

ФЛОРА И ФАУНА

УДК 598.2:575

**ЖЕЛТАЯ ТРЯСОГУЗКА *MOTACILLA FLAVA* LINNAEUS, 1758
(PASSERIFORMES, MOTACILLIDAE, MOTACILLINAE)
В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ: ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ,
БИОТОПЫ ГНЕЗДОВАНИЯ И ЧИСЛЕННОСТЬ****Е.А. Артемьева¹, И.В. Муравьев², И.Р. Бёме***(кафедра зоологии позвоночных; e-mail: irbeme@mail.ru)*

Проведена критическая оценка литературных сведений о желтой трясогузке *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) на рубеже XIX—XX вв., дана оценка современной численности, выявлены лимитирующие факторы и закономерности распространения вида на исследованной территории европейской части России, в том числе в Среднем Поволжье.

Ключевые слова: *распространение, популяция, ценоз, ландшафт, ареал, орнитофауна, вид, гнездовой биотоп, кормовая база, птицы, “желтые” трясогузки, Среднее Поволжье.*

Желтая трясогузка *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae). Местные названия: татарское — сары чэперчек; чувашское — порчиган сара; мордовское — ожо пуренпуло [1].

Относится к группе “желтых” трясогузок политипического комплекса *Motacilla flava* L. in sensu lato, в данной работе рассматривается в качестве самостоятельного вида. В настоящее время отсутствуют обобщающие сводки по распространению *M. flava* на территории Среднего Поволжья и положению современных границ ареала данного вида. Сведения о возможном гнездовании подвидовых форм желтой трясогузки в ряде регионов на территории ареала (в том числе в Среднем Поволжье) в настоящее время носят отрывочный характер, основываются на отдельных наблюдениях, общая картина характера распределения популяций вида в ареале неполная или частично отсутствует. *M. flava* является широко распространенным видом, но при этом достаточно требовательна к биотопам гнездования, что обуславливает видоспецифичное распределение гнездовых поселений данного вида в пространстве ареала.

Проведены комплексные исследования географического и биотопического распределения популяций *M. flava* в пространстве ареала, в том числе на территории Среднего Поволжья. Показаны особенности распространения подвидовых форм *M. flava* как результат экологической пластичности и дифференциации вида в условиях симпатрии с близкими формами комплекса “желтых” трясогузок, активное

освоение видом урбанизированных территорий. Выявлены места обитания популяций *M. flava*, связанные с лугово-болотными и пойменными ценозами (Астраханская, Волгоградская, Пензенская, Ростовская, Саратовская и Ульяновская области). *M. flava* включена в списки гнездящихся видов в Кировской, Оренбургской, Пензенской, Пермской, Самарской, Саратовской, Ульяновской областях, а также в Башкирии, Марий Эл, Мордовии, Татарстане, Удмуртии и Чувашии. В настоящей работе проведены критический анализ литературных сведений по границам ареала *M. flava* на рубеже XIX—XX вв., оценка современной численности, выявлены лимитирующие факторы и закономерности современного распространения вида в пределах Среднего Поволжья и сопредельных территориях европейской части России. Подвидовые формы *M. flava* имеют огромное фенотипическое разнообразие особенностей окраски оперения. В Среднем Поволжье встречаются гибриды между разными подвидами с переходным характером внешности [2—4]. В настоящее время выяснение таксономического статуса различных форм (подвидов) *M. flava* не завершено.

Цель данной работы — исследование лимитирующих факторов географического, биотопического распределения, численности и отдельных сторон экологии *M. flava* в условиях симпатрии в Среднем Поволжье с последующим уточнением границ обитания и таксономического статуса внутривидовых форм (подвидов).

¹ Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова, 432700, Ульяновск, площадь 100-летия В.И. Ленина, д. 4.

² Пензенский институт развития образования, 440049, г. Пенза ул. Чаадаева, д. 119.

Материал и методика

Материал представлен выборками из музейных фондов Зоологического института РАН (г. С.-Петербург) — 134 экз., Зоологического музея МГУ (г. Москва) — 142 экз., Зоологического музея СГУ (г. Саратов) — 33 экз., Кировского государственного краеведческого музея — 53 экз., Пензенского государственного краеведческого музея — 9 экз., Зоологического музея ПГПУ им. В.Г. Белинского — 15 экз., а также материалы полевых исследований 1978—2011 гг. (данные А.А. Яковлева, В.А. Яковлева и Г.Н. Исакова по Чувашии (643 экз.), данные по Ульяновской обл. (397 экз.), по Пензенской (432 экз.), Саратовской (67 экз.), Волгоградской (25 экз.) областях, Казахстану (33 экз.) и в рамках регионального гранта Российского фонда фундаментальных исследований Поволжье 2009—2010 гг. (492 экз.), из которых 198 экз. были окольцованы. Общий объем исследованного материала составляет 2475 экз. (91 выборка с территории ареалов видов группы). Полевые исследования (в том числе оологические и нидологические) популяций *M. flava* проводились на территориях Астраханской, Волгоградской, Кировской, Нижегородской, Оренбургской, Пензенской, Пермской, Ростовской, Самарской, Саратовской и Ульяновской областей,

в Мордовии, Татарстане и Чувашии с апреля по октябрь 1978—2011 гг. (рис. 1).

Работа выполнена с использованием следующих методов: картирование гнездовых поселений и встреч, учеты по традиционным методикам, кольцевание, мечение цветными кольцами, изучение рациона питания птенцов и взрослых особей, проведение записей голосовых сигналов данного вида и получение сонограмм [5, 6].

Географическая привязка гнездовых участков проводилась с помощью топографических карт и атласов масштабом 1 : 300 000 и 1 : 600 000; привязка к местности осуществлялась с помощью спутникового GPS-навигатора (Garmin eTrex Venture), материал обрабатывался на базе программы Google Earth Pro. По результатам исследований была составлена карта ареала с указанием исторических и современных границ распространения *M. flava* и ее подвидовых форм (западной *M. f. flava*, северной *M. f. thunbergi*, юго-восточной *M. f. beema* и центральноазиатской *M. f. leucocephala*). Статистическая значимость различий между выборками определяли по *t*-критерию Стьюдента (t_{St}) [7].

Обсуждение результатов

M. flava — голарктический вид, ареал обитания занимает всю Северную Евразию от Европы к северу до берегов Баренцева моря, к югу до Средиземного моря, включая его островные системы и побережье Северной Африки, занимает Сибирь, Дальний Восток в широком смысле, Среднюю, Центральную и Северо-Восточную Азию до западной Аляски.

В настоящее время выделяют 12 подвидов [8]. Номинативный подвид *M. f. flava* Linnaeus, 1758 обитает в Европе от Франции до р. Волга. *M. f. thunbergi* Billberg, 1828 — в Северной Европе и Западной Сибири, голова у этого подвида темнее, чем у *M. f. flava*, светлая бровь отсутствует. *M. f. plexa* Thayer et Bangs, 1914 — на севере Сибири от р. Енисей до р. Индигирка, очень близка к предыдущему подвиду, но светлая бровь развита. *M. f. alascensis* Ridgway, 1903 — от Анадыря до Западной Аляски, от предыдущей отличается более светлыми кроющими уха и более широкой бровью. *M. f. simillima* Hartert, 1905 — на Камчатке. *M. f. macronyx* Stresemann, 1920 — в Уссурийском бассейне и Приуралье. *M. f. zaissanensis* Poljakow, 1911 — в окрестностях оз. Зайсан и верховье р. Иртыш. *M. f. leucocephala* Przewalski, 1887 — в северо-западной Монголии, голова белая. *M. f. beema* Sykes, 1832 — от р. Волга до р. Енисей, голова светлая, ухо белое. *M. f. cinereocapilla* Savi, 1831 — в Италии, Югославии, Сардинии, Сицилии. *M. f. iberiae* Hartert, 1921 — на Пиренейском п-ве, в Южной Франции, на Белиарских о-вах, в северо-западной Африке. *M. f. pygmaea* Brehm, 1854 — в Египте от дельты р. Нил до Асуана.

Птицы зимуют в Закавказье, центральной и южной Африке (исключая Сахару), Индии, на остро-

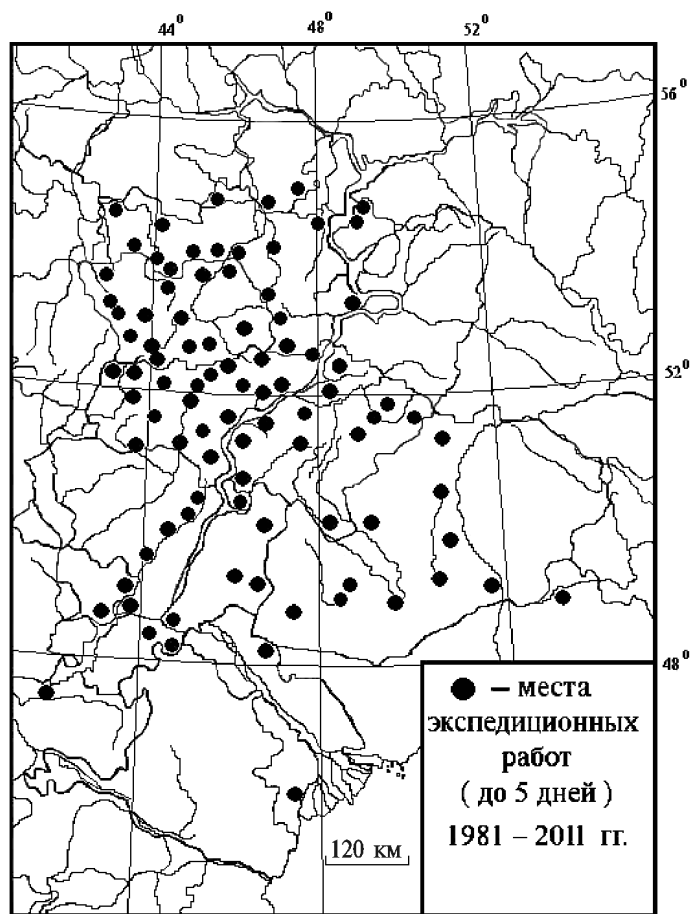


Рис. 1. Точки экспедиционных работ (до 5 дней) в течение 1981—2011 гг. на исследованной территории европейской части России

вах Индонезии [3, 9]. У г. Киров была добыта *M. flava*, окольцованная на зимовке в штате Гуджарат (Манди) на северо-западе Индии [4, 10]. *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* зимуют в тропической и южной Африке, и реже к северу от Сахары, многочисленны к востоку от Уганды, Судана, Танзании, к югу от Зимбабве, в ЮАР [10]. *M. f. beema* отмечается на зимовках в Африке (Кения, Уганда) и Шри-Ланка [12]. *M. flava* отмечалась также в Азии — от Персидского залива до о-ва Цейлон, в Бирме, юго-восточном Китае, но на Японских о-вах не встречается. Южные популяции *M. flava* зимуют в районах гнездования [13].

На территории Среднего Поволжья *M. flava* — обычный перелетно-гнездящийся вид, представлен европейским номинативным подвидом *M. f. flava* Linnaeus, 1758; северным подвидом *M. f. thunbergi* Billberg, 1828; восточным подвидом *M. f. beema* Sykes, 1832; центральноазиатским подвидом *M. f. leucocephala* Przewalski, 1887 [6].

Долгое время спорным оставался вопрос о северном и восточном пределах распространения *M. f. flava*. Г.П. Дементьев [14] указывал предел 61° с.ш., в ареал этой формы полностью включалась территория Костромской, Вологодской, Кировской и Пермской областей. Н.А. Гладков [13], Е.М. Воронцов [15] северную границу ареала проводили южнее, от Новгородской обл. через верхнюю Ветлугу до Пермской обл., указывая на перекрывание ареалов подвидов *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* [4]. В европейской части страны северный предел распространения *M. f. flava* Л.С. Степанян [8] ограничивал 60—61-й параллелями, но в Приуралье восточную границу ее ареала проводил через низовья р. Кама и долину р. Волга, ниже устья р. Кама, исключая территорию Пермской обл. Однако в гнездовой период *M. f. flava* встречается в южных районах Пермской обл. [4].

В начале XX в. *M. f. thunbergi* в гнездовой период были обнаружены в Приветлужье, в некоторых районах Татарии, у г. Воткинск (Удмуртия), в Пермской губернии, и через указанные регионы Н.А. Гладков [13] предлагал проводить южную границу распространения этой формы. Однако еще в конце XIX в. М.Д. Рузский находил *M. f. thunbergi* в гнездовой период по рекам Кама, Волга, Казанка, Илеть, Меша и Вятка, т.е. южнее 56° с.ш. Эти данные в свое время не были учтены Л.С. Степаняном [8] и южную границу распространения этой формы он проводил по 60-й параллели [4, 8] (рис. 2).

На территории Кировской обл., по данным П.В. Плесского, *M. f. flava* распространена очень широко, преобладая в южных районах, в Верхнекамском р-не обитает *M. f. thunbergi* [4]. В центральных и северо-западных районах Кировской обл. эта форма гнездится в совместных поселениях с *M. f. flava*, с которой широко гибридизирует. В южных районах Кировской обл. *M. f. thunbergi* встречаются единично (Советский, Лебяжский, Вятско-Полянский районы) [4]. По современным данным, северную границу ареала *M. f. flava* следует проводить через северные районы Кировской обл. (исключая северо-восток) и центральные районы Пермской обл. Исходя из географических соображений, эта форма должна встречаться в южных районах Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми. *M. f. flava* широко распространена в Нижегородской обл. и в Республике Татарстан [4].

В Среднем Поволжье *M. f. thunbergi* отмечались на пролете в Чувашии, в гнездовой период — в Ульяновской обл. В течение 9—23.08.2007 г. и 21—27.08.2011 г. на территории очистных сооруже-

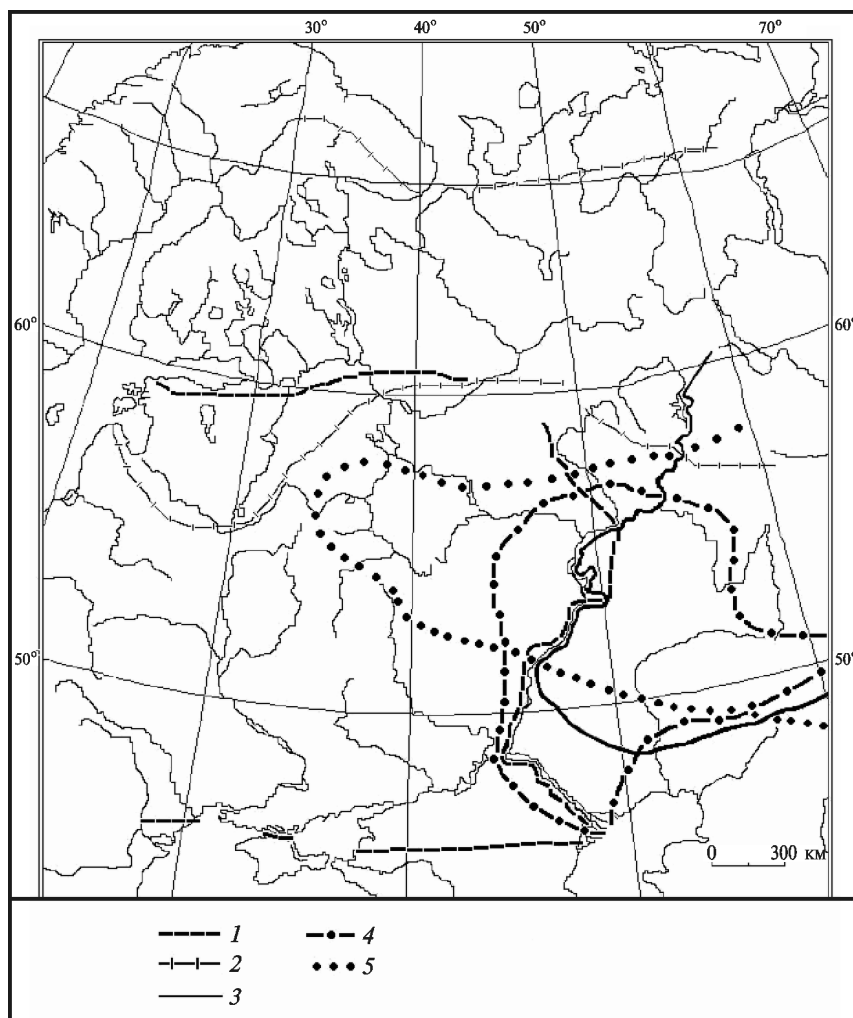


Рис. 2. Границы ареалов комплекса “желтых” трясогузок *Motacilla flava* L., *Motacilla lutea* (S.G. Gmelin) и *Motacilla citreola* Pall. на исследованной территории европейской части России: 1 — *M. f. flava*; 2 — *M. f. thunbergi*; 3 — *M. f. beema*; 4 — *M. lutea*; 5 — *M. c. werae*

ний Н. Новгорода на Артемовских лугах было поймано и окольцовано 65 особей *M. f. flava*. Во время сезонных миграций *M. f. thunbergi* встречается на всей рассматриваемой территории. Подвиды *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* гнездятся на большей части исследуемого региона. На территории Среднего Поволжья и всего Волжско-Камского края *M. f. flava* является обычным перелетным подвидом, *M. f. thunbergi* является малочисленным пролетным подвидом, *M. f. beta* имеет статус малочисленного пролетного и гнездящегося подвида.

Большинство авторов считают, что *M. flava* в норме имеет одну кладку в сезон [13]. Однако для Белоруссии у *M. flava* отмечено два выводка [16], вероятно, у *M. flava* растянутый срок размножения [17]. В некоторых случаях нами отмечались поздние кладки у *M. flava* в окрестностях г. Пенза (29.06.1990) на свекловичном поле, в окрестностях с. Засечное Пензенского р-на (21.06.1993) в пойме р. Сура [5]. В Пензенской, Ульяновской и более южных областях в течение гнездового сезона у *M. flava* могут встречаться два репродуктивных цикла. Первый выводок развивается с середины мая по середину июня, второй — со второй половины июня по конец июля, могут встречаться повторные кладки взамен погибших [5]. Сроки размножения у *M. flava* в районе наших исследований полностью совпадают с таковыми для соседних территорий лесостепной зоны Среднего Поволжья. В Среднем Поволжье можно наблюдать с конца мая до середины июня появление летающих слетков, которые концентрируются около дорог и тропинок, вблизи пастбищ. На рис. 3, 4 показаны точки гнездования *M. flava*.

В Среднем Поволжье *M. flava* встречается повсеместно в поймах и долинах рек и прилегающих к ним территориях, на суходольных и пойменных (широких низкотравных) лугах, волжских островах, населяет естественные и искусственные лиманы [6, 9]. *M. flava* может поселяться в сильно закустаренных и совершенно открытых поймах, при этом луга могут быть как заболоченные (закочкаренные), так и относительно сухие, даже с разреженным травостоем, на крошечных луговинах

по дну глубоких и широких балок (оврагов). Наряду с этим она заселяет залужившиеся поля, выгоны, пустыри, опушки леса, окраины сельских подворий, пустоши, пастбища, берега прудов, отдельные лесополосы, поля с различными с.-х. культурами (сенокосы, кормовые культуры, посевы зерновых или гороха), межи картофельных посадок, отдельные пары встречаются на садово-огородных участках, а также на зарастающих парах, незначительно удаленных от воды [2, 4, 6, 9]. *M. flava* редко встречается на узких (линейных) лугах и старается избегать пойменных участков мелких речек с облесенными берегами, отдельные пары живут на сплавинах больших водоемов, на осушенных участках прудов, заросших луговой растительностью [4, 6].

M. flava при гнездовании вне поймы тяготеет к увлажненным участкам, здесь нередко на площади

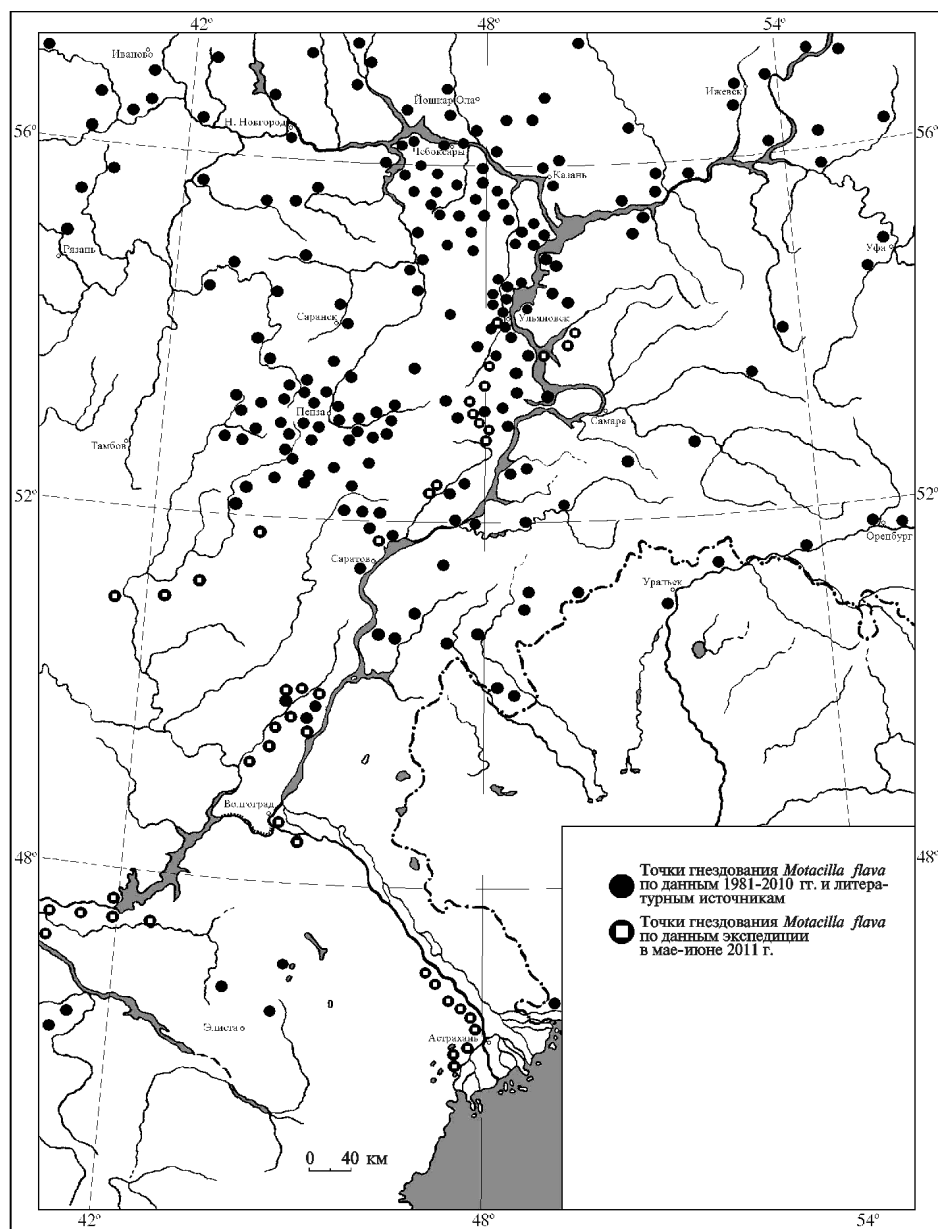


Рис. 3. Точки гнездования *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 в Среднем Поволжье и сопредельных регионах

в 2—3 га в групповом поселении насчитывается 4—10 пар птиц. *M. flava* можно встретить также и вдоль полевых дорог, где поблизости имеется водоем (пруд), иногда просто лужа. Нередко она селится на пустырях и на окраинах сельских усадеб, гнездится отдельными парами или группами в 2—4 пары, реже больше. Отмечено гнездование этого вида в пределах городских и сельских поселений [18, 19], в одном и том же месте на протяжении многих десятков лет [3, 49]. В пределах видового ареала на территории Среднего Поволжья у *M. flava* существуют достаточно выраженные видоспецифические требования к местам гнездования (растительные ассоциации, особенности субстанции под гнездостроительство, наличие и доступность корма на гнездовой и прилегающей территориях) [6]. *M. f. flava* встречается во всех указанных стациях, в том числе на верховых болотах. *M. f. thunbergi* предпочитает более влажные биотопы в поймах рек, на мочажинных и относительно сухих участках полей [4].

Современное состояние численности вида

Анализ литературных источников показал разную степень изученности численности рассматриваемого вида трясогузок [2, 20—24].

Плотность *M. flava* в Волжско-Камском крае и Владимирской обл. на лугах в среднем составляет от 0,7 до 3,3 пар/га [2, 24]. В Ульяновской обл. учет численности *M. flava* 28.06.2002 в окрестностях с. Баратаевка на луговине (западная окраина г. Ульяновск) показал, что на площади в 36 га плотность гнездования птиц (16 особей) составила 0,44 ос./га. В 2002—2003 гг. были проведены учеты численности *M. flava* в окрестностях очистных сооружений г. Ульяновск (Карамзинка), результаты представлены на рис. 5 и 6.

На территории Саратовской обл. на берегах р. Б. Узень численность *M. flava* 22.04.1940 г. составила 1,8 ос./км маршрута, плотность данного вида в тростниковых зарослях водоемов искусственного происхождения в пределах Валуйской опытно-мелиоративной станции в Старополтавском р-не Волгоградской обл.

в 1949—1950 гг. — 2,3 пары/га. В пределах мезоксерофитных лугов первой надпойменной террасы в верхнем течении р. Б. Иргиз *M. flava* тяготеет на гнездовании к относительно сухим участкам, где в 1998—2002 гг. в среднем было учтено 224,6 ос./км². *M. flava* занимает значимую долю по обилию в сообществах птиц небольших по площади водоемов притеррасных понижений в среднем течении р. Еруслан, где в репродуктивный период 1998—2002 гг. на участках с ксеромезофитной растительностью в среднем учитывали 7,8 ос./км² [9].

В Кировской обл. *M. f. thunbergi* достаточно дисперсно и локально распределена в Верхнекамском р-не на сфагновых болотах с редкими соснами, на верховых болотах и в пойме р. Кама, в северо-западных и центральных районах Кировской обл. встречается редко и единично в пойме р. Вятка и южнее г. Советск. На пролете *M. f. thunbergi* многочисленна (стаи до 80—200 особей весной и стайки по 10—20 особей осенью), в Приветлужьи и Татарстане численно уступает *M. f. flava*, лишь на пролете превосходя ее по численности [4]. *M. f. flava* доминирует по численности в гнездовой период на территории Кировской обл. и всего исследуемого региона. *M. f. flava*

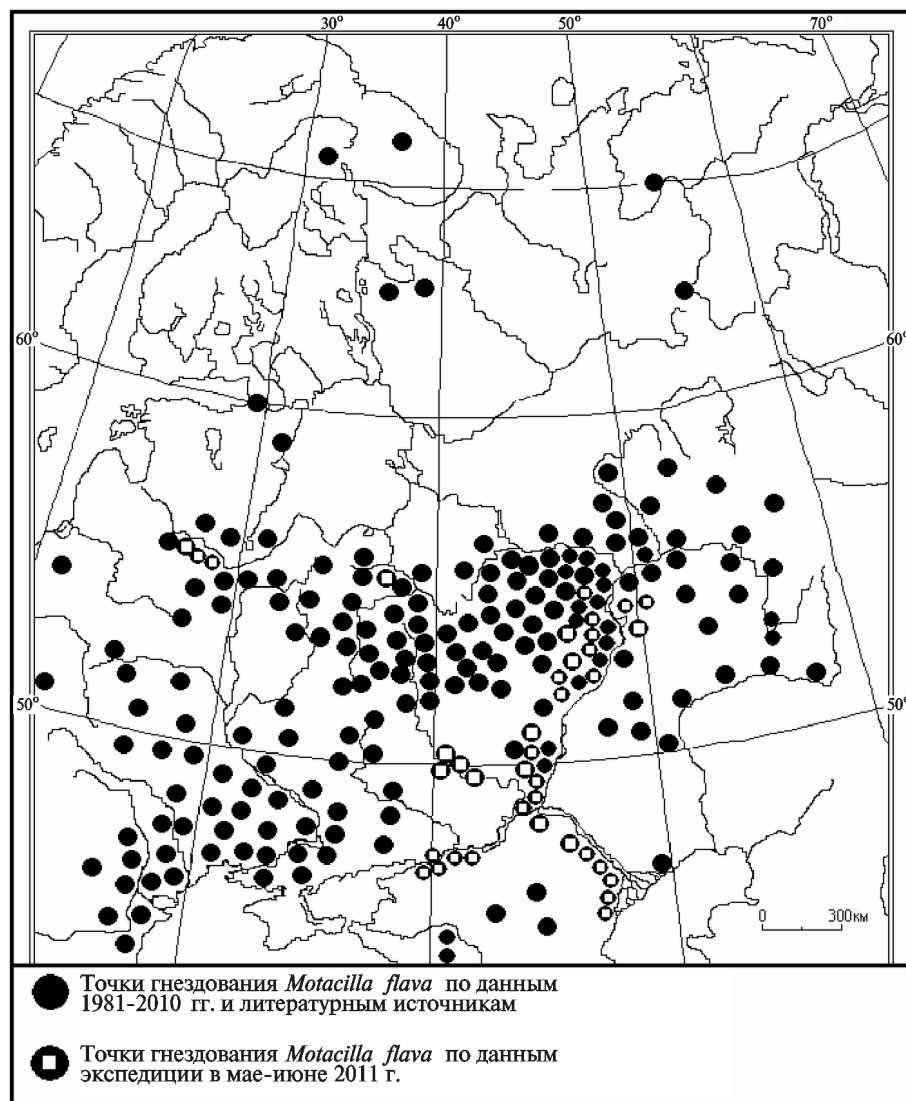


Рис. 4. Точки гнездования *Motacilla flava* Linnaeus, 1758 на исследованной территории европейской части России

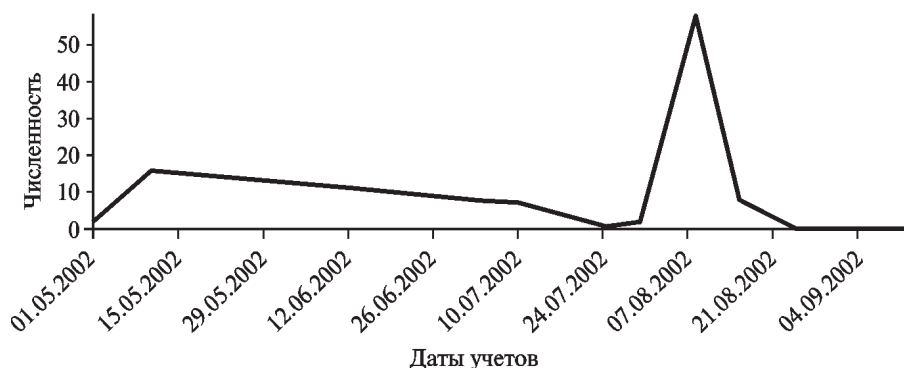


Рис. 5. Динамика численности *Motacilla flava* на территории очистных сооружений Ульяновска в 2002 г.

обычна в центральных и немногочисленна в северо-западных и южных районах Кировской обл. В нижнем течении р. Вятка образует совместные гнездовые поселения с *M. lutea*, уступая ей в численности в 2–3 раза. На пролете *M. f. flava* обычны стайки по 20–30 особей.

На территории Татарстана *M. flava*, по определению М.Д. Рузского [25], встречается чаще остальных видов “желтых” трясогузок по долинам рек Волга, Кама (в совместных гнездовых поселениях с *M. lutea*), Казанка, Илеть, Вятка, Шешма, но селится локально. В поймах рек на территории Татарстана *M. flava* поселяются разреженными полукOLONиями по 4–10 пар с плотностью 0,7–3,3 пары/га. *M. flava* малочисленны в Марий Эл, обычны в Удмуртии (в черте г. Ижевск гнездятся с плотностью до 20 ос./км²) и на большей части территории Нижегородской обл. В Костромской обл. плотность населения *M. flava* на осоковых болотах составляет 4 пары/км², на закустаренных разнотравных лугах — 20–22 пары/км², в агроценозах — 17 пар/км². В Кисертском р-не Пермской обл. на 1 км маршрута учитывается 2–5 пар этих трясогузок [4]. В пределах изучаемой территории *M. flava* предпочитает гнездиться на суходольных лугах (в среднем $4,01 \pm 0,11$ ос./га), в меньшей степени заселяет пойменные луга (в среднем $2,04 \pm 0,14$ ос./га) и отсутствует по берегам искусственных водоемов (табл. 1).

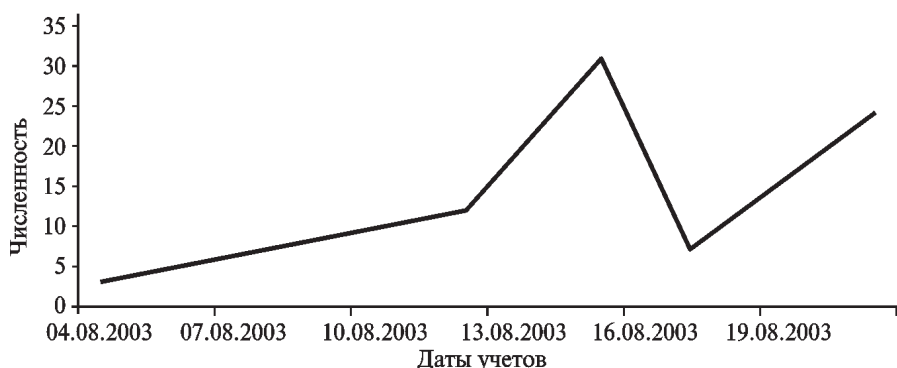


Рис. 6. Динамика численности *Motacilla flava* на территории очистных сооружений Ульяновска в 2003 г.

Интенсивное использование пойменных угодий под пастбища и сенокосы заставляет этот вид приспосабливаться к антропогенному воздействию. *M. flava* стала встречаться на сельскохозяйственных посевах различного типа, отдавая явное предпочтение посевам гороха (в среднем $0,47 \pm 0,08$ ос./га) и сенокосам (в среднем $0,44 \pm 0,11$ ос./га). На полях зерновых культур (пшеница, рожь) плотность *M. flava* почти в 2 раза ниже, наивысшая плотность гнездования модельного вида наблюдается на посевах технических культур, в среднем $0,83 \pm 0,12$ (табл. 2).

Средняя плотность гнездования *M. flava* на всех с.-х. угодьях в районе исследований составила в среднем $0,11 \pm 0,08$ ос./га. Сходные данные учетов в агроценозах отмечены для Прибалтики [26, 27], Среднего и Нижнего Поволжья [28, 29] и Урала [30].

Таблица 1

Плотность населения *Motacilla flava* в основных гнездопригодных биотопах Пензенской и Ульяновской областей (ос./га)

Вид	Пойменный луг n = 58; t _{St} = 3,52*	Суходольный луг n = 61; t _{St} = 3,52*	Берега искусственных водоемов n = 84; t _{St} = 3,39*
<i>M. flava</i>	lim 1–3	lim 3–6	—
	$2,04 \pm 0,14$	$4,01 \pm 0,11$	—

*Статистическая значимость различий между выборками высоко достоверна.

Нами отмечено гнездование *M. flava* в лесополосах различного породного и возрастного состава на открытых участках [18, 29, 31, 32] (табл. 3).

Сходные данные о населении этого вида приводятся для Тамбовской [31] и Волгоградской областей [28, 29]. Численность *M. flava* в лесополосах различна и зависит от породного и возрастного состава лесополос, наличия или отсутствия в них подлеска, наличия опушек — гнездопригодных участков в пределах самой лесополосы и т.д. Низкая численность для *M. flava* отмечена в тополевых лесополосах в возрасте до 20 лет — $0,21 \pm 0,08$ ос./км. Высокая численность отмечена в дубовых лесопосадках в возрасте от 20 до 50 лет — $1,45 \pm 0,18$ ос./км. Учеты численности в послегнездовое время, проведенные нами в Уральской обл. (июль 1991 г.), показали, что у *M. flava* средние показатели этих значений имеют величину от 0,03

Таблица 2

**Плотность населения *Motacilla flava*
в агроценозах Пензенской области (ос./га)**

Вид	Сенокос	Горох	Зерновые	Техни- ческие	Р
<i>M. flava</i>	Г	Г	Г	Г	$0,11 \pm 0,08$
P1	$0,44 \pm 0,11$	$0,47 \pm 0,08$	$0,21 \pm 0,08$	$0,83 \pm 0,12$	
P2	$0,19 \pm 0,07$	$0,10 \pm 0,03$	$0,07 \pm 0,05$	$0,13 \pm 0,08$	

Примечание. Р 1 — численность на однотипных полях, где присутствует вид; Р 2 — численность на всех однотипных полях, где проводился учет; Р — численность на всех обследованных полях с различными с/х культурами; Г — гнездящийся вид.

до 12 ос./га. В европейской части России численность *M. flava* не проявляет отрицательных тенденций в своей динамике, в большинстве регионов страны она относительно стабильна: в Саратовской обл. ежегодно размножается около 130—150 тыс. пар. Размер европейской гнездовой популяции этих птиц (в пределах России) можно определить на современном этапе в 4000—7000 тыс. усл. пар [9].

Однако многолетние наблюдения (15—20 лет) на стационарах в районе исследования в пойменных и суходольных лугах показали явное снижение численности *M. flava* за последние 5 лет с 2,56—4,31 ос./га до 0,25—2,15 ос./га, отмечается динамика числа пар, которая может пятикратно изменяться. Основной причиной этого в условиях изучаемой территории является явное перемещение гнезд и гнездовых участков, наличие или отсутствие потенциальной кормовой базы для взрослых птиц и их птенцов; годовые и сезонные изменения погодного режима, сокращение гнездопригодных местообитаний в результате урбанизации территории и др. Возможно, на эти процессы также повлияла общая тенденция снижения численности вида в результате ее естественной и многолетней флуктуации [18, 32—38], в связи с чем возникла потенциальная возможность вселения *M. flava* в эти вторично трансформированные селитебные ландшафты.

Фенология прилета. Наблюдения за прилетом *M. flava* на исследуемую территорию показали, что в разные годы появление этого вида на гнездовых участках имеет различные сроки в Среднем Поволжье,

начиная со второй декады апреля, а в некоторые годы и в начале мая. Самый поздний прилет для *M. flava* на территории Среднего Поволжья — 24.04. в 1984 и 1987 гг. Сходные сроки прилета для *M. flava* приводятся для Волжско-Камского края П.Г. Приезжевым [2]; для Мордовии А.Е. Луговым [37]; для Пензенской области Я.Т. Симаковым [39], И.Б. Волчанецким [40]. Пролет северных популяций *M. flava* может продолжаться на территории Среднего Поволжья до третьей декады мая. В долине р. Волга и в низовьях р. Кама (Татария) в 50—70-х гг. XX в. пролет *M. flava* начинался в третьей декаде апреля — начале мая; в 1959 г. первые птицы отмечались 10 апреля. Основная масса птиц (58—88%) пролетает за 10—15 дней, обычно в период 5—15 мая. Примерно в эти же сроки *M. flava* пролетают через территорию Удмуртии (в 1975 г. с 17 апреля), Марий Эл, Нижегородской обл. В Пермской обл. появление первых стаяк *M. flava* регистрируется в среднем с 21 апреля (10.04.1975—04.05.1969), а завершается пролет в конце мая. В Республике Коми пролет *M. flava* обычно наблюдается во второй—третьей декадах мая [4].

M. f. flava прилетают первыми на места гнездования, обычно уже в конце апреля — первых числах мая, и в первой декаде мая птицы разбиваются на пары. Мигрирующие птицы наблюдаются до середины мая. В Казанской губернии в начале XX в. пролет трясогузок этого подвида М.Д. Рузский отмечал со второй—третьей декады апреля до середины мая. *M. f. thunbergi* небольшими стайками, обычно вперемежку с *M. f. flava*, появляются в первой декаде мая (04.05.1994, 07.05.1996, 09.05.1999), но массовый их пролет ежегодно наблюдается в третьей декаде мая, в последних числах мая пролет завершается [4].

Среднемноголетняя дата прилета (13 лет) *M. flava* для Пензенской обл. — 19 апреля. Летят небольшими группами от 4 до 6 особей, сначала только взрослые самцы. Во время пика пролета в стаях может быть до 20—25 особей, принадлежащих к разным подвидам. Весенние миграции идут вдоль автострад, по речным долинам и поймам рек, основная масса птиц прилетает в течение 1,5 недель [5]. Сначала прилетают взрослые самцы (часто в совместных стаях с другими видами “желтых” трясогузок,

Таблица 3

Характер пребывания и численность *Motacilla flava* в лесозащитных лесополосах (ос./км)

Вид	Основной состав и возраст древесных пород в лесополосах							
	береза			тополь			дуб	клен
	до 20 лет	20—50 лет	старше 50 лет	до 20 лет	20—50 лет	старше 50 лет	20—50 лет	старше 50 лет
<i>M. flava</i>	Г	Г	Г	Г	Г	Г	Г	Г
	$0,99 \pm 0,16$	$0,54 \pm 0,14$	$1,22 \pm 0,19$	$0,21 \pm 0,08$	$0,34 \pm 0,20$	$0,69 \pm 0,17$	$1,45 \pm 0,18$	$0,87 \pm 0,24$

Примечание: Г — гнездящийся вид, кормящиеся не учитывались.

от 5—7 до 15—25 особей), пик их пролета длится 4—6 дней, а затем — молодые самцы и самки [4, 5]. Пролет *M. f. thunbergi* и *M. f. beema* на территории Ульяновской обл. приходится на начало апреля — третью декаду мая [41]. Интересна встреча трех самцов *M. f. leucosephala* в совместной стае с самцами группы “желтых” трясогузок *M. f. flava*, *M. f. beema*, *M. lutea* (Лобки-2 Балаковского р-на Саратовской обл. (28.04.1992).

Фенология гнездования. На территориях Пензенской и Ульяновской областей строительство гнезд происходит с первой по третью декады мая, развитие первого выводка начинается в середине мая и заканчивается в первых числах июня, а развитие второго выводка проходит со второй половины июня до середины июля. К гнездованию приступают сразу после прилета. Вылет молодых птиц в Среднем Поволжье приходится на конец мая — начало июня, из повторных кладок второго репродуктивного цикла — до середины июля. Известно, что в разных частях ареала существуют различные сроки фенологических явлений у птиц, в том числе у *M. flava* имеющей обширный ареал на территории Евразии. Вместе с тем сроки размножения птиц в рамках единого природного региона достаточно близки [5]. Так, в Белоруссии начало сроков размножения *M. flava* приходится на первую половину мая [16], в Ленинградской обл. — третью декаду мая [23], в Мордовии — на вторую декаду мая [17]. Между тем в Казахстане полные кладки у *M. flava* обнаружены только во второй половине июня [42].

Фенология отлета. Послегнездовые кочевки *M. flava* можно наблюдать со второй декады июля до середины августа. Несколько выводков могут образовывать стаи до 30—40 птиц, которые в дневное время постоянно перемещаются по лугам, выгонам, пустошам, посевам, на ночевку собираются в кустарниковых зарослях по берегам рек, ручьев и стариц. В начале и середине сентября можно отмечать отдельные небольшие группы северных популяций *M. flava* аналогично для Татарстана [2, 5, 25, 43]. В верхнем течении р. Мухор в окрестностях с. Мухор Джангалинского р-на Уральской обл. 8.08.1991 (Камыш-Самарские озера) на сенокосном поле мы наблюдали совместно кормящиеся выводки из 6—8 особей *M. lutea* и *M. f. beema*. Вечером небольшие стайки от 20—30 особей отлетали на противоположный берег в заросли прибрежных кустов. Общее число ночующих птиц достигало 400—450 особей.

Отлет видов *M. flava* на исследуемой территории проходит в конце августа. Близкие сроки осенних перемещений у этих трясогузок отмечены для Поволжья и Мордовии [2, 13, 17, 25]. Обычно *M. flava* не встречается со второй половины августа. Но в отдельные годы мы наблюдали одиночных особей 14.09. (1982 и 1985 гг.) Поздние встречи вида относятся к мигрирующим птицам северных популяций. Так, на территории Ульяновской обл. в окрестностях

сел Новая Дмитриевка и Новое Зеленое Радищевского р-на с 1—15.09.2005 отмечались единичные особи *M. flava* (4 ос./км²). На территории Среднего Поволжья отлет может быть растянут в отдельные годы до первых чисел октября при благоприятных погодных условиях и наличии кормовой базы.

На территории Кировской обл. по завершении гнездового цикла (в июле) стайки *M. flava*, состоящие в основном из самцов, наблюдаются во второй декаде июля. Пролет *M. flava* в черте г. Киров наблюдается с конца августа и в течение сентября. На берегах р. Вятка небольшие стайки *M. flava*, состоящие из молодых и взрослых птиц, появляются в конце первой — во второй декадах августа, а в третьей декаде августа на всей территории области наблюдается массовый пролет этого вида. Обычно в первой декаде сентября поток мигрантов иссякает, и позднее (не ежегодно) встречаются небольшие группы или одиночные птицы — с 15.09. по 28.09. (1994—2002) [4]. В Республике Коми отлет *M. flava* начинается в конце августа и продолжается до первой и второй декад октября. В Татарстане выраженный пролет *M. flava* отмечается со второй половины августа до середины сентября, единичные встречи до конца сентября (29.09.1958) [4].

Заключение

Лимитирующие факторы географического и биотопического распределения вида и поддержания его численности

Тенденции и закономерности в изменении границ ареала, биотопического распределения и численности *M. flava* на исследованной территории европейской части России, в том числе Среднем Поволжье, обусловлены тремя основными лимитирующими факторами, связанными с географическим распределением биотопов гнездования, и экологическими условиями, прежде всего влажностью, которые определяют характер растительных ассоциаций и кормовой базы в данных биотопах в пространстве ареала вида. *M. flava* достаточно чувствительна к выбору гнездовых биотопов, поэтому данный вид может быть использован как индикатор ценозов речных долин и пойм.

M. f. flava преобладает в южной части, а *M. f. thunbergi* — в северной части ареала. При этом по всей области своего распространения *M. f. thunbergi* обитает симпатрично с *M. f. flava* и свободно скрещивается с ней. На всем пространстве северо-восточной области ареала встречаются экземпляры с промежуточными признаками, демонстрирующие все варианты переходов между этими формами. В отдельных местах особи с промежуточными признаками численно даже доминируют над исходными, чистыми фенотипами [4]. Имеющиеся сведения об экологической специфике *M. f. thunbergi* указывают на более частое гнездование этих птиц на торфяниках и вер-

ховых сфагновых болотах, тогда как особи *M. f. flava* обычно селятся в пойменных лугах. Известно большое количество случаев совместного гнездования особей *M. f. thunbergi* в смешанных поселениях с *M. f. flava* в пойменных местообитаниях и на полях [4]. Несмотря на это, биотопические предпочтения, кормовая база, звуковая сигнализация, особенности поведения *M. f. flava* и *M. f. thunbergi* в целом достаточно различны, что позволяет рассматривать эти формы на подвидовом (видовом) уровне и подтверждается митохондриальным ДНК-анализом [4].

В популяциях-изолятах в определенных областях ареала *M. flava* с течением времени может сложиться паттерн доминирования тех или иных генотипов и соответствующих им фенотипов особей: в северных областях ареала преобладает форма *M. f. thunbergi*, в восточных областях ареала преобладает форма *M. f. beema*, в горах и степях Центральной Азии сформировались популяции формы *M. f. leucocephala*, этому способствовала географическая и экологическая изоляция, препятствовавшая активному дрейфу генов из соседних областей ареала.

Фенотипически на форму *M. f. thunbergi* похожи темной окраской головы формы *M. f. plexa*, *M. f. tschutschensis*, которые распространены в Восточной Сибири и на севере Дальнего Востока, однако генотипически эти формы совершенно различны и обладают собственной эволюционной судьбой, являясь, вероятно, самостоятельными видовыми таксонами, относящимися к восточному комплексу форм *M. flava* [44, 45]. Южноевропейская форма *M. f. dombrowski* Tschusi — румынская желтая трясогузка, отличающаяся от *M. f. flava* более темной окраской верха головы и черноватой окраской кроющих уха, вероятно, имеет гетерозиготный генотип, поэтому в качестве самостоятельного таксона эту форму рассматривать некорректно [46].

M. flava относится к формам западного комплекса “желтых” трясогузок [44, 45]. *M. flava* — пойменный и луговой вид, диптерофаг, лепидоптерофаг, гаммарофаг, хемиптерофаг, мирмекофил, полифаг, имеет широкую неспециализированную экологическую нишу, характерно сохранение исходного типа экологической ниши. Ключевые группы беспозвоночных — индикаторы кормовой базы для *M. flava* ($n = 622$; $t_{st} = 3,29^*$) — Elateridae, Curculionidae в северных областях ареала, Pterophoridae, Pyraustidae, Phyticidae, Crambidae, Pyralidae, Noctuidae, Geometridae, Muscidae в центральных областях ареала, Pyraustidae, Noctuidae в южных областях ареала. *M. flava* специализируется на питании Miridae (Hemiptera), Pyraloidae (Lepidoptera), Muscidae (Diptera). *M. flava* добывает летающих насекомых с присады — высокой былин, тростника, невысокого куста.

M. flava в северных областях ареала занимают гидрофильные и мезофильные биотопы, в центральных областях ареала — мезофильные и ксерофиль-

ные, а в южных полностью переходят к обитанию в ксерофильных биотопах и агроценозах. Гнездовые участки *M. flava*, как правило, удалены на 100—300 м от кормовых (берега водоемов, тростниковые заросли, агроценозы). *M. flava* гнездо строит в густом травостое, на земле, иногда в непосредственной близости от кустарников и тростниковых зарослей, образует небольшие гнездовые поселения до 4—6 пар, часто совместно с близкими видами (*M. lutea*, *M. citreola*). *M. flava* является видом, который использует направления г-стратегии, характеризующиеся высокой численностью, высокой плотностью гнездовых поселений, сравнительно быстрым гнездовым циклом, большим количеством птенцов, неспециализированным или малоспециализированным питанием. *M. flava* как вид адаптирован к стабильной и богатой среде — луговым и пойменным мезофильным ценозам.

Таким образом, основными лимитирующими факторами в пространстве ареала *M. flava* являются: наличие достаточно влажных биотопов для гнездования, наличие потенциальной кормовой базы, характерной для данного вида, наличие условий для возникновения генетико-экологической дифференциации в популяциях, в совместных гнездовых поселениях и наличие подходящих условий для гнездования в черте урбанизированных ландшафтов — очистные сооружения, пруды, др. [19, 47, 48, 49].

Основными тенденциями в изменении современных границ ареала *M. flava* являются активная генетико-экологическая дифференциация и обособление 4 форм *M. f. flava*, *M. f. beema*, *M. f. thunbergi* и *M. f. leucocephala* в пространстве ареала: *M. f. flava* продвигается на северо-восток ареала, *M. f. beema* — в северные и западные области ареала, *M. f. thunbergi* расширяет южные границы ареала, *M. f. leucocephala* — северо-западные. Расширение и смещение границ ареалов 4 форм *M. flava* связаны с историческим развитием и формированием гнездопригодных биотопов с достаточно развитой системой увлажнения в рамках лесостепных и степных ландшафтов центральной части Приволжской возвышенности и связанных с ними типичных болотно-луговых и луговых, пойменных растительных ассоциаций, которые создают характерные микробиотопы для ее гнездования в долинах и поймах рек Среднего Поволжья и сопредельных территорий, захватывая степную и лесостепную зоны. Взаимное расширение границ ареалов разных подвидовых форм *M. flava* стало возможно благодаря сохранности луговых, лугово-болотных и пойменных ценозов как интразональных комплексов в различных природных зонах (от тундры и лесотундры до лесостепи и степи), а также сохранности в данных биотопах ключевых объектов потенциальной кормовой базы. Вслед за расширением и взаимопроникновением границ ареалов 4 форм *M. flava* исторически изменился и выбор гнездовых биотопов в южных областях европейской части Рос-

* Статистическая значимость различий между выборками высокодостоверна.

сии — здесь *M. flava* чаще использует мезофильные луга, сельскохозяйственные угодья, очистные сооружения крупных населенных пунктов, различные объекты гидротехнического строительства, деградированные пойменные луга. Кроме того, возрастание экологической пластичности *M. flava* можно рассматривать как результат приспособления вида к обитанию в антропогенной среде урбанизированных ландшафтов.

Авторы выражают искреннюю благодарность В.М. Лоскоту (Зоологический институт РАН, С.-Пе-

тербург) и П.С. Томковичу (ЗМ МГУ, Москва) за курирование работы в коллекционных фондах.

* * *

Работа выполнена при поддержке регионального гранта Российского фонда фундаментальных исследований Поволжье (грант № 09-04-97012-р_поволжье_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Муравьев И.В., Вилкова О.С., Потемина Е.В. Этимология названий семейства трясогузковых (Motacillidae) // Философия отечественного образования: история и современность. Сб. статей IV Междунар. науч.-практ. конф. Пенза, 29 февраля—1 марта 2008 г. Пенза: РИО ПГСХА, 2008. С. 46—47.
2. Приезжев Г.П. Семейство трясогузковые Motacillidae // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука, 1978. С. 145—157.
3. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири (справочник-определитель). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 608 с.
4. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Т. 2. Ч. 1. Киров: Триада+, 2006. 448 с.
5. Муравьев И.В. Сравнительная экология близкородственных видов на примере рода Motacilla L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1997. 17 с.
6. Муравьев И.В. Экология группы "желтых" трясогузок в Среднем Поволжье // Бутурлинский сборник: Мат-лы III Всерос. Бутурлинских чтений. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2010. С. 241—252.
7. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 367 с.
8. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 366 с.
9. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю., Шляхтин Г.В., Кошкин В.А., Хучраев С.О., Угольников К.В. Птицы севера Нижнего Поволжья: В 5 кн. Кн. IV. Состав орнитофауны / Под ред. Е.В. Завьялова. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2009. 268 с.
10. Лебедева М.И. К изучению миграций желтой трясогузки и деревенской ласточки // Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 270—276.
11. Cramp S. The Birds the Weatern Palearctic. Oxford: Oxford Univ. Press, 1988. 1063 p.
12. Vaurie C. The birds of the palearctic fauna. Passeriformes. P. I—XII. L.: Witherby, 1959. 762 p.
13. Гладков Н.А. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Советская наука, 1954. С. 594—690.
14. Дементьев Г.П. Воробьиные // Птицы СССР (Полный определитель птиц СССР С.А. Бутурлина и Г.П. Дементьева). Т. 4. М.; Л.: Изд-во КОИЗ, 1937. 334 с.
15. Воронцов Е.М. Птицы Камского Приуралья // Уч. зап. Горьковского ун-та. 1949. Вып. 14. С. 53—71.
16. Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляров Л.П. Птицы Белоруссии (справочник-определитель гнезд и яиц). Минск: Вышейшая школа, 1989. 480 с.
17. Лысенков Е.В. Сравнительная экология трясогузок в условиях их совместного обитания в Мордовской АССР // Экологические исследования структуры природных сообществ. Саранск: Саранский пед. ин-т, 1987. С. 118—124.
18. Муравьев И.В., Фролов В.В. Особенности орнитофауны пригородной зоны г. Пензы // Охрана и воспроизводство птиц пригородных лесов и зеленых насаждений, Львов: Львовский ун-т, 1992. С. 62—67.
19. Рахимов И.И. Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань: Мастер Лайн, 2001. 272 с.
20. Зимин А.Б. К вопросу о составе и численности птиц нагорных дубрав Чувашии // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. (Биол. ин-т. Казанского фил.). М.: Наука, 1964. С. 98—102.
21. Ивантер Э.В. Птицы северо-восточной Карелии (к количественной характеристике лесных орнитокомплексов) // Вопросы экологии животных. Ин-т биол. Карельского фил. АН СССР. Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1969. С. 93—103.
22. Владышевский Д.В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука, 1975. 197 с.
23. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 2. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 504 с.
24. Измайлов И.В. Материалы по населению птиц поймы р. Клязьмы во Владимирской области // Современная орнитология. М.: Наука, 1994. С. 213—216.
25. Рузский М.Д. Материалы к изучению птиц Казанской губернии // Тр. общ. естествоиспытателей при импер. Казанском ун-те. 1893. Т. 25. Вып. 6. 398 с.
26. Курлавиčius П. Биотопическое распределение птиц в агронасаждениях. Вильнюс: Мокслас, 1986. 106 с.
27. Брукас А., Валюс В., Саснаускас П. О полевых орнитофаунистических исследованиях холмистого агроландшафта (на примере колхоза Обялия Алитусского р-на Литовской ССР) // Экология птиц Литовской ССР. 2. Птицы агроландшафта. Вильнюс: Ин-т зоол. и паразитол. АН Литовской ССР, 1981. С. 160—172.
28. Васильев И.Е. Влияние антропогенного беспокойства на видовой состав и численность птиц полей и полевых полос окрестностей Волгограда // Антропологическое воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград: Волгоградский пед. ин-т, 1980. С. 44—50.
29. Васильев И.Е., Кубанцев Б.С. Птицы полей сельскохозяйственных культур в северных районах Нижнего Поволжья // Фауна и экология позвоночных животных в