

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
The Russian Journal of Ornithology
Издаётся с 1992 года

Экспресс-выпуск • Express-issue

2000 № 101

СОДЕРЖАНИЕ

3-13 *Larus argentatus mongolicus* Suschkin, 1925:
фенология и биология гнездования.
С.В.ПЫЖЬЯНОВ

13-23 Питание птенцов теньковки *Phylloscopus collybita*
в лесостепной дубраве “Лес на Ворске”.
М.С.БЕРЕЗАНЦЕВА

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Express-issue
2000 № 101

CONTENTS

- 3-13 *Larus argentatus mongolicus* Suschkin, 1921:
phenology and biology of nesting.
S.V.PYZHJANOV
- 13-23 Nestling food of the chiffchaff *Phylloscopus collybita*
in a forest-steppe oak wood, the Forest on Vorskla
River. M.S.BEREZANTZEVA
-
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

***Larus argentatus mongolicus* Suschkin, 1925: фенология и биология гнездования**

С.В.Пыжьянов

НИИ биологии при Иркутском государственном университете,
Иркутск-3, а/я 24 НИИБ при ИГУ, 664003, Россия

Поступила в редакцию 7 мая 1997

Интерес к систематическому статусу форм и их филогенетическим связям внутри комплекса крупных белоголовых чаек не ослабевает уже несколько десятков лет. Несмотря на развернувшуюся дискуссию, которая то угасает, то разгорается с новой силой, вопрос далёк от окончательного решения. В значительной степени это обусловлено крайне неравной изученностью разных форм этой группы. И если населяющие Европу виды и подвиды изучены достаточно полно, то изученность азиатских чаек оставляет желать лучшего. В данной работе представлены материалы по биологии размножения монгольской серебристой чайки *Larus argentatus mongolicus* Suschkin, 1925, собранные в ходе многолетних наблюдений на Байкале.

Серебристая чайка — самая крупная, широко распространённая и многочисленная чайка на Байкале и в Прибайкалье. Она предпочитает гнездиться крупными колониями, хотя встречаются и мелкие поселения, и одиночно гнездящиеся пары (Скрябин 1977; Пыжьянов и др. 1989; Пыжьянов 1996). В настоящее время серебристая чайка на Байкале заселила все пригодные для гнездования места (Пыжьянов 1987; Пыжьянов и др. 1989). Её широкое распространение объясняется экологической пластичностью: она одинаково успешно гнездится как на болотах, так и на скалах. Большинство же других видов чайковых птиц в своём распространении ограничены, так как их колонии приурочены к заболоченным пространствам в устьях впадающих в Байкал крупных рек.

Материал и методика

Материал собран в разных районах Байкала, преимущественно на островах южной части пролива Малое Море (Средний Байкал). Это один из основных районов обитания серебристой чайки на озере, где в более чем 20 поселениях сосредоточено около половины байкальской популяции вида (Пыжьянов и др. 1989). Однако большинство колоний в этом районе во время откладки яиц и в начале периода насиживания практически недоступны для исследователя из-за разрушения ледового покрова, продолжающегося с конца апреля по 15-20 мая. И только к 4 колониям на островах в приустьевой части р. Сармы доступ открывается раньше благодаря размыванию льда паводковыми водами. Три из них, на о-вах Малый Тоник, Хынык и Коса, относятся к мелким поселениям (от 3 до 50 гнёзд) и одна, на о-ве Большой Тойник — к крупным (180-200 гнёзд.)

В периоды откладки яиц и вылупления птенцов колонии посещали как минимум раз в два дня, по возможности ежедневно. Яйца маркировали несмываемой краской либо мягким простым карандашом на тупом конце. Птенцов метили с момента вылупления. Всего режим откладки яиц прослежен в 143 полных кладках, продолжительность насиживания в 141 гнезде, режим вылупления в 66 полных кладках, продолжительность вылупления в 96 выводках.

Яйца измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, их объём вычисляли по формуле (Harris 1964):

$$V = 0.476 \cdot 10^{-3} \cdot l \cdot b^2,$$

где V — объём в мл, l — длина яйца в мм, b — ширина яйца в мм.

Результаты

Появляются серебристые чайки рано, задолго до вскрытия озёр и рек. На Южном Байкале, в дельте Селенги, первые птицы появляются в среднем 1 апреля (6 лет наблюдений) с колебаниями от 28 марта до 11 апреля (Скрябин и др. 1991). Спустя некоторое время они оказываются на Среднем Байкале (Малое Море). За 10 лет наблюдений средняя дата их появления здесь — 7 апреля, с колебаниями от 31 марта до 12 апреля. Спустя ещё две недели, в среднем 13 апреля (7-19 апреля, 11 лет наблюдений), чайки достигают устья Верхней Ангары (Там же).

Первые птицы держатся на редких в эту пору пропаринах и полынях, кормясь на свалках, стоянках рыбаков и пр. Только спустя 3-8 дней они появляются на территории колоний. Продолжительность этого периода зависит от сроков прилёта и размеров поселения. В годы с ранним прилётом чаек этот период дольше. При прочих равных условиях на территории крупных колоний птицы появляются раньше.

Численность серебристых чаек постепенно растёт, достигая своего максимума в первой декаде июня. К этому времени и приурочены ежегодные учёты птиц. Изменения численности чаек в колониях, вероятно, мало связаны с ходом весенней миграции, которая на юге заканчивается в первых числах мая, на севере — в начале второй декады мая (Там же).

Первые птицы (“пионеры”) распределяются по наиболее предпочтаемым местам с минимальной плотностью (Burger, Shisler 1980). На скалистых островах — это верхняя кромка обрывов, выходы коренных пород, мощные уступы. На болотах серебристые чайки предпочитают гнездиться на возвышенных местах: кочках, прирусловых валах и т.п. И на скалах, и на болотах они избегают участков с сильно развитой растительностью. По мере увеличения численности вновь прибывшие птицы вклиниваются между пионерами, повышая тем самым локальную плотность в поселениях, а затем уж осваивают новые, менее удобные места.

Процесс занятия территории в колонии сильно растянут и продолжается с момента первого появления птиц на колонии до конца мая. Это самое беспокойное время в жизни чаек, когда наблюдается наибольшее число агрессивных контактов между ними, что существенно отличает монгольский подвид от чайки-хочотуньи с Каспия (Панов и др. 1991).

Таблица 1. Фенология размножения серебристой чайки на Малом Море

Год	Откладка яиц			Вылупление птенцов			Подъём молодых на крыло		
	Начало	Массовая	Конец	Начало	Массовое	Конец	Начало	Массовый	Конец
1977	5.05	10-23.05	5.06	8.06	11-19.06	3.07	13.07	15-22.07	11.08
1978	3.05	10-24.05	13.06	2.06	8-17.06	6.07	8.07	12-21.07	17.08
1979	5.05	12-25.05	5.06	5.06	10-20.06	29.06	13.07	16-23.07	10.08
1980	7.05	12-25.05	—	8.06	12-23.06	—	9.07	14-20.07	8.08
1981	29.04	8-21.05	24.05	31.05	6-15.06	25.06	10.07	13-19.07	31.07
1982	1.05	10-20.05	31.05	1.06	6-18.06	7.07	10.07	15-20.07	25.07
1984	9.05	13-25.05	4.06	8.06	12-19.06	29.06	12.07	16-24.07	31.07
1985	8.05	14-23.05	16.06	9.06	12-20.06	11.07	9.07	13-2.07	4.08
1986	7.05	12-20.05	2.06	6.06	10-18.06	3.07	9.07	16-25.07	9.08
1987	4.05	10-23.05	12.06	5.06	9-17.06	11.07	8.07	17-26.07	14.08
1988	8.05	13-23.05	6.06	7.06	12-20.06	1.07	11.07	17-26.07	7.08
1989	4.05	9-16.05	—	3.06	9-18.06	25.06	—	—	5.08
1991	7.05	11-19.05	3.06	2.06	9-21.06	30.06	14.07	—	24.08
1996	—	—	—	3.06	—	30.06	—	—	—

Таблица 2. Число гнёзд серебристой чайки с разным режимом откладывания яиц в зависимости от величины колоний и времени периода откладки яиц

Режим откладки яиц*	Величина колонии		Время периода откладки яиц			Всего	
	Мелкие	Крупные	Начало	Массовая	Конец	Абс.	%
000	1	1	1	1	0	2	1.4
0+00	1	2	0	3	0	3	2.1
00+0	0	3	1	1	1	3	2.1
0++00	2	4	0	5	1	6	4.2
00++0	1	6	2	5	0	7	4.9
0+0+0	19	41	6	50	4	60	41.9
0++0+0	7	12	4	14	1	19	13.3
0+0++0	5	13	6	10	2	18	12.6
0+++00	0	0	1	0	0	1	0.7
00++00	1	1	0	2	0	2	1.4
0+0++00	3	0	1	2	0	3	2.1
0++0+00	0	1	1	0	0	1	0.7
0++0++0	3	1	3	1	0	4	2.8
0++0++00	2	2	3	1	0	4	2.8
0+0++++0	2	1	3	0	0	3	2.1
0++++0+0	1	0	0	1	0	1	0.7
0+0+++++0	1	0	1	0	0	1	0.7
0++0++++0	3	1	3	1	0	4	2.8
0++++++0++0	1	0	1	0	0	1	0.7
Всего		53	90	7	97	143	100.0

* Обозначения: 0 — отложенное яйцо; + — пропущенные сутки

С конца апреля в колониях повсеместно наблюдается спаривание. Незадолго до откладки яиц начинается строительство гнёзд, вначале носящее ритуальный характер. На гнездовом участке птицы делают две-три ямки в грунте, которые в дальнейшем как правило не используют. Яйца откладывают непосредственно на грунт либо в примитивное гнездо, сделанное в процессе откладки яиц. Такие гнёзда представляют собой валок из растительной ветоши или мха, и только позднее появляется выстилка лотка, состоящая из того же материала и перьев чаек. Гнёзда достраиваются в течение всего периода откладки яиц и насиживания. Птицы со строительным материалом встречаются вплоть до середины июня.

Подобная редукция гнездостроительного поведения наблюдается у серебристых чаек только на скалах. На болотах гнездо представляет собой фундаментальную постройку, достигающую порой метровой высоты. Интенсивная достройка гнёзд, как адаптация к колебаниям уровня воды (Мельников 1982), приводит иногда к тому, что некоторые яйца оказываются погребёнными в подстилке.

Редукция гнездостроительного поведения определяется исключительно условиями обитания. При изменении условий птицы и на скалах при-

ступают к интенсивной достройке гнёзд. На Малом Море это видно на примере птиц, располагающих гнёзда на пляжах в основании обрывов крупных островов в защищённых от волн местах (в противном случае гнёзда неизбежно разрушаются). В таких условиях при подъёме воды птицы активно достраивают гнёзда по мере необходимости, хотя изначально они представляют собой типичную для скал небрежную постройку.

Откладка яиц на Малом Море начинается в начале мая, как исключение — в последних числах апреля. Спустя 5-9 дней начинается массовая откладка яиц. Причём этот промежуток тем короче, чем позднее началась откладка яиц. Как правило, сроки массовой откладки яиц менее различаются по годам, чем даты её начала, которые, в свою очередь, менее вариабельны, чем время прилёта (табл. 1).

Однако сроки размножения могут в определённых пределах варьироваться под действием каких-либо дестабилизирующих факторов, в том числе и фактора беспокойства со стороны человека. Такое явление наблюдается на одной из колоний о-ва Борокчин (крупное разреженное поселение), часто посещаемой рыбаками в предгнездовой период. При этом наблюдается задержка сроков размножения на 4-6 дней по сравнению с такими же колониями на этом и соседних островах, но по топографическим условиям не посещаемых людьми. Смещение сроков размножения на более поздние защищает птиц от беспокойства, поскольку после начала разрушения льда доступ людей на колонию становится невозможным.

Интервал между откладкой яиц в полной кладке составляет от 1 до 7 сут, чаще всего 2 сут, причём интервалы между откладкой 1-го и 2-го яиц и 2-го и 3-го не всегда одинаковы. Кладка завершается за 3-11 сут, чаще всего (в 80% случаев) за 5-6 сут (табл. 2). Взаимная стимуляция приводит к тому, что в крупных колониях доля быстро завершающихся кладок выше. Так, кладки, завершённые за 6 сут и менее в крупной колонии составляют 93.4%, а за 8 сут и более — только 4.4%, тогда как в мелкой колонии эти показатели составляют, соответственно, 69.9% и 18.9% (различия значимы; $t = 3.4$; $P < 0.05$). То же самое можно сказать и о зависимости режима откладки яиц от её сроков. В начале периода откладки яиц доля быстро завершённых кладок минимальна — 56.8%. Во время массовой откладки яиц доля таких кладок значимо повышается и составляет 93.9% ($t = 4.3$; $P < 0.05$). Все 9 поздних кладок, в которых режим откладки яиц прослежен, были завершены за 6 сут и менее (табл. 2).

Плодовитость, а также гибель яиц и птенцов, как составляющие успешности размножения, будут предметом отдельного обсуждения. Здесь я только отмечу, что серебристая чайка — детерминированная нesущка, в кладке которой в норме 3, как исключение — 2 или 4 яйца.

Размеры яиц более вариабельны, чем размер кладки и зависят от множества факторов, из которых определяющими являются наличие и доступность пищи (Coulson, Hogbin 1976) и физиологическая кондиция самки (Schreiber *et al.* 1979). Линейные размеры и объём яиц байкальских серебристых чаек приведены в таблице 3. Мною не обнаружены значимые различия в размерах яиц (их объёме) ни между разными по величине колониями, ни в зависимости от порядка их откладки (табл. 4), хотя ши-

рина яиц в 1995 была значимо меньше, чем в 1984 и 1978. Скорее всего, это обусловлено изменением обеспеченности птиц кормами до и во время откладки яиц. Для сравнения можно отметить, что размеры яиц серебристых чаек с оз. Хубсугул (1995, $n = 82$) значимо меньше: $72.9 \pm 0.34 \times 49.5 \pm 0.18$ мм, объём 85.3 ± 0.81 см³.

Продолжительность насиживания (от откладки последнего яйца до вылупления последнего птенца) составляет 23–29, в среднем 25.9 сут (табл. 5). Она меняется в зависимости от сроков гнездования. У первых в сезоне кладок период насиживания значительно больше, чем у начатых в период массовой откладки яиц — соответственно, 26.3 и 25.4 сут ($t = 4.21$;

Таблица 3. Размеры яиц ($\pm S.E.$) серебристой чайки на острове Хынык (Малое Море, Средний Байкал) в разные годы

Показатель	Год	Порядок откладки яйца			В среднем
		1	2	3	
Длина, мм	1978	73.53 ± 0.32	73.76 ± 0.37	73.65 ± 0.40	73.65 ± 0.21
	1984	73.88 ± 0.42	73.76 ± 0.45	73.50 ± 0.50	73.72 ± 0.26
	1985	—	—	—	74.49 ± 0.49
Ширина, мм	1978	51.31 ± 0.21	51.32 ± 0.18	50.46 ± 0.19	51.04 ± 0.11
	1984	51.23 ± 0.36	51.23 ± 0.24	50.40 ± 0.26	50.95 ± 0.17
	1985	—	—	—	50.27 ± 0.23
Объём, см ³	1978	92.34 ± 0.98	92.52 ± 1.02	89.53 ± 0.95	91.46 ± 0.65
	1984	93.52 ± 1.40	92.49 ± 1.22	89.88 ± 1.60	91.93 ± 0.82
	1985	—	—	—	89.70 ± 1.13
Число измерений	1978	68	68	68	204
	1984	41	45	45	131
	1985	—	—	—	60

Таблица 4. Зависимость объёма яйца ($\pm S.E.$, см³) серебристой чайки от порядка откладки и величины колонии по данным за 1984 (в скобках — величина выборки)

Колония	Порядок откладки яйца			В среднем
	1	2	3	
о-в Большой Тойник	88.57 ± 1.70 (24)	90.53 ± 2.14 (25)	90.35 ± 2.48 (25)	89.79 ± 1.21 (74)
о-в Хынык	93.52 ± 1.40 (41)	92.49 ± 1.22 (45)	89.88 ± 1.60 (45)	91.93 ± 0.82 (131)
коса Хынык	94.64 ± 2.70 (12)	91.93 ± 2.20 (13)	89.04 ± 2.33 (12)	91.84 ± 1.39 (37)
В среднем	92.12 ± 1.03 (77)	91.75 ± 0.98 (83)	89.88 ± 1.15 (82)	91.80 ± 0.61 (242)

**Таблица 5. Распределение числа гнёзд
с разной продолжительностью периода насиживания
в зависимости от величины колонии и сроков начала кладки**

Время начала кладки	Величина колонии	Продолжительность насиживания, сут							В среднем, сут
		23	24	25	26	27	28	29	
Начало периода откладки яиц	Крупная	0	3	6	17	20	6	1	26.4
	Мелкая	1	1	3	11	2	3	0	25.4
	В сумме	1	4	9	28	22	9	1	26.3
	То же в %	1.4	5.4	12.2	37.8	29.7	12.2	1.4	
Время массовой откладки яиц	Крупная	2	9	10	10	0	2	0	25.1
	Мелкая	1	9	1	16	2	3	2	25.8
	В сумме	3	18	11	26	2	5	2	25.4
	То же в %	4.5	26.9	16.4	38.8	3.0	7.4	3.0	
В сумме	Крупная	2	12	16	27	20	8	1	25.9
	То же в %	2.3	14.0	18.6	31.4	23.3	9.3	1.2	
	Мелкая	2	10	4	27	4	6	2	25.9
	То же в %	3.6	18.2	7.3	49.1	7.3	10.9	3.6	
	В сумме	4	22	20	54	24	14	3	25.9
То же в %		2.8	15.6	14.2	38.3	17.0	9.8	2.1	

$P < 0.01$). несколько иная картина наблюдается при сравнении крупных и мелких поселений. Хотя средняя продолжительность насиживания в обоих случаях одинакова (по 25.9 сут), распределения кладок по продолжительности насиживания значимо различались ($\chi^2 = 16.94$; $P < 0.001$). В крупных поселениях процесс насиживания более синхронизирован, а в мелких наблюдается большая вариабельность его продолжительности.

К плотному насиживанию серебристые чайки приступают после завершения кладки, хотя прерывистая инкубация осуществляется уже в период откладки яиц. Благодаря этому порядок вылупления птенцов в полных кладках в большинстве (85%) случаев соответствует порядку откладки яиц (табл. 6). Ни разу не регистрировали, чтобы первым вылуплялся птенец из 3-го яйца. Однако, если бы птица насиживала незавершённую кладку с той же плотностью, как и полную, режим вылупления соответствовал бы режиму откладки яиц. На самом деле вылупление происходит в гораздо более сжатые сроки. Только в 2 гнёздах из 95 вылупление растянулось на 6 сут, а в 79 (83.%) длилось не более 3 сут (табл. 7). Так же, как и при откладке яиц, в крупных колониях птенцы появляются дружнее. На о-ве Большой Тойник в 90% гнёзд вылупление завершилось за 3 сут и быстрее, в то время как на о-ве Хынык доля таких гнёзд составила только 81%.

Разная продолжительность насиживания приводит к тому, что процесс вылупления оказывается ещё более синхронизирован, чем откладка яиц. Сроки массового появления птенцов мало различаются по годам (табл. 1).

Таблица 6. Зависимость порядка вылупления птенцов от порядка откладки яиц в колониях разной величины

Порядок вылупления птенцов*	Величина колонии				Всего	
	Крупная		Мелкая			
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
1 2 3	43	86.0	13	81.3	56	84.8
1 3 2	4	8.0	1	6.3	5	7.6
2 1 3	3	6.0	2	12.4	5	7.6
В сумме	50	100.0	16	100.0	66	100.0

* — цифрами обозначен ранг яйца (порядок откладки яйца).

Таблица 7. Продолжительность вылупления птенцов в гнёздах серебристой чайки с полными кладками

Продолжительность вылупления птенцов, сут	Годы				Всего	
	1977		1978			
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
1	0	0.0	9	14.8	9	9.5
2	12	35.3	14	23.0	26	27.4
3	14	41.2	30	49.2	44	46.3
4	4	11.8	6	9.8	10	10.5
5	2	5.9	2	3.3	4	4.2
6	2	5.9	0	0.0	2	2.1
В сумме	34	100.0	61	100.0	95	100.0

В целом даты вылупления птенцов практически не различаются ни среди большинства колоний в Малом Море, ни между основными районами обитания чаек на Байкале (дельта Селенги, Малое Море, Чивыркуйский залив) (Скрябин 1977; Пыжьянов 1987). Несколько позднее — в конце первой декады июня — начинается вылупление на Северном Байкале, хотя сроки массового вылупления здесь нередко такие же (Садков, Сафонов 1988). Кроме того, в дельте Селенги гнездование серебристой чайки более растянуто из-за большого числа повторных кладок после гибели первых во время колебаний уровня воды (Пыжьянов 1987).

Возраст, в котором молодые серебристые чайки начинают летать, может значительно варьировать и зависит от обеспеченности птенцов пищей (Пыжьянов 1990). В опытах по искусственноому выкармливанию при полной обеспеченности пищей молодые начинали летать в возрасте 38–41 сут. В этом же возрасте молодые поднимаются на крыло в природных условиях на Малом Море, хотя в дельте Селенги, по данным И.И. Туши-

**Таблица 8. Режим вылупления в полных кладках
в крупной (о-в Большой Тойник) и мелкой (о-в Хынык)
колониях серебристой чайки**

Режим вылупления*	о-в Хынык		о-в Большой Тойник		Всего	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
000	1	4.8	8	20.0	9	14.3
000	6	28.6	5	12.5	11	18.0
000	2	9.5	1	2.5	3	4.9
000	6	28.6	14	35.0	20	32.9
00+0	2	9.5	8	20.0	10	16.4
00+0	2	9.5	3	7.5	5	8.2
00++0	1	4.8	0	0.0	1	1.6
00++0	1	4.8	0	0.0	1	1.6
00+++0	0	0.0	1	2.5	1	1.6
Всего	21	100.0	40	100.0	61	100.0

* Обозначения: 0 — вылупившийся птенец; + — пропущенный день;
00 — птенцы, вылупившиеся в один день.

цына (устн. сообщ.), это может происходить и в более раннем возрасте (32-34 сут). Первые молодые чайки, способные самостоятельно взлететь с воды, начинают встречаться как правило в конце первой декады июля. К концу второй декады июля основная масса молодых уже летает (табл. 1). В последние годы наметилась тенденция к запаздыванию и увеличению растянутости периода подъёма на крыло, что может быть связано с дефицитом кормов в исследуемом районе.

По мере подъёма молодёжи на крыло чайки откочёвывают с колоний, скапливаясь в местах, богатых кормом. При этом часть из них почти сразу двигается в миграционном направлении, достигая, по данным кольцевания, к концу августа низовий Амура, а к началу сентября — о-ва Сахалин (Скрябин и др. 1991; Пыжьянов 1996). В сентябре основная масса серебристых чаек покидает район размножения, хотя какая-то их часть остаётся на Малом Море до ноября — вплоть до замерзания мелководных заливов. Некоторое увеличение численности чаек в октябре, возможно, связано с пролётом северных подвидов, что отмечал ещё Б.К.Штегман (Stegman 1936).

Выводы

1. Несмотря на межгодовые различия в сроках первого появления, сроки гнездования мало изменяются по годам и районам обитания серебристых чаек на Байкале. Наименее вариабельны сроки вылупления птенцов.
2. Реализация гнездостроительного инстинкта прямо связана с условиями обитания. На скалах происходит редукция гнездостроительного поведения.

3. При наличии большого числа вариантов режима откладки яиц большинство кладок завершается за 5-6 сут.

4. В крупных колониях, по сравнению с мелкими, процесс размножения более синхронизирован, что выражается в большей доле быстро завершённых кладок и более дружном появлении птенцов. Режим откладки яиц и продолжительность насиживания также зависят от сроков начала кладки: ранние кладки насиживаются дольше и доля быстро завершённых кладок среди них ниже.

5. Не обнаружено зависимости размеров яиц от порядка их откладки и различий размеров яиц между колониями.

6. В большинстве случаев порядок вылупления птенцов соответствует порядку откладки яиц, а продолжительность вылупления птенцов одного выводка короче, чем продолжительность формирования кладки. Это свидетельствует о наличии прерывистой инкубации во время откладки яиц.

7. Молодые серебристые чайки поднимаются на крыло в возрасте около 40 сут.

Литература

- Мельников Ю.И. 1982.** О некоторых адаптациях прибрежных птиц // Экология 2: 64-70.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., Грабовский В.И. 1991.** Биология гнездования, поведение и таксономия хохотуны *Larus cachinnans*. 1. Пространственная структура и поведенческие аспекты гнездовой биологии // Зоол. журн. 69, 12: 92-105.
- Пыжьянов С.В. 1987.** Популяционная экология серебристой чайки на Байкале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: 1-16.
- Пыжьянов С.В. 1990.** Потребление и использование энергии пищи при росте и развитии птенцов серебристой чайки // Энергетика питания и роста животных. Свердловск: 19-29.
- Пыжьянов С.В. 1996.** *Larus argentatus mongolicus* Suschkin, 1925: численность и распространение // Рус. орнитол. журн. 5, 3/4: 95-100.
- Пыжьянов С.В. и др. 1989.** Условия обитания, размещение и численность серебристой чайки на Байкале // Исследования по экологии и морфологии животных. Куйбышев: 69-81.
- Садков В.С., Сафонов Н.Н. 1988.** Материалы по структуре популяций и биологии чаек на Северном Байкале в устье р. Верхняя Ангара // Экология наземных позвоночных Восточной Сибири. Иркутск: 29-44.
- Скрябин Н.Г. 1977.** Экология серебристой и сизой чаек на Байкале // Экология птиц Восточной Сибири. Иркутск: 4-36.
- Скрябин Н.Г. и др. 1991.** Предварительные данные о миграции серебристой чайки в Восточной Сибири // Экология и фауна птиц Восточной Сибири. Улан-Удэ: 173-182.
- Burger J., Scisler J. 1980.** The process of colony formation among herring gulls *Larus argentatus* nesting in New Jersey // Ibis 122: 15-26.
- Coulson J.C., Horobin J. 1976.** The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern // J. Zool. (London) 178: 47-260.
- Harris M.P. 1964.** Aspects of the breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus* // Ibis 106: 432-456.

- Schreiber E.A., Schreiber R.W., Dinsmore J.J. 1979. Breeding biology of laughing gulls in Florida. Part 1. Nesting, egg, and incubation parameters // *Bird-Band.* 50: 304-321.
- Stegman B. 1936. Die Vögel des nördlichen Baikal // *J. Ornithol.* 84: 58-139.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2000, Экспресс-выпуск 101: 13-23

Питание птенцов теневковки *Phylloscopus collybita* в лесостепной дубраве “Лес на Ворскле”

М.С.Березанцева

Биологический факультет, Санкт-Петербургский университет,
Университетская набережная, д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 9 февраля 2000

Пеночка-теневковка *Phylloscopus collybita* — обычный гнездящийся вид "Леса на Ворскле". В дубраве и её окрестностях она занимает различные стации с древесной и кустарниковой растительностью. Однако большинство находившихся под наблюдением гнёзд было расположено на границе биотопов: на территории усадьбы заповедника около посадок хвойных, в дендрарии или приопушечной части леса. Многие авторы отмечают тяготение теневковки к участкам леса с хвойными породами (Прокофьева 1973; Преображенская 1990; Tiainen *et al.* 1983). Кроме того, пеночки предпочитают занимать одни и те же гнездовые территории. Так, в дубраве они в течение трёх лет успешно размножались на Сукачёвской поляне. Причем в первые два года гнёзда располагались практически на одном и том же месте, в кусте боярышника. Также два года подряд пеночки выводили птенцов в одном и том же кусте самшита на территории усадьбы. Аналогичное поведение теневковок отмечалось Г.А.Новиковым (1963) и Н.В.Лапшиным (2000).

Прилёт теневковки в "Лесу на Ворскле" проходит с середины до конца апреля. В начале или середине мая начинается строительство гнёзд (Новиков и др. 1963). Местоположение гнезд достаточно изменчиво. Они могут располагаться на ровной поверхности, в склонах оврагов, а также на небольшой высоте над землёй. Из 14 найденных нами гнёзд 4 построены среди травянистой растительности и были слегка приподняты над землёй, 3 — в кустарниках на высоте 40-50 см от земли, 3 — в основании кустарников, 2 — на пеньках, 1 — на поверхности земли и 1 — в склоне оврага. Таким образом, значительная часть гнёзд теневковок располагалась на некоторой высоте над поверхностью земли.

Откладка яиц начинается в 1-2 декадах мая. Число яиц в полной кладке варьирует от 4 до 7. Вылупление птенцов обычно происходит в

конце мая-начале июня, но гнёзда с птенцами продолжают встречаться вплоть до начала августа. В “Лесу на Ворскле”, как и в других частях ареала (Надточий 1986; Зимин 1988; Лапшин 2000), для тенёковки, по всей видимости, характерна бицикличность размножения. Считают, что у тенёковки птенцов кормит одна самка (Мальчевский, Пукинский 1983). По наблюдениям в Харьковской обл. (Надточий 1986) и южной Карелии (Лапшин 2000), в выкармливании птенцов могут принимать участие и некоторые самцы, особенно в последние дни перед вылетом птенцов. Взрослые пеночки собирают корм в кронах деревьев, склёвывая беспозвоночных с веток и листьев или зависая в трепещущем полёте у кончиков веточек. Иногда они кормятся и невысоко над землёй, что наблюдается в период вождения выводков (Прокофьева 1973; Нейфельдт 1956; Преображенская, 1990).

Материал и методика

Питание гнездовых птенцов тенёковки изучали в заповеднике “Лес на Ворскле”, Белгородская обл., в 1994–1997. Под наблюдением находился 71 птенец из 13 гнёзд. Пробы корма получали методом наложения шейных лигатур (Мальчевский, Кадочников 1953а,б). Изъятие пищи у птенцов проводили в одно и то же время суток — в первой половине дня. Пробы корма фиксировали в 70% этиловом спирте и в дальнейшем исследовали в лаборатории. Помимо определения пищевых объектов (по возможности до вида или рода), измеряли их длину с точностью до 1 мм (без учёта длины крыльев или ног).

Состав корма

В питании птенцов тенёковки отмечены представители 84 надсемейств и семейств беспозвоночных — членистоногих и моллюсков. В целом рацион птенцов отличается большим систематическим разнообразием. Наиболее важными группами по количеству принесенных экземпляров оказались равнокрылые Homoptera, пауки Aranea и двукрылые Diptera (табл. 1).

Аранеа

Наиболее многочисленными в рационе птенцов оказались пауки Araneidae и Linyphiidae (табл. 2). Семейство Araneidae представлено 6 видами *Araneus*: *A. bituberculatus* (4)*, *A. cucurbitinus* (152), *A. diadematus* (6), *A. marmoreus* (22), *A. quadratus* (6) и *A. sericatus* (4). В семействе Linyphiidae большинство собранных экземпляров относилось к *Linyphia marginata* (130). Кроме него обнаружены *Helophora insignis* (1) и *Pityophantes phrygianus* (2). Значительным числом родов и видов оказались представлены Salticidae и Thomisidae. Из Salticidae определены представители 5 родов и 7 видов: *Ballus depressus* (1), *Evarcha arcuata* (10), *E. flammata* (1), *Heliophanus cupreus* (1), *H. dubius* (7), *H. flavipes* (2), *Salticus scenicus* (10) и *Sitticus* sp. (1). Из Thomisidae определены пауки 7 родов и 9 видов: *Oxyptila lugubris* (1), *Philodromus margaritatus* (1), *Xysticus audax* (5), *X. kochi* (1), *X.*

* Здесь и далее в работе в скобках указано количество экземпляров.

Таблица 1. Основные таксономические группы беспозвоночных в рационе птенцов тенековки

Систематическая группа и стадия развития	Число экз.		Средний размер объектов, мм ($\pm S.E.$)
	Абс.	%	
Aranea	600	19.7	5.4 \pm 0.06
Collembola	1	0.03	2.0
Ephemeroptera	11	0.4	6.8 \pm 0.35
Blattoptera	4	0.1	7.0 \pm 1.35
Orthoptera	14	0.5	12.4 \pm 1.45
Psocoptera	152	5.0	4.8 \pm 0.12
Homoptera	750	24.6	3.6 \pm 0.06
Hemiptera	63	2.1	5.0 \pm 0.19
Coleoptera	imago	3	5.7 \pm 0.67
	larvae	1	6.0
Neuroptera		0.2	8.0 \pm 1.14
Mecoptera		0.03	12.0
Lepidoptera	imago	67	8.7 \pm 0.32
	larvae	321	13.5 \pm 0.17
	pupae	3	9.0 \pm 1.53
Hymenoptera	imago	26	7.3 \pm 0.32
	larvae	265	11.8 \pm 0.15
Diptera	imago	587	7.0 \pm 0.12
	larvae	11	7.6 \pm 0.45
Mollusca		162	3.5 \pm 0.12
Всего	3050	100.0	6.7 \pm 0.07

striatipes (18), *Thanatus pictus* (1), *Tmarus piger* (1), *Diae dorsata* (8), *Misumena vatia* (4). Семейство Lycosidae представлено *Alopecosa solitaria* (1), *Arctosa stigmosa* (2), *Pardosa prativaga* (11), *P. palustris* (1) и *Trochosa terricola* (1). В корме птенцов также обнаружены *Drassodes hypocrita* (2), *Zelotes pusillus* (8), *Haplodrassus signifer* (1) и *Gnaphosa* sp. (1), принадлежащие к Gnaphosidae; *Dolomedes plantarius* (2) из Pisauridae и *Tetragnatha montana* (1) из Tetragnathidae. Определено по 2 экз. *Agelenella labyrinthica* (Agelenidae) и *Scytodes thoracica* (Sicariidae). Найдены также *Steatoda bipunctuata* (8), *Theridium tinctum* (1) и *T. ovatum* (4) из семейства Theridiidae; *Dysdera crocata* (4) из семейства Dysderidae. Из 12 пауков семейства Clubionidae 7 относились к роду *Clubiona* (в т.ч. 1 экз. *C. similis*). В пробах 1997 года встретился 1 паук рода *Zodarium* (Zodariidae).

Diptera

Все найденные в пробах двукрылые относились к имагинальной стадии, за исключением 11 личинок из семейств Syrphidae, Calliphoridae, Cecidomyiidae и Tachinidae.

Таблица 2. Семейства Aranea в составе рациона птенцов тенековки

Семейство	% от общего числа пауков (<i>n</i> = 600)	Длина объектов, мм	
		$\bar{X} \pm S.E.$	lim
Agelenidae	0.3	7.5±0.50	7-8
Araneidae	36.7	5.6±0.09	2-10
Clubionidae	2.0	4.1±0.53	2-7
Dysderidae	0.7	8.3±0.75	7-10
Gnaphosidae	2.2	6.8±0.20	6-8
Linyphiidae	25.0	5.2±0.05	3-7
Lycosidae	3.2	6.9±0.39	5-12
кокон	0.2	4.0	4
Micrphantidae s.l.	2.2	2.6±0.24	2-4
Pisauridae	0.7	7.5±1.55	5-12
Salticidae	6.3	5.0±0.24	2-7
Sicariidae	0.3	2.5±0.50	2-3
Tetragnathidae	0.3	8.0	8
Theridiidae	3.8	4.8±0.28	3-8
Thomisidae	12.8	6.0±0.21	3-11
кокон	0.2	5.0	5
Zodariidae	0.2	6.0	6
Family sp.	2.8	4.1±0.64	2-12
кокон	0.2	5.0	5

На первом месте по количеству принесенных птенцам особей оказалось семейство Empididae (табл. 3). Из толкунчиков удалось определить *Empis* (9) и *Platypalpus* (83 и 97 экз. *P. candicans*). Из Culicidae пеночки приносили птенцам комаров рода *Culex* (51). Семейство Calliphoridae в корме птенцов представлено *Calliphora*, в т.ч. *C. vicina* (42) и *Lucilia* — *L. sericata* (1), *L. caesar* (2). В одно из гнёзд птицы принесли 5 особей *C. vicina* сразу на выходе насекомого из куколки. В семействе Limoniidae отмечены насекомые 2 родов: *Dicranomyia* — *D. aperta* (1) и *Limonia* (3). Для ряда семейств определены представители одного рода или вида: Muscidae — *Musca domestica* (5), Opomyzidae — *Opomyza florum* (1), Otitidae — *Otites formosa* (47), Rhagionidae — *Rhagio* (14, в т.ч. 7 экз. *R. scolopaceus*), Tabanidae — *Tabanus bovinus* (1), Tachinidae — *Tachina* (5), Tipulidae — *Tipula* (24), Xylophagidae — *Xylophagus junki* (1). Семейство Asilidae в рационе птенцов представлено 3 родами: *Asilus* (6), *Laphria* (3) и *Leptogaster* (2 экз. *L. cylindrica*); Stratiomyidae — *Chloromyia* (5, в т.ч. 2 экз. *C. formosa*) и *Nemotelus pantherinus* (1). Из семейства Syrphidae птенцам приносились представители 9 родов (табл. 4). Встречаемость двукрылых тех или иных семейств в пробах корма соответствовала их роли в рационе птенцов, оцененной в процентах от общего числа экземпляров. Исключением явилось семейство Muscophilidae. Большая часть этих насекомых принесена в один день.

Таблица 3. Семейства отряда Diptera в рационе птенцов теньковки

Семейство и Стадия		% от общего числа двукрылых (<i>n</i> = 598)	Длина объектов, мм	
			$\bar{X} \pm S.E.$	lim
п/отр. Nematocera				
Cecidomyiidae	larv	0.2	6.0	6
Ceratopogonidae	im	0.2	7.0	7
Culicidae	im	11.5	5.4±0.13	3-8
Limoniidae	im	6.4	8.4±0.44	5-14
Mycetophilidae	im	5.9	4.9±0.13	3-7
Tipulidae	im	5.4	14.6±0.31	10-18
п/отр. Brachycera				
Asilidae	im	2.7	10.6±0.69	5-14
Bombiliidae	im	0.2	4.0	4
Calliphoridae	im	7.9	8.4±0.24	6-14
	larv	0.7	7.8±0.85	6-10
Dolichopodidae	im	0.3	5.0	5
Empididae	im	37.0	5.5±0.05	4-11
Helomyzidae	im	0.8	4.6±0.60	3-6
Muscidae	im	0.8	6.8±0.37	6-8
Opomyzidae	im	0.2	4.0	4
Otitidae	im	8.0	7.8±0.16	3-10
Phoridae	im	0.3	5.5±0.50	5-6
Rhagionidae	im	2.3	9.1±0.29	7-11
Scatophagidae	im	0.5	7.3±1.33	6-10
Scenopinidae	im	0.2	4.0	4
Sphaeroceridae	im	0.2	5.0	5
Stratiomyidae	im	1.2	8.9±1.08	7-15
Syrphidae	im	4.8	8.8±0.40	4-15
	larv	0.8	8.0±0.71	6-10
Tabanidae	im	0.2	20.0	20
Tachinidae	im	1.0	8.3±0.88	5-11
	larv	0.2	7.0	7
Xylophagidae	im	0.2	10.0	10
Diptera indet.	im	0.2	5.0	5

Homoptera

Равнокрылые занимают значительное место в рационе птенцов теньковки как по числу экземпляров, так и по частоте встречаемости. Поедались равнокрылые трёх подотрядов: Aleyrodinea (256), Aphidinea (312) и Cicadinea (182). Из последних определены *Cicadella viridis* (29) и *Aphrophora salicina* (16).

**Таблица 4. Имаго
Syrphidae
в рационе птенцов
теньковки.**

Вид	Число экз.
<i>Baccha elongata</i>	4
<i>Eristalis</i> sp.	2
<i>E. arbustorum</i>	5
<i>E. nemorum</i>	2
<i>Helophilus affinis</i>	1
<i>H. versicolor</i>	1
<i>Melanostoma mellinum</i>	1
<i>Rhingia campestris</i>	1
<i>Sphaerophoria scripta</i>	1
<i>Syritta pipiens</i>	2
<i>Syrphus</i> sp.	4
<i>S. ribesii</i>	4
<i>Xanthogramma citrofasciatum</i>	1
Всего	29

Hemiptera

В корме птенцов пеночки-теньковки встречены клопы 7 семейств. Наиболее многочисленными были Miridae (49 и 2 экз. *Adelphocoris lineolatus*). Семейство Reduviidae представлено 1 экз. *Empicoris vagabunda*. Из Cydnidae определены *Sehirus luctuosus* и *Thyreocoris scarabaeoides*. Встречены также клопы из семейств Anthocoridae (1), Coreidae (2), Saldidae (1).

Нимфоптера

Большую часть принесенных птенцам перепончатокрылых составили личинки пилильщиков из семейства Tenthredinidae (265). Была обнаружена 1 взрослая особь того же семейства. Кроме того, птенцам скармливались муравьи Formicidae (24). Это были крылатые особи *Lasius niger* (23) и 1 особь *Cataglyphis* sp.

Lepidoptera

В корме птенцов встречались бабочки и гусеницы, причём последних было почти в пять раз больше (67 и 321 экз., соответственно). Три раза птенцам скармливались куколки бабочек Noctuidae, Tortricidae и Pyralidoidea (табл. 5).

Из Geometridae в корме птенцов обнаружены гусеницы *Ennomos* и *Boarmia*, а также имаго *Colotois pennaria*. Из Noctuidae найдены гусеницы *Panolis* (4) и *Agrotis* (1), по 1 бабочке *Epiblema graphana* и *Gortyna flavago*. Среди гусениц Pieridae были представители 2 родов: *Colias* (8) и *Pieris* (35, в т.ч. 3 *P. napi* и 4 *P. brassicae*). Из Lycaenidae определена бабочка *Cyaniris semiargus*; из Tortricidae — 2 бабочки и 1 гусеница *Laspeyresia pomonella*; из надсемейства Pyralidoidea — *Loxostege sticticalis* (7). Одним видом в рационе птенцов были представлены следующие семейства: Lasiocampidae — *Malacosoma neustria* (2), Nymphalidae — *Apatura ilia*, Sphingidae — *Macroglossum stellatarum*, Syntomidae — *Syntomis phegea*.

Другие группы беспозвоночных

Жуки Coleoptera обнаружены в корме птенцов теньковки только в пробах 1997 года. В пробах обнаружены представители 2 семейств: Cleridae — *Korynetes coeruleus* (1) и Dermestidae — *Attagenus* sp. (2). В небольшом числе в пробах корма встречены также насекомые отрядов Blattoptera (*Phyllodromica megerlei*), Ephemeroptera (*Cloeon dipterum*), Mecoptera (*Panorpa cognata*), Orthoptera (*Isophya*) и Collembola (*Sminthurus*), Raphidioptera (*Raphidia*). Отряд Neuroptera представлен 2 семействами: Chrysopidae — имаго *Cunctochrysa albolineata* (2) и личинки *Chrysopa* (1), *Mallada* (1); Hemerobiidae — имаго *Micromus variegatus* (3). Отряд Psocoptera в ос-

новном представлен видами из семейства Psocidae. Нужно отметить, что большинство из этих насекомых (146) были принесены в гнездо тенековки на Сукачевской поляне с довольно поздним выводком (8-15 июля 1995). Среди моллюсков, приносимых пеночками птенцам, встречались улитки семейств Succineidae (71) и Helicidae (91).

Таблица 5. Семейства Lepidoptera в рационе птенцов тенековки

Семейство и стадия		% от числа чешуекрылых (<i>n</i> = 391)	Длина объектов, мм	
			$\bar{X} \pm S.E.$	lim
Adeliidae	im	0.3	6.0	6
Drepanidae	larv	0.3	13.0	13
Gelechiidae	im	0.5	6.5±1.50	5-8
Geometridae	im	0.5	11.5±1.50	10-13
	larv	23.5	14.1±0.33	6-22
Hyponomeutidae	larv	1.0	14.8±0.25	14-15
Lasiocampidae	im	0.5	11.5±1.50	10-13
Microlepidoptera s.l.	im	2.0	5.3±0.42	4-7
	larv	0.3	6.0	6
Noctuidae	im	2.3	10.8±0.40	9-13
	larv	5.1	14.1±0.87	8-23
	pup	0.3	11.0	11
Notodontidae	im	0.3	13.0	13
	larv	4.9	13.8±0.50	10-18
Oecophoridae	im	1.3	7.2±0.37	6-8
Pyralidoidea	im	3.3	10.5±0.64	6-14
	larv	1.8	10.7±1.44	6-16
	pup	0.3	10.0	10
Scythridae	im	0.3	5.0	5
Sphingidae	larv	0.3	15.0	15
Syntomidae	larv	0.3	9.0	9
Tortricidae	im	5.1	7.9±0.36	5-10
	larv	17.9	11.7±0.21	5-14
	pup	0.3	6.0	6
Pieridae	larv	19.9	14.7±0.32	10-23
Lycaenidae	im	0.3	10.0	10
	larv	0.8	9.0±0.58	8-10
Nymphalidae	larv	0.3	14.0	14
Lepidoptera indet.	im	0.5	11.5±0.50	11-12
	larv	5.9	13.5±0.56	10-20

Изменчивость состава корма в течение сезона

Период гнездования тенековки можно разделить на две части: 1) с конца мая до середины июня и 2) с последней декады июня до начала августа. Учитывая то обстоятельство, что численность насекомых имеет

несколько пиков в сезоне в зависимости от цикла развития в некоторых группах, представляет интерес сравнить рацион двух групп птенцов: из ранних (6 гнёзд) и поздних (3) выводков (табл. 6).

Таблица 6. Состав корма птенцов теневковки из ранних и поздних гнёзд

Систематическая группа и стадия	Ранние выводки (n = 1975)		Поздние выводки (n = 1075)	
	%	$\bar{X} \pm S.E.$	%	$\bar{X} \pm S.E.$
Aranea	17.1	5.4±0.10	24.5	5.5±0.08
Collembola			0.1	2.0
Ephemeroptera	im	0.3	7.8±0.37	0.6
Blattoptera			0.4	7.0±1.35
Orthoptera			1.3	12.4±1.45
Psocoptera		0.3	2.0±0.26	13.6
Homoptera		25.7	3.6±0.05	22.6
Hemiptera		2.3	5.2±0.23	1.7
Colleoptera	im	0.1	5.0	0.1
	larv	0.05	6.0	6.0
Neuroptera		0.3	8.0±1.14	
Raphidioptera	larv	0.05	11.0	
Mecoptera	im			0.1
Lepidoptera	im	2.0	8.6±0.38	2.5
	larv	15.2	13.7±0.16	1.9
	pup	0.2	9.0±1.53	11.4±1.10
Hymenoptera	im	0.6	7.6±0.55	1.4
	larv	10.1	11.9±0.17	6.1
Diptera	im	21.6	6.7±0.12	15.0
	larv	0.5	7.5±0.48	8.1±0.26
Mollusca		3.8	4.6±0.10	8.1
				2.5±0.12

Независимо от времени сезона в рационе птенцов теневковки доминируют три группы беспозвоночных: пауки, равнокрылые и двукрылые. Однако поздние выводки получают больше пауков и несколько меньше двукрылых и равнокрылых, по сравнению с ранними. Уменьшение доли равнокрылых может быть связано с появлением в рационе значительного количества насекомых Psocoptera. В течение сезона заметно снизилась доля чешуекрылых в корме, при этом количество бабочек и гусениц практически сравнялось.

Изменчивость состава корма по годам

Основу рациона пеночки-теневковки в отдельные годы составили равнокрылые и имаго двукрылых (табл. 7). Причем доля этих насекомых в питании птенцов была достаточно стабильной. Исключением явилось ле-

то 1995 года. На соотношении отдельных групп беспозвоночных в этом сезоне сказался состав проб из одного позднего гнезда: пеночки приносили птенцам большое количество представителей Psocoptera и Aranei.

Количество гусениц чешуекрылых и личинок пилильщиков заметно варьировало по годам. Возможно, этот факт связан с доступностью и численностью данного вида жертв в отдельные сезоны.

Таблица 7. Состав корма птенцов пеночки-теньковки в разные годы

Систематическая группа и стадия	Доля, %				
	1994 (n = 256)	1995 (n = 721)	1996 (n = 879)	1997 (n = 1194)	В среднем
Aranea	4.7	33.3	15.9	17.4	17.8
Collembola		0.1			0.03
Ephemeroptera		1.0	0.1	0.3	0.4
Blattoptera		0.6			0.15
Orthoptera		1.1		0.5	0.4
Psocoptera	0.4	20.7	0.2		5.3
Homoptera	23.0	12.3	30.4	28.1	23.5
Hemiptera	1.6	1.7	1.4	2.9	1.9
Colleoptera	im			0.3	0.08
	larv			0.1	0.03
Neuroptera			0.5	0.3	0.2
Raphidioptera				0.1	0.03
Mecoptera		0.1			0.03
Lepidoptera	im	0.8	3.1	2.8	2.1
	larv	11.7	1.5	6.1	9.6
	pup		0.1	0.1	0.08
Hymenoptera	im	4.3	0.6	0.9	0.3
	larv	24.6	1.1	13.7	6.2
Diptera	im	24.6	12.8	23.5	18.8
	larv	0.8			0.4
Mollusca		3.5	10.0	4.3	3.6
					5.4

Состав корма в различных географических регионах

Первое, что можно отметить при анализе рациона птенцов пеночки-теньковки в "Лесу на Ворскле" — это большое систематическое разнообразие кормовых объектов (табл. 1). Основу питания составили животные отряды Aranei, Homoptera, Diptera, Lepidoptera и Hymenoptera. По числу экземпляров первое место в диете занимают Homoptera. Второй по значению в питании группой являются Diptera. Анализ состава корма показал, что теньковка специализируется на добывании преимущественно мелких подвижных беспозвоночных, таких как равнокрылые и двукрылые семейства Empididae и Culicidae. Кроме того, можно отметить, что эта пеночка предпочитает охотиться в верхних ярусах леса. На это указывает

преобладание в её добыче гусениц Geometridae и личинок Tenthredinidae, обитающих в кронах деревьев.

Таблица 8. Доля насекомых разных таксонов в питании птенцов теневковки

Систематическая группа	Регион*				
	1	2	3	4	5
Aranea	12.6	20.8	17.6	9	11.6
Collembola					1.0
Ephemeroptera		0.6	1.3		
Odonata			1.5	+	
Orthoptera				+	0.8
Homoptera	35.6	59.2	24.6		16.9
Hemiptera		0.2	3.9		8.5
Coleoptera	1.1		0.2	2	
Neuroptera			0.2		3.7
Trichoptera		2.7			
Lepidoptera	37.9	4.0	6.9	73	15.3
Hymenoptera		2.4	10.4	2	0.5
Diptera	10.3	5.6	31.2	13	38.2
Mollusca	2.3	4.2	2.2		3.3

* Автор, время и место исследования, объём выборки:

- 1 - Нейфельдт Н.А. 1956, Савальская лесная дача, 87 экз.
- 2 - Прокофьева И.В. 1955-68, Ленинградская обл. 623 экз.
- 3 - Божко С. И. 1953-1956, Ленинградская обл. 539 экз.
- 4 - Королькова Г.Е. 1963, Теллермановские дубравы, 417 экз.
- 5 - Kristin A. 1987-1988, Словакия, 960 экз.

Анализ данных по питанию в разных точках ареала теневковки демонстрирует большую кормовую пластичность, свойственную этому виду (табл. 8). Обычно основу рациона птенцов составляли пауки, равнокрылые и двукрылые. Кроме того, заметную роль играли чешуекрылые. Результаты изучения питания в "Лесу на Ворскле" в целом согласуются с результатами других работ, но кроме перечисленных отрядов, теневковки в этой лесостепной дубраве чаще использовали личинок перепончатокрылых и насекомых из отряда Pscoptera.

Автор выражает глубокую признательность администрации и сотрудникам заповедника "Лес на Ворскле" за предоставленную возможность проведения полевых исследований, а также В.А. Кривохатскому за определение беспозвоночных.

Литература

- Божко С.И. 1958.** Материалы по размножению и питанию пеночек (*Phylloscopus*) в пригородных парках Ленинграда // Вест. Ленингр. ун-та 15: 81-92.
- Зимин В.Б. 1988.** Экология воробышных птиц Северо-Запада СССР. Л., 1-184.
- Королькова Г.Е. 1963.** Влияние птиц на численность вредных насекомых. М.: 1-125.

- Лапшин Н.В.** 2000. Биология теньковки *Phylloscopus collybita* в Карелии // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. 90: 3-27.
- Мальчевский А.С. Кадочников Н.П.** 1953. О методике изучения питания насекомоядных птиц в гнездовой период // *Вестн. Ленингр. ун-та* 4: 25-33.
- Мальчевский А.С. Кадочников Н.П.** 1953. Методика прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц // *Зоол. журн.* 32, 2: 277-282.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б.** 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана.* Л., 2: 1-502.
- Надточий А.С.** 1986. К гнездовой биологии пеночки-теньковки в Харьковской области // *Экология и размножение птиц.* Л.: 49-56.
- Нейфельдт И.А.** 1956. Материалы по питанию гнездовых птенцов некоторых насекомоядных лесных птиц // *Зоол. журн.* 35, 3: 434-440.
- Новиков Г.А., Мальчевский А.С., Овчинникова Н.П., Иванова Н.С.** 1963. Птицы “Леса на Ворскле” и его окрестностей // *Вопросы экологии и биоценологии* 8: 9-119.
- Преображенская Е.С.** 1990. Кормовое поведение и биотопическое распределение воробышных птиц Приветлужья // *Экологическая ординация и сообщества.* М.: С. 79-111.
- Прокофьева И.В.** 1973. Питание пеночек в лесах Ленинградской области // *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки* 4: 22-28.
- Kristin A.** 1992. Trophische Beziehungen zwischen Singvögeln und Wirbellosen im Eichen-Buchenwald zur Brutzeit // *Ornithol. Beobachter* 89, 3: 157-169.
- Tiainen J., Vickholm M., Pakkala T., Piirainen J., Virolainen E.** 1983. The habitat and spatial relations of breeding *Phylloscopus* warblers and Goldcrest *Regulus regulus* in Southern Finland // *Ann. zool. fenn.* 20, 1: 1-12.

