УДК 598.115+598.2:591.16
DOI: 10.23885/2500-0640-2017-13-3-85-97

ЗМЕИ КАК ФАКТОР, СНИЖАЮЩИЙ УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ-ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2017 г. Н.В. Лебедева^{1,2}

Аннотация. Исследование посвящено выяснению видового состава змей и их роли в регулировании численности птиц-дуплогнездников в интразональных лесных сообществах на юге Европейской России. В задачи входило выявление фактов разорения гнезд змеями, выяснение видового состава змей, посещающих гнезда в дуплянках, и определение доли потерь у дуплогнездников от хищничества змей в разных по площади «островных» лесах. Материалы получены в степной зоне Ростовской области на трех участках в «островных» лесах разной площади: в 1980–1988 гг. в окрестностях пос. Александровка (46°45' с.ш., 39°07' в.д.); в 2012–2014 гг. в 4 км от пос. Крымский (47°41' с.ш., 40°44' в.д.); в 2015–2017 гг. в окрестностях пос. Весёлый (47°04' с.ш., 40°48' в.д.). Часть данных была получена с помощью фотоловушек. В искусственных гнездовьях гнездились большая синица *Parus major*, лазоревка *Cyanistes caeruleus*, полевой воробей *Passer montanus*, обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris*, изредка домовый воробей *Passer domesticus*, спорадически – мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis*, обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* и вертишейка *Jynx torquilla*. Достоверно подтверждено, что три вида змей (узорчатый *Elaphe dione*, четырехполосый *E. quatuorlineata* полозы и степная гадюка *Vipera ursinii*) на юге Европейской России, поднимаясь за добычей на высоту 2–3 м и проникая непосредственно в дуплянки, используют в качестве пищевого ресурса кладки дуплогнездников. Впервые удалось получить данные, которые позволяют оценить вклад змей в регуляцию численности птиц. В лесных массивах разной площади степная гадюка, четырехполосый и узорчатый полозы могут увеличивать репродуктивные потери дуплогнездников на 1,5–16 %. В «островных» лесах пресс хищников меняется в зависимости от их площади. Наибольшие репродуктивные потери от деятельности хищников дуплогнездники несут в лесных массивах меньшей площади. Установлено, что птицы, которые гнездятся в дуплянках, не способны противостоять хищничеству змей. Змеи используют этот трофический ресурс и поедают кладки любых видов птиц, выбирающих для размножения дуплянки.

Ключевые слова: степная гадюка, четырехполосый полоз, узорчатый полоз, большая синица, лазоревка, вертишейка, интразональный лес, юг Европейской России.

SNAKES AS A FACTOR REDUCING THE BREEDING SUCCESS OF HOLE-NESTING BIRDS IN THE SOUTHERN EUROPEAN RUSSIA

N.V. Lebedeva^{1,2}

Abstract. Research is devoted to clarify the species composition of snakes and their role in regulating the number of hole-nesting birds in intrazonal forest communities in the south of European Russia. The task was to identify the facts of nests devastations by snakes, to ascertain the species composition of snakes visiting nests in nest-boxes, and to determine the share of losses in hole-nesting birds from the predation of snakes in different island forests. The materials were obtained in the steppe zone on three sites in island forests of different areas: in 1980–1988 in the vicinity of Alexandrovka village (46°45'N, 39°07'E); in 2012–2014 4 km away from the village of Krymsky (47°41'N, 40°44'E); in 2015–2017 in the vicinity of Vesely village in Rostov Region (47°04'N, 40°48'E). Part of the data was obtained using camera traps. Great tit *Parus major*,

¹ Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук (Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation), Российская Федерация, 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, e-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

² Институт аридных зон Южного научного центра Российской академии наук (Institute of Arid Zones, Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russian Federation), Российская Федерация, 344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41

blue tit *Cyanistes caeruleus*, tree sparrow *Passer montanus*, common starling *Sturnus vulgaris*, rarely house sparrow *Passer domesticus*, sporadically collared flycatcher *Ficedula albicollis*, common redstart *Phoenicurus phoenicurus* and wryneck *Jynx torquilla* breed in nest-boxes. It was confirmed that three species of snakes (patterned runner *Elaphe dione*, four-lined snake *Elaphe quatuorlineata* and meadow viper *Vipera ursinii*) in the south of European Russia, climb at a height of 2–3 m to get the prey and penetrate directly into the nest-boxes, using egg layings of hole-nesting birds as a trophic resource. For the first time, it was possible to obtain data that allow one to assess the contribution of snakes to the regulation of the number of birds. In forest tracts of different areas, meadow viper, four-lined snake and patterned runner can increase the reproductive loss of hole-nesting birds by 1.5–16 %. The predator press in island forests varies depending on their area. Hole-nesting birds sustain the largest reproductive loss caused by the activity of predators in smaller forest areas. It is established that the birds breeding in the nest-boxes are not able to confront the predation of snakes. Snakes can use this trophic resource and eat clutches of any species of birds that choose nest-boxes to breed.

Keywords: *Vipera ursinii*, *Elaphe quatuorlineata*, *Elaphe dione*, *Parus major*, *Cyanistes caeruleus*, *Jynx torquilla*, intrazonal forest, south of European Russia.

ВВЕДЕНИЕ

Популяционная численность в разных частях ареала, местообитаниях, ее многолетняя и сезонная динамика – важнейшие характеристики, по которым можно судить о влиянии факторов среды на птиц. Численность напрямую связана с успешностью размножения. Одним из индикаторных показателей успешности размножения является доля погибших кладок и выводков в локальных группировках в результате взаимодействия с популяциями смежных трофических уровней (паразитами и хищниками) [1; 2]. Основной причиной неудачного гнездования у птиц является хищничество [3; 4].

Модельным объектом для изучения основных проблем эволюции и экологии являются дуплогнезники, которые активно заселяют искусственные гнездовья, где можно контролировать процесс их размножения [5–7 и др.]. Многими исследователями были изучены такие явления, как выбор и устройство гнезда с учетом маскировки его от хищников, показано преимущество тех или иных видов в успешности выведения птенцов в зависимости от характера расположения и устройства гнезда [8–12 и др.].

Интразональные сообщества представляют особый интерес в исследовании влияния хищников на локальные популяции птиц, поскольку имеют «островной» характер и мозаично распределены в пространстве. Данная особенность способствует высокой конкуренции видов с перекрывающимися гнездовыми предпочтениями в этих местообитаниях. К таким сообществам относятся байрачные и искусственные леса степной зоны на юге Европейской России. Эти лесные сообщества имеют

характер экотонов и подвержены краевым эффектам. Однако до сих пор мало конкретных данных о хищниках, снижающих численность дуплогнезников в подобных местообитаниях. Исследования взаимодействия птиц и змей в изолированной среде обитания – перспективное направление. Это связано с тем, что взаимоотношения птиц и хищников во фрагментированных, «островных» местообитаниях, где воздействие краевого эффекта на сообщество усиливается, обостряются в гнездовой период [13]. В таких местообитаниях влияние хищников возрастает, а успешность размножения птиц падает и оказывается значительно ниже, чем требуется для поддержания стабильной численности популяций [14].

В Волгоградской области, Черноморском заповеднике (Украина) некоторые авторы описывали случаи хищничества пресмыкающихся (полозов, гадюк) в гнездах воробьиных птиц [15–19]. Хищничество змей описано у открыто гнездящихся воробьиных птиц в лесах Центральной Европы [20].

Малозаметность хищника, непредсказуемость его активности по отношению к конкретному гнезду, случайность регистрации присутствия змей в гнездах способствуют тому, что оценка их влияния на птиц, как правило, остается за пределами количественного анализа. О разорении гнезд хищниками, мы обычно судим по результату, отмечая следы их деятельности (останки взрослых птиц, птенцов, остатки яиц в гнездах, исчезновение части или всех яиц и птенцов одновременно). Такие факты часто сложно анализировать, поскольку непосредственные встречи с хищниками редки, в частности о хищничестве змей известно недостаточно [21; 22]. Однако в последние годы развитие технологий,

Рис. 1. Пункты исследований в лесных массивах на юге Ростовской области: I – Александровский лесхоз; II – байрачный лес, Власова балка; III – лесопосадка на берегу Веселовского водохранилища

Fig. 1. Plots of field studies in forest areas in the south of Rostov Region: I – Aleksandrovsky forestry; II – gully forest, Vlasova hollow; III – planted forest on the shore of the Veselovsky reservoir

применяемых в полевой орнитологии (например использование в исследованиях фотоловушек), приводит к углублению наших знаний о роли змей в регулировании численности птиц, гнездящихся на деревьях [21].

Целью нашего исследования было изучение роли змей как фактора, снижающего эффективность размножения дуплогнездников на юге Европейской России. Для этого предстояло выявить факты разорения гнезд змеями, установить видовой состав змей, посещающих гнезда в дуплянках, и определить долю потерь у дуплогнездников от деятельности змей в разных типах «островных» лесов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы, положенные в основу настоящей публикации, получены в результате исследований автора в степной зоне на юго-западе Европейской России, которые проводили на трех участках интра-

зонального леса в Ростовской области (рис. 1): в 1980–1988 гг. в окрестностях пос. Александровка ($46^{\circ}45'$ с.ш., $39^{\circ}07'$ в.д.) (участок I); в 2012–2014 гг. в 4 км от пос. Крымский ($47^{\circ}41'$ с.ш., $40^{\circ}44'$ в.д.) (участок II); в 2015–2017 гг. в окрестностях пос. Весёлый ($47^{\circ}04'$ с.ш., $40^{\circ}48'$ в.д.) (участок III).

На этих участках были размещены дуплянки (преимущественно синичники с диаметром летка 3 см) для изучения размножения птиц-дуплогнездников. Регулярно посещая участки наблюдения и осматривая дуплянки, регистрировали все виды птиц, занимающих для размножения искусственные гнездовья. Дуплянки имели съемную крышу, что позволяло легко осматривать их содержимое. Интересные явления были протоколированы фотосъемкой с помощью камеры Sony DSC-NX400. Рядом с отдельными гнездами устанавливали фотоловушки BG-530SM, которые регистрировали активность птиц и происходящие вокруг гнезд события. Фотоловушки были настроены та-

ким образом, что при срабатывании детектора движения фотографировали перемещающийся объект, выполняя несколько снимков с качеством 5 М Pixel, и вели запись 30-секундных видеороликов с разрешением 720p. Затем этот материал просматривали для выявления различных событий в жизни птиц. Видеозапись признана самым надежным методом идентификации хищников птичьих гнезд [22].

Статистический анализ выполнен стандартными методами: применяли непараметрический критерий χ^2 для сравнения распределений и критерий Стьюдента для оценки различий выборочных долей.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ

Участок I. Лес искусственного происхождения общей площадью 5525 га, расположен на Кубано-Приазовской низменности на приазовских высококарбонатных почвах в зоне разнотравно-ковыльных степей неустойчивого увлажнения. Средние годовые температура воздуха и сумма осадков составляют +9,4 °C и 532 мм/год соответственно; лето умеренно жаркое; зима умеренно мягкая; безморозный период длится 180–210 дней (данные по ст. Староминская Краснодарского края) [23]. Лес сформирован основными древесными видами – дуб черешчатый *Quercus robur*, ясень обыкновенный *Fraxinus exelsior*, клен остролистный *Acer plantoides*. Участки леса, на которых проводили наблюдения, подвергались регулярным санитарным рубкам и характеризовались малым количеством деревьев со стволами большого диаметра, сухостоя и, вследствие этого, низкой численностью птиц, долбящих дупла. Лесной массив прилегает к р. Мокрая Чумбурка. Здесь было вывешено в разные годы от 181 до 268 дуплянок.

Участок II. Массив естественного байрачного леса (урочище Власова балка, площадь 214 га, высота 99–101 м н.у.м.) расположен на правобережной надпойменной террасе р. Дон, сложенной песками, супесями и лёссами, расчлененной многочисленными балками. Характеризуется недостаточным увлажнением, жарким и сухим летом, а также сравнительно теплой зимой. Байрачный лес отличается от плакорных биотопов степной зоны особенностями микроклимата, почв и характером растительности. Средние годовые температура воздуха и сумма осадков составляют +7 °C и 423 мм/год соответственно (данные по г. Шахты Ростовской об-

ласти). Однако в зимний период снегонакопление в балках и оврагах превышает в 2–30 раз снеготпасы на открытых участках [24], что приводит к повышенной влажности местообитаний в глубине балок. Безморозный период длится 150–160 дней. В системе районирования байрачных лесов лес в районе исследования относится к одному из наиболее южных районов – Крымско-Донецкому [25]. Это последние западные облесенные балки по правобережью долины Дона. Леса угнетены и низкостебельны, приурочены к нижним и, в меньшей степени, средним частям склонов, к глубоким днищам балок. Байрачный лес, в котором проводили исследования – типичная южная дубрава, преобладающие виды деревьев: дуб черешчатый, вяз *Ulmus* cf. *laevis*, клен полевой *Acer campestre*; в подлеске – поросль ясеня, местами бересклет *Euonymus verrucosa*. Травянистая растительность под пологом слабо развита, на освещенных участках лесное разнотравье. Постоянного водотока по дну балки нет, однако весной за счет таяния снега наблюдается сток вод. В самых пониженных местах имеются зоны с повышенным увлажнением, заросшие тростником *Phragmites australis*. Балка граничит с участком разнотравной степи с вкраплениями шиповника (*Rosa* sp.), терновника *Prunus spinosa* и боярышника (*Crataegus* sp.). Часть дуплянок была вывешена в лесополосе, где доминировали дуб черешчатый, клен остролистный, тополь белый *Populus alba*, вяз мелколистный, ясень обыкновенный и робиния псевдоакация *Robinia pseudoacacia*, кустарники были представлены скумпией *Cotinus coggygria*, терном, жимолостью татарской *Lonicera tatarica* и др. Всего на участке было вывешено от 20 до 60 дуплянок в разные годы.

Участок III. Искусственный лесной массив «островного» типа общей площадью 21 га находится на Доно-Егорлыкской аккумулятивной низменности на левобережье р. Западный Маныч и прилегает к основному зеркалу Весёловского водохранилища. От водоема лесной участок отделен тростниковым поясом с вкраплениями ивы. Средние годовые температура воздуха и сумма осадков составляют +8,9 °C и 397 мм/год соответственно (данные по пос. Весёлый Ростовской области). Безморозный период до 180 дней [24]. Лесопосадка сформирована древесными видами: вяз мелколистный *Ulmus* cf. *parvifolia*, клен остролистный, ясень зеленый *Fraxinus lanceolata*, абрикос обыкновенный *Prunus armeniaca*, с примесью робинии псевдоакалии. Ку-

старники представлены в основном шиповником, боярышником *Crataegus oxyacantha*, жимолостью татарской. Травяной покров развит, однако местами вытоптан оленями, численность которых в лесу высокая. Лес замусорен, не подвергается санитарным рубкам, в угнетенном состоянии. Всего здесь было вывешено 42 дуплянки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В интразональных лесных сообществах степной зоны на юго-западе Европейской России в искусственных гнездовьях (дуплянках) гнездятся большая синица *Parus major* Linnaeus, 1758, лазоревка *Cyanistes caeruleus* Linnaeus, 1758, полевой воробей *Passer montanus* (Linnaeus, 1758), обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758, изредка до-

мовый воробей *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758), sporadически регистрируются мухоловка-белосейка *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815), обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758) [26] и вертишейка *Jynx torquilla* (Linnaeus, 1758). Кроме того, в дуплянках встречались на дневках летучие мыши нескольких видов (*Hictalus noctula* (Schreber, 1774), *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774), *P. nothusii* Keyserling et Blasius, 1839), размножалась лесная соня *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778), лесные мыши *Apodemus* sp., крупные жалящие насекомые (шмели *Bombus* sp., осы *Vespa crabro* Linnaeus, 1758) и др. Посетителями гнездовий были также змеи.

В искусственных гнездовьях зарегистрировано 8 видов гнездящихся птиц (табл. 1), доминировала большая синица, на всех участках гнездились лазо-

Таблица 1. Доля (n/N) искусственных гнездовий, занятых дуплогнездниками в период размножения, на трех участках (включая все случаи размножения птиц, когда было отложено хотя бы одно яйцо); n – количество дуплянок, занятых видом, N – общее количество дуплянок

Table 1. Rate of nest-boxes (n/N) occupied by hole-nesting birds at different plots during the breeding period (including all cases of bird breeding when at least one egg was laid); n – nest-boxes number occupied by bird species, N – total number of nest-boxes

Виды Species	Участки Plots		
	I	II	III
<i>Parus major</i>	$\frac{0,20 - 0,48}{0,33}^*$	$\frac{0,10 - 0,25}{0,21}$	$\frac{0,26 - 0,31}{0,29}$
<i>Cyanistes caeruleus</i>	$\frac{0,06 - 0,10}{0,07}$	$\frac{0,07 - 0,10}{0,08}$	$\frac{0 - 0,05}{0,02}$
<i>Passer montanus</i>	$\frac{0,05 - 0,16}{0,10}$	$\frac{0 - 0,10}{0,05}$	$\frac{0 - 0,20}{0,06}$
<i>P. domesticus</i>	$\frac{0 - 0,04}{0,001}$	—	—
<i>Sturnus vulgaris</i>	$\frac{0,01 - 0,20}{0,07}$	—	—
<i>Ficedula albicollis</i>	$\frac{0 - 0,08}{0,002}$	—	—
<i>Jynx torquilla</i>	—**	—	$\frac{0 - 0,02}{0,001}$
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	$\frac{0 - 0,04}{0,001}$	—	—

Примечание. * – в числителе – минимальная и максимальная доли занятых видом дуплянок, в знаменателе – средняя доля; ** – вид не гнезвился

Note. * – above line are minimal and maximal rate of occupied nest boxes by species, under line is average rate; ** – species did not breed

Рис. 2. Четырехполосый полоз атакует гнездо лазоревки (05.06.2014 г., байрачный лес, Власова балка)

Fig. 2. A Four-lined snake attacks the nest of the Eurasian blue tit (5 June 2014, gully forest, Vlasova beam)

ревка и полевой воробей. Остальные виды встречались нерегулярно.

Большая синица – безусловный доминант среди птиц, заселяющих искусственные гнездовья на трех исследованных участках. Она в среднем занимает около трети всех дуплянок (табл. 1). На участке I на ее долю приходилось 50,7–62,6 % всех занятых птицами гнездовий. Лазоревка также регулярно встречалась в искусственных гнездовьях и заселяла 9,0–14,1 % всех занятых птицами дуплянок (табл. 1).

На участке I дуплогнездники заселяли 46–89 % дуплянок. Полевой воробей занимал 7,4–20,6 %

гнездовий, заселенных птицами. Этот вид предпочитал дуплянки, расположенные на опушках. Здесь он активно конкурировал за места размножения с большой синицей и вытеснял ее при попытке гнездования: выбрасывал отложенные яйца и гнездовой материал синиц, строил свое гнездо. Обыкновенный скворец заселял 1,4–28 % искусственных гнездовий. Численность этого вида на гнездовании в дуплянках ограничивали их размеры и диаметр летка. Скворец использовал для размножения дуплянки, летки которых были расширены большим пестрым дятлом *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758). В 1986 и 1987 гг. были вывешены в основном

Рис. 3. Степная гадюка в гнезде большой синицы (03.06.2015 г., лесопосадка близ Весёловского водохранилища)
Fig. 3. Meadow viper on the great tit nest (3 June 2015, planted forest near the Veselovsky reservoir)

новые синичники, оставались на участке также несколько старых дуплянок с летками большого диаметра, поэтому численность скворца в искусственных гнездовьях была в эти годы низкой.

Смертность птенцов дуплогнездников на участке I определялась несколькими причинами, одна из них – разорение гнезд хищниками. Показатели репродуктивного успеха варьировали в разные сезоны и циклы гнездования. Так, первый цикл размножения у большой синицы был менее успешен (в среднем 47,7 %), чем повторные и вторые кладки (61 % для объединенной выборки повторных и вторых кладок). Для лазоревки, полевого воробья

и обыкновенного скворца сезон 1987 г., когда птицы приступили к гнездованию поздно, был самым неблагоприятным. Особенно много потерь было у этих видов во время откладки и насиживания яиц, а у полевого воробья также в период выкармливания птенцов. Этот год оказался более благоприятным для большой синицы: меньше, чем обычно, была потеря яиц, хотя птенцы в гнездах погибали чаще. Сезон с теплой весной 1986 г., вызвавший необычно раннее гнездование, напротив, был более успешным для всех видов, кроме большой синицы, у которой было много потерь в инкубационный период. Однако в целом птенцов этого вида вылетело из

гнезд больше, чем обычно. Одной из причин сокращения величины выводков в период выкармливания птенцов было исчезновение птенцов из гнезд большой синицы (14,7 %), лазоревки (11,2 %), полевого воробья (17,1 %), обыкновенного скворца (50 %). Гнезда обыкновенного скворца, большой синицы и лазоревки подвергались нападению сойки *Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758), которая приспособилась сбивать съемные крышки с дуплянок, поедая яйца, птенцов раннего возраста и даже насиживающих самок. Отмечены случаи нападения большого пестрого дятла на гнезда полевого воробья и лазоревки. На участке I в крупном лесном массиве мы

отмечали единичные случаи, когда бесследно исчезали полные кладки у большой синицы и лазоревки, что могло быть причиной хищничества змей.

На участке естественного байрачного леса (участок II) мы зарегистрировали 2 вида змей – четырехполосого полоза *Elaphe quatuorlineata* (Lacepede, 1789) и степную гадюку *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835), которую встречали в этом же лесу на участке с дуплянками в период размножения птиц. Полз поднялся по стволу дерева на высоту 2,7 м и съел полную кладку большой синицы из 13 яиц (рис. 2). Здесь было отмечено исчезновение кладок в нескольких гнездах большой синицы. В этом лесу

Рис. 4. Вертишейка атакует узорчатого полоза, проникающего в дуплянку с ее гнездом (13.05.2016 г., лесопосадка близ Весёловского водохранилища)

Fig. 4. Wryneck is attacking Patterned runner entering the nest boxes with its nest (13 May 2016, planted forest near the Veselovsky reservoir)

эффективность размножения большой синицы, лазоревки и полевого воробья существенно снижала лесная соня, которая играла большую роль в регулировании их численности, чем змеи. Лесная соня оставляла специфические следы своего пребывания в гнездах, в частности натаскивала в дуплянки свежие листья и складывала их сверху на гнезда большой синицы, в связи с чем можно исключить ее хищничество для части потерянных гнезд.

На участке III достоверно зарегистрировали 2 вида змей, которые съедали кладки дуплогнезdnиков, поднимаясь на высоту чуть выше 2 м. Средняя высота расположения дуплянок составила здесь $2,2 \pm 0,1$ м ($n = 42$). В 2015 г. в искусственных гнездовьях на участке III загнездились 2 вида: большая синица (13 случаев) и полевой воробей (8 случаев). В одном из гнезд 03.05.2016 на высоте 2,05 м от земли была обнаружена степная гадюка, которая съела кладку большой синицы (рис. 3). Четыре кладки большой синицы исчезли из гнезд 03.05.2015, 10.05.2015, 11.05.2015 и 25.06.2015. В гнездах остатки яиц и взрослых птиц отсутство-

вали. Предположительно, кладки были разорены змеями. Одно гнездо полевого воробья было разорено 25.05.2015 также, видимо, змеей.

В 2016 г. средняя дата откладки первых яиц пришлось на 11 ± 1 апреля. Лишь половина из 12 пар загнездившихся больших синиц успешно вывела птенцов. Змеи стали причиной гибели 6 гнезд (11.05.2016, 13.06.2016 были разорены гнезда в одной и той же дуплянке; 03.05.2016, 10.05.2016, 12.05.2016, 05.06.2016 в разных дуплянках), еще в одном гнезде погибла самка в период с 6 по 8 мая. Причина ее гибели достоверно не выяснена. Единственное гнездо вертишейки, загнездившейся в дуплянке, с кладкой из 8 яиц погибло в середине инкубационного периода. Дуплянка находилась в 50 м от той, в которой мы обнаружили в 2015 г. гадюку. Анализ видеофайлов фотоловушки показал, что гнездо было разорено 13.05.2016 узорчатым полозом *Elaphe dione* (Pallas, 1773) (рис. 4). Вертишейка пыталась атаковать полоза, однако безрезультатно. Яйца были съедены полозом без остатка. После потери кладки самка в течение следующих суток возвращалась к гнезду.

Рис. 5. Период хищничества змей в гнездах дуплогнезdnиков на юге Европейской России; ось абсцисс – закодированная дата хищничества змей, 1 = 1 мая, 60 = 29 июня

Fig. 5. The period of snake predation in nests of hole-nesting birds in the south of European Russia; the horizontal axis is the date of snake predation, 1 = 1st May, 60 = 29th June

В 2017 г. весна была ранней. Первое яйцо в нескольких кладках больших синиц появилось 13.04.2017, в среднем 21 ± 8 апреля. Однако затем был длительный холодный период, который определил низкий успех размножения. Тем не менее нам не удалось показать влияние условий сезона на активность змей как хищников дуплогнездников ($\chi^2 = 2,7$; $df = 3$; $P = 0,4487$). Их активность отмечали в течение всего репродуктивного периода (рис. 5). Ее пик приходился на период инкубации первых кладок, с дополнительными пиками во время инкубации повторных и вторых кладок. Первый пик активности был максимальным, поскольку гнезд было больше во время первого цикла размножения. Кладки в основном погибали на стадии инкубации. Возможно, змей привлекала повышенная температура в гнездах по сравнению с таковой окружающей среды.

Мы проанализировали частоту потерь гнезд от хищников у большой синицы на трех участках, расположенных в разных по площади лесных массивах (рис. 6). Самая высокая доля неуспешных попыток размножения у большой синицы из-за активности хищников (36 % от числа загнездившихся пар), в том числе от змей (16 %), была на участке III. На лесном участке II пресс хищников, в том числе змей, был достаточно высок (35 и 8 % соответственно)

Рис. 6. Доля (%) успешных случаев размножения больших синиц (1), погибших кладок в результате хищничества змей (2) и других хищников (3) на разных участках (I, II, III)

Fig. 6. Percentage (%) of cases of great tits successful breeding (1), snakes predation resulting the clutches failure (2) and other predators (3) at three sites (I, II, III)

по сравнению с таковым в крупном лесном массиве (участок I). На участке I гибель кладок от хищников составила в целом всего 3,7 %, от змей – 1,5 %.

Сравнительный анализ частоты потери гнезд у большой синицы показал, что пресс хищников, в том числе змей, был достоверно ниже на участке I (все хищники – I и II: $P < 0,0001$; I и III: $P = 0,0001$; змеи – I и II: $P = 0,0301$; I и III: $P < 0,0001$), тогда как участки II и III достоверно не отличались влиянием хищников и змей на успех размножения большой синицы (II и III: $P = 0,1564$; II и III: $P = 0,4205$ соответственно), хотя на участке III и хищники в целом, и змеи в частности оказывали большее влияние на птиц.

Достоверные выводы по другим видам дуплогнездников получить в данный момент не представляется возможным, поскольку выборки по этим видам несущественны по сравнению с данными, полученными по большой синице. Однако очевидно, что птицы, которые гнездятся в дуплянках, не способны успешно противостоять хищничеству змей. Змеи используют этот трофический ресурс и поедают кладки любых видов птиц, выбирающих для размножения дуплянки.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пресс хищников, выполняя функцию отбора, формировал различные особенности биологии птиц, от выбора места для гнезда и жизненных стратегий размножения до структуры сообщества птиц [27–30]. Применение современного оборудования (микрокамер, фотоловушек, видеорегистраторов) позволяет получить более точные сведения о деятельности хищников в гнездах птиц. Например, применение видеосъемки для изучения хищников в гнездах открыто гнездящихся птиц во фрагментированном лиственном лесу в Чехии позволило не только выявить более двух десятков хищников гнезд 13 видов птиц, но и уточнить вклад каждого вида в регулирование численности популяций [20].

Согласно законам биологического разнообразия, чем больше выборка, тем больше выявленное разнообразие [31]. Было установлено, что с увеличением времени наблюдения и количества регистрирующих устройств выявленное разнообразие хищников увеличивается и стабилизируется, лишь когда число надежных регистраций превышает 50 [20]. Наши данные носят пока предварительный характер, поскольку фактическое разнообразие змей, использующих в качестве пищевого ресурса кладки

птиц, может оказаться выше. В настоящий момент достоверно подтверждено, что 3 вида змей (узорчатый, четырехполосый полозы и степная гадюка) на юге Европейской России, поднимаясь за добычей на высоту 2–3 м и проникая непосредственно в дуплянки, используют в качестве пищевого ресурса кладки дуплогнездников в период размножения птиц.

Впервые удалось получить данные, которые позволяют оценить вклад змей в регуляцию численности птиц. В лесных массивах разной площади степная гадюка, четырехполосый и узорчатый полозы могут увеличивать репродуктивные потери дуплогнездников на 1,5–16 %. Наибольшие репродуктивные потери от деятельности хищников дуплогнездники несут в лесных массивах меньшей площади. В «островных» лесах пресс хищников меняется в зависимости от площади этих лесов.

Условия сезона размножения сказываются не только на самих популяциях птиц через долю выращенных молодых птиц, опосредованно воздействуя на них через пищевые ресурсы в пик размножения, но и на популяциях хищников в данном сообществе. К сожалению, мы не располагаем репрезентатив-

ными данными о численности пресмыкающихся, ее связи с погодно-климатическими и другими факторами. Однако весной 2015 г., когда количество осадков было существенно выше нормы и почвенный покров в лесу на участке III был залит водой в течение длительного времени, змеи чаще поднимались на деревья в поисках гнезд. Можно предположить, что условия размножения для наземногнездящихся птиц в это время были неблагоприятными и змеи чаще стали искать пищу в дуплянках. Этот ресурс (кладки дуплогнездников) для змей может работать в таких погодных условиях как резервный. Таким образом, дальнейшие исследования в направлении поиска экологических связей при взаимодействии популяций смежных трофических уровней в меняющейся среде могут быть перспективными.

Финансовая поддержка исследований 2013–2014 гг. осуществлена за счет гранта РФФИ 13-05-00467, в 2016–2017 гг. полевые исследования выполнены частично в рамках Государственного задания Института аридных зон ЮНЦ РАН на 2017 г. по теме № 0259-2014-0005 (№ государственной регистрации 01201363191).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лебедева Н.В. 1996. Популяционная экотоксикология птиц. Доклады Академии наук. 351(3): 425–429.
2. Лебедева Н.В. 1999. Популяционная экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М., Наука: 199 с.
3. Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contrib. Zool.* 9: 1–48.
4. Martin T.E. 1993. Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns. *BioScience*. 43: 523–532. doi: 10.2307/1311947
5. Гаврилов В.М. 2014. Дуплогнездники – модель для изучения фенотипического разнообразия и территориальности с использованием энергетических характеристик. В кн.: *Птицы-дуплогнездники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. Материалы международной конференции.* М., Товарищество научных изданий КМК: 64–73.
6. Голубева Т.Б. 2014. 40 лет изучения развития поведения дуплогнездников. В кн.: *Птицы-дуплогнездники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. Материалы международной конференции.* М., Товарищество научных изданий КМК: 82–87.
7. Лебедева Н.В. 2014. Птицы-дуплогнездники как модельные объекты биоиндикации. В кн.: *Птицы-дуплогнездники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. Материалы международной конференции.* М., Товарищество научных изданий КМК: 167–170.
8. Nilsson S.G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*. 15(3): 167–175. doi: 10.2307/3675958
9. Martin T.E. 1993. Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *The American Naturalist*. 142(6): 937–946. doi:10.1086/285582
10. Newton I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation*. 70(3): 265–276. doi:10.1016/0006-3207(94)90172-4
11. Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. 1999. Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceed. Royal Soc. London B: Biol. Sciences*. 266(1434): 2153–2159. doi: 10.1098/rspb.1999.0902
12. Thompson F.R., III, Burhans D.E. 2003. Predation of songbird nests differs by predator and between field and forest habitats. *J. Wildlife Management*. 67(2): 408–416. doi: 10.2307/3802781
13. Heske E.J., Robinson S.K., Brawn J.D. 2001. Nest predation and neotropical migrant songbirds: piecing together the fragments. *Wildl. Soc. Bull.* 29: 52–61.
14. Robinson S.K., Thompson F.R., III, Donovan T.M., Whitehead D.R., Faaborg J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of birds. *Science*. 267: 1987–1990.
15. Ардамацкая Т.Б. 1958. Степные змеи, как истребители птиц-дуплогнездников. *Труды Черноморского заповедника*. 2: 27–37.
16. Ардамацкая Т.Б. 1986. Увеличение численности четырехполосого полоза на лесостепных участках Черноморского заповедника. *Вестник зоологии*. 2: 77–79.
17. Завьялов Е.В., Вилкина Е.А., Табачишин В.Г. 2000. Хищничество узорчатого полоза *Elaphe dione* в отношении островных популяций береговой ласточки *Riparia riparia* в средней зоне Волгоградского водохранилища. *Русский орнитологический журнал*. 9(116): 18–19.

18. Тертышников М.Ф., Высотин А.Г. 2012. Трофическая взаимосвязь птиц и пресмыкающихся в Предкавказье. *Русский орнитологический журнал*. 21(773): 1586–1587.
19. Табачишин В.Г., Ермохин М.В., Мосолова Е.Ю. 2013. Хищничество гадюки Никольского *Vipera nikolskii* на гнездовых колониях береговой ласточки *Riparia riparia* в пойме реки Медведицы. *Русский орнитологический журнал*. 22 (847): 407–409.
20. Weidinger K. 2009. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis*. 151(2): 352–360. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x
21. Weatherhead P.J., Blouin-Demers G. 2004. Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes. *J. Avian Biol.* 35(3): 185–190. doi: 10.1111/j.0908-8857.2004.03336.x
22. Weidinger K. 2008. Identification of nest predators: a sampling perspective. *J. Avian Biol.* 39(6): 640–646. doi: 10.1111/j.1600-048X.2008.04418.x
23. Белюченко И.С. 2005. *Экология Кубани (Часть I)*. Краснодар, изд-во КГАУ: 513 с.
24. Панов В.Д., Лурье П.М., Ларионов Ю.А. 2006. *Климат Ростовской области: вчера, сегодня, завтра*. Ростов н/Д, Донской издательский дом: 487 с.
25. Зозулин Г.М. 1992. *Леса Нижнего Дона*. Ростов н/Д, изд-во Рост. ун-та: 208 с.
26. Лебедева Н.В. 1992. Интересные случаи гнездования горихвостки-лысушки (*Phoenicurus phoenicurus*) и мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) в Ленинском лесхозе Ростовской области. В кн.: *Современная орнитология. Сборник научных трудов*. 1990. М., Наука: 50–52.
27. Martin T.E. 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 85: 2196–2199.
28. Martin T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127. doi: 10.2307/2937160
29. Martin T.E., Clobert J. 1996. Nest predation and avian life history evolution in Europe versus North America: a possible role for humans? *Am. Nat.* 147: 1028–1046. doi: 10.1086/285891
30. Marini M.A. 1997. Predation-mediated bird nest diversity: an experimental test. *Can. J. Zool.* 75: 317–323. doi: 10.1139/z97-040
31. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. 2004. *Биологическое разнообразие*. М., Владос: 432 с.
6. Golubeva T.B. 2014. 40 years of studying of behavioral development in hole-nesting birds. In: *Ptitsy-duplognezdniki kak model'nye ob'ekty v reshenii problem populyatsionnoy ekologii i evolyutsii. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii*. [Hole-nesting birds as a model in solving the problems of population ecology and evolution. Materials of the International Conference (Zvenigorod Biological Station of Moscow State University, Moscow Region, Russia, 22–28 September 2014)]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd.: 64–73. (In Russian).
7. Lebedeva N.V. 2014. Hole-nesting birds as model species of bioindication. In: *Ptitsy-duplognezdniki kak model'nye ob'ekty v reshenii problem populyatsionnoy ekologii i evolyutsii. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii*. [Hole-nesting birds as a model in solving the problems of population ecology and evolution. Materials of the International Conference (Zvenigorod Biological Station of Moscow State University, Moscow Region, Russia, 22–28 September 2014)]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd.: 167–170. (In Russian).
8. Nilsson S.G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*. 15(3): 167–175. doi: 10.2307/3675958
9. Martin T.E. 1993. Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *The American Naturalist*. 142(6): 937–946. doi: 10.1086/285582
10. Newton I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation*. 70(3): 265–276. doi: 10.1016/0006-3207(94)90172-4
11. Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. 1999. Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceed. Royal Soc. London B: Biol. Sciences*. 266(1434): 2153–2159. doi: 10.1098/rspb.1999.0902
12. Thompson F.R., III, Burhans D.E. 2003. Predation of songbird nests differs by predator and between field and forest habitats. *J. Wildlife Management*. 67(2): 408–416. doi: 10.2307/3802781
13. Heske E.J., Robinson S.K., Brawn J.D. 2001. Nest predation and neotropical migrant songbirds: piecing together the fragments. *Wildl. Soc. Bull.* 29: 52–61.
14. Robinson S.K., Thompson F.R., III, Donovan T.M., Whitehead D.R., Faaborg J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of birds. *Science*. 267: 1987–1990.
15. Ardamatskaya T.B. 1958. [Steppe snakes as destroyers of hole-nesting birds]. *Trudy Chernomorskogo zapovednika*. 2: 27–37. (In Russian).
16. Ardamatskaya T.B. 1986. [Population Increase of the Chicken-Snake *Elaphe quatuorlineata* in Forest-Steppe Parts of Chernomorsky Nature Reserve]. *Vestnik zoologii*. 2: 77–79. (In Russian).

REFERENCES

1. Lebedeva N.V. 1996. Population ecotoxicology of birds. *Doklady Biological Sciences*. 351(1–6): 593–597.
2. Lebedeva N.V. 1999. *Populyatsionnaya ekotoksikologiya i biogeokhimiya geograficheskikh populyatsiy ptits*. [Population ecotoxicology and biogeochemistry of geographic populations of birds]. Moscow, Nauka: 199 p. (In Russian).
3. Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contrib. Zool.* 9: 1–48.
4. Martin T.E. 1993. Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns. *BioScience*. 43: 523–532. doi: 10.2307/1311947
5. Gavrilov V.M. 2014. Hole-nesting birds – a model to study

17. Zavjalov E.V., Vilkina E.A., Tabachishin V.G. 2000. [*Elaphe dione* predation on sand martins *Riparia riparia* in some island populations of middle part of Volgograd reservoir]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 9(116): 18–19. (In Russian).
18. Tertyshnikov M.F., Vysotin A.G. 2012. [Trophic relationships of birds and reptiles in the Ciscaucasia]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 21(773): 1586–1587. (In Russian).
19. Tabachishin V.G., Ermokhin M.V., Mosolova E.Yu. 2013. [Predation of the Nikolsky's adder *Vipera nikolskii* on breeding colonies of the Sand martin *Riparia riparia* in the flood plain of the Medveditsa]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 22(847): 407–409. (In Russian).
20. Weidinger K. 2009. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis*. 151(2): 352–360. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x
21. Weatherhead P.J., Blouin-Demers G. 2004. Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes. *J. Avian Biol.* 35(3): 185–190. doi: 10.1111/j.0908-8857.2004.03336.x
22. Weidinger K. 2008. Identification of nest predators: a sampling perspective. *J. Avian Biol.* 39(6): 640–646. doi: 10.1111/j.1600-048X.2008.04418.x
23. Belyuchenko I.S. 2005. *Ekologiya Kubani (Chast' I)*. [Ecology of Kuban (Part I)]. Krasnodar, Kuban State Agrarian University Publ.: 513 p. (In Russian).
24. Panov V.D., Lurie P.M., Larionov Yu.A. 2006. *Klimat Rostovskoy oblasti: vchera, segodnya, zavtra*. [Climate of Rostov Region: yesterday, today, and tomorrow]. Rostov-on-Don, Donskoy izdatel'skiy dom: 487 p. (In Russian).
25. Zozulin G.M. 1992. *Lesa Nizhnego Dona*. [Forests of the Lower Don]. Rostov-on-Don, Rostov State University Publ.: 208 p. (In Russian).
26. Lebedeva N.V. 1992. [Interesting cases of the common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*) and the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) nesting in the Leninsky forestry of Rostov Region]. In: *Sovremennaya ornitologiya. Sbornik nauchnykh trudov*. [Modern Ornithology. Collection of scientific papers]. 1990. Moscow, Nauka: 50–52 (In Russian).
27. Martin T.E. 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 85: 2196–2199.
28. Martin T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127. doi: 10.2307/2937160
29. Martin T.E., Clobert J. 1996. Nest predation and avian life history evolution in Europe versus North America: a possible role for humans? *Am. Nat.* 147: 1028–1046. doi: 10.1086/285891
30. Marini M.A. 1997. Predation-mediated bird nest diversity: an experimental test. *Can. J. Zool.* 75: 317–323. doi: 10.1139/z97-040
31. Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivolutsky D.A. 2004. *Biologicheskoye raznoobrazie*. [Biological biodiversity]. Moscow, Vldos: 432 p. (In Russian).

Поступила 24.07.2017