

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 591.5: 598.28/29

**ГНЕЗДОВОЙ МАТЕРИАЛ И ДИСТАНЦИИ ЕГО СБОРА
У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВОРОБЬИНООБРАЗНЫХ
(PASSERIFORMES)**

Татьяна Александровна Ильина

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Татьяна Александровна Ильина, ilyina@mail.bio.msu.ru

Аннотация. В начале гнездового сезона на Куршской косе Балтийского моря в окрестностях полевого стационара Фрингилла раскладывали в разных точках куриные перья и шерсть собак, выкрашенные в разные цвета бытовыми красителями для шерсти. В течение сезона искали гнезда птиц с меченым материалом и после вылета из них птенцов разбирали по компонентам. Получены количественные данные о массе и структуре гнезд пяти видов воробьинообразных, проанализирована их сезонная динамика, измерено расстояние, с которого в гнезда были принесены порции крашеной шерсти и перьев. Выявлено, что самая большая дистанция доставки материала у большой синицы (*Parus major*) (1 км). Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*) и зяблик (*Fringilla coelebs*) не меньше половины материала для выстилки собирали за пределами демонстрируемой самцами территории, удаляясь от гнезда на расстояние до 140 м.

Ключевые слова: гнездостроение, материал для выстилки гнезда, размер демонстрируемой гнездовой территории, пространство обитания, *Parus major*, *Phylloscopus trochilus*, *Fringilla coelebs*

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-2-3-13

Благодарности. Картирование синичников с помощью GPS-навигатора «Garmin» было проведено В.Г. Высоцким. Хочу поблагодарить Вадима Германовича за любезно предоставленную им схему развески синичников, которые существовали в годы проведения нашего эксперимента и служили хорошими ориентирами на местности. Большое спасибо за помощь в поиске гнезд и прекрасную рабочую атмосферу моим коллегам В.А. Паевскому, Н.В. Виноградовой, М.Е. Шумакову, А.П. Шаповалу и А.В. Бардину. Отдельная благодарность анонимному рецензенту за полезные советы и замечания, которые помогли улучшить рукопись.

Финансирование. Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300108-1 «Надорганизменные системы различных уровней и механизмы их функционирования у позвоночных животных».

Для цитирования: Ильина Т.А. Гнездовой материал и дистанции его сбора у некоторых представителей Воробьинообразных (Passeriformes) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 2. С. 3–13.

ORIGINAL ARTICLE

NEST MATERIAL AND DISTANCES OF ITS COLLECTION
IN SOME REPRESENTATIVES OF PASSERIFORMES

Tatyana A. Ilyina

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Tatyana A. Ilyina,
ilyina@mail.bio.msu.ru

Abstract. At the beginning of the breeding season on the Curonian Spit of the Baltic Sea in the vicinity of the Fringilla field station, chicken feathers and dog hair dyed in various colors with household dyes for wool were laid out at different points. During the season, nests of birds with labeled material were searched and were disassembled by components after the nestlings flew out of it. Quantitative data on the mass and structure of the nests of five species of Passerine were obtained, their seasonal dynamics were analyzed, and the distance from which portions of dyed wool and feathers were brought to the nests was measured. It was revealed that the largest distance of material delivery in the great tit (*Parus major*) (1 km). Willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) and Chaffinch (*Fringilla coelebs*) collected at least half of the lining material outside the nest site, moving away from the nest at a distance of up to 140 m.

Keywords: nest building, nest lining material, the size of the nest territory, home range, *Parus major*, *Phylloscopus trochilus*, *Fringilla coelebs*

Acknowledgements. The mapping of nest-boxes using the Garmin GPS navigator was carried out by V.G. Vysotsky. I would like to thank Vadim Germanovich for kindly providing him with a scheme for hanging nest-boxes, which existed during the years of our experiment and served as good landmarks on the ground. Many thanks for the help in finding nests and the excellent working atmosphere to my colleagues V.A. Payevsky, N.V. Vinogradova, M.E. Shumakov, A.P. Shapoval and A.V. Bardin. Special thanks to the anonymous reviewer for useful tips and comments that helped improve the manuscript.

Financial Support. The work was carried out within the framework of the scientific project of the state assignment of Lomonosov Moscow State University No. 121032300108-1 “Supra-organizational systems of various levels and mechanisms of their functioning in vertebrates”.

For citation: Ilyina T.A. Nest material and distances of its collection in some representatives of Passeriformes // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 2. S. 3–13.

Известно, что у разных видов Воробьинообразных (Passeriformes) строительством гнезд могут заниматься как самки, так и самцы. Активное участие самцов в этом процессе характерно преимущественно для видов с активной клаустрофилией конструкционного типа, т.е. таких, особи которых строят закрытые гнезда из принесенного материала: глины, веток, травинок и прочего. Как исключение, у представителей родов *Phylloscopus* и *Calliope* гнезда строят только самки, как и у большинства видов с открытыми чашеобразными гнездами, кроме родов *Corvus*, *Lanius*, *Sylvia*, в которых в строительстве активно участвуют самцы (Иваницкий,

1995). Затраты энергии на постройку гнезда относительно велики и сопоставимы с расходами на некоторые другие продуктивные процессы, такие как охрана территории, выкармливание птенцов, смена оперения. У видов, где гнездо строят только самки, у самцов повышается расход времени и энергии на другие формы репродуктивного поведения, в первую очередь, на рекламирование и охрану территории (Дольник, 1995). Самую большую долю в расходах на постройку гнезда занимает поиск и транспортировка материала (Дольник и др., 1982; Ильина, Федорянская, 1982; Ильина, 1990; Дольник, 1995), так как эти формы поведения связаны

преимущественно с полетной активностью, энергетическая цена которой намного превышает цену всех других форм поведения. В зависимости от погодных условий и сроков размножения продолжительность строительства гнезд большинства представителей воробьинообразных может варьировать от 2 до 14 дней, составляя в среднем около семи дней (Мальчевский, Пукинский, 1983; Паевский, 2015), причем последние 1–2 дня занимает изготовление внутренней части гнезда (Дольник и др., 1982; Лапшин и др., 2019). Материал, который идет на выстилку внутренней части гнезда, обычно составляет по массе относительно небольшую часть (Biddle et al., 2016; Biddle et al., 2018), но именно выстилка гнезда играет основную роль в теплоизоляции (Deeming, Mainwaring, 2015; Deeming, Humphreys, 2021). Несмотря на небольшую массу, поиск и доставка материала для выстилки могут оказаться достаточно трудоемкими в силу его дефицитности в ближайшем окружении. Прежде всего, редкостью могут оказаться такие материалы, как перья и шерсть животных. По данным визуальных наблюдений за строительством гнезда, сбор основной части материала происходит на гнездовом участке (Дольник и др., 1982; Ильина, 1990; Дольник, 1995; Лапшин и др., 2019), но отдельные порции дефицитных компонентов для выстилки могут попадать и из-за его пределов. Насколько значительно количество перьев и шерсти животных в выстилке гнезда, собранных за пределами индивидуального участка, не известно. По данным визуальных наблюдений, отловов в паутинные сети и стационарные ловушки, а также с помощью установки транспондеров, известно, что птицы во время размножения, в том числе и в самом начале сезона, не все свое время проводят на гнездовом участке, время от времени улетаю за его пределы, однако конкретные данные о целях визитов и их дальности носят фрагментарный характер и немногочисленны (Дольник и др., 1982; Ильина, 2012; Лапшин и др., 2019; Ottosson et al., 2001; Pyina, 2012). Мы решили экспериментальным путем выявить, какую часть среди структурных компонентов гнезда составляет материал для выстилки лотка у нескольких лесных видов птиц, которые активно используют в этих целях такой дефицитный в природе материал, как перья и шерсть животных, и насколько велики дистанции сбора этого материала. Для наиболее массовых видов, таких как зяблик и пеночка-весничка, мы поста-

вили задачу проанализировать сезонную динамику перечисленных показателей, так как сроки размножения в локальных популяциях этих видов сильно растянуты (Дольник и др., 1982; Паевский, 1991), а дата постройки гнезда может оказывать влияние как на процесс, так и на результат строительства. Чтобы оценить, насколько существенна доля материала, собранного за пределами демонстрируемой самцом территории, мы поставили в качестве дополнительной задачи определение размеров этих территорий у зяблика и пеночки-веснички.

Материал и методы

Для анализа был использован материал, собранный нами на Куршской косе Балтийского моря в районе полевого стационара Фрингилла биологической станции Рыбачий ЗИН РАН в 1985–1986 гг. Стационар расположен в 12 км к югу от поселка Рыбачий в лесном массиве, который состоял преимущественно из созданных в 1960-е годы посадок сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) с вкраплениями березовых колков и черноольшанников (в понижениях). Подробное описание имеется в более ранних публикациях материалов исследований на Фрингилле (Дольник и др., 1982). Основная работа по сбору материала была проведена на территории двух лесных кварталов, в одном из которых расположены постройки стационара Фрингилла, а в другом – стационарные рыбачинские ловушки для птиц. С севера и юга от стационара вдоль Куршской косы тянется лесной массив, с востока обследуемая территория граничит с песчаными дюнами, а с запада – с проходящим вдоль всей косы шоссе Калининград – Клайпеда. Площадь обследуемой территории 20 га.

Эксперимент заключался в том, что в 3-й декаде мая каждого из сезонов на обследуемом участке в разных его точках, находившихся не менее чем в 20 м друг от друга, раскладывали по несколько горстей выкрашенных куриных перьев или собачьей шерсти, а затем искали гнезда птиц с крашеным материалом. Каждая точка содержала уникальный тип материала. Материал выкладывали возле водоемов, на полянах и других открытых местах, его наличие сохранялось в течение всего сезона размножения. Одна из точек была вынесена за пределы основного района работ на расстояние 500 м. В 1986 г. было 7, а в 1986 – 11 точек с меченым материалом. После вылета птенцов или разорения хищниками измеряли расстояние от гнезда

до источника с материалом соответствующего цвета, а гнезда разбирали для количественной оценки компонентов. Белые куриные контурные перья красили с помощью бытовых красителей для шерстяных изделий в красный, лиловый, желтый, зеленый, синий и коричневый цвета, а шерсть собаки породы керри-блю-терьер – в темно-синий цвет. В одной из точек была выложена шерсть эрдельтерьера, выкрашенная пикриновой кислотой в ярко-желтый цвет, а в другой – выкрашенная родамином. Помимо крашеного материала мы учитывали наличие перьев от двух домашних голубей редкой окраски, оставшихся на территории стационара после охоты на них ястреба-перепелятника, а также неокрашенную шерсть керри-блю-терьера, выложенную возле одной из построек стационара. Если гнездо было разорено до появления птенцов и имело свежий вид, мы взвешивали сначала сырую массу компонентов, а затем воздушно-сухую после высушивания в сушильном шкафу при 60 °С. Для компонентов из гнезд после вылета птенцов мы определяли только воздушно-сухую массу, так как сырая в конце сезона отличалась от изначальной. Гнезда птиц искали во время регулярных челночных обходов территории. Большинство гнезд зяблика были обнаружены визуально, что было не сложно сделать, так как в относительно молодых посадках сосны они располагались на высоте от одного до четырех метров. Остальные гнезда выслеживали, услышав тревожные сигналы хозяев. Гнездо синицы было найдено в дуплянке во время ее осмотра. В течение двух полевых сезонов было найдено и разобрано по отдельным компонентам 24 гнезда зяблика (*Fringilla coelebs*), 11 гнезд пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) и по одному гнезду большой синицы (*Parus major*), зеленой пересмешки (*Hippolais icterina*), белой трясогузки (*Motacilla alba*), которые содержали меченые перья и шерсть. Помимо этого на исследуемом участке были проверены гнезда, в которых не оказалось помеченного материала: зяблик – 58 шт. (из них 10 разобраны по компонентам), пеночка-весничка – 14 шт. (из них 8 разобраны по компонентам), зеленая пересмешка – 3 шт., деревенская ласточка (*Hirundo rustica*) – 2 шт. По содержанию гнезда и его динамике для значительного их количества удалось вычислить дату откладки 1-го яйца.

Расстояние от гнезда до источника меченого материала измеряли рулеткой. Если дистанция

была больше 100 м, измеряли расстояние от гнезда и по компасу определяли угол до ближайшего ориентира, который был отмечен на карте, после чего вычисляли искомую дистанцию. Иногда ориентиром служили дуплянки-синичники, для каждого из которых были известны координаты. Во время нашей работы на участке находились 50 дуплянок, развешенных в две линии. Для того, чтобы иметь возможность сопоставить дистанции сбора материала с размерами гнездовых территорий, в начале гнездового сезона картировали песенные посты наиболее массовых видов – зябликов и пеночек-весничек, помеченных индивидуальными сочетаниями цветных колец. Информация о поведении и размерах двенадцати рекламируемых самцами территорий зябликов в районе стационара Фрингилла взята из наших более ранних исследований (Дольник и др., 1982). Размеры четырнадцати территорий пеночки-веснички были выявлены с помощью визуальных наблюдений за поющими самцами с индивидуальными цветными метками в 1985–1986 гг. В качестве показателя размеров каждой из территорий взята средняя величина между ее длиной и шириной. Мы принимали эту величину за условный диаметр. Это позволяет получить простым способом представление о размерах территорий, форма которых далека от круга. Следует подчеркнуть, что мы определяли границы по проекции на землю песенных постов, находящихся на большом возвышении, что заведомо недооценивает возможность дополнительного контроля в приграничной зоне.

Статистическая обработка материала проведена с помощью пакета программ Statistica 12.0. Для проверки данных на нормальность распределения использовали критерий Колмогорова – Смирнова. Если распределение не было нормальным, вычисления проводили методами непараметрической статистики с использованием критериев Спирмана и Манна – Уитни.

Результаты

Масса целого гнезда, отдельных компонентов и их сезонная динамика у зяблика и пеночки-веснички

Среди видов, гнезда которых мы обследовали, хорошо известно, что к наиболее рано гнездящимся относятся большая синица и белая трясогузка. Их гнезда содержали самое большое количество шерсти, материала, который наряду с перьями, обладает хорошей теплоизоляцией

Т а б л и ц а 1

Воздушно-сухая масса гнезд и их компонентов у исследуемых видов

Вид	Масса тела	N	Воздушно-сухая масса, г (M ± Std. Dev.)						
			трава	ветки	мох	облицовка*	перья	шерсть	всего
Зяблик	21,0	34	3,70±2,19	0,00±0,00	3,25±1,57	3,07±3,28	0,70±0,66	0,46±0,42	11,05±3,41
Пеночка-весничка	8,6	18	2,93±1,80	0,00±0,00	6,17±2,68	0,00±0,00	1,10±0,67	0,39±0,20	9,57±2,76
Зеленая пересмешка	13,4	1	0,04	0,00	5,48	0,60	0,85	0,28	6,40
Белая трясогузка	20,2	1	0,00	5,91	13,44	0,00	0,07	4,27	23,62
Большая синица	17,3	1	9,04	0,00	1,21	0,00	0,02	5,53	15,78

* Включает бересту, лишайники, коконы пауков.

(табл. 1). Позже других приступает к размножению зеленая пересмешка. В выстилке гнезда этого вида, как и у зяблика и пеночки-веснички, преобладали перья, причем вместе с шерстью они составляли существенно меньшую долю, чем в гнездах большой синицы и белой трясогузки.

В годы проведения нашей работы сроки гнездования двух наиболее многочисленных видов, зяблика и пеночки-веснички, были сходны между собой. Откладка первого яйца в гнездах зяблика происходила в 1985 г. с 19 мая по 25 июня (медианная дата 1 июня, $n = 45$), а в 1986 г. – с 21 мая по 22 июня (медианная дата 5 июня, $n = 9$). У пеночки-веснички откладка первого яйца была отмечена в 1985 г. с 24 мая по 23 июня (медианная дата 1 июня, $n = 13$), а в 1986 г. – с 16 мая по 15 июня (медианная дата 29 мая, $n = 5$). При сравнении с данными многолетних исследований на Фрингилле указанные выше сроки типичны для обоих видов (Дольник и др., 1982; Паевский, 1991). В выборке гнезд с меченым материалом и известной датой откладки первого яйца не выявлено достоверных различий по срокам последних у зяблика и пеночки-веснички (U-тест Манна – Уитни: $Z = -0,90$; $p = 0,37$; $n_1 = 22$; $n_2 = 15$). Несмотря на существенные различия в массе тела птиц этих двух видов, не отмечено значимых различий в воздушно-сухой массе их гнезд (U-тест Манна – Уитни: $Z = 1,22$; $p = 0,22$; $n_1 = 34$; $n_2 = 18$). В то же время доля отдельных компонентов существенно различалась (табл. 1). В гнездах зябликов заметная часть приходилась на облицовочный слой, который состоял из бересты, сосновой коры, коконов пауков и лишайников,

преимущественно родов *Parmelia*, *Cladonia* и *Usnea*. Состав облицовки сильно варьировал в разных гнездах и в значительной мере зависел от растительности в ближайшем от гнезда окружении, сливаясь с фоном и создавая хорошую маскировку. Гнезда пеночек подобного слоя не имели, но в них было больше, чем у зябликов, мха (U-тест Манна – Уитни: $Z = 3,93$; $p < 0,001$; $n_1 = 34$; $n_2 = 18$) и перьев (U-тест Манна – Уитни: $Z = 2,33$; $p = 0,018$; $n_1 = 34$; $n_2 = 18$).

В течение сезона масса гнезда зябликов снижалась ($R_s = -0,40$, $n = 34$, $p < 0,05$). Такая же закономерность была выявлена и в наших более ранних работах (Дольник и др., 1982). Аналогичным образом снижалась как масса компонентов выстилки в целом, ($R_s = -0,40$; $n = 34$; $p < 0,05$), так и перьев в отдельности ($R_s = -0,42$; $p < 0,05$). Для гнезд пеночек-весничек такого изменения не выявлено (соответственно, $R_s = 0,04$; $R_s = -0,08$ и $R_s = -0,10$; $n = 18$; $p > 0,05$).

Размеры демонстрируемых самцами территории у зяблика и пеночки-веснички

По результатам визуальных наблюдений за рекламным поведением самцов зяблика и пеночки-веснички в районе стационара Фрингилла, средний диаметр демонстрируемых ими участков был равен соответственно 41,5 м (St. Dev. = 15,2; $n = 12$), и 31,8 м (St. Dev. = 10,4; $n = 14$). Опираясь этими величинами, которые представляют собой условный диаметр, важно отметить, что у обоих видов территории часто имели вытянутую форму. У пеночек-весничек длина территории превышала ее ширину почти в два раза ($M = 2,04$; $Med = 1,78$, St. Dev. = 0,80; $n = 14$). О вытянутой форме рекламируемой

территории у зябликов мы сообщали в наших более ранних работах (Дольник и др., 1982). Самая большая длина равнялась 60 м у одного из зябликов и 70 м у пеночки-веснички.

Дистанция между гнездом и источником ресурса

Зяблик и пеночка-весничка – два вида, по которым можно было проводить количественное сравнение, были сходны между собой по дистанциям доставки меченого гнездового материала и диапазону их вариаций (рис. 1). Медианные значения для этих видов составили, соответственно 35 и 40 м, различия статистически не значимы (U-тест Манна – Уитни: $Z = 1,10$; $p = 0,27$; $n_1 = 31$; $n_2 = 16$).

В течение сезона у пеночек-весничек существенно увеличивалась дистанция доставки материала для выстилки. Последняя значимо коррелировала с датой откладки первого яйца ($R_s = 0,51$; $p < 0,05$). У зяблика аналогичных изменений не происходило ($R_s = 0,21$; $p > 0,05$). Зеленая перемешка и белая трясогузка, судя по единичным находкам их гнезд, не имели существенных отличий по дистанциям доставки перьев и шерсти от двух предыдущих видов (табл. 2). В гнезде большой синицы с относительно близкого расстояния были доставлены только перья. Рассто-

яние до одного из источников, откуда была доставлена шерсть собаки, было почти в два раза больше, чем медианное значение дистанции доставки материала у зяблика и пеночки-веснички. Расстояние до второго источника многократно превышало максимальные дистанции сбора у других видов (табл. 2).

Количество меченого материала, собранного на разных дистанциях

Данные по гнездам всех (кроме большой синицы) видов показывают, что масса материала и дистанция, на которой он добыт, имеют обратную зависимость ($R_s = -0,37$; $p < 0,05$; $n = 48$), (рис. 2). При внутривидовом анализе достоверность связи сохранялась только для гнезд зяблика ($R_s = -0,38$; $p < 0,05$; $n = 30$). Для гнезд пеночки-веснички выявленный тренд не значим ($R_s = -0,29$; $p > 0,05$; $n = 16$). Самые большие порции одного и того же материала, превышающие по массе 0,5 г, были доставлены с расстояний до 50 м. Если за условную дистанцию наиболее активных перемещений самки принять средний радиус демонстрируемой самцом территории, добавив 10 м приграничной зоны, то, по нашим расчетам, самки зяблика находили на этом пространстве и приносили к гнезду около 50% материала для выстилки, а

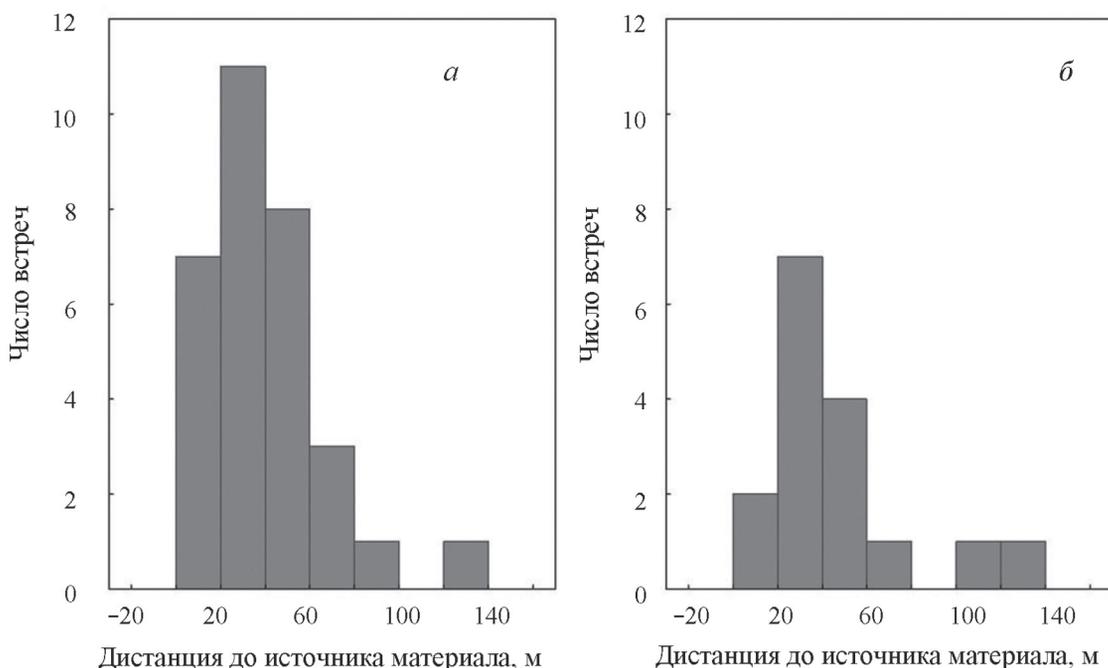


Рис. 1. Расстояния, с которых меченый материал был принесен в гнезда зябликов (а) и пеночек-весничек (б)

Т а б л и ц а 2

Дистанции доставки и масса меченого материала в гнездах белой трясогузки, большой синицы и зеленой пересмешки

Вид	Материал	Воздушно-сухая масса, г	Дистанция, от гнезда до источника материала, м
Белая трясогузка	неокрашенная шерсть керри-блю-терьера	0,97	16
Большая синица	красные перья	0,01	15
	собачья шерсть ярко-желтого цвета	4,67	80
	собачья шерсть синего цвета	0,18	1000
Зеленая пересмешка	зеленые перья	0,04	51

пеночки-веснички – около 40% , т.е. птицы собирали его преимущественно на самой гнездовой территории и в непосредственной близости, неоднократно прилетая к одному и тому же бо-

гату источнику. О многократности визитов к месту концентрации перьев можно судить лишь по количеству принесенного материала. Масса одного пера из гнездовой выстилки составила в

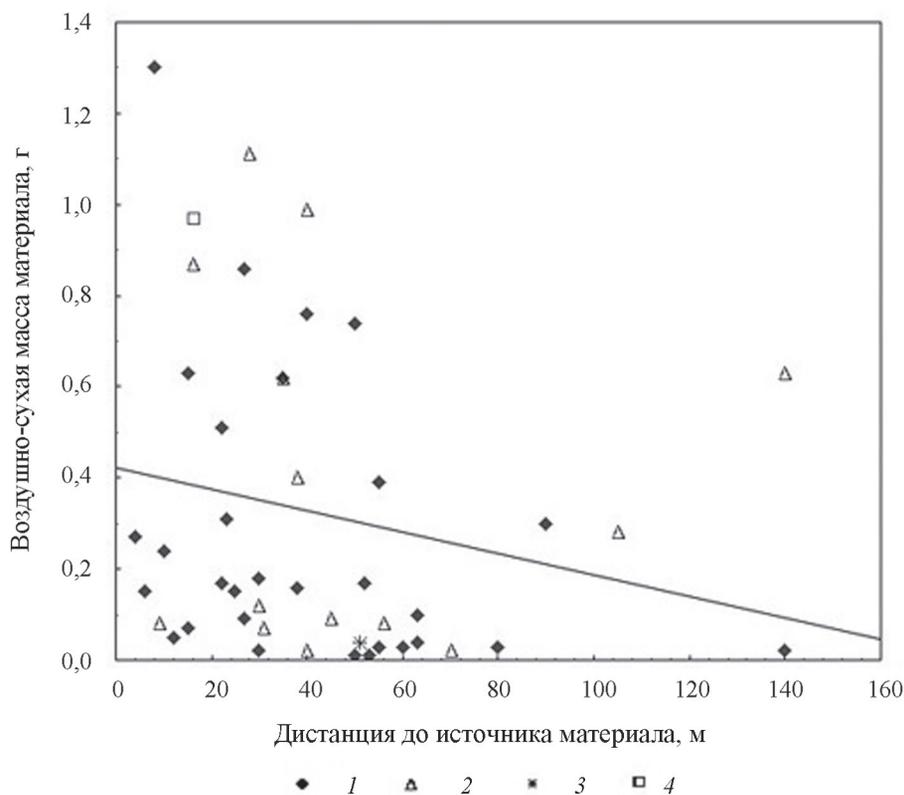


Рис. 2. Количество материала для выстилки, принесенного с разных расстояний в гнезда видов, для которых характерны регулярные миграции: 1 – зяблик, 2 – пеночка-весничка, 3 – зеленая пересмешка, 4 – белая трясогузка

среднем 0,0123 г (Std. Dev. = 0,0044; N = 468). Большинство приносимых перьев имели длину 3–5 см и мало вероятно, что зяблики и пеночки могли приносить их в одной порции больше, чем по 20 шт. При подсчете числа перьев в одном из гнезд пеночки-веснички мы обнаружили 25 меченых перьев, принесенных с расстояния 105 м, а в другом, которое находилось в 140 м от источника перьев, точного подсчета проведено не было, но количество было явно больше, чем в первом, о чем можно судить по их массе: в первом гнезде она равнялась 0,31 г, а во втором – 0,70 г.

Ближайшим к гнезду большой синицы меченым материалом были перья, но их количество в лотке гнезда было незначительным. Основную массу составляла шерсть собак, принесенная с более далекого, чем перья, расстояния (табл. 2).

Обсуждение

Все предложенные птицам материалы в том или ином количестве были востребованы для выстилки лотка, а в одном из гнезд зяблика красные перья были вплетены еще и в стенки. Среди гнезд всех обследованных видов, у которых в выстилке присутствуют перья и шерсть, мы не обнаружили меченого материала лишь в гнездах деревенской ласточки. О предпочтении или избегании материала какого-нибудь конкретного цвета судить трудно. По предположениям некоторых исследователей, наиболее значимую роль при сборе материала может играть его фактура (Biddle et al., 2018; Briggs, Mainwaring 2019). В последней из этих двух работ был проведен эксперимент, во время которого возле дуплянок мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) выкладывали перья птиц и шерсть разной фактуры. Выявлено, что самки мухоловок избирательно использовали в постройке гнезда шерсть оленя. Похожий случай наблюдали и мы: в одной из развешанных на территории стационара Фрингилла дуплянок было обнаружено гнездо мухоловки-пеструшки, лоток которого был целиком выстлан зимней шерстью косули. Останки этого животного лежали в пяти метрах от дуплянки. Несомненно, из всех типов материала шерсть копытных имеет наибольшее сходство с тонкими травинками, которые мухоловки применяют для постройки гнезда. При наличии богатого источника такого материала в непосредственной близости от гнезда птицы охотно его употребляют. По нашим данным, о явной избирательности в пользу материала определенной

фактуры можно судить по гнезду большой синицы: самка предпочитала выкладывать гнездо шерстью, даже когда ее приходилось доставлять не от самого близкого из имеющихся источника материала.

Гнезда птиц, которые начинают размножение в ранние сроки (белая трясогузка и большая синица), содержали по сравнению с другими большое количество материала с хорошей теплоизоляцией, что согласуется с результатами исследований других авторов (Tiainen et al. 1983; Deeming, Mainwaring, 2015). Единственное в нашей выборке гнездо большой синицы было относительно поздним, но даже в нем масса материала для выстилки была в несколько раз выше, чем в гнездах зяблика, пеночки-веснички и зеленой пересмешки – видов, для которых характерны более поздние, чем у большой синицы, сроки размножения. Помимо того, что основная часть материала для выстилки была доставлена большой синицей с более дальнего, чем у зябликов и пеночек-весничек расстояния, ее максимальная дистанция доставки была на порядок выше, чем у других видов. По личным сообщениям Е.В. Иванкиной и А.Б. Керимова, во время проверки дуплянок на Звенигородской биологической станции МГУ они находили в гнездах больших синиц шерсть собак, источник которой был в нескольких сотнях метров от дуплянки. Подобной информации о других обследованных нами видов не поступало. Можно предположить, что пространство обитания больших синиц в гнездовой период намного больше, чем у других исследованных в настоящей работе видов.

Два регулярных мигранта, зяблик и пеночка-весничка, сходны по срокам гнездования, однако гнезда весничек содержат существенно больше теплоизолирующего материала, чем гнезда зябликов. Остается неясным, связано это с различиями в микроклиматических особенностях гнездования на деревьях и на земле или с тем, что пеночки-веснички, которые весят приблизительно в два раза меньше, чем зяблики, более требовательны к наличию хорошей теплоизоляции. По мнению Тиайнена с соавторами (Tiainen et al. 1983), повышенная склонность пеночек-весничек к выстиланию гнезд перьями, способствует продвижению этого вида в северные регионы.

При сравнении дистанции сбора материала с размерами гнездовых участков зябликов и пеночек-весничек можно отметить, что у зябликов не менее половины, а у пеночек-

Т а б л и ц а 3

Доля внебрачных потомков (ЕРУ) в гнездах зябликов и пеночек-весничек

Вид	Доля ЕРУ, %	Доля гнезд с ЕРУ, %	Регион	Источник
Зяблик	17,0 (<i>n</i> = 13)	23 (<i>n</i> = 13)	Великобритания	Sheldon, Burke, 1994.
Пеночка-весничка	0	0	Швеция, материковая часть	Gyllensten et al., 1990
	27.9	58	Готтланд	Fridolfsson et al., 1997.
	23.5	47	Шотландия	Gil et al., 2007.
	33 (<i>n</i> = 109)	50 (<i>n</i> = 20)	Норвегия	Bjørnstad, Lifjeld, 1997.
	15,3 (<i>n</i> = 98)	68,4 (<i>n</i> = 19)	Карелия	Лапшин и др., 2015.

весничек более 60% материала для выстилки было собрано за пределами демонстрируемых самцами территорий. Важно отметить, что у пеночек-весничек, в отличие от зябликов, количество материала для выстилки оставалось стабильным в течение сезона, а дистанция сбора при этом становилась больше. Последнее легко понять, учитывая то, что перья и шерсть животных, скопившиеся в природе перед началом сезона размножения, разбираются конкурентами намного быстрее, чем появляются новые источники, а потребность в этом материале не снижается.

У обоих этих видов строительство гнезда – функция только самки. Сбор материала для выстилки происходит на последних стадиях строительства, непосредственно перед началом откладки яиц. У самок, которые в фертильном состоянии удаляются за пределы своего участка, в том числе и для сбора гнездового материала, снижается контроль со стороны партнера и повышается вероятность внебрачных копуляций. По результатам семейного анализа с применением молекулярно-генетических методов для большинства видов птиц доказана высокая вероятность наличия внебрачных птенцов. Среди социально моногамных видов (около 120) 18,7% гнезд имели хотя бы одного внебрачного потомка, а средний процент таких птенцов в популяции составил 11,1 (Westneat, Stewart, 2003; Brouwer, Griffith, 2019). Существование только одной работы по зяблику (Sheldon, Burke, 1994) и большого числа исследований по пеночке-весничке (табл. 3) само по себе не может свидетельствовать о разных масштабах проявления

феномена внебрачного отцовства у этих видов. Скорее всего, разное число исследований связано с особенностями отлова на гнездах птиц-родителей. Ловить на гнездах автоматическими ловушками-бойками пеночек-весничек без каких-нибудь негативных последствий не так уж сложно, чего нельзя сказать об отлове зябликов. Помимо этого, поиск гнезд зябликов в лесах большинства типов может быть непростой задачей. Вместе с тем доля внебрачных потомков в популяции, а также доля гнезд с такими потомками в некоторых популяциях пеночки-веснички оказывается очень высокой и существенно превышает аналогичные показатели, обнаруженные у зяблика. (табл. 3). Повышенная доля внебрачных потомков может отчасти быть следствием активных перемещений самки без контроля со стороны партнера за пределы демонстрируемой им территории, в том числе и при сборе материала для выстилки гнезда.

Вряд ли сбор материала сам по себе служит главной причиной для отлучек с основной территории на большие расстояния. Для сравнения, доля гнезд с внебрачными потомками в популяции близкого к пеночке-весничке вида, но выстилающего лоток только травинками, пеночке-трещотке (*Phylloscopus sibilatrix*), может достигать 41% (Goretskaia et al, 2024). Вероятно, высокая активность за пределами контролируемой самцом территории характерна для пеночек. Этой особенностью обусловлена повышенная у пеночки-веснички возможность добыть больше дефицитного материала, чем при менее активных пространственных перемещениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

- Дольник В.Р., Виноградова Н.В., Гаврилов В.М., Дольник Т.В., Ильина Т.А., Люлеева Д.С., Паевский В.А., Соколов Л.В., Шумаков М.Е., Яблонкевич М.Л. Популяционная экология зяблика. (Тр. Зоологического института АН СССР. Т. 90). Л., 1982. 302 с. [Dolnik V.R., Vinogradova N.V., Gavrilov V.M., Dolnik T.V., Ilyina T.A., Lyuleeva D.S., Payevsky V.A., Shumakov M.E., Yablonkevich M.L. Populyacionnaya ekologiya zyaблиka. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR, T. 90). L., 1982. 302 p. (in Russ.)].
- Дольник В.Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб., 1995. 360 с. [Dolnik V.R. Resursy energii i vremeni u ptic v prirode. SPb., 1995. 360 p. (in Russ.)].
- Иваницкий В.В. Происхождение и распространение клаустрофилии воробьиных птиц: к вопросу об эволюции гнездостроения // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. № 4. С. 438–444 [Ivanitskii V.V. Proiskhozhdenie i rasprostranenie klaustrofilii vorob'inykh ptits: k voprosu ob evolyutsii gnezdstroeniya // Uspekhi sovremennoy biologii. 1995. Vol. 115. N 4. P. 438–444 (in Russ.)].
- Ильина Т.А. Расход времени и энергии на гнездостроение у серой вороны *Corvus cornix* // Современная орнитология. М., 1990. С. 48–54 [Ilyina T.A. Raskhod vremeni i energii na gnezdstroenie u seroi vorony *Corvus cornix* // Sovremennaya ornitologiya. M., 1990. P. 48–54 (in Russ.)].
- Ильина Т.А. Феномен визитерства у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) в гнездовой период // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2012. № 2. С. 49–53 [Ilyina T.A. Phenomenon of visiting in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) in the breeding period // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biologiya. 2012. № 2. P. 49–53 (in Russ.)].
- Ильина Т.А., Федорянская Л.В. Бюджет времени и энергии у самца и самки зяблика *Fringilla coelebs* в гнездовой период // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 113). Л., 1982. С. 109–124. [Ilyina T.A., Fedoryanskaya L.V. Byudzhet vremeni i energii u samca i samki zyaблиka *Fringilla coelebs* v gnezdovoj period // Byudzhety vremeni i energii u ptits v prirode. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR, t. 113). L., 1982. P. 109–124 (in Russ.)].
- Лапшин Н.В., Матанцева М.В., Симонов С.А. Особенности популяционно-демографической структуры популяций пеночек-весничек (*Phylloscopus trochilus*) в Карелии: дисбаланс в соотношении полов и полигамия // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника): Мат-лы Междунар. конф. Звенигородская биологическая станция биологического факультета МГУ. 2015. С. 170–176 [Lapshin N.V., Matantseva M.V., Simonov S.A. Osobennosti populyatsionno-demograficheskoi struktury populyatsii penochek-vesnichek (*Phylloscopus trochilus*) v Karelii: disbalans v sootnoshenii polov i poligamiya // Energetika i godovye tsikly ptits (pamyati V.R. Dol'nika): Mat-ly Mezhdunar. konf. Zvenigorod Biological Station, Faculty of Biology, Moscow State University. 2015. P. 170–176 (in Russ.)].
- Лапшин Н.В., Матанцева М.В., Симонов С.А. Выбор места для гнезда и гнездостроение у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* L., 1758) (Sylviidae, Aves) в таежной зоне Северо-Запада России // Поволжский экологический журнал. 2019. № 3. С. 322–334 (<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-322-334>) [Lapshin N.V., Matantseva M.V., Simonov S.A. Nest site selection and nest construction in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus* L., 1758) (Sylviidae, Aves) in the taiga zone of Northwest Russia // Povolzhskii ekologicheskii zhurnal. 2019. N 3. P. 322–334 (<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-322-334>) (in Russ.)].
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 2. Л., 1983. 504 с. [Mal'chevskii A.S., Pukinskii Yu.B. Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredel'nykh territorii. T. 2. L., 1983. 504 p. (in Russ.)].
- Паевский В.А. Биология гнездования пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) на Куршской косе Балтийского моря // Экология и фауна птиц Евразии (Тр. Зоологического института АН СССР. Т. 239). СПб., 1991. С. 108–114. [Payevsky V.A. Biologiya gnezdovaniya penochki-vesnichki (*Phylloscopus trochilus*) na Kurshskoi kose Baltiiskogo morya // Ekologiya i fauna ptits Evrazii (Tr. Zoologicheskogo instituta AN SSSR, t. 239). SPb., 1991. P. 108–114 (in Russ.)].
- Паевский В.А. Вьюрковые птицы мира. М.; СПб., 2015. 272 с. [Payevsky V. A. V'yurkovye pticy mira. M.; SPb., 2015. 272 p. (in Russ.)].
- Biddle L.E., Goodman A.M., Deeming D.C. Geographical effects on the mass and dimensions of finch (*Fringillidae*, Passeriformes) and thrush (*Turdidae*, Passeriformes) nests // *Avian Biology Research*. 2016. Vol. 9. N 1. P. 13–21 (<https://doi.org/10.3184/175815516X14490632108472>).
- Biddle L.E., Deeming D.C., Goodman A.M. Birds use structural properties when selecting materials for different parts of their nests // *J. Ornithology*. 2018. Vol. 159. P. 999–1008 (<https://doi.org/10.1007/s10336-018-1571-y>).
- Bjørnstad G., Liffjeld J.T. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of willow warblers *Phylloscopus trochilus* // *J. Avian Biology*. 1997. Vol. 28. N 4. P. 319–324.
- Briggs K.B., Mainwaring M.C. Experimental evidence of non-random nest material selection in pied flycatchers // *Behavioural processes*. 2019. Vol. 164. P. 59–64 (<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.04.008>).
- Brouwer L., Griffith S.C. Extra-pair paternity in birds // *Molecular Ecology*. 2019. Vol. 28. N 22. P. 4864–4882 (<https://doi.org/10.1111/mec.15259>).
- Deeming D.C., Mainwaring M.C. Functional properties of nests // *Nests, eggs and incubation: new ideas*

- about avian reproduction. Oxford University Press: 2015. P. 29–49 (<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198718666.003.0004>).
- Deeming D.C., Humphreys E. Insulation of Common Chaffinch *Fringilla coelebs* nests is largely driven by animal-derived materials in the cup lining // *Acta Ornithologica*. 2021. Vol. 55. N 2. P. 253–260 (<https://doi.org/10.3161/00016454AO2020.55.2.010>).
- Fridolfsson A., Gyllensten U.B., Jakobsson S. Microsatellite markers for paternity testing in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*: high frequency of extra-pair young in an island population // *Hereditas*. 1997. Vol. 126. N 2. P. 127–132 (<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1997.00127.x>).
- Gil D., Slater P.J.B., Graves J.A. Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus* // *J. Avian Biology*. 2007. Vol. 38. N 5. P. 291–297 (<https://doi.org/10.1111/j.2007.0908-8857.03868.x>).
- Goretskaia M.I., Belokon Y.S., Belokon M.M. Extra-pair paternity in the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) in Central Russia // *Biology Bulletin*. 2024. Vol. 51. N 1. P. 152–158 (<https://doi.org/10.1134/S1062359023601489>).
- Gyllensten U.B., Jakobsson S., Temrin H. No evidence for illegitimate young in monogamous and polygynous warblers // *Nature*. 1990. Vol. 343. N 6254. P. 168–170 (<https://doi.org/10.1038/343168a0>).
- Ilyina T.A. Phenomenon of visiting in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) in the breeding period // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2012. Vol. 67. N 2. P. 88–92 (<https://doi.org/10.3103/S009639251201004X>).
- Ottosson U., Backman J., Smith H.G. Nest-attenders in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) during nestling rearing: A possible case of prospective resource exploration // *The Auk*. 2001. Vol. 118. Iss. 4. P. 1069–1072 (<https://doi.org/10.1093/auk/118.4.1069>).
- Sheldon B.C., Burke T. Copulation behavior and paternity in the chaffinch // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1994. Vol. 34. N 2. P. 149–156 (<https://doi.org/10.1007/BF00164185>).
- Tiainen J., Hanski I.K., Mehtälä J. Insulation of nests and the northern limits of three *Phylloscopus* warblers in Finland // *Ornis Scandinavica*. 1983. Vol. 14. P. 149–153 (<https://doi.org/10.2307/3676019>).
- Westneat D.F., Stewart I.R.K. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003. Vol. 34. N 1. P. 365–396 (<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132439>).

Информация об авторе

Ильина Татьяна Александровна – ст. научн. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук, Москва, (ilyina@mail.bio.msu.ru).

Information about the author

Ilyina Tatyana Aleksandrovna – Senior Researcher, Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, PhD (ilyina@mail.bio.msu.ru).

Статья поступила в редакцию 06.12.2023; одобрена после рецензирования 16.02.2024; принята к публикации 19.02.2024.

The article was submitted 06.12.2023; approved after reviewing 16.02.2024; accepted for publication 19.02.2024