV параметров

округленности составляет 69,1–87,2, в среднем ($77,5 \pm 0,1$), CV – 4,1 %. Объем яиц изменяется в пределах от 975 до 1689 мм³, в среднем (1292 ± 4) мм³ при CV = 8,3 %.

Зависимость от величины кладки. Средние значения линейных размеров и объема яиц в 6-яйцовых кладках у бормотушки достоверно меньше, чем в 5-яйцовых. Вариабельность диаметра, напротив, – выше. Форма яиц бормотушки, вероятно, от величины кладки не зависит.

Сезонная изменчивость. Наибольшие линейные размеры и, соответственно, объем яиц отмечены в кладках, отложенных в середине гнездового периода (рис. 3). В поздних кладках яйца становятся более продолговатыми. Характер изменчивости объема соответствует изменчивости диаметра яйца. Наименьшая вариабельность размеров яиц отме-

чена в кладках, снесенных в середине периода откладки: во второй и третьей декадах июня. Стабильность формы яиц остается в течение сезона примерно на одном уровне. Лишь в поздних кладках отмечается тенденция к возрастанию ее вариабельности.

Межгодовая изменчивость. Из всех рассматриваемых морфологических параметров достоверные межгодовые различия отмечены лишь в средней длине яиц.

Продуктивность размножения. По наблюдениям за 139 гнездами успешное завершение гнездового цикла зарегистрировано в 77 из них (55,4 %); 56 гнезд (40,3 %) разорено, 3 (2,2 %) – брошены, 3 гнезда с кладками (2,2 %) погибли после распашки залежи.

Разорение гнезд хищниками. Пресс хищников – основной фактор, влияющий на продуктивность популяции бормотушки и измен-

Интенсивность разорения гнезд в зависимости от сроков начала откладки в них яиц

Период начала откладки	Количество гнезд				Количество потерь (яиц, птенцов)	
	с известной судьбой	разоренных		общих	от хищников	
		n	%		n	% от общих потерь
1–10 июня	60	28	46,7	162	137	84,6
11–20 июня	43	18	41,9	91	65	71,4
21–30 июня	26	7	26,9	51	26	51,0

чивость ее репродуктивных показателей. Гибель яиц и птенцов в результате разорения гнезд составляет в среднем 75,1 % от общих потерь потомства (табл. 1). Проанализированы две модели сохранности гнезд бормотушки: 1) модель Мейфилда [27, 28] с постоянной вероятностью ежедневного “выживания” гнезда; 2) с варьирующей в течение гнездового сезона вероятностью ежедневной сохранности гнезда. По модели Мейфилда ежедневная сохранность гнезда у бормотушки составляет $0,958 \pm 0,0054$, а за 28-дневный гнездовой цикл – $0,304$. Таким образом, к концу одного гнездового цикла у бормотушки остаются не разоренными лишь 30,4 % гнезд. Согласно информационному индексу Акайки имеющиеся данные наилучшим способом описывает вторая модель. По этой модели в течение гнездового сезона сохранность гнезд возрастает с $0,877$ до $0,992$ (рис. 4). Сильнее страдают гнезда с ранним началом кладки. В течение гнездового сезона влияние хищ-

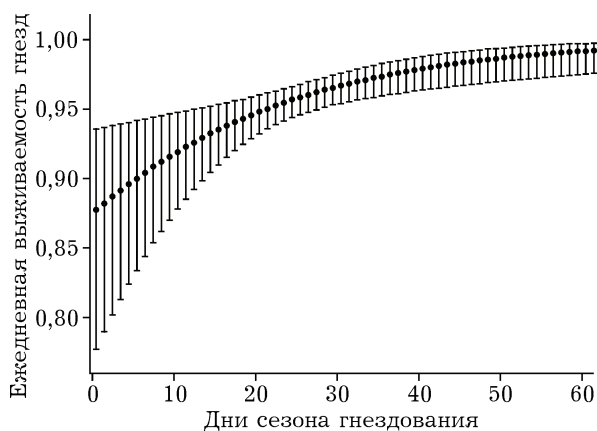


Рис. 4. Сезонное изменение сохранности гнезд. Вертикальные отрезки – 95%-е доверительные интервалы

ничества ослабевает, вероятно, из-за повышения скрытости гнезд в результате роста растений (см. табл. 1). Основной урон гнездам бормотушки наносят наземные хищники: горностаи (*Mustela erminea*), колонок (*Kolonocus sibirica*), барсук (*Meles meles*), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*) и корсак (*Vulpes corsac*). Возможно, небольшая часть гнезд разоряется грачами (*Corvus frugilegus*), серыми воронами (*C. cornix*) и сороками (*Pica pica*). Иногда кладки уничтожаются грызунами. Успешность гнездования этого вида, по-видимому, зависит от высоты расположения гнезда. Сохранившиеся до вылета птенцов гнезда расположены в среднем на высоте (12 ± 1) см, тогда как разоренные – на высоте (9 ± 1) см. Среди наземно-расположенных гнезд бормотушки доля разоренных составляет ($61,8 \pm 8,5$) %, а среди наземных гнезд – почти в 2 раза меньше ($34,1 \pm 5,0$) %.

Эмбриональная смертность. Доля элиминированных яиц (неоплодотворенных и с погибшими на разных стадиях развития эмбрионами) от общего количества яиц в кладках, сохранившихся, по крайней мере, до выклева птенцов, у северной бормотушки составляет ($5,5 \pm 1,1$) %. На долю эмбриональных потерь приходится 13,0 % от потерь во время насиживания и 9,1 % от общих потерь в гнездовой период. Эмбриональная элиминация отмечена в ($25,6 \pm 4,7$) % кладок. В каждой такой кладке не больше двух неразвившихся яиц (в среднем 1,1 яйца). Существенной зависимости эмбриональной смертности от величины кладки у бормотушки не обнаружено, хотя отмечена слабая тенденция к уменьшению доли элиминированных яиц в 6-яйцовых кладках ($(4,5 \pm 1,5)$ % по сравнению с ($6,7 \pm 1,9$) % в 5-яйцовых)). Выявлено

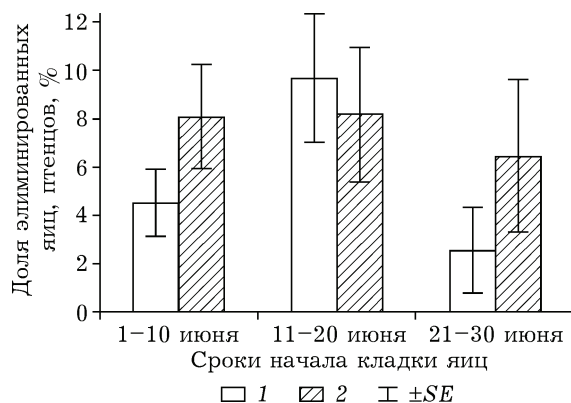


Рис. 5. Зависимость эмбриональной и постнатальной смертности от сроков откладки яиц.

1 - доля неразвившихся яиц, 2 - доля погибших птенцов

достоверное возрастание этого показателя в кладках, снесенных в середине периода откладки яиц (вторая декада июня), и его снижение в поздних кладках (рис. 5).

Каких-либо различий в средних морфологических параметрах яиц и их вариабельности в благополучных и неблагополучных кладках у северной бормотушки не отмечено. Элиминированные яйца по размерам не отличаются от средних показателей в популяции.

Постнатальная смертность. Постнатальная элиминация (доля птенцов, погибших преимущественно под действием внутренних факторов, от всех вылупившихся в не разоренных впоследствии гнездах) чаще всего обусловлена морфологической разнокачественностью птенцов. Реже часть их в выводке гибнет от болезней или паразитов. Иногда

уменьшение выводка происходит в результате частичного разорения гнезда необлигательными "хищниками" (например, грызунами). У северной бормотушки постнатальная смертность составляет $(7,9 \pm 1,5) \%$ или $9,8 \%$ от общих потерь и отмечается в $(34,3 \pm 5,7) \%$ выводков. На один неблагополучный выводок приходится 1-2 погибших птенца (в среднем 1,1). Наименьшая постнатальная смертность ($4,9 \%$) отмечена в выводках, появившихся из 5-яйцовых кладок, однако влияние величины кладки, также как и величины выводка, на этот показатель недостоверно. Не отмечено и существенных сезонных изменений постнатальной смертности. Статистически достоверных ооморфологических различий между кладками, давшими благополучные и неблагополучные выводки, у северной бормотушки не обнаружено.

Продуктивность кладок разной величины. Эффективность насиживания самых крупных кладок (6-7 яиц) существенно выше, чем средних ($p = 0,0211$), однако доля выкормленных птенцов больше у самок, отложивших самые распространенные 5-яйцовые кладки ($p = 0,0318$). В целом успешность и продуктивность гнездования бормотушки с увеличением потенциальной плодовитости возрастает (табл. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Барабинской лесостепи, как и в западной части ареала, для северной бормотушки характерны короткий предгнездовой период и сравнительно позднее начало гнездования.

Т а б л и ц а 2

Продуктивность кладок разной величины

Величина кладки	Количество		Успешность						Среднее число	
	кладок	яиц	насиживания		выкармливания		размножения		в выводке	на гнездо
			n*	%	n*	%	n*	%		
3-4	21	83	55	66,3	39	70,9	39	47,0	3,3	1,9
5	49	245	152	62,0	131	86,2	131	53,5	4,4	2,7
6-7	40	241	178	73,9	135	75,8	135	56,0	5,2	3,4
Всего	110	569	385	67,7	305	79,2	305	53,6	4,5	2,8

* Число птенцов.

Репродуктивным показателям этого вида свойственна хорошо выраженная сезонная изменчивость, что определяет разнокачественность производимого потомства. Пресс наземных хищников (преимущественно курных) – основной фактор, влияющий на продуктивность размножения. Высокая способность северной бормотушки к повторному гнездованию при неудачной первой попытке позволяет ей повысить успех размножения. При короткой продолжительности жизни, характерной для большинства мелких воробьиных птиц, и при сезонном увеличении сохранности гнезд растянутость гнездового сезона северной бормотушки должна поддерживаться естественным отбором, даже при сравнительно раннем отлете на зимовку. Этому также способствуют сильное сокращение полноты послебрачной линьки в районе гнездования и отсутствие линьки у молодых птиц. Распределение и обилие северной бормотушки в современной лесостепи Западной Сибири связаны с интенсивностью и характером сельскохозяйственной деятельности.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 94-04-12015), а также за счет гранта по программе № 25 Президиума РАН и гранта НШ-1038.2003.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бутьев В. Т., Шитиков Д. А., Федотова С. Е. Гнездовая биология северной бормотушки (*Hippolais caligata*, Passeriformes) на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 1. С. 81–89.
2. Птушенко Е. С. Семейство славковые Sylviidae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. VI. С. 146–330.
3. Корелов М. Н. Род Бормотушка // Птицы Казахстана. Алма-Ата, 1972. Т. IV. С. 58–75.
4. Гынгазов А. М., Миловидов С. П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1977. 350 с.
5. Симкин Г. Н. Певчие птицы: Справочное пособие. М.: Лесн. пром-сть, 1990. 399 с.
6. Иовченко Н. П. Современное состояние бормотушки (*Hippolais caligata* Licht.) на Северо-Западе России и возможные причины расширения ее ареала // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России (эколого-фаунистические исследования): труды / Биол. НИИ СПбГУ. Вып. 48. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. С. 85–99.
7. Иовченко Н. П. Гнездование северной бормотушки *Hippolais caligata* в Ярославской области и некоторые проблемы изучения изменений ареалов // Рус. орнитол. журн. 2010. Т. 19. Экспресс-выпуск 610. С. 1999–2009.
8. Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В. Бормотушка *Hippolais caligata* в Карелии // Там же. 2008. Т. 17. Экспресс-выпуск 403. С. 320–326.
9. Рябицев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 608 с.
10. Комлев А. М., Кухарская В. Л., Черникова М. И. Климат и гидрология // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 25–42.
11. Лапшина Е. И. Растительный покров // Там же. С. 112–124.
12. Юрлов К. Т. Видовой состав и приуроченность к биотомам птиц в озерной лесостепи Барабинской низменности (Западная Сибирь) // Экология и биоценотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 5–29.
13. Юрлов К. Т., Тотунов В. М., Чернышов В. М. Опыт отлова птиц “кустарниковыми” и “кронными” сетями в Барабинской лесостепи (Западная Сибирь) // Мат-лы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Ч. 2. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 131–132.
14. Носков Г. А., Гагинская А. Р. К методике описания состояния линьки у птиц // Сообщения Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц. 1972. № 7. С. 154–163.
15. Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Ч. I. Вильнюс, 1977. С. 37–48.
16. Hoyt D. F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // Auk. 1979. Vol. 96, N 1. P. 73–77.
17. Мьянд Р. Внутривидовая изменчивость птичьих яиц. Таллин: Валгус, 1988. 192 с.
18. Program MARK. URL: <http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm> (дата обращения: 07.07.2011).
19. White G. C., Burnham K. P. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. 1999. Vol. 46 Supplement. P. 120–138.
20. Rotella J. J., Dinsmore S. J., Shaffer T. L. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS // Animal Biodiversity and Conservation. 2004. Vol. 27, Issue 1. P. 187–205.
21. Rotella J. Chapter 17. Nest survival models // E. Cooch, E. White (eds). Program MARK: a gentle introduction. 9th edition. 2010. 833 p. URL: <http://www.dugaldallen.com/cgi-bin/cgi-proxy/nph-proxy.pl/000000A/http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/> (дата обращения: 07.07.2011).
22. Россинский А. А. К биологии бормотушки *Iduna caligata* и зеленой пеночки *Acanthpneuste viridanus* // Орнитол. вестн. 1917. Т. 8, вып. 3–4. С. 154–179. (2-е изд.: Россинский А. А. К биологии бормотушки *Iduna caligata* Licht. и зеленой пеночки *Acanthpneuste viridanus* Blyth. // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13. Экспресс-выпуск 252. С. 122–139).
23. Федотова С. Е., Шитиков Д. А. О втором цикле размножения у северной бормотушки *Hippolais caligata*

- в Вологодской области // Рус. орнитол. журн. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск 356. С. 575–576.
24. Федоров В. А. Новые данные о гнездовании и распространении бормотушки *Hippolais caligata* в Ленинградской области // Там же. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск 353. С. 486–488.
25. Шитиков Д. А., Федотова С. Е., Федчук В. В. Новые данные о территориальном консерватизме и филлопатрии у северной бормотушки в Вологодской области // Орнитология. Вып. 34(2). М.: Изд-во Моск. ун-та, 2007. С. 218–219.
26. Лысенков Е. В., Спиридонов С. Н., Лапшин А. С. Материалы к гнездовой биологии северной бормотушки *Hippolais caligata* в Мордовии // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13. Экспресс-выпуск 268. С. 702–705.
27. Mayfield H. F. Nesting success calculated from exposure // Wilson Bull. 1961. Vol. 73, N. 3. P. 255–261.
28. Mayfield H. F. Suggestions for calculating nest success // Ibid. 1975. Vol. 87, N. 4. P. 456–466.

Ecological Features of Booted Warbler *Hippolais caligata* in the Baraba Forest-Steppe

V. M. CHERNYSHOV

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: chernyshov@mgs.ru*

Ecological features of booted warbler in the central part of its range were analyzed on the basis of the data collected in 1973–2005 in the vicinity of Lake Chany (south of West Siberia). Special attention was paid to the parameters of reproduction as the basis of adaptations of this species to habitat conditions.

Key words: egg-laying period, clutch size, egg size variability, nest predation, reproduction efficiency, *Hippolais caligata*.