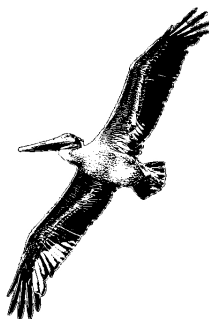


Российский государственный педагогический университет  
имени А. И. Герцена

# **Функциональная морфология,**



# **ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ**

*Научные труды кафедры зоологии*

Выпуск 12

Санкт-Петербург

2012

Печатается по решению кафедры зоологии  
Российского государственного педагогического  
университета имени А.И.Герцена

**Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных.**  
Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. Выпуск 12 //  
СПб: ТЕССА, 2012. – 99 с.

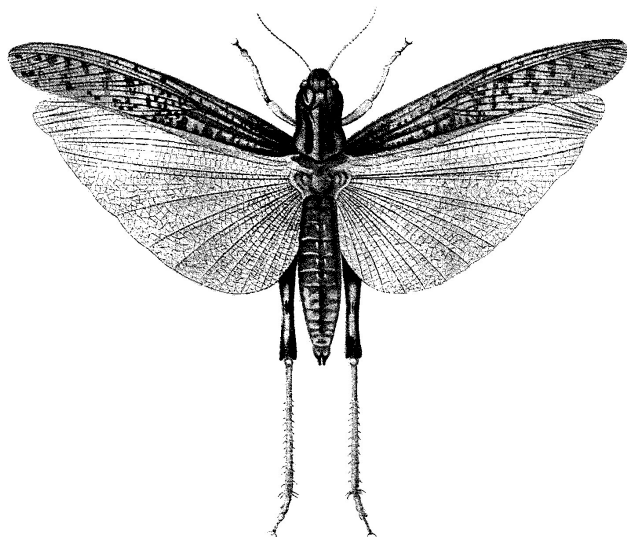
ISBN 5-94086-027-3

Настоящее издание представляет продолжение публикаций результатов научных исследований, выполненных на кафедре зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. Статьи преподавателей, студентов и аспирантов кафедры, включенные в настоящее издание, посвящены биологии, экологии, систематике и жизненным циклам животных разных систематических групп.

Сборник рассчитан на широкий круг биологов, преподавателей дисциплин биологического цикла, аспирантов и студентов биологических факультетов.

**Редакционная коллегия:**

М. А. Гвоздев, Г. Л. Атаев, П. С. Горбунов, П. В. Озерский, Ю. А. Дурнев



# **Фауна и экология насекомых**



## О НЕКОТОРЫХ ИНТЕРЕСНЫХ НАХОДКАХ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA, ORTHOPTERA) В ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*П. В. Озерский*

**Ключевые слова:** прямокрылые; Псковская область; ареалы прямокрылых.

Насекомые — группа, чрезвычайно богатая видами, поэтому ее изучение систематиками по-прежнему не теряет актуальности. В то же время, важным побочным результатом этой особенности насекомых является то обстоятельство, что таксономические группы, «малоперспективные» для энтомологов-систематиков, оказываются слабо охвачены фаунистическими исследованиями. Точно так же, «малоинтересные» для систематиков регионы нередко остаются явно недостаточно изученными с фаунистической точки зрения, даже находясь поблизости от крупных научных центров. В этом отношении ситуация с насекомыми резко отличается от ситуации, например, с наземными позвоночными, в отношении которых многие годы ведутся подробнейшие исследования, направленные на уточнение их географического распространения, динамики ареалов, стациональной приуроченности и т. д. Вместе с тем, фаунистические сборы и наблюдения за видовым составом насекомых способны пролить свет на некоторые весьма актуальные и активно обсуждаемые проблемы динамики природных экосистем.

Северо-Запад России нельзя считать регионом, игнорируемым энтомологами-фаунистами, однако изучение некоторых групп насекомых явно не потеряло своей актуальности. Сказанное с полным правом может быть отнесено к фауне прямокрылых Псковской области.

Ортоптерологические исследования территорий, административно входящих в настоящее время в состав Псковской области, отражены в нескольких печатных работах. Прежде всего, это статья Н. Н. Зубовского (1897), посвященная фауне тогдашней Санкт-Петербургской губернии и затронувшая северную часть территории нынешней Псковской области (Гдовский, Плюсский и Стругоокрасненский районы). В этой же статье был приведен небольшой список ортоптероидных насекомых (2 вида таракановых и 9 видов прямокрылых) из г. Пскова. Кроме того, данные по северной части нынешней Псковской области (тогдашний Гдовский уезд Ленинградской губернии) были опубликованы в статье Э. Ф. Мирам (1926). После этого фаунистические материалы по прямокрылым Псковской области длительное время не публиковались. Лишь в 90-е годы XX века вышли в свет две небольшие фаунистические статьи, посвященные фауне Национального парка «Себежский», расположенного на юго-западе области, вблизи границы с Беларусью и Латвией (Вознесенский, 1998; Савельев, 1999). Таким образом, фаунистико-ортоптерологические данные по частям Псковской области, не относящимся к самым северным и самым южным частям региона, до сих пор почти не представлены в научной литературе, а данные по области в целом не обновлялись более 10 лет. В этой связи мо-

гут представлять интерес некоторые находки прямокрылых, недавно сделанные автором в Псковской области.

В летние сезоны 2011 и 2012 гг, преимущественно в последнюю декаду августа, автор осуществлял обследование фауны прямокрылых насекомых в западной части Псковской области (Воронцовская волость Островского района). Ряд отмеченных им в эти сезоны и несколько ранее видов представляется весьма примечательным не только для Псковской области, но и для Северо-Запада России в целом.

#### Семейство кузнечиковые — Tettigoniidae

1. *Tettigonia viridissima* Linnaeus, 1758 — зеленый кузнечик. Единственная самка этого вида была поймана в пойме ручья на очень влажном лугу среди зарослей камыша (*Scirpus* sp.) на северо-западе дер. Астратово в начале 3-й декады августа в 2012 г. Последующие попытки обнаружения зеленых кузнечиков в этой точке успехом не увенчались. Не были отмечены также и призывные сигналы самцов данного вида. К этому следует добавить, что, несмотря на конец летнего сезона, в неволе пойманная самка не предпринимала попыток откладывать яйца, что заставляет предположить, что она не была оплодотворена. Поэтому нельзя исключать, что в данном случае речь идет о единичном случае миграции особи зеленого кузнечика на обсуждаемую территорию.

Достоверных указаний на нахождение этого вида на территории северо-западных областей России (Ленинградской, Новгородской, Псковской) в литературе до сих пор не публиковалось, хотя он известен с сопредельных территорий, в том числе с юго-западного (балтийского) побережья Швеции (Albrecht, 1979), из юго-западной Финляндии (Зубовский, 1897) и с балтийского побережья Латвии (Sprungis, 2007). Следует также отметить существование некоторых сообщений о находках этого вида на территории российского Северо-Запада. Так, Ю. Цедерхельм (Cederhielm, 1798) приводил *T. viridissima* для Санкт-Петербургской губернии, не указывая точек сбора. Позднее Н. Н. Зубовский (1897) и Г. Г. Якобсон (Якобсон, Бианки, 1905) расценивали это указание как не заслуживающее доверия или сомнительное. Впоследствии Э. Ф. Мирам (1926) высказала предположение о том, что данное указание было связано с ошибочным определением кузнечика, в действительности относившегося к виду *T. cantans* (Fuessly, 1775). Тем не менее, следует отметить, что Н. Н. Зубовский (1897) приводил *T. viridissima* (не сообщая, однако, об источнике этой информации) для окрестностей г. Выборга, в то время относившего к Финляндии.

2. *Conocephalus dorsalis* (Latreille, 1804) — короткокрылый мечник. В конце августа 2011 и 2012 гг. был довольно многочислен на указанном выше пойменном лугу, встречаясь среди камыша, осок и разнотравья; преобладали имаго, хотя единично отмечались также и личинки последнего возраста. Этот вид кузнечика обычен в средней полосе Европейской России и заходит на Северо-Запад, где известен из Ленинградской области (Большой Березовый остров в Финском заливе

близ Выборга: Подгорная, 1984; Podgornaya, 1995) и с юго-запада Псковской области (национальный парк «Себежский»: Савельев, 1999). Таким образом, нахождение этого вида в Островском районе не выглядит неожиданным. Тем не менее, следует отметить, что автор статьи, неоднократно целенаправленно занимаясь сборами прямокрылых в 80-е и 90-е годы прошлого века в той же самой географической точке, в том числе непосредственно на этом же пойменном лугу, никогда не встречал там представителей данного вида. Следует также заметить, что данный вид занесен в Красную книгу природы Ленинградской области как потенциально уязвимый (категория 3 (NT)) и охарактеризован в ней как сохранившийся в небольшом количестве только на Большом Березовом острове (Красная книга..., 2002).

3. *Conocephalus discolor* (Thunberg, 1815) — обыкновенный мечник. В конце августа 2011 г. самка этого вида была поймана на этом же лугу среди низкой растительности, составленной осоками и разнотравьем, при этом здесь же в заметном количестве присутствовали особи короткокрылого мечника. В конце августа 2012 г. на том же самом лугу самцы и самки этого вида отмечались неоднократно среди камыша и осок, хотя и реже, чем *C. dorsalis*. Следует особо подчеркнуть, что обыкновенный мечник хорошо отличается от короткокрылого не только вполне развитыми, пригодными для полета крыльями (изредка длиннокрылые особи отмечались также и среди представителей вида *C. dorsalis*: Якобсон, Бианки, 1905 (как *Xiphidium dorsale* Latr.); Harz, 1962; Simmons, Thomas, 2004), но и другими признаками, например, формой яйцеклада самки, и в данном случае принадлежность собранных длиннокрылых особей к виду *C. discolor* не вызывает сомнений.

Обыкновенный мечник до сих пор никогда не указывался для Северо-Запада России. В сводке Г. Г. Якобсона и В. Л. Бианки (1905) самое северное указание этого вида (приведенного как *Xiphidium fuscum* Fabr.) для России относится к тогдашней Московской губернии, Г.Я. Бей-Биенко (1964) полагал пределом распространения *C. discolor* 54—56° с. ш. (что соответствует для Северо-Запада крайнему югу Псковской области, включая части Себежского, Невельского, Усвятского, Великолукского, Куньинского районов), однако прямых указаний на нахождение этого вида на Северо-Западе России не приводил. Следует заметить, что имеются данные о недавнем нахождении *C. discolor* в еще более северных точках (Гатчинский район Ленинградской области, сообщение Н. В. Данилова).

4. *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) — обыкновенный пластинокрыл. Несколько экземпляров этого вида (самцов и самок) было собрано в 3-й декаде августа 2011 на границе той же поймы ручья и суходольного луга, а также среди ксерофитной растительности под высоковольтной линией электропередач в 1,5 км на север от дер. Астратово. В конце августа 2012 г. пластинокрылы были довольно обычны в окрестностях дер. Астратово, встречаясь на пойменных и суходольных лугах, а также в огородах; преобладали имаго, хотя была обнаружена также и одна личинка последнего возраста. Кроме того, в конце августа 2012 г. несколько особей этого же вида наблюдались на сухом лугу в нескольких сотнях метров южнее дер. Врев.

В 80-е—90-е годы XX века во время осуществлявшихся автором настоящей работы сборов и наблюдений за прямокрылыми этот вид на территории Воронцовской волости никогда не обнаруживался.

*Ph. falcata* — вид, обычный в более южных регионах Европейской России, однако мало характерный для ее Северо-Запада. Первое указание обыкновенного пластинокрыла для Северо-Запада России (Савельев, 1999) относится к юго-западу Псковской области (национальный парк «Себежский»). Указываемые в настоящей работе точки сбора располагаются приблизительно на 120 км севернее этого национального парка. Следует заметить, что в настоящее время известны еще более северные находки этого вида, на территории Ленинградской области: в 2012 г. кузнечики этого вида отмечены в окрестностях г. Луги (сообщение Е. В. Цветкова), а еще раньше, в 2011 г., самец *Ph. falcata* был отловлен в Гатчинском районе (сообщение Н. В. Данилова). Весьма вероятно, что находки последних лет отражают реальное продвижение ареала обыкновенного пластинокрыла на север, поскольку хорошо согласуются с данными о динамике его распространения в других регионах России, например, в Центральном Нечерноземье (Алексанов, 2006; Михайленко, 2008) и в Среднем Поволжье (Адаховский, 2006).

#### Семейство саранчовые — Acrididae

5. *Oedipoda caerulea* (Linnaeus, 1758) — голубокрылая кобылка. Отмечается автором настоящей работы на обсуждаемой территории с 2006 г. (восточная окраина дер. Тупицы и просека в 1,5 км севернее дер. Астратово), до этого им здесь не обнаруживалась. В 2011 и 2012 гг. отмечалась на просеках и залежах с песчаной почвой, преимущественно близ сосновых лесов; кобылки придерживались участков с редким ксерофитным или вовсе отсутствующим растительным покровом. Точки сбора: восточная окраина дер. Тупицы (зброшенное сельскохозяйственное поле) — август 2011 г.; просека с высоковольтной линией электропередач в 1,5 км на север от дер. Астратово — август 2011 и 2012 гг.; участок со слабо выраженным растительным покровом на восточном склоне песчаного холма в дер. Астратово — август 2012 г. (единичная находка); сухой луг близ южной окраины дер. Врев — август 2012 г. (единичная находка).

Голубокрылая кобылка ранее неоднократно отмечалась на территории Северо-Запада России, в том числе значительно севернее (Выборгский район Ленинградской области: 5 км юго-западнее пос. Приветненское — Podgornaya, 1995). Вид занесен в Красную книгу природы Ленинградской области как потенциально уязвимый (категория 3 (NT)), при этом популяция в окрестностях Приветненского указана как единственная известная в области (Красная книга..., 2002). В пределах Псковской области вид до сих пор приводился только из Национального парка «Себежский» (Савельев, 1999).

6. *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) — перелетная саранча. Единичная особь, судя по окраске — стадной фазы, наблюдалась автором в начале августа 2010 г.



на просеке с высоковольтной линией электропередач в 1,5 км на север от дер. Астратово. Единичные находки перелетной саранчи на Северо-Западе России отмечались неоднократно, в том числе в Санкт-Петербурге и его окрестностях (см. обзор: Мирам, 1926) и на востоке Новгородской области (Озерский, 2008). По-видимому, все эти случаи должны интерпретироваться как случайные залеты саранчи из более южных регионов.



Рис. 1. Осциллограмма призывного сигнала самца *Chorthippus mollis*, температура при записи 23° С.

7. *Chorthippus mollis* (Charpentier, 1825) — малый конек. В конце августа 2011 г. вид был обнаружен на просеке с высоковольтной линией электропередач в 1,5 км на север от дер. Астратово, впоследствии были записаны призывные сигналы пойманного там самца (рис. 1). В конце августа 2012 призывные сигналы этого вида были отмечены на сухом лугу в нескольких сотнях метров южнее дер. Врев.

*Ch. mollis* неоднократно указывался для Северо-Запада России, в том числе для Ленинградской (Карельский перешеек: Albrecht, 1979) и Псковской (Национальный парк «Себежский»: Вознесенский, 1998) областей. В то же время, реальное распространение этого вида на Северо-Западе до сих пор нельзя считать вполне ясным, поскольку он трудно отличим в природе от обыкновенного (*Ch. brunneus* (Thunberg, 1815)) и изменчивого (*Ch. biguttulus* (Linnaeus, 1758)) коньков, широко распространенных и поэтому не привлекающих внимания коллекторов. Кроме того, широко известные определители прямокрылых насекомых (Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Бей-Биенко, 1964 и др.) фактически непригодны для точной идентификации этого вида, а наиболее надежным способом его определения до сих пор остается использование данных о призывных сигналах. По-видимому, настоящая публикация должна считаться первым убедительным доказательством присутствия малого конька в Псковской области.

**Обсуждение.** По-видимому, перечисленные находки прямокрылых, прежде всего, кузнечиковых, должны рассматриваться как убедительное свидетельство экспансии ареалов более южных видов на север. В то же время, причины этой экспансии не могут считаться вполне ясными. Очевидное, на первый взгляд, объяснение данного явления изменениями глобального или регионального климата, в действительности, не исключает возможности существования также и других предпосылок для расширения или смещения ареалов. Прежде всего, заслуживает внимания изменение характера растительного покрова, продолжающееся последние два десятка лет в регионе из-за свертывания сельскохозяйственной деятельности.

Огромные площади бывших сельскохозяйственных полей, пастбищ и сенокосных угодий в настоящее время не используются, постепенно зарастая древесной и кустарниковой растительностью, что благоприятствует расселению тамнобионтных форм, таких, как кузнечики рода *Tettigonia*. Прекращение скашивания травы и выпаса скота на еще сохраняющихся лугах может способствовать успешному воспроизводству прямокрылых, откладывающих яйца в растения, а таковыми являются и обыкновенный пластинокрыл, и оба вида мечников. Поэтому представляется, что для выявления значимых причин обсуждаемой экспансии ареалов прямокрылых было бы целесообразно проведение дальнейших исследований на территории Северо-Запада России, не только фаунистического, но и комплексно-экологического плана.

## ЛИТЕРАТУРА

Адаховский Д. А. Материалы по фауне, распространению и экологии прямокрылых насекомых (Orthoptera) Удмуртии // Вестник Удмуртского ун-та. 2006. №. 10. С. 119—128.

Алексанов В. В. Особенности биологии *Phaneroptera falcata* Poda, 1761 в Центральном Нечерноземье // Известия Калужского общества изучения природы. Книга седьмая (сборник научных трудов). Под ред. С. К. Алексеева и В. Е. Кузьмичева. Калуга: КГПУ им. К.Э. Циолковского, 2006. С. 155—164.

Бей-Биенко Г. Я. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — прямокрылые (прыгающие прямокрылые) // Определитель насекомых Европейской части СССР. Под ред. Г. Я. Бей-Биенко. М.—Л.: Наука, 1964. С. 205—284.

Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.—Л.: изд-во АН СССР, 1951. С. 383—667.

Вознесенский А. Ю. Материалы к энтомофауне национального парка "Себежский". Ортоптероидные насекомые: Blattodea, Orthoptera, Dermaptera // Природа Псковского края. 1998. Т. 2. С. 29—30.

Зубовский Н. Н. Прямокрылые (Dermaptera et Orthoptera) С.-Петербургской губернии // Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии Наук. 1897. Т. II. С. 162—214.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. Отв. ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и семья, 2002. 480 с.

Мирам Э. Ф. Обзор фауны Прямокрылых (Dermaptera et Orthoptera) Ленинградской губернии // Ежегодник Зоологического музея Академии Наук СССР. 1925. Т. XXVI (1-2). С. 93—102.

Михайленко А. П. О новых для фауны Московской области видах длинноусых прямокрылых (Orthoptera: Tettigoniidae, Gryllidae) // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. 2008. Вып. 15—16. С. 72—82.

Озерский П. В. Находка перелетной саранчи в Новгородской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии. Вып. 8. СПб.: Тесса, 2008. С. 12—14.

Савельев П. В. Энтомофауна национального парка «Себежский»: Прямокрылые насекомые Orthoptera // Природа Псковского края. 1999. Т. 6, С. 19—21.

Якобсон Г. Г., Бианки В. Л. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской Империи и сопредельных стран. СПб: Изд-во А. Ф. Девриена, 2005. 958 с.

Albrecht A. Utbredningen av rätvinger, kackerlackor och tvestjärtar i Östra Fennoskandien (Orthoptera, Blattodea, Dermaptera) // Notulae Entomologicae. 1979. Vol. 59. P. 53—64.

Cederhielm I. Faunae Ingricae Prodromus exhibens methodicam descriptionem Insectorum agri Petropolensis. Lipsiae: Impensis Iohann. Fried. Hartknoch, 1798. 348 p.

Harz K. Orthopterologische Beiträge IV (Schluß) // Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen. 1962. Jg. 11. № 7. S. 65—69.

Podgornaya L. I. Orthoptera of Leningrad Province // Acta Zool. Fennica. 1995. № 199. P. 5—9.

Simmons A. D., Thomas C. D. Changes in dispersal during species' range expansions // The American Naturalist. 2004. Vol. 164. № 3. P. 378—395.

Sprungis V. Fauna and ecology of grasshoppers (Orthoptera) in the coastal dune habitats in Ziemupe nature reserve, Latvia // Latvijas Entomologs. 2007. Vol. 44. P. 58—68.

#### ABOUT SOME INTERESTING FINDS OF ORTHOPTERAN INSECTS IN PSKOV REGION

*P. V. Ozerski*

**Keywords:** Orthoptera; Pskov Region; distribution of Orthoptera.

Four rare and interesting species of bush-crickets and three interesting species of locusts and grasshoppers were firstly collected in Ostrov district (W Pskov Region, NW Russia). Possible causes of their expansion into new territories are discussed.

УДК 595.727+595.728+591.572.8+59.018+575.174.015.3+574.38+591.5

#### О ПЕРСПЕКТИВАХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ В КЛАССИФИКАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

*П. В. Озерский*

**Ключевые слова:** прямокрылые; полиморфизм окраски; жизненные формы.

Прямокрылые насекомые (Orthoptera) с начала XX века являются традиционным объектом экологических исследований. Целый ряд публикаций отечественных и зарубежных авторов (Morse, 1904, 1907; Uvarov, 1938, 1943; Бей-Биенко, 1948, 1950а,б; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Правдин, 1978; Стебаев, 1970, 1987; Стебаев, Омельченко, 1981; Горохов, 1979, 1983; Стороженко, 1982; Черняховский, 1970) посвящен классификации их жизненных форм, в других же (Правдин, Мищенко, 1980) с использованием ранее разработанных систем осуществлялись попытки использования спектров жизненных форм в характеристике региональных экофаун. Тем не менее, систему жизненных форм прямокрылых нельзя считать завершенной. В настоящее время остается нерешенным целый ряд проблем, относящихся к принципам построения системы и выбору диагностических признаков жизненных форм.

Как ни странно, разногласия имеются даже в отношении самого объекта классификации жизненных форм. В более ранних публикациях (до 70-х—80-х годов)

этот объект прямо не назывался, хотя из контекста работ можно понять, что таковым полагался вид. При этом фактически в большинстве случаев в классификациях использовались исключительно признаки имаго. Впервые же вопрос об объекте классификации жизненных форм был поставлен в работе А. В. Горохова (1983), где таковым был объявлен семафоронт — индивидуум, находящийся на определенной стадии онтогенеза. Вместе с тем, практика разработки систем жизненных форм прямокрылых, как до, так и после указанной публикации Горохова, далеко не всегда согласовывалась с этой точкой зрения. Так, в целом ряде работ разных авторов (Стебаев, 1970, 1987; Стебаев, Омельченко, 1981; Горохов, 1979; Стороженко, 1982) при выделении групп жизненных форм использовались так называемые «линии полового диморфизма» — отрезки, соединявшие «точку самца» и «точку самки» на графиках, по осям которых откладывались значения морфометрических показателей. При этом в характеристиках жизненных форм учитывались не только координаты концов отрезка как таковые, но и положение «точки самца» и «точки самки» друг относительно друга. Поскольку «линия полового диморфизма» содержит данные, относящиеся, по меньшей мере, к двум морфологически различным особям, очевидно, что при таком подходе объектом классификации не может считаться ни семафоронт, ни особь. Более того, логически развивая этот подход, принципиально возможно перейти от «линий полового диморфизма» к более сложным графам, включающим в себя, помимо характеристик взрослых самцов и самок, также характеристики личинок разных возрастов (следует заметить, что у прямокрылых, помимо экологических различий, отражающихся в морфологии, между самцами и самками, распространены также и аналогичные различия между личинками и имаго).

На мой взгляд, описанная проблема относится не только к прямокрылым, она носит гораздо более общий характер. Ее истоки можно проследить с самого начала формирования концепции жизненной формы, которое происходило не в зоологических, а в ботанических работах. Центральный вопрос, породивший эту проблему, состоит в следующем: следует ли считать жизненную форму чем-то неизменным или же рассматривать как процесс, происходящий во времени и сопровождающийся изменением фенотипа. Выбор первого из ответов закономерно приводит к представлению о последовательных сменах жизненных форм организма в ходе его онтогенеза. Из числа ботаников такие смены признавал, например, И. Г. Серебряков (1962). Еще более распространенной эта точка зрения оказалась среди зоологов (Friederichs, 1930; Remane, 1944; Северцов 1951; Мазохин-Поршняков, 1954; Правдин, 1978; Алеев, 1986), что, несомненно, следует связывать с широкой распространенностью именно в животном царстве явления метаморфоза, сопровождающегося сменой образа жизни и характера экологических связей организма. Очевидно, что такой подход легко распространим также на экологически различающиеся поколения в сложных жизненных циклах, на самцов и самок при наличии экологически значимого полового диморфизма и на другие подобные внутриспоуляционные группы, названные Г. Хитвоулом (Heatwole, 1989) эконами. Тем не ме-

нее, принятие такой трактовки жизненной формы порождает ряд серьезных проблем. Прежде всего, оно делает невозможным выстраивание тесной связи между двумя понятиями, «жизненная форма» и «экологическая ниша» (как, например, это делалось в работах С. А. Северцова (1937, 1941), поскольку последнюю принято связывать с видом (Hutchinson, 1957; Chase, Leibold, 2003) или с популяцией (Пианка, 1981; Федоров, Гильманов, 1980; Яблоков, 1987), но не с отдельными стадиями развития, поколениями сложного жизненного цикла или формами полиморфного вида. Прямым следствием этого обстоятельства является невозможность полноценного и последовательного использования «спектров жизненных форм» для сравнительного анализа сколь-либо масштабных экосистем (это при том, что, например, К. Раункяер (Raunkiaer, 1934) предлагал использовать их для подразделения суши на фитоклиматические регионы). Кроме того, закономерную связь между разными «жизненными формами» в рамках одной и той же популяции игнорировать невозможно, и это обстоятельство приводило к введению дополнительных понятий, таких, как «биологический тип» (Мазохин-Поршняков, 1954) и «экоморфологический цикл» (Алеев, 1986), выступавших своеобразными «надстройками» над «жизненными формами».

Второй подход, рассматривающий жизненную форму как динамическое явление, единое для всех стадий онтогенеза организма, более характерен для ботанических работ и восходит ко взглядам Э. Варминга (Warming, 1908). Из более поздних авторов, ему следовал, например, Е. Л. Нухимовский (1973, 1997). По моему мнению, именно подобные трактовки жизненной формы, несмотря на их кажущуюся громоздкость, позволяют наилучшим образом связать между собой это понятие с понятием экологической ниши. При этом необходимость учета внутривидовых экологических различий, имеющих не только между особями, находящимися на разных стадиях онтогенеза, но и между представителями разных поколений в сложных жизненных циклах и разных форм в рамках полиморфизма, привела меня к выводу о целесообразности переноса понятия с «жизненная форма» с отдельных организмов (особей) на популяции в целом. Из этих соображений мною (Озерский, 2010) была выдвинута концепция популяционного метафенотипа как системы взаимодействующих фенотипов особей, обусловленной популяционным генофондом и средой обитания (стацией). В одной из последующих публикаций (Озерский и др., 2011) на основе понятия «метафенотип» мною было предложено новое определение жизненной формы как комплекса свойств популяции, обуславливающего ее экологическую нишу; при этом предлагалось различать фундаментальные (обусловленные только генофондом) и реализованные (обусловленные генофондом и стацией) жизненные формы.

Представляется достаточно очевидным, что в экологических классификациях прямых элементов такого «надорганизменного», «метафенотипического» подхода прослеживаются, по крайней мере, начиная с работы И. В. Стебаева (1970). Подобным элементом, безусловно, является использование обсуждавшихся выше «линий полового диморфизма». Вместе с тем, половой диморфизм пред-

ставляет собой лишь одно из проявлений такого многогранного явления, как полиморфизм у прямокрылых насекомых. Помимо него, безусловного внимания (и учета в классификациях и характеристиках жизненных форм) заслуживает, по моему мнению, полиморфизм окраски.

Нельзя сказать, что явление полиморфизма окраски до сих пор полностью игнорировалось в экологических исследованиях прямокрылых. Однако оно использовалось в исследованиях структуры популяций, взаимосвязи между ней и условиями обитания (Gill, 1979; Hamrick, Hamrick, 1989), но не в описании жизненных форм. В то же время, опыт полевой работы с прямокрылыми однозначно свидетельствует о том, что представители разных жизненных форм имеют разные закономерности в представленности тех или иных типов окраски тела в локальных популяциях. Так, особи с преобладанием зеленого цвета явно господствуют у многих хортобионтных видов, у видов с переходным фитофильно-геофильным образом жизни такая окраска встречается существенно реже, а для открытых геофилов она не характерна. В то же время, количественных оценок взаимосвязи между жизненной формой и частотой встречаемости тех или иных вариантов окраски до сих пор, по-видимому, никто не осуществлял.

Исходя из этих соображений, мною начаты количественные исследования встречаемости разных вариантов криптической окраски у прямокрылых разных жизненных форм. Предварительные исследования, проведенные мною совместно со студентами РГПУ им. А. И. Герцена В. А. Басыгысовым и И. А. Богомоловой на высоко полиморфных видах прямокрылых (*Decticus verrucivorus* (L.), *Omocestus viridulus* (L.), *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.)), показали большую сложность интерпретации полученных результатов, поэтому было принято решение начать более подробные исследования в этом направлении с использованием видов, для которых характерно малое количество цветковых форм, хорошо различимых в полевых условиях. В условиях Северо-Запада России таким требованиям вполне удовлетворяют два вида прямокрылых — представитель кузнечиковых (Tettigoniidae) короткокрылый скачок (*Metrioptera brachyptera* (L.)) и представитель саранчовых (Acrididae) краснобрюхая травянка (*Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.)). Обоим этим видам свойственны два варианта окраски, один из которых характеризуется зеленым цветом верха переднеспинки и надкрылий, другой же — бурым (у *M. brachyptera*) или серым (у *O. haemorrhoidalis*).

В конце августа 2012 г. мною были произведены полевые учеты особей этих двух видов на территории Островского района Псковской области (между деревнями Воронцово и Врев). Для каждой обнаруженной особи определялись тип окраски и пол. Всего было учтено 55 особей короткокрылого скачка (из них 19 самцов и 36 самок) и 195 особей краснобрюхой травянки (из них 115 самцов и 80 самок). Для самцов и самок вместе, а также для каждого пола по отдельности определялась доля особей, имеющих зеленые верх переднеспинки и надкрылья:

$$p_3 = N_3 / N,$$

где  $p_3$  — доля особей с зелеными элементами окраски (верхом переднеспинки и

надкрылий);  $N_3$  — количество обнаруженных особей с зелеными элементами окраски;  $N$  — общее количество обнаруженных особей. Полученные доли сравнивались с соотношением 1:1 по критерию хи-квадрат и друг с другом по методу Фишера (Зайцев, 1984).

Из всех учтенных особей короткокрылого скачка зеленую окраску верха переднеспинки и надкрылий имели 18 самцов и 31 самка, из всех учтенных особей краснобрюхой травянки — 9 самцов и 12 самок. У обоих видов соотношение между встречаемостью двух цветовых форм статистически значимо отличалось от 1:1, как при рассмотрении самцов и самок по отдельности, так и для обоих полов вместе ( $p < 0,01$ ). Статистически значимых внутривидовых половых различий между долями особей с зелеными элементами окраски выявлено не было ( $p > 0,05$ ). В то же время, доли таких особей значимо различались при сравнении между собой двух видов ( $p < 0,001$ ), как по обоим полам вместе, так и по каждому полу в отдельности. В целом, можно сказать, что у *M. brachyptera* отчетливо преобладали особи с зелеными элементами в окраске, а у *O. haemorrhoidalis* — особи без зеленого.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что сходство характера полиморфизма на качественном уровне (в данном случае оно состоит в существовании у обоих исследовавшихся видов двух четко обособленных цветовых форм, с зеленым и с не-зеленым верхом) может сопровождаться отчетливыми количественными различиями. Природа этих различий в данном случае пока остается неизвестной: речь может идти и об устойчивых частотах аллелей (проявлении закона Харди—Вайнберга), различающихся у разных видов<sup>1</sup>, и о модификационной изменчивости, и о дифференциальной гибели особей с разной окраской к концу теплого сезона. Остается также неизученной у обоих видов географическая (межпопуляционная) изменчивость соотношения между встречаемостью двух цветовых форм. Несмотря на это, полученные данные убедительно свидетельствуют о целесообразности изучения изменчивости окраски прямокрылых и о перспективности использования соотношений между встречаемостью разных цветовых форм в описании и классификации жизненных форм этих насекомых.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г., 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.  
Бей-Биенко Г. Я., 1948. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera // Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 270—291.  
Бей-Биенко Г. Я., 1950а. Прямокрылые — Orthoptera, кожистокрылые — Dermaptera // Животный мир СССР. Т. 3. Зона степей. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 379—424.  
Бей-Биенко Г. Я., 1950б. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera) пустынь Средней

---

1 Наследственная, аллельная природа изменчивости элементов окраски доказана для родственного краснобрюхой травянке вида саранчовых — обыкновенного конька *Chorthippus brunneus* (Thunb.) (Gill, 1991).

Азии и задачи ее изучения // Пустыни СССР и их освоение. М.—Л.: изд-во АН СССР. С. 130—139.

Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л., 1951. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Т. 1. М. —Л.: изд-во АН СССР. 378 с.

Горохов А. В., 1979. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Средней Азии // Экологическое обозрение. Т. 5. № 3. С. 506—521.

Горохов А. В., 1983. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. № 1. С. 49—56.

Зайцев Г. Н., 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.

Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоол. журн. Т. 33. № 4. С. 822—840.

Нухимовский Е. Л., 1973. О понятии «жизненная форма» // Майсурадзе Н. И. (ред.). Интродукция новых лекарственных растений. Сб. научн. работ. Вып. 5. М.: ВНИИ лекарственных растений. С. 222—232.

Нухимовский Е. Л., 1997. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра. 630 с.

Озерский П. В., 2010. Метафенотип популяции как структурно-функциональное отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 10. СПб.: Тесса. С. 15—29.

Озерский П. В., Боброва Т. В., Кузнецова Л. С., 2011. К вопросу о функциональном значении угла наклона лба у саранчовых разных жизненных форм: постановка проблемы и проверка одной из гипотез // Известия Российского государственного педагогического университета имени А. И. Герцена. № 141. С. 124—131.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология М.: Мир. 398 с.

Правдин Ф. Н., 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука. 272 с.

Правдин Ф. Н., Мищенко Л. Л., 1980. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М.: Наука. 156 с.

Северцов С. А., 1937. Дарвинизм и экология // Зоологический журн. Т. 16. № 4. С. 591—613.

Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: изд-во АН СССР. 316 с.

Северцов С. А., 1951. О конгруэнциях и понятии целостности вида // Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М.: изд-во АН СССР. С. 30—57.

Серебряков И. Г., 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 380 с.

Стебаев И. В., 1970. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Западного Алтая // Зоол. журн. Т. 49. № 3., С. 325—338.

Стебаев И. В., 1987. Морфоадаптогенез саранчовых и система их жизненных форм // Журн. общ. биол. Т. 48. № 3. С. 626—639.

Стебаев И. В., Омельченко Л. В., 1981. Общие особенности морфоадаптационных типов, или жизненных форм, саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий // Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами. Новосибирск: изд-во НГУ. С. 13—39.

Стороженко С. Ю., 1982. Жизненные формы кузнечиковых и ложнокузнечиковых



(Orthoptera: Tettigoniioidea; Gryllacridoidea) Дальнего Востока СССР // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 9. С. 40—52.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г., 1980. Экология. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 464 с.

Черняховский М. Е., 1970. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. № 394. С. 47—63.

Яблоков А. В., 1987. Популяционная биология. М.: Высш. Школа. 303 с.

Chase J. M., Leibold M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.

Friederichs K., 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. Erster Band: Ökologischer Teil. Berlin: P. Parey. 430 S.

Gill P., 1981. The genetics of colour-patterns in the grasshopper *Chorthippus brunneus* // Biol. Journ. Linn. Soc. Vol. 16. № 3. P. 213—259.

Gill P. D., 1979. Colour-pattern variation in relation to habitat in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Thunberg) // Ecological Entomology. Vol. 4. № 3. P. 249—257.

Hamrick K. J., Hamrick J. L., 1989. Genetic variation within and among populations of an alpine grasshopper, *Aeropedellus clavatus* // Journal of Heredity. Vol. 80. № 3. P. 186—192.

Heatwole H., 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // Trop. Ecol. Vol. 30. № 1. P. 13—19.

Hutchinson G. E., 1957. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol. 22. P. 415—427.

Morse A. P., 1904. Researches on North American Acrididae. Carnegie Inst. Washington publication № 18. Washington: W. F. Roberts. 55 p.

Morse A. P., 1907. Further researches on North American Acrididae. Carnegie Inst. Washington publication № 68. Washington: Wilkens-Sheiry. 54 p.

Raunkiaer C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford: The Clarendon Press. 648 p.

Remane A., 1944. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie // Biologia Generalis. Bd. 17. S. 164—182.

Uvarov B. P., 1938. Ecological and biogeographical relations of eremian Acrididae // Soc. de Biogeogr. Vol. 6. P. 231—273.

Uvarov B. P., 1943 Orthoptera of the Siwa Oases // Proc. Linn. Soc. Lond. Vol. 155. № 1. P. 8—30.

Warming E., 1908. Om planterigetets livsformer. Kjøbenhavn: G. E. C. Gad. 86 h.

## ABOUT PERSPECTIVES OF USE OF COLOUR VARIABILITY IN CLASSIFICATION OF LIFE FORMS OF ORTHOPTERAN INSECTS

*P. V. Ozerski*

**Keywords:** Orthoptera; colour polymorphism; life forms.

Colour variability in two populations of a bush-cricket *Metrioptera brachyptera* and a grasshopper *Omocestus haemorrhoidalis* was investigated. Both species demonstrated a presence of two colour forms, with green and with non-green pronotum and parts of forewings. Nevertheless, a quantitative study of colour variability in these species demonstrated significant differences between them. A significance of these differences for life form theory is discussed.





**Фауна и экология  
ПОЗВОНОЧНЫХ**



**ПИТАНИЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ  
(VIPERA BERUS) В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ  
РЕКИ ЛУГИ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

*Т. С. Васильева, Ю. А. Дурнев*

**Ключевые слова:** обыкновенная гадюка; *Vipera berus*; рацион; трофика; пробы питания; элективность.

Анализ литературы, посвященной трофике обыкновенной гадюки (*Vipera berus* (Linnaeus, 1758)), как в границах сопредельных с Ленинградской областью географических регионов (Сапоженков, 1961; Пикулик и др., 1988; Ануфриев, Бобрецов, 1996; Коросов, 2003 и др.), так и в удаленных частях ее ареала (Даревский, 1949, 1987; Гаранин, 1976, 1983; Попудина, 1976; Ларионов, 1977; Белова, 1978; Божанский, Пищев, 1978; Ушаков, Пестов, 1983; Яковлев, 1983; Juszczuk, 1987; Веа, Brana, 1989; Luiselli, Anibaldi, 1991 и др.), свидетельствует о чрезвычайном разнообразии ее рациона, тесно связанном, вероятно, с локальными экологическими условиями мест обитания вида. В связи с этим, представляется целесообразным изложить материалы наших исследований питания гадюки, хотя они и характеризуют весьма компактную территорию окрестностей геостанции «Железо» РГПУ им. А. И. Герцена, расположенную в южной части Ленинградской области в бассейне среднего течения реки Луги.

Район наших исследований в геоботаническом и ландшафтном отношении представляет собой границу подзон южнотаежных и лиственных лесов со значительной примесью широколиственных древесных пород. Хвойно-широколиственные лесные сообщества, граничащие с речной поймой, отличаются повышенным уровнем биологического разнообразия, что в совокупности с весьма мягкими климатическими условиями создает оптимальные условия для жизни как самой гадюки, так и ее потенциальных жертв.

Основой для настоящего исследования послужили сборы 56 пищевых проб, полученных прижизненно от взрослых гадюк длиной не менее 45 см. Методика получения подобных сборов от наземных позвоночных животных уже была подробно изложена одним из авторов (Дурнев и др., 1982). Отлов и описание змей проводились по общепринятым методикам (Новиков, 1953; Даревский, 1987). Отловленные гадюки передерживались в террариумах с размерами дна не менее 30 × 75 см. Дно террариума покрывалось естественной лесной подстилкой; в качестве укрытий для гадюк применялись полуцилиндры коры, снятые со стволов упавших лиственных деревьев. Террариумы круглосуточно освещались и обогревались лампами накаливания мощностью в 75—100 ватт. За двое-трое суток содержания в террариуме гадюки обычно один раз отрывали фрагменты непереваренной добычи, состоящие из перьев, шерсти и почти целых черепов мышевидных грызунов (подобные погадкам хищных птиц). 1—2 раза змеи выделяли экскременты с более

мелкими фрагментами костей млекопитающих, остатками яичной скорлупы и другими компонентами. После проведения сборов гадюки возвращались нами на место поимки и некоторые из них в течение лета отлавливались еще один или два раза. Соотношение самок и самцов в исследованной выборке гадюк составило 2 : 1. Собранные в 2012 году материалы характеризуют два фенологических периода в жизни гадюки: весенне-летний (май-июнь) и летне-осенний (июль-август).

По нашему мнению, примененный метод сбора проб питания гадюки является оптимальным для сохранения немногочисленных микропопуляций вида в условиях Северо-Западного региона России. «Прижизненные» методики на основе выдвливания содержимого желудка гадюки (Куранова, Колбинцев, 1983; Коросов, 2003) как правило, приводят к травмированию змей и их гибели в течение 2—3 недель после проведения подобных манипуляций.

Для характеристики трофики гадюки мы рассчитывали общее и среднее количество экземпляров пищевых объектов в 1 пробе, объем (в процентах) и частоту встречаемости (также в процентах) каждого компонента питания (методика: Вержущий, 1970, 1979; Дурнев и др., 1982). Техническая разборка проб и предварительное определение компонентов питания были выполнены Т. С. Васильевой, уточнение определений проводилось Ю. А. Дурневым при участии М. М. Ивановой, П. В. Озерского, М. П. Потапова, М. Л. Румянцевой. Всем названным специалистам, оказавшим помощь в определении сборов, а также студентам факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена, принимавшим участие в сборе проб питания гадюки, авторы выражают свою искреннюю признательность.

В мае-июне основу рациона гадюки в исследованном нами районе составляют мышевидные грызуны (табл. 1). Среди них абсолютно доминируют темная (*Microtus agrestis*) и рыжая (*Clethrionomys glareolus*) полевки. Первая из них многочисленна в пойме Луги во влажных открытых биотопах — на травяных и кустарниковых лугах, на зарастающих вырубках и гарях. Второй вид является фоновым в хвойных и смешанных лесах на всей территории обследованного участка. Эти же биотопы наиболее характерны и для гадюки. Вторую позицию в рационе занимают желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*) и обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*). Желтогорлая лесная мышь с высокой плотностью населяет участки хвойно-широколиственного леса и является вполне обычным обитателем многочисленных дачных поселков долины Луги и территории геостанции «Железо». Соответственно, остатки этого грызуна встречены в рационе половины гадюк, отловленных преимущественно на территории геостанции. Обыкновенная полевка, редкая на востоке и северо-востоке Ленинградской области, в Лужском районе вполне обычна и встречена почти в трети исследованных проб питания гадюки.

Остальные 4 вида мышевидных грызунов, отмеченных в рационе гадюки в этот сезон, стенобионтны либо немногочисленны. Например, полевая мышь (*Apodemus agrarius*) является характерным видом открытых биотопов; водяная полевка (*Arvicola terrestris*) — амфибионтный вид переувлажненных приводных био-

Таблица 1. Рацион обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в среднем течении реки Луги  
(по данным анализа 43 проб питания; май-июнь 2012 года; окр. геостанции РГПУ им. А.И.Герцена «Железо»)

№ п/п	Компоненты питания	Количество экз.		Встречаемость, %	Объем компонента, %	Примечание
		абс.	среднее			
1	2	3	4	5	6	7
<b>КОМПОНЕНТЫ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
1	Брюхоногие моллюски ( <i>Planorbis</i> sp.)	1	0,02	2,3	0,02	Возможен случайный занос с почвенными частицами
2	Чернотелки (Tenebrionidae), остатки личинок	3	0,06	7,0	0,1	Обнаружены в основном только головы; возможен вторичный занос через желудки птиц и млекопитающих
3	Чернотелки (Tenebrionidae), остатки имаго	5	0,1	11,6	0,2	Фрагменты хитинового покрова; возможен вторичный занос через желудки птиц и млекопитающих
4	Жесткокрылые (Coleoptera), остатки имаго	3	0,06	7,0	0,1	Фрагменты хитинового покрова; возможен вторичный занос через желудки птиц и млекопитающих
5	Насекомые (Insecta), точнее не опр., хитиновые фрагменты	4	0,1	9,3	0,4	Сильно измельченные фрагменты хитинового покрова; возможен вторичный занос через желудки птиц и млекопитающих.
6	Обыкновенный бекас ( <i>Gallinago gallinago</i> ), остатки оперения	1	0,02	2,3	0,1	Хорошо сохранившиеся фрагменты контурных перьев
7	Лесной конек ( <i>Anthus trivialis</i> ), остатки оперения	1	0,02	2,3	0,04	Хорошо сохранившиеся фрагменты контурных перьев

1	2	3	4	5	6	7
8	Воробьинообразные (Passeriformes), остатки оперения	22	0,5	51,2	1,1	Контурные и пуховые перья в комках шерсти мышевидных грызунов
9	Скорлупа яиц Ржанкообразных (Charadriiformes), фрагменты	2	0,04	4,7	0,1	Небольшие фрагменты (1—2 мм <sup>2</sup> ) характерной толщины и окраски
10	Скорлупа яиц Воробьинообразных (Passeriformes), фрагменты	19	0,4	44,2	1,4	Очень мелкие и тонкие фрагменты
11	Серая крыса ( <i>Rattus norvegicus</i> ), фрагменты скелета	3	0,06	7,0	0,8	Обнаружены резцы, фаланги пальцев с когтями, позвонок, фрагмент лопатки (возможно поедание особей, свежераздавленных автомобилями на шоссе)
	Полевая мышь ( <i>Apodemus agrarius</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	5	0,1	9,3	4,4	Редкий компонент питания
12	Лесная мышь ( <i>Apodemus sylvaticus</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	3	0,06	7,0	2,3	Редкий компонент питания
13	Желтогорлая мышь ( <i>Apodemus flavicollis</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	26	0,6	51,2	9,4	Обычный компонент питания
14	Рыжая полевка ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	54	1,3	83,7	16,3	Основной компонент питания
15	Водяная полевка ( <i>Arvicola terrestris</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	6	0,1	11,6	4,6	Редкий компонент питания
16	Обыкновенная полевка ( <i>Microtus arvalis</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	14	0,3	27,9	11,1	Обычный компонент питания



1	2	3	4	5	6	7
17	Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	62	1,4	93,0	30,1	Основной компонент питания; в пробах преобладают нижние челюсти и зубы зверьков
18	Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	-	100	6,7	Представлена во всех пробах в виде плотных комков; в одной пробе, как правило, представлена шерсть двух и более мелких видов; в небольшом количестве отмечена шерсть серой крысы
19	Остатки кожных покровов млекопитающих	-	-	9,3	2,0	Часть фрагментов кожи покрыта шерстью
20	Остатки мышечных волокон млекопитающих	-	-	4,7	1,4	Обнаружены в пробах с большим количеством шерсти и костных остатков
<b>МЕХАНИЧЕСКИЕ И СЛУЧАЙНЫЕ ПРИМЕСИ</b>						
21	Хвоя ели	4	0,1	7,0	0,7	Примесь механического характера
22	Корни травянистых растений	-	-	27,9	1,1	Примесь механического характера
23	Семена травянистых растений (Polygonaceae, Cyperaceae)	9	0,2	14,0	0,9	Возможен вторичный занос через желудки птиц и млекопитающих
24	Почвенные частицы	-	-	100	4,7	Примесь механического характера
24	Почвенные частицы	-	-	100	4,7	Примесь механического характера
<b>Всего:</b>		<b>247</b>	<b>5,7</b>	<b>-</b>	<b>100</b>	<b>-</b>

топов. Обыкновенная гадюка встречается в этих местообитаниях, но ее численность здесь невысока. Лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*) редка в южных районах Ленинградской области; соответственно, ее остатки встречены лишь в 3 пробах из исследованных 43. Отдельно следует обсудить встречи в рационе гадюки остатков взрослых серых крыс (*Rattus norvegicus*). Этот грызун по своим размерам явно не может быть добычей даже взрослых пятидесяти-шестидесятисантиметровых змей. Тем не менее, в трех пробах питания были обнаружены резцы и фрагменты скелетов крупных представителей этого вида. Единственным вариантом, объясняющим эти встречи, представляется признание за гадюками способности поедать крыс, раздавленных в ночное время автомобилями на близлежащем шоссе (косвенным подтверждением этого являются регулярные наблюдения змей на полотне дороги и частая гибель грызунов разных видов под колесами автотранспорта).

Значительное долю рациона гадюки в первую половину лета составляют также птицы из отрядов воробьиных (Passeriformes) и ржанкообразных (Charadriiformes). Доминируют среди пернатых наземногнездящиеся виды воробьиных, встреченные в половине исследованных проб питания. Из этой группы пернатых точно идентифицирован только лесной конек (*Anthus trivialis*), являющийся в районе нашего исследования обычным гнездящимся видом лесных полян и опушек. По остаткам оперения удалось установить и видовую принадлежность более крупной птицы — обыкновенного бекаса (*Gallinago gallinago*). В половине материалов за этот период обнаружена и скорлупа птичьих яиц (преимущественно мелких видов). Окраска скорлупы и ее толщина позволяют предполагать заметное участие в рационе гадюки яиц пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*). Примечательно, что в условиях Карелии пеночка-весничка также регулярно отмечается в питании гадюки, однако змеи поедают в основном птенцов этого наземногнездящегося вида (Коросов, 2003), а случаи поедания яиц совсем не отмечены (Лапшин, 1995). Кроме яиц мелких воробьиных птиц, в одном случае нам удалось обнаружить скорлупу яйца како-го-то кулика, имеющую типичную окраску и толщину.

Особого обсуждения заслуживают встречи в рационе гадюки остатков крупных насекомых, преимущественно личинок и имаго крупных жуков-чернотелок (Tenebrionidae), а также раковин брюхоногих моллюсков. В литературе имеются сведения о поедании молодыми особями этого вида различных беспозвоночных (Ануфриев, Бобрецов, 1996), однако нам представляется более вероятным вторичный занос этого рода компонентов в пробы питания змей через желудки пойманной гадюками добычи — птиц и мелких млекопитающих.

Отсутствие в исследованных нами пробах питания гадюки амфибий представляется труднообъяснимым, тем более, что в пойме Луги травяная лягушка (*Rana temporaria*) является массовой потенциальной жертвой змей. В Карелии, по данным А. В. Коросова (2003), этот вид корма отмечается в рационе гадюки со встречаемостью 56%. Считается даже, что сеголетки лягушек являются единственным кормом молодых особей (Грубант и др., 1972). В разных географических регионах амфибии отмечены в желудках гадюк с частотой от 6—17% в Западной Сибири

Таблица 2. Рацион обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в среднем течении реки Луги  
(по данным анализа 13 проб питания; июль-август 2012 года; окр. геостанции РГПУ им. А.И.Герцена «Железо»)

№ п/п	Компоненты питания	Количество экз.		Встречаемость, %	Объем компонента, %	Примечание
		абс.	сред-нее			
1	2	3	4	5	6	7
<b>КОМПОНЕНТЫ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
1	Чернотелки (Tenebrionidae), остатки личинок	1	0,1	7,7	0,05	Обнаружена голова насекомого
2	Чернотелки (Tenebrionidae), остатки имаго	6	0,5	46,2	0,5	Фрагменты хитинового покрова
3	Гадюка ( <i>Vipera berus</i> ), остатки молодого экз.	1	0,1	7,7	0,5	Обнаружены брюшные щитки, ребра, позвонки и челюсти.
4	Воробьинообразные (Passeriformes), остатки оперения	6	0,5	46,2	2,9	Пуховые перья в плотных комках шерсти мышевидных грызунов
5	Скорлупа яиц Воробьинообразных (Passeriformes), фрагменты	4	0,3	30,8	1,8	Сильно измельченные фрагменты в комках шерсти мышевидных грызунов
6	Водяная кутора ( <i>Neomys fodiens</i> ), фрагменты черепа и зубы	1	0,1	7,7	0,8	Обнаружены целый череп и нижняя челюсть при почти полном отсутствии шерсти вида

1	2	3	4	5	6	7
7	Лесная мышовка ( <i>Sicista betulina</i> ), фрагменты челюстей и зубы	1	0,1	7,7	0,5	Редкий компонент питания
8	Домовая мышь ( <i>Mus musculus</i> ), фрагменты челюстей и зубы	2	0,2	15,4	1,1	Редкий компонент питания
9	Полевая мышь ( <i>Apodemus agrarius</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	5	0,4	30,8	5,3	Редкий компонент питания
10	Лесная мышь ( <i>Apodemus sylvaticus</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	3	0,2	23,1	2,8	Редкий компонент питания
11	Желтогорлая мышь ( <i>Apodemus flavicollis</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	16	1,2	76,9	6,1	Обычный компонент питания
12	Мышь-малютка ( <i>Micromys minutus</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	1	0,1	7,7	1,1	Редкий компонент питания
13	Рыжая полевка ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	36	2,8	76,9	22,9	Основной компонент питания
14	Водяная полевка ( <i>Arvicola terrestris</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	6	0,5	38,5	5,5	Редкий компонент питания
15	Обыкновенная полевка ( <i>Microtus arvalis</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	9	0,7	53,9	13,4	Редкий компонент питания
16	Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), фрагменты черепов, челюстей и зубы	31	2,4	76,9	15,8	Основной компонент питания

1	2	3	4	5	6	7
17	Полевка-экономка ( <i>Microtus oeconomus</i> ), фрагменты челюстей и зубы	1	0,1	7,7	0,8	Редкий компонент питания
18	Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	-	100	7,9	Представлена во всех пробах в виде плотных комков; в одной пробе, как правило, представлена шерсть двух и более мелких видов
19	Остатки кожных покровов млекопитающих	-	-	30,8	2,4	Часть фрагментов кожи покрыта шерстью; встречаются довольно крупные фрагменты диаметром 3—5 мм
<b>МЕХАНИЧЕСКИЕ И СЛУЧАЙНЫЕ ПРИМЕСИ</b>						
20	Хвоя ели	3	0,2	15,4	0,1	Примесь механического характера
21	Корни травянистых растений	-	-	38,5	1,8	Примесь механического характера
22	Семена травянистых растений (Polygonaceae, Сурегасеae)	8	0,6	61,5	1,2	Возможен вторичный занос через желудки птиц и млекопитающих
23	Почвенные частицы	-	-	100	5,7	Примесь механического характера
<b>Всего:</b>		<b>141</b>	<b>10,9</b>	<b>-</b>	<b>100</b>	<b>-</b>

(Куранова, Колбинцев, 1983) и Нечерноземье (Божанский, Пищев, 1978) до 78—81% в Киевской области (Даревский, 1949) и в Якутии (Прокопьев и др., 1978). Возможно, что в рационе взрослых достаточно крупных гадюк, обследованных нами, роль амфибий минимальна.

В исследованных нами пробах питания гадюки отмечен также ряд механических и случайных примесей, встречающихся весьма часто (корни травянистых растений) и даже постоянно (почвенные частицы).

Во второй половине лета в рационе гадюки из окрестностей геостанции «Железо» продолжают доминировать мелкие млекопитающие (табл. 2). При этом, несмотря на то, что эта выборка проб питания меньше предыдущей в три раза, видовое разнообразие зверьков заметно возрастает. Правда, все «новые» виды встречены только в одном (водяная кутора *Neomys fodiens*, лесная мышовка *Sicista betulina*, мышь-малютка *Micromys minutus*, полевка-экономка *Microtus oeconomus*) или двух (домовая мышь *Mus musculus*) случаях. При этом шерсть мышевидных грызунов отмечается во всех исследованных пробах.

Участие в рационе гадюки воробьиных птиц с приближением осени несколько снижается; еще реже (всего в 1/3 проб) встречаются фрагменты яичной скорлупы. В конце лета в популяции змей отмечается каннибализм: в 1 пробе отмечены остатки мелкой (возможно, новорожденной) гадюки. Заносы остатков жесткокрылых (преимущественно, жуков-чернотелок — Tenebrionidae) зарегистрированы почти в половине обследованных проб питания.

Механические и случайные примеси встречаются примерно с той же частотой, что и в начале лета, за исключением заносных семян травянистых растений, которые отмечены примерно в 2/3 сборов.

Особенно следует отметить, что мнение о «голодной диете» беременных самок гадюк (Веа, Врана, 1989 и др.) данными нашего исследования не подтверждено: не менее 4 явно беременных змей оставили при передержке в террариумах полноценные экскременты с большим количеством костных остатков мышевидных грызунов.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что стратегией формирования рациона обыкновенной гадюки является стратегия «пропорциональной поедаемости»: в мае—июне происходит массовая откладка яиц наземногнездящимися видами птиц — соответственно, увеличивается доля этих кормов в районе. Высокая численность *Micromammalia* в 2012 году определяет доминирующее положение этой группы кормов на протяжении всего теплого периода. Рост разнообразия их состава в рационе гадюки во второй половине лета объясняется появлением значительного количества молодых особей редких видов мышевидных грызунов, не отличающихся осторожностью взрослых зверьков. Элементы стратегии элективности в питании гадюки проявляются лишь по отношению к амфибиям.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ануфриев В. М., Бобрецов А. В., 1996. Амфибии и рептилии. Фауна европейского северо-востока России. Т. 4. СПб. 130 с.
- Белова З. В., 1978. Размещение и изменение численности обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в Дарвинском заповеднике // Охрана и рациональное использование рептилий. М. С. 13—25.
- Божанский А. Т., Пищев В. А., 1978. Влияние некоторых форм хозяйственной деятельности на распределение и численность обыкновенной гадюки // Зоол. журн. Т. 57, вып. 11. С. 1695—1698.
- Вержущий Б. Н., 1979. Метод бескровного изучения специфики рациона птиц-энтомофагов // Миграции и экология птиц Сибири: Тез. докл. орнитол. конф.- Якутск. С. 125—127.
- Вержущий Б. Н., 1975. Беспозвоночные в топогеосистемах // Природные режимы и топогеосистемы приангарской тайги. Новосибирск: Наука. С. 210—245.
- Гаранин В. И., 1976. Амфибии и рептилии в питании позвоночных // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. Казань. Вып. 4. С. 86—111.
- Гаранин В. И., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. 176 с.
- Грубант В. Н., Рудаева А. В., Ведмедеря В. И., 1972. Выращивание молоди гадюки обыкновенной в неволе // Экология, № 5. С. 85—87.
- Даревский И. С., 1949. О пище обыкновенной гадюки // Природа, № 7. С. 64—65.
- Даревский И. С., 1987. Метод изучения рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М. С. 25—32.
- Дурнев Ю. А., Липин С. И., Сирохин И. Н., Сонин В. Д., 1982. Опыт изучения питания птиц методом анализа экскрементов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 9. С. 103—107.
- Коросов А. В., 2003. О питании обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Карелии // Современная герпетология. Т. 2. С. 91—99.
- Куранова В. Н., Колбинцев В. Г., 1983. Бескровные методы изучения питания змей // Экология наземных позвоночных животных Сибири. Томск. С. 161—169.
- Лапшин Н. В., 1995. Результаты гнездования 4 видов пеночек р. *Phylloscopus* в Карелии // II Междунар. научно-практ. конф. Ч. 1. Пермь. С. 98—99.
- Ларионов П. Д., 1977. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Якутии // Зоол. журн. Т. 56. Вып. 6. С. 919—923.
- Новиков Г. А., 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.—Л. 602 с.
- Пикулик М. М., Бахарев В. А., Косов С. В., 1988. Пресмыкающиеся Белоруссии. Минск. 166 с.
- Попудина А. Д., 1976. Особенности образа жизни гадюки обыкновенной на юге лесной зоны Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Вып. 133. Новосибирск: Наука. С. 51—54.
- Прокопьев Л. В., Пшенников А. Е., Белимов Г. Т., Седалищев В. Т., 1978. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*), обитающей в Якутии // Вестник зоол., № 1. С. 83—84.
- Сапоженков Ю. Ф., 1961. Амфибии и рептилии Белоруссии // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. Минск. С. 183—194.
- Ушаков В. А., Пестов М. В., 1983. К биологии обыкновенной гадюки в Горьковской области // Вид и его продуктивность в ареале. М. С. 76—82.

Яковлев В. А., 1983. Материалы по экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в Алтайском заповеднике // Экология наземных позвоночных Сибири. Томск. С. 151—160.

Bea A., Brana F., 1989. Feeding strategies in *Vipera* species from temperate zones of Western Europe (Reptilia: Viperinae) // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury. P. 32—34.

Juszczuk W., 1987. Plazy i gady Krajowe. Czesc 3. Gady. Reptilia. Warszawa. 214 p.

Luiselli L. M., Anibaldi C., 1991. The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments // Amphibia-Reptilia. Vol. 12, № 2. P. 214—217.

## **FOOD AND TROPHIC COMMUNICATIONS OF COMMON ADDER (*VIPERA BERUS*) IN POOL OF THE AVERAGE WATERCOURSE OF LUGA RIVER (LENINGRAD REGION)**

**T. V. Vasilieva, Ju. A. Durnev**

**Keywords:** Common adder; *Vipera berus*; feeding; diet; foraging; selectivity; trophic; food tests.

Feeding and trophic relations of the common adder, *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) near the middle course of Luga river was studied. 15 species of prey were identified: small mammals (12 species), birds (2 species), reptiles (1 species). Amphibians were not present in diet of adult adders.

---

УДК 598.296.1

## **К ЭКОЛОГИИ ГНЕЗДОВАНИЯ ЧИЖА (*SPINUS SPINUS*) В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО РЕГИОНА РОССИИ**

**Ю. А. Дурнев**

**Ключевые слова:** гнездо; экология размножения; выводок; трофика.

Широко распространенный и широко известный представитель выюровых птиц фауны России, чиж (*Spinus spinus*, Fringillidae, Passeriformes) и в наше время продолжает оставаться весьма слабоизученным видом. В частности, крайне ограничены сведения о региональных особенностях экологии размножения чижа. В связи с этим, представляется целесообразным опубликовать наши наблюдения за гнездящимися парами этого вида, которые были сделаны в мае—июле 2011—2012 годов в районе геостанции РГПУ им. А. И. Герцена «Железо», расположенной в Лужском районе Ленинградской области. В геоботаническом и ландшафтном отношении эта территория представляет собой границу южнотаежных и лиственных лесов со значительным участием широколиственных пород деревьев — дуба, липы, вяза и кленов. Хвойно-широколиственные лесные сообщества, граничащие с поймой реки Луги, отличаются высоким уровнем биологического разнообразия, что в совокупности с весьма мягкими климатическими условиями района и хорошей кормовой базой создает оптимальные условия как для размножения, так и для зимовки чижей.



В смешанных лесах с примесью высокоствольных елей чиж является фоновым видом с обилием в гнездовой период от 8 до 12 пар на км<sup>2</sup> и участием в орнитонаселении от 1,3 до 1,5%. В период размножения чижи явно предпочитают лесные участки хотя бы с несколькими зрелыми высокими елями и развитым еловым подростом. Именно в таком биотопе, расположенном на пологом склоне речной долины левобережья Луги, 23 июня 2011 года было обнаружено гнездо № 1. Оно было расположено на переплетении ветвей между двумя соседними 22-метровыми елями примерно в 12 метрах от земли. Пара взрослых чижей активно кормила птенцов с 23 июня еще десять дней до 2 июля, когда произошел вылет 4—5 слетков. Таким образом, возраст находившихся в гнезде птенцов в момент обнаружения составлял около 4—5 дней.

После вылета птенцов сильно деформированное гнездо было снято с елей с целью анализа строительного материала. В его основе лежали тонкие сухие еловые веточки, переплетенные сухими стеблями вейников и тонкими веточками живых еловых лап. Боковые стенки гнезда были сплетены из сухих стебельков и листьев вейников и мятлика в смеси с фрагментами талломов лишайников и длинных тонких лоскутов березовой коры. В чаше гнезда отчетливо выделялся средний слой, целиком сплетенный из тонких корешков травянистых растений и ризоидов мха. Лоток состоял из тончайших сухих стебельков мятлика, осок и облиственных стеблей кукушкиного льна. Во внутренней части лотка обнаружено 32 мелких пера, принадлежащих сойке, большому пестрому дятлу, черному дрозду, обыкновенной пищухе, зяблику и, предположительно, синицам — буроголовой гаичке и гренатке. С краев гнезда выло собрано 14 экскрементов птенцов старшего возраста.

Гнездо № 2 было обнаружено 25 июня 2011 года в куртине елей на берегу Мосинского пруда непосредственно на территории геостанции. Оно было размещено на 12-метровой ели в трех метрах от вершины на самом конце боковой ветви длиной около 80 см. Пара взрослых птиц и в этом случае интенсивно кормила птенцов, которые покинули гнездо через 6 дней 30 июня. Выводок из 5 молодых чижей держался на гнездовом дереве еще два дня, после чего оставленное птицами гнездо было снято и проанализировано. В основе этой постройки лежали тонкие сухие веточки спиреи средней, переплетенные с поддерживающими гнездо живыми веточками ели. Толстые (около полутора сантиметров) наружные стенки гнездовой чаши состояли из тонких сухих еловых сучков, перевитых корешками травянистых растений черного цвета. Между ними были вставлены мелкие фрагменты листоватых лишайников, хорошо маскирующих всю постройку. Внутренняя часть гнезда оказалась устроенной из тонких сухих стебельков и листьев мятлика. В лотке отмечены ризоиды мха, собачья шерсть и отдельные щетинки дикого кабана; перьев в лотке оказалось всего три и все они принадлежали вальдшнепу. С края гнездовой постройки удалось собрать 8 экскрементов птенцов.

Гнездо № 3 находилось на опушке пойменного смешанного леса правобережья реки Луги. Оно было устроено в средней части 2-метровой боковой ветви одиночной ели высотой не менее 25 метров, окруженной еловым подростом в рост цело-

века. Высота расположения гнезда над землей составила 14 м. 1 июля 2012 года в нем находились птенцы перед самым вылетом, громко кричавшие в момент появления родителей с кормом. 3 июля выводок из 3 слетков был найден по голосам примерно в 30 метрах от гнездового дерева.

При осмотре снятого с ели гнезда обнаружилось, что оно почти не деформировано птенцами. Его размеры составили: диаметр гнезда — 7,5 × 8 см; диаметр лотка — 4,5 × 4,5 см; высота гнезда — 6,5 см; глубина лотка — 4 см. В гнезде находилось 1 яйцо-«болтун» размером 14,6 × 11,3 мм.

В основании гнезда на еловой лапе находились сухие веточки ели и 4 сухих дубовых листа. Наружные густо облицованные фрагментами талломоов лишайников стенки гнезда состояли из тонких сухих веточек ели, переплетенных волокнами, предположительно, липового луба. Внутренняя часть гнезда была сплетена из стебельков и листьев сухих злаков и осок, среди которых обнаружен фрагмент тонкой рыболовной лески длиной 16 см. В мягком лотке преобладала зимняя шерсть зайца-беляка и енотовидной собаки; из 9 мелких перьев 6 принадлежали рябчику, 1 — иволге и 2 — сойке. На его краях находилось 6 высохших капсул с экскрементами птенцов.

Используя сроки постройки гнезд, имеющиеся в орнитологической литературе (Мальчевский, Пукинский, 1983), даты их обнаружения и возраст птенцов, мы восстановили основные временные параметры гнездового периода чижей в южных районах Ленинградской области: начало постройки гнезд: с 23 по 29 мая; начало кладки: с 28 мая по 2 июня; начало насиживания кладки: со 2 по 6 июня; вылупление птенцов: с 16 по 20 июня; вылет птенцов из гнезд: с 30 июня по 3 июля.

Таким образом, в 2011—2012 годах чижи в районе наших наблюдений имели обычный летний цикл размножения, в отличие от весеннего, описанного Е. Н. Смирновым для Приладожья и приходящегося на вторую половину апреля и май (Мальчевский, Пукинский, 1983). Не отмечены нами и позднелетние (августовские) гнезда, которые были найдены И. В. Прокофьевой (1963) на территории Лужского района. Вероятно, такие поздние случаи гнездования чижей связаны с компенсационными кладками (Мальчевский, 1959; Мальчевский, Пукинский, 1983).

Наблюдения за поведением взрослых чижей в период выкармливания птенцов показали, что родители у гнезда держатся весьма осторожно. При первичных появлениях у гнезд наблюдателей взрослые птицы издают характерный щебечущий сигнал тревоги и перепархивают по вершинам елей 15—20 минут, не приближаясь к молчащим в этот момент птенцам. При повторных регулярных посещениях гнезд родители постепенно привыкают к присутствию людей у гнездовых деревьев и продолжают выкармливание. Суточные наблюдения за гнездами чижей, выполненные при участии студентов-практикантов РГПУ им. А. И. Герцена, показали, что во второй половине июня первый утренний прилет взрослых птиц с кормом отмечается в 03:35—03:52. Последние прилеты родителей вечером зафиксированы в период с 20:10 до 21:05. За 17-часовой «рабочий день» взрослые птицы приносили

корм от 154 до 189 раз, причем погодные условия никак не отражались на количестве прилетов и их частоте.

Анализ содержимого 28 экскрементов птенцов чижей, собранных при исследовании строительного материала гнезд, представлен в табл. 1. Эти данные свидетельствуют о примерно равной роли растительных и животных кормов в рационе птенцов старшего возраста.

Таблица 1. Питание гнездовых птенцов чижа (*Spinus spinus*) перед вылетом из гнезд в условиях смешанных хвойно-широколиственных лесов долины среднего течения реки Луги (по данным анализа 28 копроматериалов)

№ п/п	Наименование компонента	Количество экз.		Встречаемость (%)	Объем компонента (%)
		Общее	Среднее в 1 пробе		
1	2	3	4	5	6
1	Хвойные (Coniferae), остатки семян	-	-	71,4	14,2
2	Можжевельник ( <i>Juniperus</i> sp.), семена и остатки плодов	7	-	25,0	2,5
3	Злаки (Gramineae), остатки незрелых семян	-	-	100	15,2
4	Злаки (Gramineae), остатки семян культурных форм	-	-	35,7	5,4
5	Ольха ( <i>Alnus</i> sp.), остатки семян	-	-	32,1	2,3
6	Черника ( <i>Vaccinium myrtillus</i> ), семена и остатки плодов	163	5,8	53,6	9,7
7	Земляника ( <i>Fragaria vesca</i> ), семена и остатки плодов	94	3,4	39,3	2,4
8	Кислица ( <i>Oxalis acetosella</i> ), остатки незрелых семян	-	-	21,4	0,8
9	Одуванчик ( <i>Taraxacum</i> sp.), остатки незрелых семян	-	-	92,9	5,2
10	Остатки зеленых семян растений, ближе не опр.	-	-	100	2,7
11	Брюхоногие моллюски (Gastropoda), остатки	-	-	25,0	0,8

1	2	3	4	5	6
	раковин				
12	Дождевые черви (Lumbricidae), остатки гумуса	-	-	100	8,4
13	Сенокосцы (Opiliones)	9	0,3	28,6	1,1
14	Пауки (Aranei)	25	0,9	78,6	2,0
15	Тли (Aphidinea), остатки бескрылых особей	316	11,3	71,4	5,0
16	Клопы-слепняки (Miridae)	42	1,5	57,1	2,6
17	Поденки (Ephemeroptera)	63	2,3	46,4	1,8
18	Жужелицы (Carabidae), остатки личинок	16	0,6	53,6	2,0
19	Жуки-стафилины (Staphylinidae)	23	0,8	50,0	0,9
20	Листоеды (Chrysomelidae), остатки личинок	53	1,9	65,3	2,3
21	Короеды (Ipidae), имаго	11	0,4	25,0	1,2
22	Долгоносики (Curculionidae), имаго	82	2,9	82,1	1,1
23	Скорпионовы мухи (Panorpidae)	2	0,1	7,1	0,1
24	Совки (Noctuidae), остатки личинок	-	-	25,0	1,5
25	Нимфалиды (Nymphalidae), остатки личинок	-	-	17,9	1,9
26	Настоящие пилильщики (Tenthredinidae), остатки личинок	4	0,1	14,3	1,2
27	Муравьи-древоточцы ( <i>Camponotus</i> sp.)	32	1,1	50,0	2,2
28	Комары-долгоножки (Tipulidae)	36	1,3	60,7	1,5
29	Слепни ( <i>Tabanus</i> sp.)	7	0,3	25,0	0,9
<b>Всего:</b>		<b>1027</b>	<b>36,7</b>	<b>-</b>	<b>100</b>

Среди кормов растительного происхождения в наших сборах явно преобладают четыре компонента:

- семена дикорастущих злаков молочной спелости;
- семена хвойных пород (ели и сосны) урожая предыдущего года, которые взрослые чижи постоянно выбирают из лесной подстилки под семенными деревьями;
- ягоды черники, которые поспевают на солнечных полянах довольно рано;
- незрелые семена одуванчиков, которые птицы собирают, расклеывая еще не раскрывшиеся соцветия чаще всего по утрам и в ненастную погоду.

Животные корма чижей достаточно разнообразны, однако и среди них отчетливо выделяется несколько ведущих компонентов; к ним относятся:

- дождевые черви, определяемые по значительной доли гумуса в копропрабах (прямые наблюдения за взрослыми чижами показывают, что во время дождей и сразу после них птицы регулярно переносят червей в клювах);
- мелкие членистоногие с мягкими хитиновыми покровами (сенокосцы, пауки, тли, клопы-слепняки, комары-долгоножки, гусеницы бабочек и другие личинки);
- насекомые, массово появляющиеся в краткие временные периоды (поденки, крылатая фаза муравьев-древоточцев и др.).

Сравнение наших результатов с результатами, опубликованными в свое время И. В. Прокофьевой (1963), показывает, что доминирующее положение в рационе птенцов чижей гусениц бабочки-траурницы (*Nymphalis antiopa*) связано, вероятно, с массовым размножением этого вида в летние сезоны 1952 и 1953 гг. в южных районах Ленинградской области. По всем остальным параметрам исследованные рационы весьма близки.

После вылета птенцов из гнезд выводки чижей, возглавляемые взрослой парой, около двух недель держатся на гнездовых участках, а затем начинают все более широкие перекочевки и часто встречаются уже не только в лесу, но и на открытых участках местности – по обочинам лесных дорог, на опушках и полянах, вырубках и зарастающих гарях; нередко стайки чижей из 10—15 особей появляются в населенных пунктах. По нашим наблюдениям, со слетками всегда кочуют обе взрослые птицы. Ситуаций, подобных описаниям Е. Н. Смирнова, заметившего, что выводки постоянно возглавляет самцы, а самки лишь изредка присоединяются им (Мальчевский, Пукинский, 1983), нами не отмечено.

## ЛИТЕРАТУРА

Мальчевский А. С., 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц: размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц Европейской части. Л.: Изд-во ЛГУ. 281 с.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2. Певчие птицы. Л. 504 с.

Прокофьева И. В., 1963. К экологии чижа в Ленинградской области // Экология позвоночных животных Ленинградской области. Уч. записки ЛГПИ им. А. И. Герцена, каф. зоологии. Т. 230. Вып. 9. С. 93—102.

## TO NESTING ECOLOGY OF SISKIN (*SPINUS SPINUS*) IN SOUTHERN TAIGA OF NORTHWEST REGION OF RUSSIA

*Ju. A. Durnev*

**keywords:** nest; reproduction ecology; brood; trophic.

A data about ecology of reproduction and feeding of siskin in the south of Northwest region of Russia is reported.

---

УДК 636.934.4

## МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*) В ЮЖНЫХ РАЙОНАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

*В. Ю. Конева, Ю. А. Дурнев*

**Ключевые слова:** акклиматизация; рацион; трофика; полифагия.

Исследования отдаленных результатов акклиматизации животных, активно проводившейся в нашей стране в первой половине 20-го века, представляют особый интерес, т.к. существенно расширяют представления специалистов-зоологов о пределах экологической пластичности видов. В этом плане весьма показательна ситуация с енотовидной собакой (*Nyctereutes procyonoides*), история интродукции которой в Ленинградской области началась в 1936 году, когда состоялся выпуск 50 енотовидных собак на территории Бокситогорского района. Через 17 лет в 1953 году состоялся повторный выпуск 82 экземпляров в Приозерском районе. Из этих пунктов за 75 лет енотовидная собака с территории Ленинградской области самостоятельно проникла в соседние Карелию и Финляндию. К началу 1970-х годов в области насчитывалось до 3000 енотовидных собак (Новиков и др., 1970). В настоящее время, по нашим данным, наибольшая численность этого вида, отмечается в южных районах — в Лужском и Гатчинском, где его обилие достигает 8—10 экз. на 100 км<sup>2</sup>. В восточных районах численность енотовидной собаки заметно ниже из-за глубокого снега и общей суровости зимнего климата (Новиков и др., 1970).

Типичными биотопами енотовидной собаки на юге Ленинградской области являются берега рек и озер с зарослями ивняков, тростника и перелесками из лиственных и хвойных деревьев. Подобные местообитания наиболее характерны для этого вида и в границах её природного ареала на юге Дальнего Востока, где еното-

видная собака характеризуется как типичный полифаг-собирающий (Юдин, 1972, 1977). С целью уточнения рациона вида на новых территориях нами были собраны и проанализированы небольшие серии копроматериалов этих млекопитающих из Гатчинского и Лужского районов Ленинградской области в бесснежные сезоны 2010—2011 годов.

При обработке сборы замачивались кипящей водой и разбирались по фракциям. Методика анализа подобных сборов подробно изложена одним из авторов (Дурнев и др., 1982). Для характеристики питания енотовидной собаки рассчитывались следующие показатели: среднее количество экземпляров пищевых объектов в 1 пробе, объем каждого компонента питания в процентах и частоту встречаемости компонента в процентах. Техническая разборка проб и предварительное определение компонентов питания были выполнены В. Ю. Коневой, уточнение диагнозов проводилось Ю. А. Дурневым. Необходимые консультации были получены у ботаников и зоологов Г. И. Дубенской, М. М. Ивановой, Н. М. Кислякова, Н. В. Морошенко, М. Л. Румянцевой, которым авторы выражают благодарность за помощь в работе.

При изучении трофики енотовидной собаки (как и других хищных млекопитающих) по остаткам пищи в копроматериалах необходимо учитывать различную скорость и полноту переваривания разных компонентов питания. Очень важны также и существенные расхождения в продолжительности сохранения непереваренных фрагментов пищевых объектов в экскрементах животных. По исследованиям Ю. К. Попова (1956), изучавшего енотовидной собаки в Волжско-Камском регионе в вольерном эксперименте и в природе, непереваренные остатки грызунов и птиц задерживаются в пищеварительном тракте животных до 7 суток, чешуйки семян овса — 2—3 суток, голые слизни, дождевые черви, головастики, лягушки-сеголетки перевариваются без каких-либо следов. Уже в экскрементах хитин насекомых разрушается обычно в течение 7—10 дней; в то же время костные остатки и шерсть млекопитающих сохраняются более года. В связи с этим мы для своих анализов использовали только свежие, не размытые дождями копроматериалы.

Анализ проб питания енотовидной собаки из окрестностей пос. Дружная Горка за первую половину лета (табл. 1) показывает, что основу ее рациона в этот период составляют мышевидные грызуны (в том числе, желтогорлая, лесная мышь и полевка-экономка). На второй позиции в формировании рациона вида стоит рыба (в том числе, речной окунь и различные мелкие карповые); вероятно енотовидные собаки собирают погибшую рыбу по берегам Орлинского озера, на береговой кромке которого регулярно отмечаются их следы. Третье место в рационе делят остатки воробьиных (вероятно, наземногнездящихся) птиц и почвенные частицы. Как установлено (Дурнев и др., 1982), гумус в копроматериалах позвоночных поступает в основном из кишечника почти полностью перевариваемых дождевых червей. Енотовидная собака постоянно делает попки в земле, добывая этот вид корма. Значительную роль в рационе вида играют также различные жесткокрылые (как имаго, так и личинки), представленные крупными формами чернотелок, щел-

кунов, навозников и др. Остальные виды корма встречаются единично и могут считаться второстепенными.

Таблица 1. Рацион енотовидной собаки в Гатчинском районе Ленинградской области в первую половину лета (по материалам из окр. пос. Дружная Горка за июнь-июль 2010—2011 г., n копроматериалов = 9)

Компоненты питания	Среднее кол-во экз. в 1 пробе	Встречаемость, %	Средний объем, %
Бурозубка ( <i>Sorex sp.</i> ), остатки черепа	0,1	11,1	<1,0
Желтогорлая мышь ( <i>Apodemus flavicollis</i> ), остатки	0,4	33,3	<1,0
Лесная мышь ( <i>Apodemus sp.</i> ), зубы	0,1	11,1	<1,0
Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), остатки черепа	0,1	11,1	<1,0
Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	100	78,8
Остатки оперения воробьиных птиц (Passeriformes)	-	11,1	4,4
Остатки ящерицы (Lacertidae)	-	11,1	2,2
Остатки рептилий (Squamata)	-	11,1	1,1
Речной окунь ( <i>Perca fluviatilis</i> ), чешуя и кости	-	44,4	3,3
Карповые рыбы (Cyprinidae), чешуя и кости	-	22,2	4,4
Саранчовые (Acrididae)	0,3	11,1	<1,0
Настоящие кузнечики (Tettigoniidae)	0,2	22,2	<1,0
Чернотелки (Tenebrionidae), ост. личинок	-	11,1	1,1
Чернотелки (Tenebrionidae), ост. имаго	0,1	11,1	<1,0
Щелкуны (Elateridae), ост. крупных имаго	0,5	11,1	<1,0
Навозники (Aphodiinae), ост. имаго	0,7	11,1	<1,0
Пластинчатоусые (Scarabaeidae), ост. имаго	0,6	33,3	<1,0
Усачи (Cerambycidae), ост. имаго	0,2	11,1	<1,0
Почвенные частицы	-	33,3	4,4
<b>Всего:</b>	<b>3,3</b>	<b>-</b>	<b>100</b>

В этот же период в окрестностях геостанции РГПУ им. А. И. Герцена (Лужский район Ленинградской области) рацион енотовидной собаки заметно разнообразнее (табл. 2). Доминирующее положение в нем также занимают мышевидные грызуны, среди которых отмечены лесные мыши (желтогорлая и обыкновенная), серые и лесные полевки (темная и рыжая лесная). Из *Microtamia* енотовидные собаки ловят также землероек-бурозубок. Среди остатков птичьего происхождения, кроме оперения и костей, отмечены фрагменты скорлупы яиц, что связано с вероятным разорением зверьком гнезд наземных видов. В рационе заметно богаче представлены остатки рептилий — гадюк и ящериц. Фрагменты скелета лягушек встречаются единично. Рыбы попадают в питание вида, также, как и в первом слу-



Таблица 2. Рацион енотовидной собаки в Лужском районе Ленинградской области в первую половину лета (по материалам из окр. геостанции «Железо» за май-июль 2010—2011 г., n копро материалов = 18)

Компоненты питания	Среднее кол-во экз. в 1 пробе	Встречаемость, %	Средний объем, %
Обыкновенная бурозубка ( <i>Sorex araneus</i> ), остатки черепа	0,05	5,5	<1,0
Др. бурозубки ( <i>Sorex sp.</i> ), остатки черепов	0,2	5,5	<1,0
Желтогорлая мышь ( <i>Apodemus flavicollis</i> ), остатки черепа	0,2	16,5	<1,0
Лесная мышь ( <i>Apodemus sylvaticus</i> ), остатки черепов	0,2	5,5	<1,0
Лесная мышь ( <i>Apodemus sp.</i> ), фрагменты зубов	0,05	5,5	<1,0
Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), остатки черепа	0,05	5,5	<1,0
Серые полевки ( <i>Microtus sp.</i> ), остатки черепов, фрагменты зубов	0,05	11,1	<1,0
Рыжая лесная полевка ( <i>Clethrionomys glareolus</i> )	0,05	5,5	<1,0
Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	100	75,5
Остатки воробьиных птиц (Passeriformes), оперение, лоскуты кожи, фрагменты костей	-	11,1	3,8
Фрагменты яичной скорлупы	-	33,0	3,3
Гадюка ( <i>Vipera berus</i> ), лоскуты кожи с чешуей	-	5,5	1,1
Остатки ящерицы (Lacertidae)	-	16,5	1,7
Остатки рептилий (Squamata)	0,5	5,5	<1,0
Остатки лягушки ( <i>Rana sp.</i> )	-	5,5	0,5
Речной окунь ( <i>Perca fluviatilis</i> ), чешуя и кости	-	16,5	1,7
Карповые рыбы (Cyprinidae), чешуя и кости	-	11,1	2,2
Остатки раковин моллюсков (Bivalvia)	-	22,2	3,8
Чернотелки (Tenebrionidae), ост. личинок	-	11,1	1,1
Щелкуны (Elateridae), ост. крупных имаго	0,6	5,5	<1,0
Навозники (Aphodiinae), ост. имаго	0,8	11,1	1,1
Пластинчатоусые (Scarabaeidae), ост. имаго	1,1	33,3	<1,0
Усачи (Cerambycidae), ост. имаго	0,1	5,5	<1,0
Остатки жуков (Coleoptera)	-	5,5	<1,0
Почвенные частицы	-	33,3	6,1
<b>Всего:</b>	<b>4,5</b>	<b>-</b>	<b>100</b>

чае, в виде погибших экземпляров (среди них отмечены речной окунь и различные карпообразные), которых енотовидные собаки подбирают на берегах реки Луги. Здесь же регулярно собираются и раковины двусторчатых моллюсков. Крупные

насекомые отмечаются в большинстве проб, но пищевое их значение невелико. Гумус вновь встречен примерно в трети обследованных проб, т. е. дождевые черви играют в рационе вида заметную роль.

В конце лета и в начале осени в рационе енотовидных собак, обитающих в окрестностях Орлинского озера (Гатчинский район) по-прежнему доминируют мелкие млекопитающие (табл. 3). К ним добавляется падаль, которую енотовидные собаки охотно поедают и в других регионах (Новиков и др., 1970). Заметно возраста-

Таблица 3. Рацион енотовидной собаки в Гатчинском районе Ленинградской области в конце лета — начале осени (по материалам из окр. пос. Дружная Горка за август-сентябрь 2010—2011 г., n копроматериалов = 13)

Компоненты питания	Среднее кол-во экз. в 1 пробе	Встречаемость, %	Средний объем, %
Обыкновенная бурозубка ( <i>Sorex araneus</i> ), остатки черепа	0,1	7,7	1,1
Др. бурозубки ( <i>Sorex</i> sp.), остатки черепов	0,1	15,4	2,6
Темная полевка-экономка ( <i>Microtus agrestis</i> ), остатки черепа	0,1	15,4	<1,0
Серые полевки ( <i>Microtus</i> sp.), остатки черепов, фрагменты зубов	-	7,7	<1,0
Другие <i>Microtammalia</i> (точнее не опр.)	-	7,7	0,8
Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	100	72,3
Остатки костей крупного млекопитающего (падаль)	-	7,7	3,0
Карповые рыбы (Cyprinidae), чешуя и кости	-	23,0	4,6
Саранчовые (Acrididae)	2,0	46,0	4,6
Настоящие кузнечики (Tettigoniidae)	0,3	7,7	1,1
Щелкуны (Elateridae), ост. крупных имаго	0,4	7,7	1,1
Навозники (Aphodiinae), ост. имаго	0,7	23,0	<1,0
Пластинчатоусые (Scarabaeidae), ост. имаго	0,8	7,7	1,1
Почвенные частицы	-	46,2	7,6
<b>Всего:</b>	<b>4,5</b>	<b>-</b>	<b>100</b>

ет пищевая роль прямокрылых — саранчовых и кузнечиков, — численность и биомасса которых в конце лета максимальна. Дождевые черви, как и ранее, остаются важным компонентом питания.

Осенний рацион енотовидной собаки в окрестностях геостанции РГПУ им. А. И. Герцена «Железо», где лесные и пойменные биоценозы максимально разнообразны, включает в себя значительное количество растительных кормов (табл. 4). Они составляют суммарно до 1/6 рациона вида и включают в себя плодово-ягодные корма и даже остатки желудей. Среди кормов животного происхождения, как и

Таблица 4. Рацион енотовидной собаки в Лужском районе Ленинградской области в конце лета—начале осени (по материалам из окр. геостанции «Железо» за август-сентябрь 2010—2011 г., n копроматериалов = 22)

Компоненты питания	Среднее кол-во экз. в 1 пробе	Встречаемость, %	Средний объем, %
Обыкновенная бурозубка ( <i>Sorex araneus</i> ), остатки черепа	0,2	18,0	<1,0
Др. бурозубки ( <i>Sorex sp.</i> ), остатки черепов	-	13,5	2,7
Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), остатки черепа	0,1	4,5	<1,0
Серые полевки ( <i>Microtus sp.</i> ), остатки черепов, фрагменты зубов	0,04	5,4	<1,0
Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	100	70,4
Другие Micromammalia (точнее не опр.)	-	4,5	0,4
Остатки костей крупного млекопитающего (па- даль)	-	9,0	1,4
Остатки воробьиных птиц (Passeriformes), оперение, лоскуты кожи, фрагменты костей	-	4,5	1,4
Речной окунь ( <i>Perca fluviatilis</i> ), чешуя и кости	-	1,5	0,9
Карповые рыбы (Cyprinidae), чешуя и кости	-	9,0	1,4
Остатки раковин моллюсков (Bivalvia)	-	9,0	2,3
Саранчовые (Acrididae)	1,7	18,0	3,6
Настоящие кузнечики (Tettigoniidae)	0,6	9,0	<1,0
Навозники (Aphodiinae), ост. имаго	0,7	9,0	<1,0
Пластинчатоусые (Scarabaeidae), ост. имаго	1,1	33,3	<1,0
Усачи (Cerambycidae), ост. имаго	0,04	4,5	<1,0
Ягоды черники ( <i>Vaccinium myrtillus</i> )	-	18,0	1,4
Остатки плодов яблони ( <i>Malus sp.</i> )	-	4,5	1,4
Ягоды малины ( <i>Rubus idaeus</i> )	-	13,5	2,7
Ягоды костяники ( <i>Rubus saxatilis</i> )	0,4	4,5	<1,0
Остатки желудей ( <i>Quercus robur</i> )	-	22,5	5,0
Растительные остатки, точнее не опр.	-	13,5	2,7
Почвенные частицы	-	18,0	3,2
<b>Всего:</b>	<b>4,9</b>	<b>-</b>	<b>100</b>

в другие периоды, доминируют мышевидные грызуны. Роль саранчовых и кузнечиков, в отличие от района Орлинского озера, невелика и в осенний период. В это время заметно снижается значение дождевых червей, которые в это время уходят в более глубокие слои почвы.

По имеющимся в зоологической литературе по Ленинградской области сведениям, в 6 экскрементах и желудках, относящихся к бесснежному периоду, обнаруживали мышевидных грызунов, лягушек, рыбу, жуков (навозников, листоедов и жу- желиц), ягоды черники и земляники; в 8 проанализированных экскрементах и

остатках добычи, собранных в нивальный период, находили остатки ондатры, ежа, падаль домашних животных, конский навоз, фекалии (Новиков и др., 1970). Ежа две енотовидные собаки выкопали из зимнего укрытия в марте 1967 года на берегу Финского залива в районе Лахты.

Отмеченная во всех экологических исследованиях полифагия енотовидной собаки подтверждается не только составом рациона, но и рядом особенностей морфологии зубного аппарата, в частности, слабым развитием клыков и уплощенными поверхностями коренных зубов, а также исключительно длинным кишечником, превосходящим в полтора-два раза его размеры у других представителей семейства собачьих (Банников, 1967).

Тем не менее, основным компонентом питания енотовидной собаки являются *Micromammalia*, которых зверьки эффективно добывают в течение бесснежной части года. Так на Дальнем Востоке (в аборигенной части ареала) поедаются фоновые виды мышевидных грызунов: в лесах разного типа, в зарослях кустарников и по вырубкам на водоразделах — красно-серые лесные полевки (*Clethrionomys rufocanus*), во влажных биотопах — большие полевки (*Microtus fortis*), в сельскохозяйственных угодьях — полевая мышь (*Apodemus agrarius*) и мышь малютка (*Micromys minutus*), в населенных пунктах — домовая мышь (*Mus musculus*) (Юдин, 1972, 1977). В Украине важным компонентом зимнего питания акклиматизированных зверьков служат обыкновенные бурузубки (*Sorex araneus*) и куторы (*Neomys fodiens*) (Корнеев, 1954). В лесной зоне Европейской части России из мелких грызунов енотовидной собакой предпочитают полевки из родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Arvicola*, среди которых явно доминируют европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*) и водяная полевка (*Arvicola terrestris*); на юге в тростниковых плавнях дельты Волги звери часто поедают ондатру (*Ondatra zibethica*), а в окружающих ксерофитных биотопах — различных песчанок (*Meriones*) (Насимович, 1985).

По данным А. А. Насимовича (1985), редкими жертвами енотовидной собаки являются очень подвижные лесная (*Apodemus sylvaticus*) и желтогорлая (*A. flavicollis*) мыши, серая крыса (*Rattus norvegicus*), а также крот (*Talpa europaea*). Встречающиеся в литературе сведения об изменении рациона енотовидной собаки в местах интродукции на территории Европейской России в сторону большей миофагии по сравнению с Дальним Востоком (Шапошников, 1958 и др.) основаны на недоразумении (Юдин, 1972, 1977; Насимович, 1985).

Случаи нападения енотовидных собак на более крупных млекопитающих редки. Канибализм, как правило, имеет случайный характер и чаще всего связан с конфликтами из-за добычи или убежищ; известны также случаи поедания сородичей, попавших в капканы. Поздней осенью, зимой и ранней весной, когда пищевые ресурсы ограничены, енотовидные собаки регулярно поедают падаль, разыскивая трупы домашних животных, погибших подранков диких копытных и т. п. Известны 25 случаев встреч в рационе енотовидной собаки в Астраханской области остатков кабанов, павших в ходе эпизоотии свиной чумы в этой местности (Свиридов,

1958). В кубанских плавнях во время суровой зимы 1962—1963 годов зверьки питались в основном молодыми кабанями, погибшими из-за климатических условий (Костоглод, 1972). Поедание падали бесснежный период, тем более, летом, не носит систематического характера. Енотовидные собаки во все сезоны года охотно поедают бытовые пищевые отбросы, ради которых часто навдываются в небольшие населенные пункты, если там не слишком много свободно содержащихся собак.

Птицы во всех частях ареала поедаются енотовидной собакой относительно редко, выполняя роль сезонного замещающего компонента питания. Это характерно в первую очередь для водно-болотных угодий (Насимович, 1985). Кормовая роль птиц особенно возрастает здесь в годы депрессии численности мышевидных грызунов (Иванова, 1962). На водораздельных пространствах Ленинградской, Новгородской, Калининской и других областей значение птиц в рационе енотовидной собаки невелико (Морозов, 1947, 1953; Сорокин, 1956; Иванова, 1965 и др.). В охотничьи сезоны звери поедают в первую очередь подранков и нередко разыскивают их, не обращая внимания на гремящие вокруг выстрелы (Самусенко, Голодушко, 1961; Павлов, Кирис, 1963; наши данные). Заметное влияние енотовидной собаки на снижение численности тетеревиных птиц, о чем часто сообщают охотники и сотрудники особо охраняемых природных территорий, при специальных исследованиях не подтверждается (Сорокин, 1956; Корсакова, 1974 и др.).

Роль вида в разорении гнезд и уничтожении кладок также весьма дискуссионна. В Астраханском заповеднике в колониях бакланов и цапель енотовидные собаки часто подбирают остатки принесенной взрослыми птицами пищи и выпавших из гнезд птенцов (Свиридов, 1958). Посещают они и крупные грачевники, где весной и в начале лета находят выпавших из гнезда птенцов и слетков (Насимович, 1985). Периодически енотовидные собаки отмечаются на птицеводческих фермах (Долбик, 1952; Павлов, Кирис, 1963; Иванова, 1965; Калецкая, 1973 и др.).

Пресмыкающиеся в средней и северной частях Европейской России принадлежат к редко поедаемым енотовидной собакой группам животных; заметно выше их роль в южных областях России и Украины. Многолетние материалы, собранные в плавнях Кубани, показали, что летом встречаемость остатков рептилий в образцах питания этого хищника составила 10,8%, осенью 16,3%, весной 3,6%. Особенно активно енотовидные собаки истребляют кладки болотной черепахи (*Emys orbicularis*) (Костоглод, 1972).

Амфибии (преимущественно, различные виды лягушек) во многих регионах принадлежат к основным кормам енотовидной собаки. В южных районах России, Украины, Молдавии они поедаются круглогодично, но чаще всего — весной и летом (Павлов, Кирис, 1963; Вагш, 1968 и др.). Молодые енотовидные собаки начинают ловить лягушек самостоятельно уже в возрасте полутора месяцев (Морозов, 1947).

Рыба также нигде не относится к основным кормам енотовидной собаки, но в определенных ситуациях она может играть немаловажную роль. Основную массу

поедаемой рыбы составляют особи, погибшие в результате зимних заморозов, обсыхания временных водоемов, технологического спуска воды из прудов и т. п. (Морозов, 1947; Костюченко, 1950; Корнеев, 1954 и др.).

В рационе енотовидных собак регулярно и в значительном количестве отмечаются крупные водные жесткокрылые — плавунцы (*Dytiscidae*) и водолюбы (*Hydrophilidae*), которые обитают в черноморских, дунайских и азовских плавнях в огромном количестве и представляют собой легкую добычу. Собаки часто поедают и крупных наземных жуков, разоряют земляные гнезда ос и шмелей, ловят бабочек и их гусениц, кобылок и других насекомых (Корнеев, 1954; Свиридов, 1958; Критская, 1961; Павлов, Кирис, 1963; Barbu, 1968; Костоглод, 1972). На побережье Тихого океана существенную роль в питании енотовидной собаки играют морские ракообразные и моллюски (Ikeda et al., 1979).

В рационе енотовидной собаки широко представлены разнообразные корма растительного происхождения. Однако многие из них почти полностью перевариваются, причем в 2—3 раза быстрее, чем компоненты животного происхождения (Попов, 1953). Известно, что енотовидная собака поедает зерновые, огородные, бахчевые и некоторые технические культуры как в аборигенной части ареала на Дальнем Востоке, так и в Европейской части России. К кормам, особенно охотно поедаемым енотовидной собакой, относятся бобовые, кукуруза, овес, просо, пшеница и подсолнечник, ячмень, гречиха, клубни картофеля, капуста, огурцы, арбузы, дыни, тыквы (Насимович, 1985). В Приморье экскременты этого хищника нередко полностью состоят из оболочек соевых бобов и зерен овса (Юдин, 1972). На Алтае, где акклиматизация енотовидной собаки окончилась неудачей, зверьки охотно поедали кедровые орешки (Бергер, 1944). В Воронежском заповеднике отмечено питание вида вегетативными частями травянистых растений, разнообразными ягодами (клюквой, брусникой, голубикой, черникой, малиной, ежевикой, земляникой, костяникой) и плодами шиповника, рябины, черемухи, терна, сливы, вишни, груши, яблони (опавшие яблоки енотовидные собаки иногда выкапывают из-под снега) (Иванова, 1962). В некоторых районах енотовидная собака поедает желуди: так, в Окском заповеднике в годы урожая желудей они являются важным источником пищи вида не только осенью, но и весной следующего года (Бородин, 1951). В водно-болотных биотопах кормом служат корневища, листья и стебли тростника, рогозов и камыша. Разыскивая корневища этих растений зимой в плавнях, енотовидные собаки часто используют места кормежки кабанов (Свиридов, 1958).

В кормовом поведении енотовидной собаки определенное значение имеет копрофагия. По данным Ю. К. Попова (1956), в Волжско-Камском регионе в обследованных 2700 пробах питания вида встречаемость экскрементов лошади и коровы составила 18,2%, человека — 1,6%. В основном, копрофагия характерна для нильского периода года.

Таким образом, приведенные выше данные свидетельствуют, что именно пластичность в питании способствовала натурализации енотовидной собаки в необычных условиях обитания в результате массовой интродукции в 1930—1950-е

годы и позволила ей благополучно переносить периоды сезонной бескормицы, а также периоды депрессии численности основной добычи — мышевидных грызунов. В результате проведенного анализа установлено, что в южных районах Ленинградской области: 1) по составу питания енотовидная собака, безусловно, должна быть отнесена к полифагам; 2) основу рациона вида в теплое время года составляют мышевидные грызуны, что характеризует енотовидную собаку как активного хищника; 3) значительную часть рациона енотовидной собаки составляют беспозвоночные — обитатели лесной подстилки (дождевые черви и крупные насекомые), кормовая роль которых заметно изменяется в течение теплого сезона года; 4) осенний период года характеризуется резким ростом участия в рационе растительных кормов; 5) енотовидная собака — активный санитар естественных биотопов, использующий в пищу различные виды падали и частично являющийся копрофагом.

## ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г., 1967. Уссурийский енот, енотовидная собака, мангут // Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. М. Т. 2. Ч. 1. Морские коты и хищные. С. 234—287.
- Бергер Н. М., 1944. Аклиматизация пушных зверей в Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 23. № 5. С. 92—98.
- Бородин Л. П., 1951. Енотовидная собака в Окском заповеднике // Охрана природы. Вып. 14. С. 54—62.
- Долбик М. С., 1952. Уссурийский енот (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в Белорусской ССР // Сб. науч. тр. Ин-та биологии АН БССР. Вып. 3. Минск. С. 35—43.
- Дурнев Ю. А., Липин С. И., Сирохин И. Н., Сонин В. Д., 1982. Опыт изучения питания птиц методом анализа экскрементов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 9. С. 103—107.
- Иванова Г. И., 1962. Сравнительная характеристика лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике // Материалы по фауне и экол. животных. М. С. 112—126.
- Иванова Г. И., 1965. Сравнительная экология лисицы, барсука и енотовидной собаки в островных лесах севера Воронежской области // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Калецкая М. Л., 1973. Некоторые особенности экологии млекопитающих, обусловленные заповедным режимом // Тр. Дарвиновского гос. заповедника. Т. 11. Вологда. С. 109—114.
- Корнеев А. П., 1954. Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* Gray на Украине (результаты работ по акклиматизации) // Тр. Зоол. музея Киев. ун-та им. Т. Г. Шевченко. № 4. С. 70—83.
- Костоглод В. Е., 1972. Енотовидная собака в приазовских плавнях Кубани // Тр. ВНИИ-ОЗ. Вып. 24. С. 34—45.
- Костюченко Р. А., 1950. Появление енотовидной собаки на побережье Азовского моря // Природа. № 9. С. 45—48.
- Критская Т. И., 1961. Значение енотовидной собаки в биоценозе Манычской степи // Зоол. журн. Т. 40. № 5. С. 94—103.

Морозов В. Ф., 1947. Результаты акклиматизации енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в Ленинградской и Новгородской областях // Тр. ВНИИОЗ. Т. 8. С. 54—61.

Морозов В. Ф., 1953. Акклиматизация уссурийского енота (*Nyctereutes procyonoides* Gray) как пример успешного преобразования фауны пушных зверей Европейской территории СССР // Зоол. журн. Т. 32. № 3. С. 123—129.

Насимович А. А., 1985. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака (Размещение запасов, экология, использование и охрана). М.: Наука. С. 116—145.

Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б., Стрелков П. П., Тимофеева Е. К., 1970. Звери Ленинградской области (фауна, экология и практическое значение). Л. С. 193—198.

Павлов М. П., Кирис И. Б., 1963. Питание енотовидной собаки в Темрюкских плавнях // Тр. ВНИИ животного сырья и пушнины. Вып. 20. С. 62—70.

Попов Ю. К., 1953. Акклиматизация и стациональное размещение енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в Волжско-Камском крае // Изв. Казан. Фил. АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 4. С. 102—110.

Попов Ю. К., 1956. Материалы по экологии енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) в Татарской АССР // Изв. Казан. Фил. АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 5. С. 73—79.

Самусенко Э. Г., Голодушко Б. З., 1961. Питание енотовидной собаки в Белоруссии // Фауна и экология позвоночных Белоруссии. Минск. С. 58—69.

Свиридов Н. С., 1958. Питание енотовидной собаки, акклиматизированной в Нижнем Поволжье и на Северном Кавказе // Изв. Иркутского СХИ. Вып. 8. С. 34—46.

Сорокин М. Г., 1956. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки, акклиматизированной в Калининской области // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. Т. 20. С. 127—132.

Шалашников Л. В., 1958. Акклиматизация и формообразование у млекопитающих // Зоол. журн. Т. 37. № 9. С. 85—91.

Юдин В. Г., 1972. О питании енотовидной собаки верхнего Приамурья в зимний период // Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск. С. 54—61.

Юдин В. Г., 1977. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука. 161 с.

Barbu P., 1968. La nourriture du nictereute (*Nyctereutes procyonoides* Gray) du delta du Danube // Revue roum. biol. Ser. zool. Vol. 13. № 5. P. 116—124.

Ikeda H., Eguchi K., Ono Y., 1979. Home range utilization of a raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides viverrinus* Temminck, in a small islet in Western Kynshu // Jap. Ecol. Vol. 29. № 1. P. 61—72.

#### MATERIALS ON FOOD OF RACCOON DOG (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*) IN SOUTHERN AREAS OF LENINGRAD REGION

V. Yu. Koneva, Ju. A. Durnev

**keywords:** acclimatization; diet; trophic; polyphagy.

Features of food of a raccoon dog in the south of Leningrad region are discussed. A conclusion about polyphagy of this species is drawn. Domination of different species of Muridae in the diet of raccoon dogs is not confirmed.



## БИОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ БЕЛОЙ ТРЯСОГУЗКИ (*MOTACILLA ALBA L.*) В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

*Е. С. Кузнецова*

**Ключевые слова:** биология размножения; успешность размножения; бициклия; совмещение стадий гнездового цикла; гнездостроение; откладка яиц; насиживание; выкармливание птенцов; вождение выводка.

### **Благодарности**

Я бесконечно благодарна своему Учителю, профессору, д. б. н. В. Б. Зимину. Его знания и опыт, внимание и помощь были надежной опорой для учеников, а любовь к птицам — стимулом для работы. Моя признательность проф., д. б. н. А. В. Артемьеву и проф., д. б. н. Н. В. Лапшину, предоставившим возможность продолжить работу на стационаре «Маячино».

Описание биологии гнездования белой трясогузки можно найти в региональных сводках XX века (Cramp, 1988, Гладков, 1954, Иноземцев, Птушенко, 1964, и др). Имеются обширные данные и по Северо-западу России (Кукиш, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983; Афанасьева, 2000 и др.). На основе литературных данных и собственных материалов мы выделили особенности гнездового цикла белой трясогузки в Южной Карелии.

### **Материал и методика**

Исследования проводилась на юго-восточном побережье Ладожского озера, на стационаре «Маячино» Карельского НЦ РАН (60° 47' с. ш., 32° 49' в. д.), в течение 1991—1994 гг. с мая по сентябрь, и, дополнительно, в 2007—2012 гг., в мае, июне и июле. Работа велась по стандартным методикам: на участке побережья длиной до 4-6 км проводили маршрутные учеты поющих самцов, гнездящихся пар, кормящихся особей; здесь и на близлежащих вырубках вели поиск гнезд и наблюдения за взрослыми птицами, птенцами и выводками. Всего под наблюдением было 55 пар взрослых белых трясогузок на разных циклах гнездования и их выводки. Наблюдения за поведением птиц проводились из укрытия (Зимин, 1988).

### **Результаты**

На Ладожском побережье индивидуальных участков обитания белых трясогузок занимают все пространство от прибойной полосы до лесной дороги и вытянуты вдоль озера они на 100—200 м. На вырубках территории размер территории может составлять 70—150 м на 80—100 м и в значительной степени определяется размерами вырубки. Размещение индивидуальных участков на берегу Ладоги из года в год сохраняется, а расположение границ меняется мало. На вырубках размеры индивидуальных территорий в значительной степени определяются степенью ее зарастания. Так, на вырубках и недорубах вдоль побережья на протяжении последних 15 лет заросли осины, березы и сосны поднялись на высоту более 2—3 м, и трясогузки перестали здесь гнездиться.

В естественных условиях белые трясогузки гнездятся по берегам крупных водоемов, лесных озер, речек, на болотистых участках сосновых боров (Завьялов, Табачишин и др., 2009; Лысенков, 1987; Мальчевский, Пукинский, 1983; Иноземцев, Птушенко, 1963; Higuchiet et al., 1989; Leinonen, 1973a, b, 1975 и др.). В районе исследований белые трясогузки поселяются на песчаных (55,9% всех гнезд) и каменистых пляжах (28,6%) Ладожского озера и на вырубках (15,5%).

Белые трясогузки склонны поселяться в антропогенном ландшафте, что отметили многие исследователи: в Ленинградской области около трети гнезд (Мальчевский, Пукинский, 1983) в Англии — 56,6% (Mason, Lasieviski, 1980), в центральной Финляндии — 85% (Leinonen, 1973), в Японии — 100% (Nakamura et al., 1984). Гнездование на вырубках также является обычным явлением на Северо-Западе России (Мальчевский, Пукинский, 1983). В районе исследований антропогенные территории (занятые хозяйственными постройками и рубки) занимали около 13% площади в 90-е годы, а после 2000 года площадь пляжей, заселенных людьми, увеличилась примерно в 5 раз. Таким образом, если в 90-е годы в антропогенном ландшафте было зарегистрировано 23% всех гнезд, то сейчас — уже более 60% от всех найденных гнезд. Кроме этого, на заселенных людьми участках побережья численность населения трясогузок ощутимо выше: так в 2007—2012 годах на одном из таких участков, длиной в 0,8 км, гнездились 6 пар трясогузок. При этом их индивидуальные территории сокращаются до минимальных размеров (до 600 м<sup>2</sup>) и иногда перекрываются. Последнее являлось причиной частых пограничных конфликтов самцов-соседей. В то же время, на естественных участках пляжей плотность населения не превышала 3 пар на км<sup>2</sup>.

Гнезда чаще всего располагаются на земле, но могут быть построены в земляных нишах или над землей. Наибольшая высота расположения гнезд в естественных условиях — 3 м (Mason, Lasieviski, 1980), но чаще они были построены на земле или не выше 1 м над ней. Большинство гнезд в Приладожье располагалось на земле или на высоте не более 1 м (85,4%). В антропогенном ландшафте гнезда белой трясогузки мы находили на высоте до 5 м. Как типичные полудуплогнездники, белые трясогузки строят гнезда в нишах, обязательно имеющих более или менее прочную крышу или купол (Мальчевский, Пукинский, 1983; Leinonen, 1974; Haartman, 1957 и др.). На Ладоге, в естественных условиях мы находили гнезда под прикрытием прошлогодней травы или кучи хвороста или тростника, нижних ветвей ели или сосны (47,8% от всех гнезд), под бревнами, досками или в куче плавника на берегу (26,1%). И, наконец, 26,1% располагались в земляных нишах под корнями деревьев и кустарников (глубина расположения гнезд может достигать 5—10 см). Одно гнездо было построено открыто, среди травы на приладожской террасе. Еще одно гнездо было располагалось в беличьем гайно, на сосне в 4,5 м от земли (прибрежная опушка, по устному сообщению Н. С. Стригуля). В антропогенном ландшафте гнезда были построены в нишах построек (под обшивкой катера, под крышей строений на стропилах, на чердаке и т. д.).

Белые трясогузки приступают к гнездованию в конце апреля — начале мая. В

центральных и южных частях Ленинградской области полные кладки появляются в конце апреля (Мальчевский, Пукинский, 1983), на севере области (Нижне-Свирский заповедник) — в начале мая (Кукиш, 1976; Афанасьева, 2000), севернее, в Карелии, — в первой декаде мая (Зимин, 1988), в центральной Финляндии — в апреле (Leinonen, 1973 a, b). По нашим наблюдениям, самая ранняя дата откладки 1-го яйца в районе исследований — 11—12 мая (1993 г.). Большинство пар в районе исследований начинают кладку в период со 2-й декады мая до 3-й декады июня, последняя кладка началась в первой декаде июля (5 июля 1992 г.). Откладка яиц в исследуемом районе может продолжаться 56 дней, что соответствует данным, опубликованным В.Б. Зиминным (1988) для Карелии в целом (59 дней). Однако из-за погоды сроки массовой откладки яиц в разные годы наблюдений значительно изменялись: так, в 1992 и в 1993 гг. большинство кладок было начато в мае, а в 1994 г. — в первой декаде июня (рис. 1).

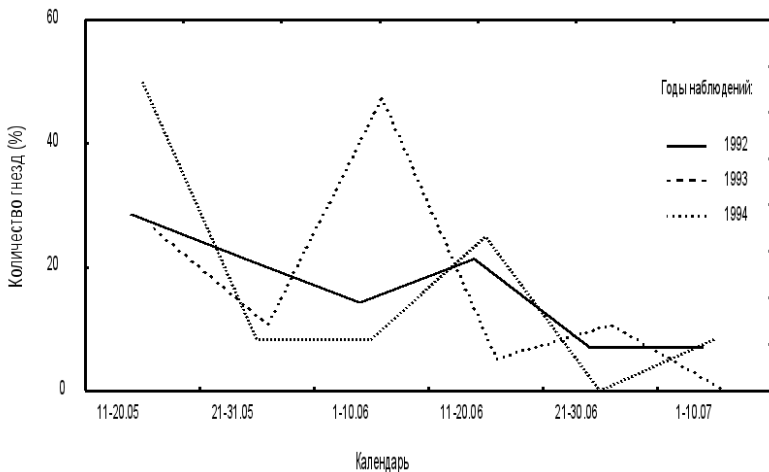


Рис. 1. Сроки начала откладки яиц у белой трясогузки в различные годы наблюдений в Южной Карелии

Бицикличность гнездования белой трясогузки доказана для большинства территорий: в юго-восточном Приладожье Ленинградской области (Афанасьева, 2000), в заповеднике «Кивач» (Зимин, 1988), в центральной Финляндии (Leinonen, 1973a, b, 1975) и в более южных регионах (Лысенков, 1987; Иноземцев, Птушенко, 1968 и др.). Однако большинство авторов указывает на незначительное число пар, гнездящихся дважды в течение сезона: 11—45% (Афанасьева, 2000), 22% (Мальчевский, Пукинский, 1983), 16% (Hiroyski et al., 1989), 9,4% (Leinonen, 1975), 4% (Mason, Lasievski, 1980). По данным последних авторов, в Англии около 0,5% пар успевают сделать 3 кладки за сезон. По нашим наблюдениям, из 45 пар, успешно завершивших первый цикл гнездования, 10 гнездились второй раз (22% пар). Еще

в одном случае (1992 г.) самка строила гнездо, а самец недалеко от него выкармливал выводок (первое гнездо не было найдено). Небольшое число вторых кладок является следствием частой потери первых или поздних сроков начала гнездования из-за неблагоприятных погодных условий. Так, например, холодной весной 1994 года доля повторных кладок составила 30% и лишь две пары из 13 имели второй цикл гнездования.

Успешность гнездования (в процентах от числа отложенных яиц), по литературным данным, составляет: 52,7% (Mason, Lasievski, 1980), 56,3% (Афанасьева, 2000), 70% (Hiroyshi et al., 1989), 75% (Мальчевский, Пукинский, 1983), 77% (Leinonen, 1975), 98% (Паевский, 1985). По нашим наблюдениям, в период исследований выживаемость птенцов составила 58,2%. Среди причин гибели гнезд и птенцов называют разорение (в том числе, человеком), сильное беспокойство, неблагоприятные погодные условия или гибель взрослых птиц (Leinonen, 1973a, b, 1975; Mason, Lasievski, 1980; Мальчевский, Пукинский, 1983). По нашим наблюдениям, на Ладожском стационаре большинство гнезд было разорено или погибли вследствие беспокойства и хозяйственной деятельности людей (табл. 1). Разорителями здесь являются обыкновенная гадюка, ворона, барсук и бродячие кошки и собаки. Гнезда, расположенные близко к полосе прибоя, могут быть смыты во время шторма.

Таблица 1. Причины гибели гнезд белой трясогузки на Ладожском побережье

Причина гибели	Стадия гнездования	Количество погибших гнезд (% от общего количества)
Беспокойство	Насиживание, выкармливание птенцов	8,2
Погодные условия	Гнездостроение, откладка яиц	4,3
Смыто во время шторма	Насиживание	3,2
Разорено	Насиживание	8,3
Разорено	Выкармливание птенцов	8,3
Хозяйственная деятельность людей	Насиживание, выкармливание птенцов	7,3
Причина неизвестна	Выкармливание птенцов	2,1
Всего погибших гнезд		41,7

В 2007—2012-х годах, из-за роста посещаемости берега Ладоги туристами в июне—июле, увеличилось число гнезд, погибших по вине человека (сильного беспокойства или прямого разорения). В антропогенном ландшафте каждая вторая

пара теряла первую кладку и делала повторные попытки гнездования (одна из пар трижды). Что касается вторых кладок, птенцы благополучно вылетели из гнезд только в 2 из 7 попыток.

После гибели гнезд возобновляют кладку не все пары. Так, в Финляндии к повторному гнездованию приступает 23% пар, потерявших кладки (Leinonen, 1975), в Японии — 60% (Hiroysshi et al., 1989). По нашим наблюдениям за мечеными особями, после потери гнезда на том же участке гнездились 50% пар, 18% переместились на небольшое расстояние (до 150 м), а 32% покинули территорию. После гибели гнезда до вылупления птенцов пара приступает к постройке нового гнезда через 5—18 дней. Трижды мы наблюдали три попытки гнездования (1992, 2008), причем в обоих случаях расстояние между вновь построенными гнездами не превышало 100 м. В случае гибели птенцов, в период до 20 июня, самка приступает к повторной кладке, позднее — пара распадается и один или оба партнера покидают территорию.

Как и в других регионах (табл. 2), строительство гнезда продолжается 5—9 дней ( $6,4 \pm 0,34$  дня). Первые гнезда строят дольше вторых ( $7,2 \pm 0,2$  и  $5,3 \pm 0,4$ ,  $F = 4,3$ ;  $p < 0,01$ ).

Таблица 2. Продолжительность строительства гнезда белыми трясогузками в различных регионах

Продолжительность постройки (дни)	Регион	Источник
3—5	Туркмения	Сагидов, Лаханов, 1984
4—7	Финляндия, Англия	Gramp, 1988
3—13	Центральная Финляндия	Leinonen, 1975
5—8	Япония	Nakamura et al., 1984
6—8	Московская область	Иноземцев, Птушенко, 1968
6—12	Ленинградская область	Мальчевский, Пукинский, 1983
5—9	Ю-В Приладожье	наши данные

Гнезда в Приладожье строят преимущественно самки. Самцы могут участвовать в строительстве гнезда при первом и повторном гнездовании. Мы ни разу не наблюдали, чтобы самец и самка строили каждый свое гнездо, как это отмечено для центральной Финляндии (Leinonen, 1973a, b, 1975). В других регионах участие партнеров в гнездостроении может быть различным (табл. 3).

Окончание постройки гнезда может совмещаться с началом откладки яиц. Некоторые авторы указывают, что после постройки гнездо может оставаться пустым еще несколько дней (Мальчевский, Пукинский, 1983; Leinonen, 1975). По нашим наблюдениям, самка откладывает первое яйцо через день после окончания строительства гнезда ( $n = 3$ ), на следующий день после окончания строительства (6), достраивает гнездо после откладки одного яйца (5), после откладки двух яиц (3) и после откладки трех яиц (2).

Таблица 3. Участие партнеров в постройке гнезда

Регион	Участие партнеров	Источник
Центральная Финляндия	Самка, самец помогает, и иногда строит «свое» гнездо, но без выстилки лотка	Leinonen, 1973a, b
Великобритания	Самки строят, самцы только помогают на первых стадиях строительства	Cramp, 1988
Япония	Самки и самцы	Nakamura et al., 1981
Московская область	Строят самки, самцы только приносят материал к гнезду	Иноземцев, Птушенко, 1968

Величина полной кладки составляет от 3 до 7 яиц. Чаще встречаются кладки в 5 или 6 яиц (71% гнезд), в среднем  $5,4 \pm 0,14$  ( $n = 45$ ). Это несколько меньше, чем в целом по Карелии (5,7 яиц; Зимин, 1988), но мало отличается от данных по Ленинградской области (5,3 яйца; Мальчевский, Пукинский, 1983). Величина кладки в начале сезона ( $6,0 \pm 0,2$  яйца), больше, чем в конце ( $4,7 \pm 0,7$  яиц). Вторые кладки ( $4,6 \pm 0,1$  яйца) меньше первых ( $5,5 \pm 0,2$  яйца,  $F = 6,9$ ;  $p < 0,05$ ).

К частичному насиживанию самка приступает с откладкой 1-го или 2-го яйца, а после появления 3-го или 4-го яйца она остается в гнезде на ночь, с завершением кладки приступает к полному насиживанию. Совмещение откладки яиц и насиживания характерно как для белой трясогузки так и для других воробьиных в северных широтах и высокогорье (Зимин, 1988; Захарова, Хохлова, 1987; Ковшарь, 1981; Шутова, 1993; Naftom, 1973; Leinonen, 1973a, b, 1975; Кукиш, 1976; Mason, Luszczynski 1980 и др.). Белые трясогузки, обитающие в более южных регионах, незавершенные кладки не насиживают (Иноземцев, Птушенко, 1968; Сагидов, Лаханов, 1984 и др.).

Белые трясогузки насиживают кладку от 11 до 17 дней (Гладков, 1954; Иноземцев, Птушенко, 1964; Cramp, 1988 и др.). По нашим наблюдениям, насиживание может продолжаться до 11—13 суток, в среднем  $12,1 \pm 0,1$  дней ( $n = 22$ ), и лишь иногда значительно дольше: до 21 (1993) и 17 (2008) дней. Насиживают оба партнера (Smith, 1950; Leinonen, 1973a; Nakamura et al., 1984; Мальчевский, Пукинский, 1983; Кукиш, 1976 и др.). Но самец насиживает в среднем не более 20% светлого времени суток и никогда в ночные часы. По данным других авторов, он может находиться в гнезде до 25% светлого времени суток (Löhr, 1957; Leinonen, 1975; Кукиш, 1976). Наседное пятно у него не образуется, так же, как и у представителей других видов рода *Motacilla* (Smith, 1950), а роль его сводится к поддержанию температуры в гнезде во время отсутствия самки (Leinonen, 1975).

Вылупление птенцов происходит в подавляющем большинстве случаев в течение одних суток. Лишь дважды мы наблюдали вылупление на протяжении 2 суток: в первом случае кладка (первая) содержала 7 яиц, а во втором – была повторная кладка из 5 яиц. По данным А. И. Шуракова (1984), несмотря на частичное насижи-

вание незавершенной кладки, у вылупившихся птенцов белых трясогузок возраст и стадия развития мало различаются. По нашим данным, в больших кладках (6 и 7 яиц) птенцы оказываются меньше других из-за суточных различий в вылуплении.

Выкармливают птенцов оба родителя. Самка в течение первых 8 суток обогревает их днем и остается в гнезде на ночь. Молодые птицы обычно покидают гнездо на 12-е—16-е сутки (в среднем  $14,06 \pm 0,5$  дня), что соответствует данным по другим регионам (Гладков, 1954; Станр, 1988 и др.). В случае беспокойства они могут покинуть гнездо уже в возрасте 9 суток. Существенных различий в продолжительности выкармливания птенцов из первого и второго выводка мы не выявили.

Птенцы выскакивают из гнезд уже способными к полету, однако предпочитают сидеть в траве, обычно в радиусе 10 м, на расстоянии 1—5 м друг от друга. Начиная с третьего дня послегнездовой жизни, слетки способны перелетать на большие дистанции. Расстояние, которое может проходить выводок за сутки, достигает 0,5 км, в среднем составляет  $0,245 \pm 0,07$  км. Одни выводки, однажды переместившись, сидят на ограниченной территории, другие ежедневно двигаются в избранном направлении, третьи изо дня в день перемещаются с одного места на другое и обратно (на расстояние до 500 м ежедневно). Такие перемещения обычно направлены к территориям, богатым кормами и расположенным в устье ручьев или на береговой линии озера. Вероятно, более привлекательными являются территории не только с богатыми кормовыми возможностями, но и с хорошими условиями маскировки.

Выводок водят либо оба родителя, либо один из них. В том случае, если самка приступает ко второй кладке, слетки остаются на индивидуальном участке обитания пары, а охраняет и кормит слетков самец. Самка не участвует в вождении первого выводка и после начала строительства второго гнезда не обращает внимания на слетков. Если они появляются около нового гнезда, она прогоняет своих птенцов так же, как и чужих. При моноциклии выводок обычно разделяется между родителями, и каждый из них кормит только «своих» слетков, даже если весь выводок держится вместе. Самка обычно докармливает большее число слетков ( $2,8 \pm 0,4$ ), чем самец ( $1,9 \pm 0,4$ ;  $t = 6,4$ ;  $p < 0,01$ ).

Начиная с 1-го—2-го дня после вылета птенцы пытаются собирать корм самостоятельно. Вначале они делают попытки хватать пролетающих мимо насекомых или склевывать с поверхности субстрата тех, что попадают им в поле зрения. В возрасте 17—18 дней молодые белые трясогузки уже способны кормиться самостоятельно, также, как и в других регионах (Leinonen, 1973 a, b; Афанасьева, 2000). При достижении слетками возраста в 19—24 дня (в среднем,  $21,3 \pm 0,3$ ) выводок распадается. Вторые выводки распадаются в более раннем возрасте, чем первые (Кукиш, 1976; Иноземцев, Птушенко, 1968; Афанасьева, 2000). Ускоренный рост поздних выводков также доказан, как для белой трясогузки (Яковлева, Рымкевич, Носков, 1987), так и для других видов (Музаев, 1980; Лапшин, 1981; Савинич, 1987 и др.). По нашим данным, родители докармливают слетков из первых выводков 7—9 дней, а из вторых — 5—7 ( $t = 8,4$ ;  $P < 0,01$ ).

После становления самостоятельности большинство молодых птиц эмигрирует с мест рождения, а их место занимают молодые особи неизвестного происхождения. По результатам наблюдений за выводками на вырубках, на 3-й—4-й день послегнездовой жизни все они оказываются на берегу. Здесь они могут найти более богатые и привычные для них корма.

Самостоятельных молодых птиц, перемещающихся вдоль береговой линии, мы регистрировали с конца июня — начала июля. В августе—сентябре вдоль побережья проходит значительное количество мигрирующих белых трясогузок. Они летят на малых высотах, часто останавливаются на кормежку.

Полный гнездовой цикл от начала гнездостроения до приобретения молодыми птицами самостоятельности продолжается в среднем  $44,4 \pm 0,5$  дней. Продолжительность первого гнездования на 5—6 суток больше, чем второго (табл. 4). Это происходит, в первую очередь, из-за значимых различий в длительности периодов гнездостроения, откладки яиц и вождения выводка. Аналогичные результаты были получены в Московской области (Иноземцев, Птушенко, 1968), а также в Англии (Mason, Lyczynski, 1980), в Финляндии (Leinonen, 1975).

Таблица 4. Средняя продолжительность стадий гнездования (дни) у белой трясогузки в Южной Карелии

Стадии гнездования	Первый цикл гнездования	Повторное гнездование	Второй цикл гнездования	Значимость различий (F)
Гнездостроение	$7,2 \pm 0,4$	$6,2 \pm 0,5$	$5,3 \pm 0,25$	4,3*
Откладка яиц	$5,7 \pm 0,2$	$4,9 \pm 0,2$	$3,6 \pm 0,2$	5,6*
Насиживание	$13,1 \pm 0,1$	$12,7 \pm 0,2$	$13,2 \pm 0,2$	1,4
Выкармливание птенцов	$14,1 \pm 0,3$	$13,6 \pm 0,4$	$13,8 \pm 1,2$	2,1
Вождение выводка	$7,8 \pm 0,4$	$7,0 \pm 0,2$	$5,4 \pm 0,5$	2,7*
Всего	$47,9 \pm 0,9$	$44,0 \pm 0,8$	$41,3 \pm 0,25$	13,7***

\*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,001$

Сокращение продолжительности гнездового цикла происходит также из-за совмещения отдельных стадий, и окончания первого и начала второго циклов размножения. Это является обычным явлением для птиц, обитающих в высоких широтах и в высокогорье (Ковшарь, 1977; Губин, 1983; Зимин, 1988, 2009; Зимин и др., 1986 и др.). При позднем гнездовании возможно совмещение гнездования и линьки, как и у других воробьиных птиц северо-запада (Артемьев, 2004; Зимин, 1988, 2009). Линяющих взрослых птиц на гнездах с птенцами до 8-дневного возраста мы не регистрировали, а позднее взрослых птиц не отлавливали.

Таким образом, белые трясогузки предпочитают гнездиться на пляжах Ладожского озера и в антропогенном ландшафте.

Для них характерна бициклия, однако, однако вторые кладки имеет 22% пар.



Выживаемость птенцов составляет в среднем 62,2% от отложенных яиц. Вторые кладки менее успешны, чем первые. Невысокая успешность гнездования и небольшое число пар, имеющих вторую кладку, обусловлена частым беспокойством и разорением гнезд, расположенных на земле.

Для белых трясогузок в Приладожье характерно совмещение гнездостроения и откладки яиц, частичное насиживание во время откладки яиц, одновременность выведения птенцов и вылета их из гнезд.

Самец участвует в родительской заботе в первом цикле размножения на всех стадиях, а во втором цикле он только выкармливает птенцов в гнезде. В поведении полициклической пары наблюдается разделение функций партнеров: первый выводок докармливает самец, а второй — самка.

Второй цикл гнездования короче первого: гнездо строится на 2—3 дня быстрее, величина кладки сокращается на 2—3 яйца, а слетки становятся самостоятельными на 1,5—2 дня раньше, совмещение окончания строительства гнезда и начала кладки выражено в большей степени. Окончание первого цикла обычно совмещается с началом второго.

## ЛИТЕРАТУРА

Артемьев А. В., 2004. Совмещение линьки и гнездования у птиц дальних мигрантов: основные закономерности хода смены оперения у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. Т. 83, № 9. С. 1127—1137.

Афанасьева Г. А., 2000. Анализ динамики популяционного состава птиц в юго-восточном Приладожье (на примере двух перелетных видов) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 20 с.

Гладков Н. И., 1954. Семейство Трясогузковые — Motacillidae // Птицы Советского Союза. М. Т. 5. С. 594—691.

Губин Б. И., 1983. О совмещении сроков размножения и линьки у воробьиных птиц в долине среднего течения Урала // Тез. докл. 2-й Сибирской орнит. Конф. «Птицы Сибири». Горно-Алтайск. С. 168—170.

Завьялов Е. В., Табачшин В. Г., Якушев Н. Н., Мосолова Е. Ю., Шляхтин Г. В., Кошкин В. А., Хучраев С. О., Угольников К. В., 2009. Птицы севера Нижнего Поволжья. Кн. IV. Состав орнитофауны. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 268 с.

Захарова Л. С., Хохлова Т. Ю., 1987. Сезонные изменения в репродуктивном цикле дрозда белобровика в южной Карелии. // Орнитология. Вып. 22. С. 76—83.

Зимин В. Б., 1983. Некоторые приемы, облегчающие поиск гнезд лесных наземногнездящихся воробьиных // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 5—11.

Зимин В. Б., 1988. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. 183 с.

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

Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю., 1986. Адаптивные особенности годовых циклов воробьиных птиц в северных зонах ареала // Тез. Докл. 1-го съезда Все-союз. Орнит. Общ. и 9-й Всесоюзн. Орнит. Конф. Л. С. 242—243.

Иноземцев А. А., Птушенко Е. С., 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 462 с.

Ковшарь А. Ф., 1981. Об особенностях размножения птиц в субвысокогорье (на материале Passeriformes в Тянь-Шане). Алма-Ата. 260 с.

Кукиш А. И., 1976. Сравнительная характеристика годовых циклов двух видов птиц рода *Motacilla* (*Motacilla alba* L., *Motacilla flava* L.). Автореф. дис... канд. биол. наук. Л. С. 1—16.

Лапшин Н. В., 1981. Годовой цикл (размножение, линька и миграции) веснички и его адаптивные особенности в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л. С. 24 с.

Лысенков Е. В. Сравнительная экология трясогузок в условиях их совместного обитания в Мордовской АССР // Экологические исследования структуры природных сообществ. Саранск, 1987. С. 118—124.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Белая трясогузка – *Motacilla alba* L. // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л., 1983. Т. 2. С. 48—55.

Музаев В. М., 1980. Сравнительная экология, территориальное поведение и годовые циклы некоторых представителей рода *Silvia*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. С. 22 с.

Носков Г. А., Зимин В. Б., Резвый С. П., Рымкевич Т. А., Лапшин Н. В., Головань В. И., 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья (Тр. Биол. НИИ ЛГУ. № 32). Л. С. 3—86.

Паевский В. А., 1985. Успешность размножения птиц и методы ее определения. // Орнитология. Вып. 20. С. 161—169.

Савинич И. Б., 1987. Сезонные явления годового цикла лугового чекана (*Saxicola rubetra* L.) в юго-восточном Приладожье // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 163. С. 112—125.

Сагидов А. К. Лаханов Д. Л., 1984. Новые данные по экологии размножения белой и горной трясогузок // Экология и морфология животных. Самарканд. С. 53—59.

Шураков А. И., 1984. Типы насиживания и гетерохронность развития эмбрионов птиц // Гнездовая жизнь птиц: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь. С. 74—83.

Шутова Е. В., 1993. Суточная активность сероголовой гайчки *Parus cinctus* в период размножения в условиях Субарктики (Кольский полуостров) // Русский орнит. журн. Т. 2. Вып. 2. С. 223—238.

Яковлева Г. А., Рымкевич Т. А., Носков Г. А., 1987. Сравнительная характеристика пост-эмбрионального развития и постовенальной линьки белых трясогузок (*Motacilla alba* L.) из ранних и поздних выводков // Вестн. Лен. ун-та. Серия Биология. Вып. 3. С.12—20.

Cramp S., 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of Western Palearctic. London. Vol. 5. P. 432—482.

Haartman L. von, 1957. Adaptation in hole-nesting birds // Evolution. Vol. 11. № 13. P. 339—347.

Haftorn S., 1973. Lappimeisa *Parus cinctus* i Rikketiden // Sterna. Vol. 12. № 2. P. 91—155.

Hiroyoshi H., Toshiaki H., 1989. Breeding season courtship behavior and territoriality of White and Japanese Wagtails *Motacilla alba* and *M. grandis* // Ibis. Vol. 131, № 4. P. 578—588.

Löhrl H., 1957. Zur Brutbiologie, der Bachstelze // Vogelwelt. Vol. 78, Hf. 5 P. 155—157.

Leinonen M., 1973a. On the breeding biology of the White Wagtail *Motacilla alba* in Central Finland // Ornis fenn. Vol. 50. P. 53—82.

Leinonen M., 1973b. Influence of the habitat and nest site upon the breeding biology of *Motacilla alba alba* (L.) in central Finland // Ann. Zool. Fennici. Vol. 10. № 4. P. 500—506.

Leinonen M., 1974. The White Wagtail, *Motacilla alba* as a semi-hole nester // Ornith. Fennica. Vol. 51. № 2. P. 110—116.

Leinonen M., 1975. Breeding biology of the White Wagtail in the lake district of Central Finland // Rep. From the Dep. of Zool. Univ. Of Turku. № 4. 23 p.

Mason C. F., Lyczynski F., 1980. Breeding biology of the pied and yellow Wagtail // Birds Study. Vol. 27. № 1. P. 1—10.

Nakamura S., Hashimoto H., Sootome O., 1984. Breeding ecology of *Motacilla alba* and *M. grandis* and their interspecific relationship // J. Yamashina Inst. Ornithol. Vol. 16. № 2/3. P. 114—135.

Smith S., 1950. The Yellow Wagtail. London. 178 p.

## **BIOLOGY OF NESTING OF WHITE WAGTAIL (*MOTACILLA ALBA* L.) IN SOUTH KARELIA**

**E. S. Kuznetsova**

**Keywords:** biology of reproduction; breeding success; bicyclic; superposition of nest cycle stages; nest-building; egg-laying; incubating; feeding of nestlings; brood driving.

The article is devoted to the biology of reproduction of White Wagtails in South Karelia. Studies were conducted from May to September 1992—1994, and in 2007-2012 years, at the research station «Mayachino» of Karelian Center of RAS. White Wagtail settles on the coast of Lake Ladoga and in the anthropogenic landscape. Nests are placed on the ground, in niches, under the roofs of buildings. The duration of the egg-laying — 56 days: the earliest one laying eggs — May 11, 1993, and the latest date of July 5, 1994. Breeding success is less than 60%, because of the frequent destruction of nests, noisy tourists, and unfavourable weather. In parental care participate female and male. However, the participation of the male often has the unfavourable weather conditions in the first loop nest. For nesting White Wagtails typical bicyclic (22% of couples), the combination of nesting stages: building nests and laying eggs, egg laying and eggs incubation, driving the first brood and building a second nest.

---

УДК 598.293

## **МИКРОПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ТРОФИКИ ОБЫКНОВЕННОЙ СОРОКИ (*PISCA PISCA*) В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННОГО МЕГАПОЛИСА (НА ПРИМЕРЕ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА)**

**А. Ю. Петрова, Ю. А. Дурнев**

**Ключевые слова:** урбанизация; рацион; микропопуляция; полифагия.

Условной «точкой отсчета» начала урбанизации обыкновенной сороки (*Pisca piscia*) в Санкт-Петербурге и его окрестностях могут служить исследования Е. А. Бихнера (1884), из которых следует, что в конце XIX века этот вид птиц еще не гнезился в парках Петергофа, хотя был многочисленным в окрестных переле-

сках. Прошло более полувека, прежде чем в парке Лесотехнической академии (ныне Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) в 1966 году загнездилась первая пара сорок (Мальчевский, 1969). В 1970-е годы обыкновенная сорока стала характерным видом пригородных парков Ленинграда и начала постепенно заселять городские насаждения: сначала вид был отмечен на Богословском, Охтинском и других старых кладбищах, в 1972 году пара сорок впервые построила гнезда в самом в самом центре города — в Таврическом саду и успешно вывела птенцов (Мальчевский, Пукинский, 1983). С 1977 года сорока — гнездящаяся птица основных зеленых массивов города — парка Челюскинцев, Приморского парка Победы, Центрального парка культуры и отдыха, сада Ботанического института РАН (Храбрый, 1981, 1991). В 1980-е годы сорока приобретает статус обычного (но не многочисленного) оседлого вида самых различных районов Санкт-Петербурга от новостроек (Купчино, Шувалово, Озерки, Новая Деревня, Девяткино) до исторического центра (кладбища Александро-Невской лавры, Смоленское и Волковское кладбища, Летний, Михайловский и Румянцевский сады, Александровский парк и др.). К началу XXI века в Санкт-Петербурге и его ближайших окрестностях, на наш взгляд, сложились три основные микропопуляции обыкновенной сороки: 1) «парковая», гнездящаяся и зимующая в зеленых насаждениях городской черты и пригородов; 2) «свалочная» микропопуляция, оседло населяющая окрестности официальных полигонов бытовых отходов; 3) «транспортная» микропопуляция, обитающая в зеленых посадках вдоль автомобильных и железных дорог.

Целью настоящей работы является выяснение микропопуляционных особенностей формирования трофических связей сороки в неблагоприятный (позднеосенне-зимний) период года, когда различия в пищевых предпочтениях и адаптациях к добычанию корма проявляются особенно наглядно.

Основой для сообщения послужили сборы погадок обыкновенной сороки, собранные в ноябре—январе 2010—2012 годов на территории Ботанического сада РАН («парковая» микропопуляция), вдоль Витебской железной дороги на участках Павловск—Антропшино, Павловск—Новолисино и Вырица—Оредеж («транспортная» микропопуляция), в окрестностях полигона твердых бытовых отходов близ Авиагородка, расположенного к северу от Пулковских высот («свалочная» микропопуляция). Теория и методика сбора и анализа погадок врановых птиц подробно изложена нами в специальной публикации (Дурнев и др., 1982). Для характеристики питания сороки рассчитывались следующие показатели: 1) общее и среднее количество экземпляров пищевых объектов в 1 пробе; 2) объем пищевого компонента в процентах; 3) частота встречаемости компонента в процентах.

Техническая разборка погадок и предварительное определение компонентов питания были выполнены А. Ю. Петровой, уточнение определений проводилось Ю. А. Дурневым, необходимые консультации были получены от М. М. Ивановой, Н. М. Кислякова, Н. В. Морошенко, П. В. Озерского, М. Л. Румянцевой, Т. Я. Ситниковой. Всем специалистам, оказавшим помощь в определении содержимого пога-

док, а также студентам факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена, принимавшим участие в сборе проб питания сороки, авторы выражают свою искреннюю благодарность.

В рационе сорок, обитающих на территории Ботанического сада РАН, нами обнаружено не менее 32 компонентов. Среди них ведущее значение имеют семена культурных злаков, прежде всего овса (табл. 1). Важную роль в питании играют также семена подсолнечника (по-видимому, их сороки поедают в кормушках для синиц и на дорожках сада, по которым передвигаются многочисленные посетители). Богато представлены в погадках сороки семена различных деревьев и кустарников, сочные плоды которых птицы в изобилии находят в посадках Ботанического сада. Обращает на себя внимание присутствие в рационе семян экзотических злаков — канареечной травы и абиссинского нуга, вероятно, встречающихся в составе садового разнотравья.

Среди компонентов питания животного происхождения обращают на себя внимание регулярные встречи мышевидных грызунов. При этом, участие в рационе домовых мыши и серой крысы представляется вполне логичным, так как эти грызуны вполне обычны в зеленых насаждениях Санкт-Петербурга и в окружающих жилых кварталах. Встречи в погадках остатков полевой мыши, обыкновенной и темной полевки (достоверное определение их в погадках возможно по строению коренных зубов) говорят о том, что эти грызуны обитают в настоящее время практически в центре города, куда попали, вероятно, в результате перевозок грузов сельскохозяйственного характера. Некоторые из этих видов, в частности, полевая мышь ранее отмечалась в парке Лесотехнического университета (Новиков и др., 1970).

Остатки мелких воробьиных птиц (в основном, домового воробья и лишь однажды — обыкновенной чечетки) встречаются в погадках довольно часто — примерно в трети исследованных проб. Эти случаи объясняются как прямыми нападениями сорок, так и регулярной гибелью воробьев на проезжей части окружающих Ботанический сад городских улиц под колесами автомобилей.

Редкие регистрации в погадках остатков саранчовых и складчатокрылых объясняются поздним выпадением снега осенью 2011 года и доступностью уже погибших от заморозков насекомых в травостое газонов. Находки фрагментов раковин брюхоногих моллюсков, вероятно, связаны с этими же обстоятельствами. Этот компонент питания вместе с яичной скорлупой может быть отнесен к минеральным кормам. В погадках довольно часто встречаются выводящиеся из желудка гастролиты, а также механические примеси в виде еловой хвои, мелких фрагментов бумаги, упаковочного пенопласта.

Таблица 1. Осенне-зимний спектр питания обыкновенной сороки (*Pica pica*) в Ботаническом саду РАН (по данным анализа 33 погадок; ноябрь—декабрь 2011 года; г. Санкт-Петербург)

№ п/п	Компоненты питания	Количество экз.		Встречаемость, %	Объем компонента, %	Примечание
		абс.	Среднее			
1	2	3	4	5	6	7
<b>ОСТАТКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
1	Ель ( <i>Picea</i> sp.), хвоя	3	0,1	3,0	0,2	Примесь механического характера
2	Боярышник ( <i>Crataegus</i> sp.), семена	50	1,5	48,5	10,5	Кустарник из коллекции бот. сада
3	Рябина ( <i>Sorbus</i> sp.), семена	4	0,1	6,1	0,5	Кустарник из коллекции бот. сада
4	Барбарис ( <i>Berberis</i> sp.), семена	21	0,6	42,4	3,4	Кустарник из коллекции бот. сада
5	Барбарис ( <i>Berberis</i> sp.), фрагменты кисти	2	0,1	6,1	0,3	Кустарник из коллекции бот. сада
6	Свида белая ( <i>Thelicrania alba</i> ), семена	14	0,4	18,2	2,6	Кустарник из коллекции бот. сада
7	Виноград ( <i>Vitis</i> sp.), семена	1	0,03	3,0	0,2	Встреча имеет антропогенное происхождение
8	Виноград ( <i>Vitis</i> sp.), фрагменты кисти	1	0,03	3,0	0,3	Встреча имеет антропогенное происхождение
9	Кизильник блестящий ( <i>Cotoneaster lucidus</i> ), семена	26	0,8	36,4	5,7	Кустарник из коллекции бот. сада
10	Птичья гречиха ( <i>Polygonum aviculare</i> ), семена	4	0,1	6,1	0,3	Случайная примесь

1	2	3	4	5	6	7
11	Папс ( <i>Brassica napus</i> ), семена	59	0,8	57,6	2,4	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории бот. сада
12	Конопля ( <i>Cannabis sativa</i> ), семена	5	0,2	12,1	0,4	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории бот. сада
13	Овес ( <i>Avena sativa</i> ), семена (целые и остатки)	73	2,2	87,9	24,2	Основной компонент питания
14	Просо ( <i>Panicum</i> sp.), семена	28	0,9	30,3	1,0	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории бот. сада
15	Канареечная трава ( <i>Phalaris canariensis</i> ), семена	43	1,3	48,5	2,8	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории бот. сада
16	Нуг абиссинский ( <i>Guizotia abyssinica</i> )	82	2,5	63,6	1,8	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории бот. сада
17	Подсолнечник ( <i>Helianthus annuus</i> ), семена (целые и остатки)	54	1,6	75,8	17,0	Массовый вид корма антропогенного происхождения
<b>ОСТАТКИ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
18	Брюхоногие моллюски (Gastropoda), фрагменты раковин	2	0,1	6,1	1,0	Редкий вид минерального корма природного происхождения
19	Саранчовые (Acrididae)	3	0,1	9,1	0,8	Редкий вид корма природного происхождения
20	Складчатокрылые осы ( <i>Vespula</i> sp.)	2	0,1	6,1	0,7	Редкий вид корма природного происхождения
21	Домовый воробей ( <i>Passer domesticus</i> ), остатки оперения	12	0,4	33,3	2,6	Редкий вид корма природного происхождения
22	Обыкновенная чечетка ( <i>Acanthis flammea</i> ), остатки оперения	1	0,03	3,0	0,2	Редкий вид корма природного происхождения

1	2	3	4	5	6	7
23	Скорлупа яиц Воробьинообразных (Passeriformes), фрагменты	3	0,1	9,1	0,1	Редкий вид минерального корма природного происхождения
24	Скорлупа куриных яиц, фрагменты	2	0,1	6,1	0,2	Редкий вид минерального корма бытового происхождения
25	Домовая мышь ( <i>Mus musculus</i> ), фрагменты челюстных костей и зубы	22	0,7	60,6	10,5	Обычный вид корма природного происхождения
26	Полевая мышь ( <i>Apodemus agrarius</i> ), фрагменты челюстных костей и зубы	2	0,1	6,1	0,7	Редкий вид корма природного происхождения
27	Обыкновенная полевка ( <i>Microtus arvalis</i> ), фрагменты челюстных костей и зубы	3	0,1	6,1	0,7	Редкий вид корма природного происхождения
28	Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), фрагменты челюстных костей и зубы	1	0,03	3,0	0,3	Редкий вид корма природного происхождения
29	Серая крыса ( <i>Rattus norvegicus</i> ), фрагменты скелета	2	0,1	6,1	0,1	Редкий вид корма природного происхождения
30	Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	-	45,5	5,0	Обычный вид корма природного происхождения
<b>МЕХАНИЧЕСКИЕ ПРИМЕСИ И ГАСТРОЛИТЫ</b>						
31	Фрагменты газетной бумаги	20	0,6	30,3	2,3	Случайная примесь
32	Фрагменты пенопласта	5	0,2	12,1	0,8	Случайная примесь
33	Крупные гастролиты	2	0,1	3,0	0,1	Механический компонент содержимого желудка
34	Мелкий кварцевый песок	-	-	15,2	0,3	Механический компонент содержимого желудка
<b>Всего:</b>		<b>552</b>	<b>16,7</b>	<b>-</b>	<b>100</b>	<b>-</b>



В составе погадок сорок, собранных в зеленых посадках вдоль железной дороги Витебского направления в ближайших окрестностях Санкт-Петербурга, явно доминируют корма антропогенного происхождения. Ведущее значение среди них имеют семена культурных злаков (вероятно, утерянные при перевозках), а также бытовые пищевые остатки (фрагменты куриных костей, хлеба, скорлупа куриных яиц, семена различных фруктов) (табл. 2).

Растительные компоненты питания природного характера встречаются здесь реже и с меньшим разнообразием: особенно это касается плодов деревьев и кустарников и семян сорного разнотравья.

Встречи остатков насекомых немногочисленны и носят, по-видимому, случайный характер; среди них отмечены фрагменты саранчовых, крупных личинок хрущей и имаго других жесткокрылых. Мышевидные грызуны – домовая мышь и представители рода серых полевок, являющиеся обычными обитателями железнодорожных насыпей, отмечены примерно в трети исследованных сборов. Остатки оперения воробьиных птиц встречаются в погадках редко. Гастролиты в виде мелкого кварцевого песка и более крупных камешков постоянно присутствуют в погадках сороки. Общее количество компонентов питания не отличается от аналогичного показателя, характерного для Ботанического сада РАН.

Максимальное разнообразие рациона характерно для сорок, обитающих в районах городских свалок: в погадках птиц из окрестностей полигона ТБО близ Авиагородка зарегистрировано не менее 42 компонентов (табл. 3). По пищевому значению и в этом случае доминируют семена культурных злаков и бытовых хлебобулочных отходов. С высокой частотой отмечены в погадках остатки подсолнечных семечек и семена сорного разнотравья, пышно развивающегося по периметру полигона. Богато представлены в рационе и сочные плоды кустарников, в том числе калины, черноплодной рябины и облепихи, в других местах не отмеченные.

Среди компонентов питания животного происхождения наибольшее значение имеют мышевидные грызуны. Высокая встречаемость в погадках фрагментов серых крыс и домовых мышей, возможно, связаны с постоянной работой на полигоне бульдозера, который, разгребая кучи мусора, постоянно травмирует зверьков, скрывающихся в толще отходов, и повышает их доступность для врановых птиц. При других условиях серая крыса не может быть обычной добычей сорок (в нашем случае зубы и костные фрагменты крыс зарегистрированы в  $\frac{3}{4}$  проанализированных сборов). Примечательно, что в половине сборов отмечены характерные

Таблица 2. Осенне-зимний спектр питания обыкновенной сороки (*Pica pica*) на участке Витебского направления Октябрьской железной дороги (по данным анализа 31 погадки; ноябрь 2011 — январь 2012 года; окрестности г. Санкт-Петербурга)

№ п/п	Компоненты питания	Количество экз.		Встречаемость, %	Объем компонента, %	Примечание
		абс.	Среднее			
1	2	3	4	5	6	7
<b>ОСТАТКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
1	Хвоя ели ( <i>Picea sp.</i> )	6	0,2	16,1	0,5	Случайная механическая примесь
2	Боярышник ( <i>Crataegus sp.</i> ), семена	38	1,2	87,1	1,3	Кустарник в большом количестве произрастает вдоль полотна ж. д.
3	Рябина ( <i>Sorbus sp.</i> ), семена	67	2,2	93,6	1,0	Кустарник в большом количестве произрастает вдоль полотна ж. д.
4	Барбарис ( <i>Berberis sp.</i> ), семена	45	1,5	93,6	1,8	Кустарник в большом количестве произрастает вдоль полотна ж. д.
5	Хурма ( <i>Diospyros sp.</i> ), семена	2	0,07	6,5	0,6	Встреча имеет антропогенное происхождение
6	Гранат ( <i>Punica granatum</i> ), семена	54	1,7	61,3	1,6	Встреча имеет антропогенное происхождение
7	Виноград ( <i>Vitis sp.</i> ), семена	19	0,6	54,8	0,8	Встреча имеет антропогенное происхождение
8	Яблоня ( <i>Malus sp.</i> ), семена	4	0,1	9,7	0,7	Встреча имеет антропогенное происхождение
9	Кизильник блестящий ( <i>Cotoneaster lucidus</i> ), семена	13	0,4	25,8	0,9	Кустарник в большом количестве произрастает вдоль полотна ж. д.

1	2	3	4	5	6	7
10	Шиповник морщинистый ( <i>Rosa rugosa</i> ), семена	4	0,1	9,7	0,6	Кустарник в большом количестве произрастает вдоль полотна ж. д.
11	Крыжовник обыкновенный ( <i>Grossularia reclinata</i> )	7	0,2	9,7	0,3	Кустарник в большом количестве произрастает на дачных участках
12	Смородина черная ( <i>Ribes nigrum</i> )	3	0,1	6,5	0,1	Кустарник в большом количестве произрастает на дачных участках
13	Рапс ( <i>Brassica napus</i> ), семена	9	0,3	16,1	1,0	Из сорного разнотравья, произрастающего в большом количестве вдоль полотна ж. д.
14	Конопля ( <i>Cannabis sativa</i> ), семена	8	0,3	19,4	1,4	Из сорного разнотравья, произрастающего в большом количестве вдоль полотна ж. д.
15	Овес ( <i>Avena sativa</i> ), семена (целые и остатки)	114	3,7	100	10,1	Массовый вид корма; из зерна, утерянного при ж.-д. перевозках
16	Пшеница ( <i>Triticum</i> sp.), семена (целые и остатки)	73	2,4	61,3	6,5	Массовый вид корма; из зерна, утерянного при ж.-д. перевозках
17	Просо ( <i>Panicum</i> sp.), семена	13	0,4	25,8	1,5	Из сорного разнотравья, произрастающего в большом количестве вдоль полотна ж. д.
18	Рис ( <i>Oryza</i> sp.), семена	80	2,6	83,9	5,9	Массовый вид корма бытового происхождения
19	Гречиха ( <i>Polygonum fagopyrum</i> ), семена (целые и остатки)	102	3,3	80,7	4,6	Вид корма бытового происхождения
20	Картофель ( <i>Solanum tuberosum</i> ), кожура	-	-	9,7	0,8	Массовый вид корма бытового происхождения
21	Хлебная масса	-	-	100	14,2	Массовый вид корма бытового происхождения
<b>ОСТАТКИ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
22	Саранчовые (Acrididae)	2	0,07	6,5	0,1	Редкий вид корма природного происхождения
23	Хрущи (Melolonthinae), остатки личинок	2	0,07	6,5	0,2	Редкий вид корма природного происхождения
24	Жесткокрылые (Coleoptera), остатки имаго	3	0,1	9,7	0,2	Редкий вид корма природного происхождения

1	2	3	4	5	6	7
25	Курица, остатки костей	-	-	100	12,1	Массовый вид корма бытового происхождения
26	Скорлупа куриных яиц, фрагменты	-	-	45,2	4,2	Массовый вид минерального корма бытового происхождения
27	Остатки оперения воробьиных птиц	-	-	9,7	1,6	Редкий вид корма природного происхождения
28	Домовая мышь ( <i>Mus musculus</i> ), фрагменты зубов	1	0,03	3,2	0,9	Редкий вид корма природного происхождения
29	Полевки ( <i>Microtus</i> sp.), фрагменты челюстных костей и зубы	12	0,4	29,0	5,2	Редкий вид корма природного происхождения
30	Шерсть мышевидных грызунов ( <i>Muridae</i> )	-	-	35,5	8,2	Обычный вид корма природного происхождения
<b>МЕХАНИЧЕСКИЕ ПРИМЕСИ И ГАСТРОЛИТЫ</b>						
31	Крупные гастролиты	26	0,8	16,1	3,0	Механический компонент содержимого желудка
32	Мелкий кварцевый песок	-	-	83,9	8,1	Механический компонент содержимого желудка
<b>Всего:</b>		<b>710</b>	<b>22,9</b>	<b>-</b>	<b>100</b>	<b>-</b>

Таблица 3. Осенне-зимний спектр питания обыкновенной сороки (*Pica pica*)  
 в районе полигона ТБО близ Авиагородка  
 (по данным анализа 18 погадок; ноябрь 2010 — февраль 2011 года; окрестности г. Санкт-Петербурга)

№ п/п	Компоненты питания	Количество экз.		Встречаемость, %	Объем компонента, %	Примечание
		абс.	Среднее			
1	2	3	4	5	6	7
<b>ОСТАТКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
1	Боярышник ( <i>Crataegus</i> sp.), семена	30	1,7	44,4	4,1	Кустарник в большом количестве произрастает по периметру полигона
2	Рябина ( <i>Sorbus</i> sp.), семена	23	1,3	66,7	4,7	Кустарник в большом количестве произрастает по периметру полигона
3	Черноплодная рябина ( <i>Aronia melanocarpa</i> ), семена	6	0,3	16,7	0,3	Одиночные экз. кустарника по периметру полигона
4	Калина ( <i>Viburnum</i> sp.)	11	0,6	55,6	4,0	Кустарник в большом количестве произрастает по периметру полигона
5	Барбарис ( <i>Berberis</i> sp.), семена	19	1,1	66,7	3,3	Одиночные экз. кустарника по периметру полигона
6	Облепиха ( <i>Hippophaë rhamnoides</i> ), остатки плодов и семена	8	0,4	27,8	0,6	Одиночные экз. кустарника по периметру полигона
7	Свида белая ( <i>Thelicrania alba</i> ), семена	3	0,2	16,7	0,5	Одиночные экз. кустарника по периметру полигона
8	Виноград ( <i>Vitis</i> sp.), семена	8	0,4	33,3	0,9	Встреча имеет антропогенное происхождение
9	Яблоня ( <i>Malus</i> sp.), семена	10	0,6	22,2	1,3	Встреча имеет антропогенное происхождение

1	2	3	4	5	6	7
10	Кизильник блестящий ( <i>Cotoneaster lucidus</i> ), семена	12	0,7	38,9	1,7	Кустарник в большом количестве произрастает по периметру полигона
11	Смородина черная ( <i>Ribes nigrum</i> )	9	0,5	33,3	0,7	Одиночные экз. кустарника по периметру полигона
12	Смородина красная ( <i>R. rubrum</i> )	14	0,8	44,4	0,8	Одиночные экз. кустарника по периметру полигона
13	Птичья гречиха ( <i>Polygonum aviculare</i> ), семена	8	0,4	27,8	1,0	Случайная примесь
14	Рапс ( <i>Brassica napus</i> ), семена	11	0,6	50,0	1,7	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории полигона
15	Конопля ( <i>Cannabis sativa</i> ), семена	9	0,5	44,4	1,6	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории полигона
16	Овес ( <i>Avena sativa</i> ), семена (целые и остатки)	86	4,8	94,4	8,1	Массовый вид корма антропогенного происхождения
17	Пшеница ( <i>Triticum</i> sp.), семена (целые и остатки)	52	2,9	100	9,5	Массовый вид корма антропогенного происхождения
18	Ячмень ( <i>Hordeum vulgare</i> ), семена (целые и остатки)	38	2,1	72,2	7,2	Массовый вид корма антропогенного происхождения
19	Просо ( <i>Panicum</i> sp.), семена	14	0,8	50,0	1,9	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории полигона
20	Другие злаки (Gramineae), семена	43	2,4	77,8	4,2	Из сорного разнотравья, произрастающего на территории полигона
21	Подсолнечник ( <i>Helianthus annuus</i> ), семена (целые и остатки)	23	1,3	72,2	5,0	Массовый вид корма антропогенного происхождения
22	Укроп ( <i>Anethum graveolens</i> ), фрагменты листьев	-	-	11,1	0,1	Редкая примесь антропогенного происхождения
23	Чай, фрагменты	-	-	16,7	0,2	Редкая примесь антропогенного происхождения
24	Хлебная масса	-	-	100	8,7	Массовый вид корма антропогенного происхождения

1	2	3	4	5	6	7
<b>ОСТАТКИ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ</b>						
25	Двустворчатые моллюски ( <i>Bivalvia</i> ), фрагменты раковин	-	-	33,3	0,8	Редкий вид минерального корма бытового происхождения
26	Брюхоногие моллюски ( <i>Gastropoda</i> ), фрагменты раковин	-	-	61,1	1,5	Редкий вид минерального корма бытового происхождения
27	Рак речной ( <i>Astacus sp.</i> ), остатки хитинового панциря	1	0,06	5,6	0,1	Редкий вид корма антропогенного происхождения
28	Саранчовые ( <i>Acrididae</i> )	2	0,1	11,1	0,1	Редкий вид корма природного происхождения
29	Жужулицы ( <i>Carabidae</i> ), остатки имаго	4	0,2	22,2	0,2	Редкий вид корма природного происхождения
30	Короткоусые двукрылые ( <i>Brachycera</i> ), остатки личинок	23	1,3	55,6	1,2	Редкий вид корма природного происхождения
31	Воробьинообразные ( <i>Passeriformes</i> ), остатки оперения	4	0,2	22,2	0,9	Редкий вид корма природного происхождения
32	Скорлупа куриных яиц, фрагменты	-	-	61,1	2,2	Массовый вид минерального корма бытового происхождения
33	Домовая мышь ( <i>Mus musculus</i> ), фрагменты челюстных костей и зубы	7	0,4	55,6	5,4	Обычный вид корма природного происхождения
34	Темная полевка ( <i>Microtus agrestis</i> ), фрагменты челюстных костей и зубы	3	0,2	16,7	2,8	Редкий вид корма природного происхождения
35	Серая крыса ( <i>Rattus norvegicus</i> ), фрагменты скелета, челюстей и зубов	-	-	72,2	4,7	Обычный вид корма природного происхождения

1	2	3	4	5	6	7
36	Шерсть мышевидных грызунов (Muridae)	-	-	100	3,9	Обычный вид корма природного происхождения
<b>МЕХАНИЧЕСКИЕ ПРИМЕСИ И ГАСТРОЛИТЫ</b>						
37	Фрагменты газетной бумаги	-	-	33,3	0,5	Случайная примесь
38	Фрагменты пенопласта	9	0,5	27,8	0,5	Случайная примесь
39	Фрагменты известняка	2	0,1	11,1	0,2	Редкий вид минерального корма
40	Фрагменты цветного стекла	4	0,2	16,7	0,5	Механический компонент содержимого желудка
41	Крупные гастролиты	10	0,6	44,4	0,9	Механический компонент содержимого желудка
42	Мелкий кварцевый песок	-	-	100	1,5	Механический компонент содержимого желудка
<b>Всего:</b>		<b>529</b>	<b>29,4</b>	<b>-</b>	<b>100</b>	<b>-</b>



остатки личинок мух, которые в начале зимы еще сохраняются в разогретом слое разлагающихся отходов в активном состоянии (Дурнев и др., 2006).

Минеральные корма в виде яичной скорлупы, фрагментов раковин моллюсков (из двустворчатых в погадках присутствуют остатки мидий) и крупинок известняка отмечены в 100% проанализированных погадок. С высокой встречаемостью регистрируются в проанализированных сборах объекты явно непищевой значимости; к ним могут быть отнесены осколки цветного стекла, гранулы упаковочного пенопласта, фрагменты бумаги. Во всех погадках присутствуют гастролиты.

Опубликованная информация о питании обыкновенной сороки в окрестностях Санкт-Петербурга и на территории Ленинградской области немногочисленна (Поспелов, 1950; Прокофьева, 1963; Божко, 1972; Мальчевский, Пукинский, 1983). В гнездовое время, как и у других видов врановых, пища сорок смешанная: в пробах питания птенцов И. В. Прокофьевой (1963) зарегистрированы 73 вида беспозвоночных животных, включая мелких моллюсков. Взрослые птицы приносят птенцам также зерна овса, пшеницы, бытовые пищевые отходы в виде каш и кусочков хлеба. Известно, что сороки представляют определенную угрозу для мелких воробьиных птиц и их гнезд (Божко, 1972; Мальчевский, Пукинский, 1983), правда этот ущерб незначителен по сравнению с хищнической деятельностью серой вороны.

По данным А. С. Мальчевского и Ю. Б. Пукинского (1983), осенью в питании сорок начинает преобладать растительная пища: они поедают плоды черемухи, ирги, других кустарников. Семена культурных злаков и различные кухонные остатки становятся основой корма сорок на весь осенне-зимний период. Зимой сороки концентрируются в населенных пунктах и с рассвета начинают проверять мусорные контейнеры, в которых находят отбросы разнообразной пищи.

Таким образом, проведенный анализ осенне-зимнего питания обыкновенной сороки в условиях Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей, дополнительно подтверждает существование на обследованной территории, по крайней мере, трех микропопуляций вида. Эти устойчивые группировки отличаются друг от друга целым рядом признаков, касающихся фенологии жизненных циклов, экологии и эволюции размножения, локальных перемещений и, наконец, трофических связей вида.

## ЛИТЕРАТУРА

Бихнер Е. А., 1884. Птицы С.-Петербургской губернии. Материалы, литература и критика // Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей, т. 14. Вып. 2. С. 359—624.

Божко С. И., 1972. Анализ орнитофауны парков лесной зоны Восточной Европы // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л. 19 с.

Дурнев Ю. А., Липин С. И., Сирохин И. Н., Сонин В. Д., 1982. Опыт изучения питания птиц методом анализа экскрементов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 9. С. 103—107.

Дурнев Ю. А., Липин С. И., Сонин В. Д., Сониная М. В., Морошенко Н. В., 2006.

Ранневесенние и позднеосенние аспекты экологии погодных мигрантов в условиях Байкальской рифтовой зоны // Сибирская орнитология: вып. 4 (Вестник Бурятского государственного университета. Специальная серия). Улан-Удэ: Изд-во БГУ. С. 94—134.

Мальчевский А. С., 1969. История орнитофауны парка Лесотехнической академии им. С. М. Кирова (г. Ленинград) и некоторые вопросы микроэволюции // Вопросы экологии и биоценологии. Л. № 9. С. 5—22.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2. Певчие птицы. Л. 504 с.

Поспелов С. М., 1950. Лесохозяйственное значение птиц и млекопитающих Лисинского лесного массива // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.

Прокофьева И. В., 1963. Об использовании результатов анализа погадок при изучении питания птиц, поедающих предпочтительно насекомых // Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф. Тарту. С.192—194.

Храбрый В. М., 1981. К орнитофауне Ленинграда // X Прибалт. орнитол. конф. Тез. докл, Т. 1. Рига. С.71—75.

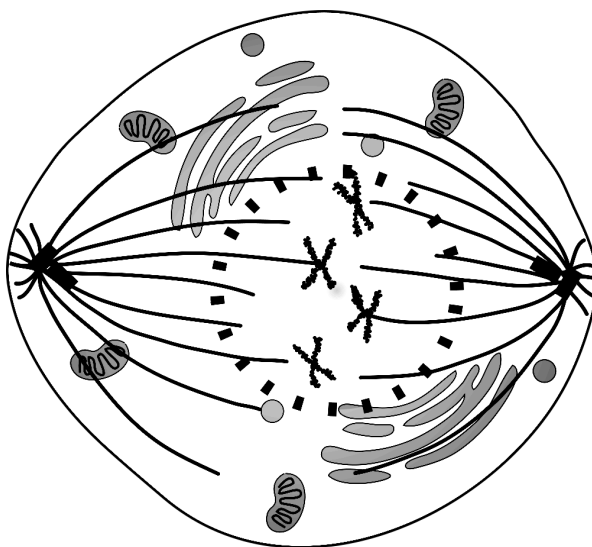
Храбрый В. М., 1991. Птицы Санкт-Петербурга: Фауна, размещение, охрана. СПб. 276 с.

#### **MICROPOPULATION ASPECTS OF FORMATION OF TROPHICS OF MAGPIE (*PICA PICA*) UNDER CONDITIONS OF A MODERN MEGACITY (BY EXAMPLE OF ST. PETERSBURG)**

**A. Yu. Petrova, Ju. A. Durnev**

**Keywords:** urbanization; diet; micropopulation; polyphagy.

A food spectrum of magpie in the city of St.-Petersburg in autumn in the winter is described. Distinctions in a diet of birds in different biotopes are demonstrated.



# Цитология и генетика



**СВОБОДНЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ГЕМОЛИМФЫ  
ЛИЧИНОК СТАРШЕГО ВОЗРАСТА ПЕРИСТОУСОГО КОМАРА  
*CHAOBORUS CRYSTALLINUS* DE GEER, 1776**

**П. С. Горбунов, Е. М. Беляева**

**Ключевые слова:** коретра; гемоциты; гемолимфа.

Многочисленные работы по исследованию гемолимфы двукрылых свидетельствуют, что несмотря на пестроту описываемых разными авторами типов гемоцитов (табл. 1) у большинства этих насекомых преобладают гранулярные клетки: фагоциты, плазмциты (50%), а также энцитойды; негранулярных клеточных элементов около 40%. Работ, посвященных изучению клеточного состава гемолимфы рода *Chaoborus* ранее не проводилось, что определило тему данного исследования.

Коретра (*Corethra*) – это устаревшее название личинки комара рода *Chaoborus* (рис. 1). Этот род образует вместе с другими близкими родами особое семейство Chaoboridae. Коретра полупрозрачна, с веретенообразным телом, имеет ясно обособленную голову с хо-

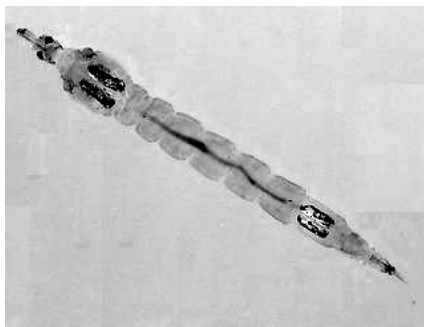


Рис. 1. Личинка старшего возраста *Chaoborus crystallinus*.

рошо развитыми челюстями. Достигает длины 10—12 мм. Живет обычно в толще воды, на дно опускается редко; обитает в больших глубоких озёрах, небольших болотных и торфяных или богатых гумусом и илом водоёмах, а также в лужах.

Коретра используется многими аквариумистами для комплексного кормления большинства видов рыб в сочетании с другими видами кормов. В искусственных условиях коретры живут длительное время в невысоких больших сосудах при низкой температуре воды.

Личинок *Chaoborus crystallinus* собирали в водоёмах в окрестностях города Санкт-Петербурга в 2011 году и содержали в аквариуме с водой в холодном месте.

Гемолимфу личинок старшего возраста получали следующим способом: прокалывая покровы в области 5-го — 6-го сегмента тела. На предметное стекло тонким слоем наносили капли гемолимфы. Для фиксации мазков использовали абсолютный метиловый спирт. Фиксированные мазки окрашивали азур–эозином по Гимза.

Гемоциты измеряли с помощью линейки окуляр–микрометра. Гемоцитарные формулы получали путем подсчитывания количественного соотношения гемоцитов разных групп на 100 клеток.

Проведенные нами исследования позволили выявить следующие типы гемоцитов у личинок старшего возраста *Ch. crystallinus*: прогемоциты, сферулоциты, плазматоциты, веретеновидные и амебоидные фагоциты.

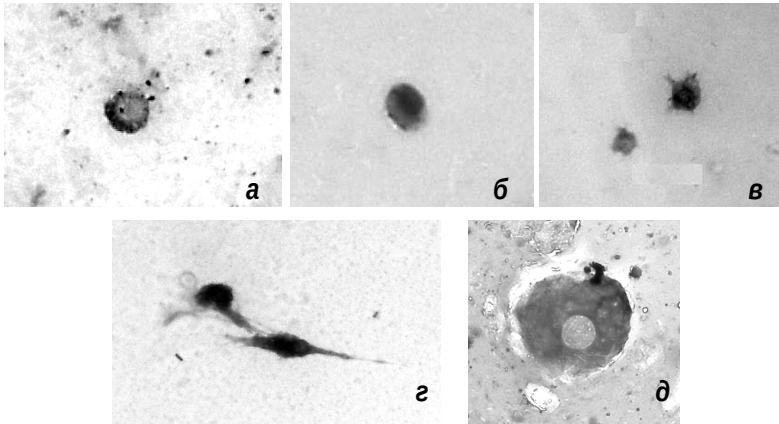


Рис. 2. Гемоциты личинок *Chaoborus crystallinus* (ориг.): а — прогемоциты; б — плазматоциты; в — амебоидный фагоцит; г — веретеновидный фагоцит; д — сферулоцит.

1. **Прогемоциты** (рис. 2, а) – клеточные элементы округлой формы, размеры которых варьируют (3,3—3,7 мкм) (табл. 2). Это самые мелкие клетки гемолимфы личинки *Chaoborus* (3,5 × 3,4 мкм). Большая часть объема прогемоцита занята ядром, которое занимает центральное положение, однако в некоторых случаях наблюдается его смещение к периферии. Форма ядра практически совпадает с формой клетки. Ядро не однородно, есть включения. Ядрышко обычно одно и располагается вблизи ядерной мембраны, реже встречаются в центре. Цитоплазма тонким слоем окружает ядро, может содержать гранулы или вакуоли. Окраска ядра — фиолетово-синего цвета, в большинстве случаев цитоплазма окрашена ярче, чем ядро.

Процентное содержание прогемоцитов у личинок старшего возраста относительно невелико и составляет 4% от общего числа свободных клеток гемолимфы (рис. 3).

Таблица 1. Морфотипы гемоцитов двукрылых (по данным разных авторов)

№	Вид насекомого	Морфотипы гемоцитов										Автор
		Прогемоциты	Плазмоциты	Гранулоциты	Эноциты	Коагулоциты	Амебонидные фагоциты	Веретенновидные фагоциты	Сферулоциты	Макронуклеоциты	Адиопогемоциты	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Личинки, куколки, имаго <i>Sarcophaga buliata</i>		+	+					+			Jones, 1956, 1967
2	Личинки <i>Psilopa petrolei</i>	+		+	+	+						Coffinet, Gregoire, 1975
3	Личинки <i>Tipula paludosa</i>	+		+	+		+	+				Carter, Green, 1987
4	Личинки <i>Trichostia pubescens</i>	+	+		+							Barracco, Cestari, 1987
5	Личинки <i>Chortophila laricicola</i>	+		+			+	+		+		Тюльпанова, Тюльпанов, 1968
6	Личинки, куколки, имаго <i>Musca domestica vicina</i>	+	+	+	+							Jiang et al., 1998
7	Имаго <i>Anopheles albimanus</i>	+	+	+								Hernandez et all., 1999
8	Личинки <i>Anastrepha obliqua</i>	+	+	+	+				+		+	Silva et all., 2001

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
9	Имаго <i>Aedes aegypti</i>			+	+	+					+	Hillyer, Christensen, 2002
10	Личинки, куколки имаго <i>Aedes aegypti</i>	+		+	+							Castillo et al., 2009
11	Личинки, куколки имаго <i>Anopheles gambiae</i>	+		+	+							Castillo et al., 2009
12	Имаго <i>Culex quinquefasciatus</i>	+	+	+	+				+		+	Brayner et al., 2005
13	Личинки, куколки имаго <i>Culex pipiens quinquefasciatus</i>	+	+	+	+							Wang et al., 2011
14	Личинки, куколки имаго <i>Callifora erythrocephala</i>	+	+	+			+		+			Akesson, 1973
15	Личинки <i>Chironomus plumosus</i>											Горбунов, Буйневич, 2011
16	Личинки <i>Musca domestica</i>	+	+		+		+			+		Викторов-Набоков и др., 1977
17	Куколка, имаго <i>Cynomyia mortuorum</i>	+	+		+		+			+		Викторов-Набоков и др., 1977
18	Имаго мошки	+		+	+			+		+	+	Рубцов, 1959



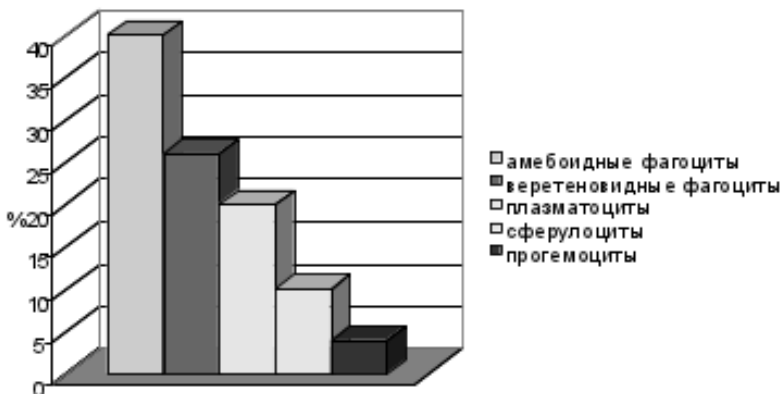


Рис. 3. Процентное соотношение гемоцитов личинок *Chaoborus crystallinus*.

2. **Плазматоциты (макронуклеоциты)** (рис. 2, б). Составляют 20% от общего количества клеток гемолимфы личинки *Chaoborus* (рис. 3). Имеют слегка овальную форму (длина 6,2 мкм, ширина 5,5 мкм) (табл. 2). Ядро округлое или удлинённое (в среднем длина 3,8 мкм, ширина 3,5 мкм), занимает центральное положение; темно-синего цвета. Цитоплазма имеет незначительные выступы 0,5—0,3 мкм. Цитоплазма во много раз светлее ядра – светло-голубая или светло-сиреневая, содержит большое количество включений (окраска ядра и цитоплазмы по Гимза).

3. **Амебовидные фагоциты** (рис. 2, в) Составляют 40% от общего количества клеток гемолимфы личинки *Chaoborus*. Размеры клетки варьируют от 9,81 мкм до 11,25 мкм (табл. 1). Ядро имеет округлую или овальную форму (4,5 × 4,2 мкм), может иметь различное расположение. Количество выступов цитоплазмы меняется от размера клетки. Цитоплазма имеет более светлую окраску, чем ядро клетки. В цитоплазме могут встречаться различные включения (окраска ядра и цитоплазмы по Гимза). Цитоплазма – светло-синяя, голубая, сиреневая.

4. **Веретеновидные фагоциты** (рис. 2, г). Составляют 26% от общего числа клеток гемолимфы личинки *Chaoborus* (рис. 3). Являются крупными клетками. Размеры клетки варьируют от 7,40 до 16,75 мкм. Имеют вытянутую форму, заостренную на концах; встречаются клетки, где один конец скруглен; также встречаются клетки, серповидно или иначе изогнутые. Длина клеток в среднем составляет 13,75 мкм (табл. 2).

Ядро часто занимает большую часть объема клетки. Ядро изменчиво по форме, может быть круглым, овальным, а может значительно вытягиваться в длину, почти повторяя форму клетки (6,2 × 4,2 мкм). Цитоплазма фиолетового или темно-синего цвета с часто встречающимися темно-фиолетовыми гранулами. Могут встречаться вакуоли. Окраска ядра и цитоплазмы по Гимза.

Таблица 2. Морфометрическая характеристика гемоцитов *Chaoborus crystallinus*

Классы гемоцитов	Размеры клетки (мкм)		Размеры ядра (мкм)	
Прогемоциты	3,5±0,03	3,4±0,51	2,7±0,43	2,6±0,22
Плазматоциты	6,2±0,53	5,5±0,67	3,8±0,53	3,5±0,81
Амебоидные фагоциты	11,2±0,11	9,8±0,55	4,5±0,15	4,2±0,24
Веретеновидные фагоциты	13,7±0,23	8,5±0,15	6,2±0,34	4,2±0,18
Сферулоциты	15,2±0,35	14,5±0,30	4,8±0,12	4,7±0,59

5. **Сферулоциты** (рис. 2, д) – крупные округлые клетки со сферическими включениями в цитоплазме, похожими на вакуоли. Длина клетки 15,25 мкм, ширина достигает 14,35 мкм (табл. 1). Ядро небольшое, плотное, его границы четкие. Обычно молодые клетки имеют овальную или шаровидную форму. Характерной особенностью данного типа клеток является наличие в цитоплазме вакуолей. Иногда в цитоплазме встречаются темноокрашенные гранулы, они могут занимать центр вакуоли. Содержимое вакуолей, в том числе и темноокрашенные гранулы, способны выделяться из клетки в плазму гемолимфы. В зрелых клетках вакуоли становятся более крупными, занимают почти весь объем клетки. При окраске по Гимза цитоплазма окрашивается в светло-синий цвет, ядро — в более темный сине-фиолетовый оттенок.

Таким образом, в результате проведенного исследования установлен клеточный состав личинок старшего возраста *Ch. crystallinus*.

Из пролиферирующих клеток гемолимфы обнаружены прогемоциты. Из специализированных – плазматоциты, фагоциты, сферулоциты. Полученные данные согласуются с данными литературы по клеточному составу личинок разных отрядов насекомых, и в том числе Двукрылых. Например, гемоцитарный состав личинок *Ch. crystallinus* сходен с клеточным составом гемолимфы личинок комара-долгоножки *Tipula paludosa*, у которых описаны прогемоциты, амебоидные и веретеновидные плазматоциты, энцитойды (Carter, Green, 1987).

Определенное сходство также можно отметить и с клеточным составом гемолимфы личинок *Anastrepha obliqua* (Diptera, Tephritidae): имеются общие для обоих видов морфотипы клеток — прогемоциты и сферулоциты.

Прогемоциты, также, как и во многих литературных источниках, описаны как стволовые клетки (Silva et al., 2001), что позволяет предположить, что данные типы клеток характерны для личинок многих представителей отряда двукрылых.

Многие из зарубежных авторов используют название гранулоциты. В классификации О. В. Запольских (1993), которая использована в настоящей работе, описание данного типа гемоцитов (клетки разнообразной формы, с цитоплазматическими выростами, в цитоплазме множество гранул) соответствует фагоцитам. При сравнении данных, полученных в настоящем исследовании, с данными, приведенными для личинок старшего возраста других насекомых, обнаруживается определенное сходство. У ряда представителей жуков семейства чернотелок, исследова-

ния гемоцитарного состава которых были проведены Ч. Т. Сагды (1991), описаны сходные морфотипы клеток, встречающиеся в гемолимфе личинок старшего возраста. Также есть сходство в гемограмме личинок старшего возраста некоторых видов чернотелок (например, *Tenebrio molitor*) и личинок *Ch. crystallinus*: преобладающим типом клеток являются фагоциты, сферулоциты, число прогемоцитов также невелико.

Плазмациты участвуют в защитных и трофических функциях. Роль плазмациотов в гемолимфе велика: продолжая оставаться в составе пролиферирующих клеток, плазмациоты участвуют в трофических функциях (Горбунов, 2005).

Как видно из гемограммы на рис. 3, в гемолимфе личинок старшего возраста *Ch. crystallinus* специализированные клетки составляют 96% от всех встречающихся в гемолимфе клеток. Преобладающим типом клеток являются амебоидные фагоциты, что, вероятно, может быть связано с подготовкой личинки к переходу к стадии куколки, когда начинается разрушение тканей личинки и подъем защитных сил организма насекомого. Небольшое количество сферулоцитов может свидетельствовать о том, что их секреторные функции на данном этапе развития насекомого не играют большой роли. Относительно малое число пролиферирующих клеток характерно для многих насекомых на стадии личинки старшего возраста (Сагды, 1991), а наличие переходных форм от прогемоцитов к фагоцитам и сферулоцитам свидетельствует о том, что осуществляется пополнение состава гемоцитов новыми специализированными клетками.

Мы не можем утверждать, что выделенные типы клеток являются единственными для гемолимфы личинок *Ch. crystallinus*; есть большая вероятность наличия седентарных гемоцитов, что могло бы отчасти объяснить малое количество циркулирующих клеток как у *Ch. crystallinus*, так и у двукрылых в целом (Hillyer, 2009).

Гемолимфа насекомых изучается давно. Многие авторы в разное время проводили исследования ее клеточного состава, в результате которых предлагались многочисленные классификации, основанные на самых разных признаках клеток: их форме, структуре ядра и цитоплазмы, происхождении и т. д. Последние предложенные классификации были основаны на данных, полученных при помощи электронной микроскопии, что позволило более полно и точно описать основные типы клеток. В данной работе была использована классификация, предложенная О. В. Запольских (1993). Она представляется нам наиболее полной, так как учитывает не только морфологические особенности клеток, но и их функциональную активность, а также гистогенетические связи разных морфотипов гемоцитов.

Гемолимфа является индикатором внутреннего состояния насекомого. Клетки гемолимфы, их морфология и состав изменяются под воздействием факторов внешней среды. Гемограмма крайне чувствительна к разнообразным физиологическим изменениям в организме насекомого. Она может использоваться в качестве теста «упитанности» личинок или для ранней диагностики заболеваний, зараженности паразитами и отравления загрязняющими веществами в водоемах.

Полученные нами данные могут быть использованы для определения физио-

логического состояния личинок *Ch. crystallinus*, что может иметь огромное значение при биоиндикационных исследованиях.

Представленные результаты исследования гемолимфы характеризуют нормальное состояние гемолимфы одной стадии индивидуального развития хаоборид. В работе не исследовались патологические изменения гемолимфы *Ch. crystallinus*, что представляет большой интерес и может явиться темой дальнейшего исследования гемолимфы этих насекомых.

## ЛИТЕРАТУРА

- Викторов-Набоков С. В., Корнеева Л. А., Харченко Л. В., Малеванная З. А., 1977. Сравнительная характеристика клеточного состава гемолимфы комнатной и синей падающей мух. // Вестник зоологии. № 4. С. 44—49.
- Горбунов П. С., 2005. Морфология функциональная активность клеточных элементов гемолимфы насекомых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. № 5. СПб: ТЕССА. С. 114—148.
- Горбунов П. С., Буйневич К. О., 2011. К вопросу о гемоцитах личинок старшего возраста *Chironomus plumosus* // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. № 11. СПб: ТЕССА. С. 85—103.
- Запольских О. В., 1993. Морфо-физиологические принципы классификации клеток гемолимфы насекомых. Бирск: БирГПИ. 53 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ № 2724—В93).
- Рубцов И. А., 1959. Гемолимфа и ее функции у мошек // Энтومол. обзор. Т. 28. № 1. С. 32—57.
- Сагды Ч. Т., 1991. Сравнительная и функциональная морфология гемоцитов жуков семейства чернотелки. Кызыл: Тувинское книжное изд-во. 143 с.
- Тюльпанова В. А., Тюльпанов В. Г., 1969. К вопросу гематологии гусениц сибирского шелкопряда. // Биология и культивирование микроорганизмов. Красноярск. С. 52—57.
- Akesson B., 1973. Observation on the hemocytes during the metamorphosis of *Calliphora erythrocephala* // Ark. Zool. Vol. 6. P. 203—211.
- Barracco M. A., Cestari A. N., 1987. The ultrastructure of the larval hemocytes of *Trichostia pubescens* (Diptera, Sciaridae) // Rev. Bras. Genet. Vol. 10. P. 435—447.
- Brayner F. A., Araújo H. R. C., Cavalcanti M. G. S., Alves L. C., Peixoto C. A., 2005. Ultrastructural characterization of the hemocytes of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) // Micron. Vol. 36. P. 359—367.
- Carter J. B., Green, E. I., 1987. Hemocytes and granular cell fragments of *Tipula paludosa* larvae // Journal of Morphology. Vol. 191. P. 289—294.
- Coffinet G., Gregoire Ch., 1975. Coagulocyte alterations in clotting hemolymph of *Carauseus morosus* L. // Arch. Int. Physiol. Biochem. Vol. 83. P. 702—722.
- Hernandez S., Lanz H., Rodriguez M. H., Torres J. A., Martinez-Palomo A., Tsutsumi V., 1999. Morphological and cytochemical characterization of female *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) hemocytes // J. Med. Entomol. Vol. 36. № 4. P. 426—434.
- Hillyer J. F., Christensen B. M., 2002. Characterization of hemocytes from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* // Histochem Cell Biol. Vol. 117. № 5. P. 431—440.
- Jiang Yong, Lei Zhaoliang, Zong Liang-bing, Zhang, 1998. Changzhen Huanzheng nongye daxue xuebao // J. Huanzhong (Cent. China) Agr. Univ. Vol. 17. № 2. P. 126—129.

Jones J. C., 1956. The hemocytes of *Sarcophaga bulata* Parker // J. Morphol. Vol. 99. № 2. P. 233—257.

Jones J. C., 1967. Normal differential count of haemocytes in relation to ecdysis and feeding in *Rhodnius* // J. Insect Physiol. Vol. 13. P. 1133—1141.

Silva J. E. B., Boleli I. C., Simões Z. L. P., 2002. Hemocyte types and total and differential counts in unparasitized and parasitized *Anastrepha obliqua* (Diptera, Tephritidae) larvae // Braz. J. Biol. Vol. 62. № 4a. P. 689—699.

Wang Z., Lu A., Li X., Shao Q., Beerntsen B.T., Liu Ch., Ma Ya., Huang Ya., Zhu H., Ling E., 2011. A systematic study on hemocyte identification and plasma prophenoloxidase from *Culex pipiens quinquefasciatus* at different developmental stages // Experimental parasitology. Vol. 127. № 1. P. 135—141.

## FORMED ELEMENTS OF THE HAEMOLYMPH OF LATE INSTAR LARVAE OF THE PHANTOM MIDGE, *CHAOBORUS CRYSTALLINUS* DE GEER, 1776

**P. S. Gorbunov, E. M. Belyaeva**

**Keywords:** *Chaoborus*; haemocytes; haemolymph.

Five types of haemolymph formed elements were identified in last instar larvae of *Ch. crystallinus*. That are prohaemocytes, sphaerulocytes, plasmatocytes, and fusiform and amoeboid phagocytes. The prohaemocytes are proliferating cells. The plasmatocytes participate in defensive and trophic functions. The fusiform and amoeboid phagocytes are most important defensive cells. The sphaerulocytes are excretory cells. Our results can be used to determine a physiological state of *Ch. crystallinus* larvae. That can be important for bioindicational researches.

---

УДК 57.087.1+378.147.88

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИ ПРИ АНАЛИЗЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ: ИНТЕГРАТИВНЫЙ ПОДХОД

**Е. А. Никитина**

**Ключевые слова:** взаимодействие генов; анализ генетических данных; математическая статистика; хи-квадрат.

Генетика требует аналитического подхода к исследованию индивидуальных особенностей организма и возможностей генетического анализа механизмов, лежащих в основе формирования организма как единого целого. Ген может непосредственно определять наличие какого-либо признака организма или принимать участие в формировании нескольких признаков. Однако большинство признаков формируется в результате взаимодействия многих генов. В результате взаимодействия генов в потомстве могут возникать новые признаки, отсутствовавшие у родительских организмов. Таким образом, генотип — это целостная система взаимодействующих генов. На современном этапе развития генетической науки для выяснения генетических причин взаимосвязи между количественными признаками

необходима интеграция биологического материала и математических методов анализа данных.

Повысить уровень объективности генетических исследований можно за счет применения биометрических моделей и методов, т. е. математических моделей и методов, специально разработанных для биологических исследований. Поскольку расщепления имеют статистический характер, результаты скрещиваний подвержены случайным отклонениям от статистически ожидаемых соотношений. Кроме того, расхождение между экспериментальными данными и теоретически ожидаемыми может означать, что истинное расщепление отличается от предполагаемого. Для оценки возможности случайного отклонения применяют статистическую обработку данных (Мазер, Джинкс, 1985).

### Этапы статистической обработки

**1. Формулировка гипотезы.** Математическая статистика используется в генетике для решения целого ряда задач. Наиболее часто ее методы применяются для проверки соответствия полученных (выборочных) данных ожидаемым (теоретическим) и для сравнения данных нескольких экспериментов (нескольких выборок). В обоих этих случаях задача обычно может быть сведена к проверке гипотезы об отсутствии различий между сравниваемыми данными. Такую гипотезу иначе называют нулевой гипотезой и обозначают как  $H_0$ . Принятие нулевой гипотезы означает признание того, что различия между сравниваемыми данными не выходят за рамки случайных (Елисеева, Юзбашев, 2005).

Сформулировав нулевую гипотезу, нужно исследовать выборку для того, чтобы увидеть, согласуется ли она с этой гипотезой. Весь спектр возможных результатов, обычно подразделяется на три категории:

- 1) доказательство согласуется с нулевой гипотезой;
- 2) доказательство не согласуется с нулевой гипотезой;
- 3) доказательство является неубедительным, поэтому требуется больше данных для принятия решения.

Если результат соответствует категории 1, то решением будет принятие нулевой гипотезы как наиболее верной. Предполагается, что различие между величиной выборочной статистики и параметром генеральной совокупности объясняется случайной вариацией, свойственной выборочному исследованию.

Если результат соответствует категории 2, то решением будет отклонение нулевой гипотезы, как, вероятно, неверной. В этом случае принято применять альтернативную гипотезу. Предполагается, что различие между выборочной статистикой и параметром генеральной совокупности не объясняется случайной выборочной вариацией. Альтернативная гипотеза обычно обозначается  $H_1$ , как и  $H_0$ , она должна быть сформулирована в самом начале исследования. Испытание гипотез не включает доказательство согласования выборки с альтернативной гипотезой. При применении альтернативной гипотезы, можно предположить, поскольку нуле-

вая гипотеза оказалась неприемлемой, что взамен нулевой гипотезы следует использовать альтернативную гипотезу.

## 2. Проверка гипотезы.

А) *Выбор метода проверки.* Для оценки возможности случайного отклонения чаще всего применяют метод  $\chi^2$  (хи-квадрат, критерий соответствия Пирсона). Этот критерий, предложенный Карлом Пирсоном в 1900 году, представляет сумму квадратов отклонений эмпирических или наблюдаемых частот (P) от частот теоретических или ожидаемых (A), отнесенную к теоретическим частотам (A). В соответствии с этим методом для каждого класса в расщеплении подсчитывают величину  $(P - A)^2 / A$ , где P — значение эмпирического наблюдаемого признака, A — значение теоретического ожидаемого признака. Сумма этих величин по всем классам служит мерой отклонения экспериментального расщепления от теоретически ожидаемого.

$$\chi^2 = \sum (P - A)^2 / A$$

Так как отклонения эмпирических частот от ожидаемых возводятся в квадрат, величина критерия  $\chi^2$  всегда положительная (Лакин, 1990).

Б) *Выбор уровня значимости и доверительного интервала.* В статистике величину называют статистически значимой, если мала вероятность чисто случайного возникновения её или ещё более крайних величин. Здесь под крайностью понимается степень отклонения от **нулевой гипотезы**. Разница называется «статистически значимой», если имеются данные, появление которых было бы маловероятно, если предположить, что эта разница отсутствует.

Уровень значимости теста — вероятность отклонить нулевую гипотезу, если на самом деле **нулевая гипотеза** верна (решение известно как **ошибка первого рода**, или **ложноположительное** решение). Процесс решения часто опирается на р-величину («пи-величина»). р-величина — собственно накопленная вероятность наблюдения уровня статистического критерия (начисленного по выборке) при принятии нулевой гипотезы. Если р-величина меньше выбранного уровня значимости, то **нулевая гипотеза** отвергается. Чем меньше р-величина, тем более значимой называется **тестовая статистика**. Чем меньше р-величина, тем сильнее основания отвергнуть **нулевую гипотезу** (Кобзарь, 2006).

Уровень значимости обыкновенно обозначают греческой буквой  $\alpha$  (альфа). Наиболее часто используемыми уровнями значимости являются 10%, 5%, 1%, 0,1%. Если тест показывает р-величину меньше  $\alpha$ -уровня, то **нулевая гипотеза** отклоняется. Такие результаты называют «статистически значимыми». Различные значения  $\alpha$ -уровня имеют свои достоинства и недостатки. Меньшие  $\alpha$ -уровни дают большую уверенность в том, что уже установленная альтернативная гипотеза значима, но при этом есть больший риск не отвергнуть ложную нулевую гипотезу (**ошибка второго рода**, или «**ложноотрицательное** решение»). В **стандартной методике проверки статистических гипотез** уровень значимости фиксируется заранее, до того, как становится известной выборка.

Альтернативный показатель — уровень вероятности или доверительный интер-

вал. Доверительный интервал — это допустимое отклонение наблюдаемых значений от истинных. Размер этого допущения определяется исследователем с учетом требований к точности информации. Уровень вероятности обычно обозначается  $(1 - \alpha)$ . Соответственно, уровень вероятности и уровень значимости связаны между собой (табл.1).

Таблица 1. Уровни вероятности и значимости

Уровень значимости	Уровень вероятности
10%	90%
5%	95%
1%	99%
0,1%	99,9%

На практике принятие 95%-го уровня вероятности означает, что нулевая гипотеза верна на 95%.

*В) Определение числа степеней свободы.* Число степеней свободы определяет минимальное количество независимых переменных, необходимых для полного описания системы. Степень свободы отражает возможность варьирования признака. 2 класса — 1 степень свободы (принцип «да—нет»), чем больше классов, тем больше возможность вариаций (Смиряев, Кильчевский, 2007).

Число степеней свободы рассчитывается по формуле:

$$k = n - 1,$$

где  $n$  — число фенотипических классов.

*Г) Определение  $\chi^2$  по формуле.* Производится расчет  $\chi^2$  по формуле с использованием имеющихся экспериментальных данных. Так как точность определения критерия  $\chi^2$  в значительной степени зависит от точности расчета теоретических частот (А), для получения разности между эмпирическими и теоретическими частотами следует использовать неокругленные теоретические частоты (А).

*Д) Сравнение расчетной величины  $\chi^2$  с табличным значением.* При полном совпадении эмпирических частот с ожидаемыми частотами критерий  $\chi^2$  будет равен нулю. Если же критерий  $\chi^2$  не равен нулю, это указывает на несоответствие вычисленных частот эмпирическим частотам ряда. В таких случаях необходимо оценить значимость критерия  $\chi^2$ , который теоретически может изменяться от нуля до бесконечности. Это производится путем сравнения фактически полученной величины  $\chi^2_{\text{расч}}$  с его критическим значением  $\chi^2_{\text{табл}}$ . Нулевая гипотеза, т.е. предположение, что расхождение между эмпирическими и теоретическими частотами носит случайный характер, принимается, если  $\chi^2_{\text{расч}} \leq \chi^2_{\text{табл}}$  для принятого уровня значимости и числа степеней свободы. Нулевая гипотеза опровергается, если  $\chi^2_{\text{расч}} > \chi^2_{\text{табл}}$  для принятого уровня значимости и числа степеней свободы (табл. 2) (Goldstein, 1973).

Следует иметь в виду, что метод  $\chi^2$  дает хорошие результаты, если объем вы-





Таблица 2. Значения  $\chi^2$ 

Уровень вероятности, %	Число степеней свободы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0,0002	0,0201	0,1148	0,2971	0,5543	0,8721	1,2390	1,6465	2,0879	2,5582
2,5	0,0010	0,0506	0,2158	0,4844	0,8312	1,2373	1,6899	2,1797	2,7004	3,2470
5	0,0039	0,1026	0,3518	0,7107	1,1455	1,6354	2,1673	2,7326	3,3251	3,9403
10	0,0158	0,2107	0,5844	1,0636	1,6103	2,2041	2,8331	3,4895	4,1682	4,8652
20	0,0642	0,4463	1,0052	1,6488	2,3425	3,0701	3,8223	4,5936	5,3801	6,1791
30	0,1485	0,7133	1,4237	2,1947	2,9999	3,8276	4,6713	5,5274	6,3933	7,2672
40	0,2750	1,0217	1,8692	2,7528	3,6555	4,5702	5,4932	6,4226	7,3570	8,2955
50	0,4549	1,3863	2,3660	3,3567	4,3515	5,3481	6,3458	7,3441	8,3428	9,3418
60	0,7083	1,8326	2,9462	4,0446	5,1319	6,2108	7,2832	8,3505	9,4136	10,4732
70	1,0742	2,4079	3,6649	4,8784	6,0644	7,2311	8,3834	9,5245	10,6564	11,7807
80	1,6424	3,2189	4,6416	5,9886	7,2893	8,5581	9,8032	11,0301	12,2421	13,4420
90	2,7055	4,6052	6,2514	7,7794	9,2364	10,6446	12,0170	13,3616	14,6837	15,9872
95	3,8415	5,9915	7,8147	9,4877	11,0705	12,5916	14,0671	15,5073	16,9190	18,3070
97,5	5,0239	7,3778	9,3484	11,1433	12,8325	14,4494	16,0128	17,5345	19,0228	20,4832
99	6,6349	9,2103	11,3449	13,2767	15,0863	16,8119	18,4753	20,0902	21,6660	23,2093

F<sub>2</sub> определяются по решетке Пеннета.

	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> a <sub>2</sub>	a <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	a <sub>1</sub> a <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> рубиновые	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> красные	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> красные	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> алые
A <sub>1</sub> a <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> красные	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub> алые	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> алые	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub> розовые
a <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> красные	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> алые	a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> алые	a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> розовые
a <sub>1</sub> a <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> алые	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub> розовые	a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> розовые	a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub> белые

Рубиновые	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	1/16
Красные	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> и A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	4/16
Алые	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub> , a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> , A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub>	6/16
Розовые	A <sub>1</sub> a <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub> и a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> A <sub>2</sub> a <sub>2</sub>	4/16
Белые	a <sub>1</sub> a <sub>1</sub> a <sub>2</sub> a <sub>2</sub>	1/16

Расщепление по фенотипу 1 : 4 : 6 : 4 : 1

Выдвигаем H<sub>0</sub> — кумулятивная полимерия.

Находим объем выборки.

$$22 + 17 + 4 + 32 + 6 = 81.$$

Рассчитываем теоретически ожидаемое число особей на 1 класс.

$$81 / 16 = 5,1.$$

Рассчитываем теоретически ожидаемое число особей для каждого из имеющих 5 фенотипических классов.

$$1 \times 5,1 = 5,1. \quad 4 \times 5,1 = 20,4. \quad 6 \times 5,1 = 30,6. \quad 4 \times 5,1 = 20,4. \quad 1 \times 5,1 = 5,1.$$

Рассчитываем  $\chi^2$  по формуле.

$$\chi^2_{\text{расч}} = (32 - 30,6)^2 / 30,6 + (22 - 20,4)^2 / 20,4 + (4 - 5,1)^2 / 5,1 + (17 - 20,4)^2 / 20,4 + (6 - 5,1)^2 / 5,1 = 0,06 + 0,13 + 0,24 + 0,57 + 0,16 = 1,16.$$

Находим число степеней свободы.

$$k = n - 1 = 5 - 1 = 4.$$

Определяем  $\chi^2_{\text{табл}}$  для 95%-го уровня вероятности.

$$\chi^2_{\text{табл}} = 9,4877.$$

Сравниваем  $\chi^2_{\text{расч}}$  и  $\chi^2_{\text{табл}}$ .

$$1,16 < 9,4877.$$

Следовательно, H<sub>0</sub> верна: расщепление 1:4:6:4:1 — кумулятивная полимерия (Никитина, 2011).

## ЛИТЕРАТУРА

Елисеева И. И., Юзбашев М. М., 2005. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика. 656 с.

Кобзарь А. И., 2006. Прикладная математическая статистика. М.: Физматлит. 816 с.

Кремер Н. Ш., 2000. Теория вероятностей и математическая статистика. М.: ЮНИТИ. 542 с.

Лакин Г. Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.

Мазер К., Джинкс Дж., 1985. Биометрическая генетика. М.: Мир. 464 с.

Никитина Е. А., 2011. Взаимодействие генов. СПб.: Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена. 47 с.

Смиряев А. В., Кильчевский А. В., 2007. Генетика популяций и количественных признаков. М.: КолосС. 272 с.

Goldstein R. B., 1973. Chi-square quantiles [G1] (Algorithm 451) // Commun. ACM. Vol. 16. № 3. p. 483—485.

## USE OF MATHEMATICAL STATISTICS IN THE ANALYSIS OF GENETIC DATA: INTEGRATIVNY APPROACH

*E.A. Nikitina*

**Keywords:** interaction of genes; analysis of genetic data; mathematical statistics; chi-square.

At the present stage of development of a genetic science integration of a biological material and mathematical methods of the analysis of data is necessary for clarification of the genetic reasons of interrelation between quantitative signs. To raise level of objectivity of genetic researches it is possible at the expense of application of biometric models and methods, i.e. mathematical models and the methods which have been specially developed for biological researches. As splittings have a statistical property, that results of crossings are subject to casual deviations from statistically expected ratios. Besides, the divergence between experimental data and theoretically expected can mean that true splitting differs from the expected. To an assessment of possibility of a casual deviation apply statistical data processing. The section «Interaction of genes» is one of the most convenient for mastering by practical methods of the analysis of genetic data by a solution of genetic tasks with use of mathematical statistics.



# Краткие сообщения



**КРАТКИЙ ОБЗОР ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ ИЗ ЛОШАДИ (КАЛМЫКИЯ)****О. А. Корнилова****Ключевые слова:** эндобионтные инфузории; свободно пасущиеся лошади.

Во время полевого сезона в апреле—мае 2011 г. нами был собран материал для исследований из фекалий домашней лошади, круглогодично свободно пасущейся в табуне на территории заповедника «Черные Земли» и прилегающих земель. Пробы из свежих фекалий были немедленно помещены в 4% раствор формалина и позже доставлены в лабораторию кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена.

Таблица 1. *Equus caballus* 05.05.2011 (проба № 1101)

№	Виды инфузорий	Процентное соотношение	Длина, мкм	Ширина, мкм
1	<i>Blepharocorys curvigula</i> Gassovsky, 1919	36%	70,0	37,7
2	<i>Blepharocorys microcorys</i> Gassovsky, 1919	21%	75,3	30,0
3	<i>Bundleia benbrookii</i> (Hsiung, 1930)	8%	43,0	37,7
4	<i>Cycloposthium edentatum</i> Strelkow, 1929	6%	113,0	50,5
5	<i>Cycloposthium bipalmatum</i> (Fiorentini, 1890)	5%	100,0	50,2
6	<i>Tetratoxum unifasciculatum</i> (Fiorentini, 1890)	4%	156,0	88,0
7	<i>Allantosoma intestinalis</i> Gassovsky, 1919	4%	68,0	37,7
8	<i>Blepharocorys angusta</i> Gassovsky, 1919	4%	62,8	25,1
9	<i>Gassovskiella galea</i> (Gassovsky, 1919)	3%	87,0	75,3
10	<i>Charonnautes equi</i> (Hsiung, 1930)	3%	56,4	16,0
11	<i>Spirodinium equi</i> Fiorentini, 1890	3%	93,0	43,0
12	<i>Tetratoxum parvum</i> Hsiung, 1930	2%	87,9	56,0
13	<i>Bundleia piriformis</i> Strelkow, 1939	1%	56,0	31,0
14	<i>Arcosoma lineare</i> (Strelkow, 1939)	ед.	18,6	3,8

Предварительное лабораторное изучение проб показало, что у обследованной лошади достаточно богатый набор видов инфузорий, что характерно для свободноживущих лошадей, вольно пасущихся в табуне. Большинство видов — обычные, часто встречающиеся у лошадей, такие, как *Cycloposthium edentatum*, *Blepharocorys curvigula*, *Allantosoma intestinalis*. Однако также встречен вид доволь-

но редкий — *Charonnavites equi*. Морфометрические показатели (табл. 1) в целом не отличаются от таковых у других, ранее обследованных инфузорий из лошади в других регионах нашей страны и за рубежом.

Полученные нами данные представляют достаточно большой интерес для науки, так как ранее на территории Калмыкии подобные исследования не проводились. Вольный табунный выпас лошадей, а также пастьба других видов животных способствует сохранению богатой местной фауны эндобийонтных инфузорий. Вполне возможно обнаружение новых форм и видов инфузорий, поэтому следует продолжить сбор и изучение материала как из лошади, так и из других животных.

#### **A BRIEF REVIEW OF ENDOBIOTIC CILIATES FROM A HORSE (KALMYKIA)**

***O. A. Kornilova***

**Keywords:** endobiotic ciliates; freely grazing horses.

14 species of endobiotic ciliates were found in faeces of a year-roundly grazing horse from Kalmykia. Most species are typical for horses. Also a rare ciliate species, *Charonnavites equi* was found.



## **ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Беляева Елена Михайловна** — студентка V курса факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена.

**Васильева Татьяна Сергеевна** — студентка IV курса факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [vasilevats@yandex.ru](mailto:vasilevats@yandex.ru).

Горбунов Петр Станиславович — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [psgor@mail.ru](mailto:psgor@mail.ru).

**Дурнев Юрий Анатольевич** — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [baikalbirds@mail.ru](mailto:baikalbirds@mail.ru).

**Конева Вера Юрьевна** — студентка V курса факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена.

**Корнилова Ольга Анатольевна** — профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [1kornilova@mail.ru](mailto:1kornilova@mail.ru).

**Кузнецова Елена Станиславовна** — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [motacilla@rambler.ru](mailto:motacilla@rambler.ru).

**Никитина Екатерина Александровна** — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [21074@mail.ru](mailto:21074@mail.ru).

**Озерский Павел Викторович** — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [ozerski@list.ru](mailto:ozerski@list.ru).

**Петрова Анастасия Юрьевна** — студентка IV курса факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. E-mail: [nasikaoo@mail.ru](mailto:nasikaoo@mail.ru).

## СОДЕРЖАНИЕ

### **Фауна и экология насекомых**

- П. В. Озерский. О некоторых интересных находках прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в Псковской области . . . . . 5
- П. В. Озерский. О перспективах использования изменчивости окраски в классификации жизненных форм прямокрылых насекомых . . . . . 11

### **Фауна и экология позвоночных**

- Т. С. Васильева, Ю. А. Дурнев. Питание и трофические связи обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в бассейне среднего течения реки Луги (Ленинградская область). . . . . 21
- Ю. А. Дурнев. К экологии гнездования чижа (*Spinus spinus*) в южной тайге Северо-Западного региона России. . . . . 32
- В. Ю. Конева, Ю. А. Дурнев. Материалы по питанию енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) в южных районах Ленинградской области . 38
- Е. С. Кузнецова. Биология гнездования белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) в Южной Карелии . . . . . 49
- А. Ю. Петрова, Ю. А. Дурнев. Микропопуляционные аспекты формирования трофики обыкновенной сороки (*Pica pica*) в условиях современного мегаполиса (на примере Санкт-Петербурга) . . . . . 59

### **Цитология и генетика**

- П. С. Горбунов, Е. М. Беляева. Свободные клеточные элементы гемолимфы личинок старшего возраста перистоусого комара *Chaoborus crystallinus* De Geer, 1776 . . . . . 77
- Е. А. Никитина. Использование математической статистики при анализе генетических данных: интегративный подход . . . . . 85

### **Краткие сообщения**

- О. А. Корнилова. Краткий обзор эндобрионтных инфузорий из лошади (Калмыкия) . . . . . 95
- Информация об авторах** . . . . . 97

Научное издание

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ  
И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ**

Научные труды кафедры зоологии  
РГПУ им. А. И. Герцена

**ВЫПУСК 12**

Научный редактор М. А. Гвоздев  
Технический редактор П. В. Озерский

Лицензия ИД № 01957 от 05.06.2000

Подписано в печать 12.12.12. Формат 60x88 1/16  
Бумага офсетная. Печать оперативная.  
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Усл. печ. л. 4,73  
Тираж 300 экз. Заказ 108

ООО «ТЕССА»  
190121, Санкт-Петербург, Английский пр., 2