

*На правах рукописи*



Палько Игорь Владимирович

**БИОЛОГИЯ ДРОЗДОВ РОДА *COPSYCHUS* (TURDIDAE,  
PASSERIFORMES) КАК ПТИЦ-ДУПЛОГНЁЗДНИКОВ  
ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

**03.02.04 – зоология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук**

**Москва**

**2012**

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук  
Калякин Михаил Владимирович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук  
Нумеров Александр Дмитриевич,  
Биолого-почвенный факультет  
Воронежского государственного  
университета

кандидат биологических наук  
Морозов Николай Сергеевич,  
Институт проблем экологии и  
эволюции РАН  
им. А.Н. Северцова

Ведущая организация:

Московский педагогический  
государственный университет

Защита состоится 27 февраля 2012 г. в 15 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1.  
Факс: 8 (495) 939–17–46; E-mail: irbeme@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат диссертации разослан \_\_\_\_\_ 2012 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



И.Р. Бёме

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Птицы-дуплогнёздники представляют собой характерный элемент практически всех лесных экосистем. Благодаря способности занимать искусственные гнёздовья дуплогнёздники являются удобным модельным объектом для изучения различных сторон экологии птиц. Исследованиям особенностей биологии представителей данной экологической группы посвящено значительное число работ, подавляющее большинство которых выполнено в умеренной зоне (например, Alerstam, Högstedt, 1981; van Balen et al., 1982; Lundberg, Alatalo, 1992; Зацаринный, Константинов, 2007; и мн. др.). Среди немногих работ, выполненных в тропиках, большинство относится к дуплогнёздникам Нового Света (Skutch, 1946; Brightsmith, 2005; Monterubbio-Rico, Escalante-Pliego, 2006; White et al., 2006; Cockle et al., 2011); для Юго-Восточной Азии такие работы единичны (Dunmak, Sitasuwan, 2007; Kurniandaru, 2008; Fan et al., 2009).

Известно, что размножение в дуплах является одной из стратегий, которая может приводить к более высокому успеху гнездования (Lack, 1954; Nice, 1957; Johnson, Kermott, 1994). В тропических лесных биоценозах среда часто крайне насыщена дуплами или иными укрытиями, подходящими для размещения гнезда, число закрытых убежищ здесь может быть значительно большим, чем в лесах умеренной зоны. Особенно многочисленны небольшие по объёму полости, которые могут занимать мелкие воробьиные птицы (Boyle et al., 2008). Несмотря на это, в тропических лесах, и в частности – в равнинных тропических лесах Юго-Восточной Азии, экологическая ниша дуплогнёздников воробьиными птицами, при их общем высоком видовом разнообразии, занята в удивительно малой степени (Калякин и др., 1997; Robson, 2005). Так, в национальном парке Кат Тиен, расположенном на юге Вьетнама, из 105 видов размножающихся здесь воробьинообразных птиц в дуплах гнездится только 11 (Polet, Khahn, 1999).

В качестве модельных видов для изучения биологии мелких дуплогнёздников нижних ярусов тропических равнинных лесов юга Вьетнама были выбраны белопопаничный шама-дрозд *Copsychus malabaricus* (далее шама) и сорочий шама-дрозд *C. saularis* (далее сорочий дрозд), как типичные представители данной экологической группы. Мы предприняли попытку изучить биологию этих птиц и выявить причины их успешного существования на юге Вьетнама в качестве первого шага на пути исследования экологии птиц-дуплогнёздников в условиях насыщенных лесных биоценозов Юго-Восточной Азии.

**Цели и задачи исследования.** Целью нашей работы было выявление основных аспектов биологии дроздов из рода *Copsychus* в равнинных лесах юга Вьетнама в условиях эксперимента с использованием искусственных гнёздовий. Для достижения поставленной цели мы решали следующие задачи:

1) выявление биотопических предпочтений, характера распределения в районе проведения исследований и плотности населения выбранных видов в различных биотопах, а также определение склонности дроздов к заселению искусственных гнёздовий;

- 2) описание основных параметров видовой биологии шамы и сорочьего дрозда в районе исследований, в том числе:
- характеристик гнездовой биологии и их межгодовой изменчивости,

- особенностей поведения птиц во время сезона размножения и в негнездовой период;

3) выявление уровня хищничества, а также внутри- и межвидовой конкуренции за гнездовые укрытия на развеске дуплянок и в естественных условиях.

**Научная новизна работы.** Впервые детально изучена биология двух видов рода *Copsychus* в пределах их нативного ареала. Также впервые проведён успешный масштабный многолетний эксперимент по использованию искусственных гнездовых для изучения биологии птиц-дуплогнездников в условиях тропических равнинных муссонных лесов. Своеобразие условий проведения данного эксперимента обусловлено спецификой действия как абиотических, так и биотических факторов, влияющих на такие параметры, как сохранность искусственных гнездовых, их заселяемость животными, конкурирующими с птицами за эти укрытия, а также воздействие многочисленных и разнообразных по своим биологическим особенностям хищников. Объём сведений по биологии дрозда шамы, собранных и проанализированных за время проведения многолетнего эксперимента, позволяют в дальнейшем использовать его в качестве модельного вида как при изучении биологии птиц-дуплогнездников, так и при выполнении сравнительных исследований биологии птиц тропических муссонных лесов Юго-Восточной Азии. Впервые на большом материале рассмотрены конкретные взаимоотношения между животными из различных систематических групп, конкурирующими за естественные укрытия в условиях насыщенных лесных биоценозов тропических муссонных лесов.

**Практическое значение работы.** Данные диссертации дополняют существующие представления об особенностях функционирования тропических лесных экосистем, активно трансформируемых или уничтожаемых в настоящее время. Полученные детальные сведения о биологии конкретных видов позволяют использовать их в качестве видов-индикаторов состояния природных и нарушенных экосистем, а также использовать в качестве модельных при проведении сравнительных исследований других групп птиц. Полученный опыт использования искусственных гнездовых открывает возможность его применения при решении различных вопросов экологии тропических лесных птиц и управления их популяциями. Материалы работы могут быть использованы при составлении лекционных курсов по общей зоологии, орнитологии и экологии в высших учебных заведениях.

**Апробация работы.** Материалы диссертации представлены на семинарах Южного отделения Совместного российско-вьетнамского тропического центра (Хошимин, 2008, 2009), международной конференции «Tropical Vertebrates in Changing World» (Bonn, 2009), заседании орнитологического семинара Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ, Союза охраны птиц России, Мензбирова орнитологического общества, и Московского общества испытателей природы (Москва, 2009); XIII международной орнитологической конференции Северной Евразии (Оренбург, 2010), на 25-м Международном орнитологическом конгрессе (Кампус ду Жордау, Бразилия, 2010) и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Публикации.** По материалам исследований опубликованы 5 научных работ, из которых 1 статья в журнале, рекомендованном ВАК.

**Объём и структура работы.** Диссертация изложена на 115 страницах печатного текста и состоит из введения, 4-х глав, выводов и списка цитируемой литературы,

включающего 200 источников, из которых 157 – на иностранных языках. Работа содержит 4 таблицы и 16 рисунков.

**Благодарности.** Я приношу огромную благодарность моему научному руководителю д.б.н. М.В. Калякину за поддержку и помощь на всех этапах работы, дирекции Совместного российско-вьетнамского тропического центра и представителям администрации его Южного отделения, обеспечившим возможность проведения длительных полевых работ. Я искренне признателен д.б.н. Л.П. Корзуну, к.б.н. П.В. Квартальнову, Нгуен Ван Тхиню, к.б.н. В.А. Зрянину, к.б.н. С.С. Гоголевой, к.б.н. Н.А. Формозову, к.б.н. А.Б. Керимову, д.б.н. В.В. Иваницкому, к.б.н. Э.А. Галояну, к.б.н. А.Б. Васильевой, к.б.н. А.Е. Балакиреву, к.б.н. А.Е. Аничкину, к.б.н. Н.А. Пояркову и к.б.н. С.В. Огурцову за тщательное и плодотворное обсуждение материалов диссертации, всестороннюю помощь при проведении полевых работ и различных этапов обработки материала и написании работы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** обоснована актуальность темы, сформулирована цель и задачи исследования.

### ГЛАВА 1. Обзор литературы

#### 1.1 Особенности биологии птиц-дуплогнёздников

Раздел посвящён определению состава, эволюционной и экологической специфики группы птиц-дуплогнёздников и характеристике главных особенностей их биологии. Описаны типы гнездовых укрытий, используемых птицами, и варианты классификации птиц-дуплогнёздников. Проведено сравнение главных черт гнездовой биологии открыто- и закрытогнездящихся птиц. В частности, обсуждаются преимущества гнездования птиц в дуплах в сравнении с их размножением в открытых гнёздах (Lack, 1954; Nice, 1957; Johnson, Kermott, 1994).

#### 1.2 Особенности гнездовой биологии тропических воробьиных птиц

Обсуждаются особенности гнездовой биологии воробьиных птиц-дуплогнёздников тропических регионов. Основными чертами, отличающими дуплогнёздников тропиков от птиц этой экологической группы умеренных широт являются значительно меньшее среднее число яиц в кладке, более продолжительный период насиживания кладки и выкармливания птенцов и более низкий успех гнездования, который связывают в основном с большим прессом хищников. Приведены данные о разнообразии воробьинообразных птиц-дуплогнёздников в тропиках и в умеренных широтах.

#### 1.3 Данные о биологии дроздов рода *Copsychus*

В разделе приводится обзор сведений об основных характеристиках биологии шамы и сорочьего дрозда.

##### 1.3.1 Белопоясничный шама-дрозд

Шама – небольшая насекомоядная птица; длина тела 21–30 см, масса 31–42 г. Для вида характерен половой диморфизм, самки окрашены бледнее самцов. Птицы оседлые, территориальные. Естественный ареал вида охватывает территорию от Индии, Непала, Шри-Ланки и Андаманских о-вов до Бирмы, Таиланда, Индокитая, Малайзии, Борнео, Явы, Суматры и островов Индонезии. Обитает в широком спектре биотопов: держится в нижних ярусах смешанных диптерокарповых лесов, в

бамбуковых зарослях, нарушенных вторичных джунглевых древостоях и на опушках, встречается в плантациях древесных пород, мангровых лесах, прибрежных болотистых лесах. В северной части Южного Вьетнама сезон размножения длится с марта по июнь и приходится на окончание сухого и первую половину влажного сезонов. Гнездо обычно располагается на высоте до 5 м в дуплах деревьев, расщелах пней, в основаниях бамбуковых кустов или в других нишах естественного происхождения. Самец выбирает несколько мест для постройки гнезда и закладывает фундамент сразу нескольких гнёзд, а окончательный выбор гнездовой ниши осуществляет самка. Вид способен занимать искусственные гнездовья.

### 1.3.2. Сорочий шама-дрозд

Насекомоядные оседлые территориальные птицы; длина тела 19–21 см, масса 29–41 г. Распространён шире, чем шама, ареал охватывает территорию Индии, Шри-Ланки, Индокитая, юга Китая, Филиппины, Малайский п-ов, острова Борнео, Суматра и Ява. В меньшей степени, чем шама, связан с первичными или слабонарушенными лесами, населяет разного рода опушечные местообитания, встречается в сухих разреженных листопадных лесах, нарушенных заболоченных древостоях, на облесённых берегах крупных рек, в бамбучниках, мангровых лесах, в садах и парковых насаждениях. Сезон размножения на юге Вьетнама длится с конца февраля по июнь. Гнездо располагается на высоте от 2 до 15 м в дуплах, в нишах обрывов, в щелях построек, в основании бамбуковых кустов и в полых бамбуковых стеблях, как и шама способен занимать искусственные гнездовья.

## **ГЛАВА 2. Методы**

Сбор материала проводили в период с 2007 по 2011 гг. на юге Вьетнама. Основная часть данных собрана в национальном парке Кат Тиен (всего 17 месяцев полевых работ), кратковременные наблюдения выполнены в сухих диптерокарповых лесах в национальном парке Йок Дон и в мангровых лесах в биосферном заповеднике Кан Зе (всего 16 дней полевых работ).

В различных биотопах национального парка Кат Тиен в виде нескольких линий и одной почти квадратной по форме площадки были размещены 209 дуплянок. Перед началом сезона размножения шама и сорочьего дрозда в марте 2008 г. были развешены 168 дуплянок, в начале апреля 2009 г. добавлены 36 дуплянок, в марте 2010 г. – ещё 5. Дуплянки укрепляли на стволах деревьев в 1.5–3 м от земли в 30–50 м друг от друга.

В слабо- и сильно-нарушенном смешанном лагерстремиевом лесу с преобладанием *Lagerstroemia* sp. (Lythraceae), *Tetrameles nudiflora* (Datisceae), *Adina cordifolia* (Rubiaceae), *Ficus* sp. (Moraceae), *Azelia xylocarpa* (Caesalpinaceae) и др. размещены 104 искусственных гнездовья. Биотоп характеризуется высокой или средней сомкнутостью крон и большим количеством деревьев первого яруса, хорошо выраженным подростом, относительно слабым развитием травянистого покрова или его отсутствием. В указанное число входят 34 дуплянки, размещенные квадратно-гнездовым методом в виде площадки в I декаде апреля 2009 г.; гнездовья на площадке располагали на равном расстоянии друг от друга, составлявшим 50 м.

В высокостойных травянистых зарослях высотой от 50 до 250 см, в основном сформированных представителями сем. Роасеae и Zingiberaceae, разместили 53 дуплянки. Для этого биотопа характерно крайне малое количество деревьев и

отсутствие древесного подроста. В эту группу мы включили также дуплянки, расположенные в бамбучнике, т.е. в зарослях крупностебельного бамбука с побегами высотой до 20 м, с толстым слоем листового опада, полным отсутствием древесных и почти полным отсутствием травянистых растений.

На заброшенных плантациях (далее «сад») были размещены 52 дуплянки. Плантации представляют собой заброшенные посадки кешью и гревии (*Anacardium* sp., *Grewia* sp.) с равномерным распределением невысоких деревьев и неполной сомкнутостью крон, хорошо выраженным, но невысоким травянистым покрытием и отсутствием древесного подроста.

Размеры гнездовий, собранных из цельных досок, составили: высота корпуса 28 см, ширина корпуса 15 см, диаметр летка 5.5 см, расстояние от нижнего края летка до дна 12 см, размер крышки – 18×18 см. В качестве эксперимента 13 гнездовий из числа размещенных на развеске в 2009 г. отличались от стандартной конструкции: у них отсутствовала верхняя половина передней стенки корпуса, играющая роль летка. Глубина таких гнездовий от нижнего края летка также составляла 12 см.

Наружные поверхности дуплянок окрашивали масляной краской в чёрный цвет, для защиты кладок от хищников крышки были закреплены по бокам проволокой. Проверку дуплянок осуществляли раз в 7–12 дней, были описаны и измерены 229 гнёзд, 265 кладок и 455 птенцов.

Подросших птенцов, ещё не покинувших гнезда, метили металлическими и цветными пластиковыми кольцами, так же как и взрослых птиц, которых удалось поймать. Взрослых птиц отлавливали с помощью 6–9 паутинных сетей (длина 10 м, 5 карманов), расставленных на территории развески на расстоянии 50 м друг от друга, месторасположение сетей меняли примерно раз в 4 дня. Кроме того, взрослых птиц отлавливали мобильной малой сетью (длина 3 м, 5 карманов), которую выставляли непосредственно перед занятыми дуплянками. Большую часть времени облавливали территорию в лесной части развески, наибольшее число птиц поймано малой сетью перед занятыми ими гнездовьями. С 2008 по 2011 гг. отловлены и индивидуально помечены 190 взрослых особей двух видов: шамы (n=181) и сорочьего дрозда (n=9); перед вылетом из гнёзд окольцованы 455 птенцов шамы.

В течение всего сезона размножения модельных видов мы удаляли из них гнёзда муравьёв, ос, грызунов и других животных. Ежегодно до начала сезона размножения проводили замену примерно 30% дуплянок – сгнивших или имевших значительные разрушения. Новые гнездовья были точными копиями старых и размещались на тех же местах. По окончании размножения птиц в дуплянках в июле из них удаляли использованные птичьими гнёзда и другие накопившиеся в них материалы. В порядке эксперимента в лесной части развески при замене сломанных гнездовий перед сезоном размножения птиц в 2009, 2010 и 2011 гг. оставляли по 5 дуплянок разной степени нарушенности.

Во всех районах работ наблюдения за поведением птиц проводили с помощью 12-кратного бинокля. Проводили также поиск гнёзд шамы и сорочьего дрозда, расположенных в естественных укрытиях; найдены, соответственно, 16 и 4 гнезда.

Для определения плотности населения птиц на территории развески во время гнездовых сезонов 2009, 2010 и 2011 гг. выполняли маршрутные учёты поющих самцов. Учёты двух видов дроздов проводили в предпочитаемых ими типах биотопов. Три маршрута длиной 1, 2.5 км (лесная часть развески) и 1.5 км

(сменяющие друг друга высокотравье, бамбучник и лесные биотопы) проходили один раз в 15 дней, в утренние часы. Учитывали всех поющих самцов, отмеченных на расстоянии до 50 м от наблюдателя или попадающих в поле зрения. Для того, чтобы определить, не привлекает ли развеска повышенное число птиц, 15 и 16.05, а также 5 и 6.06.2011 г. проведены двукратные сравнительные учёты поющих самцов на территории развески и на удалённых от неё маршрутах. Проводили также учёты численности сорочьего дрозда во время работ в заповеднике Кан Зё, длина маршрута составляла 2.5 км; во время экспедиции в национальный парк Йок Дон общее обилие модельных видов оценивали приблизительно, основываясь на опыте предыдущих наблюдений.

Границы индивидуальных участков самцов определяли во время сезона размножения по крайним точкам индивидуального участка, в которых зафиксирована песенная активность данной особи или агрессия по отношению к другим самцам.

При взвешивании птенцов использовали электронные весы с точностью измерения до 0.01 г, взвешивание проводили в одно и то же время дня (в полдень). Темпы роста птенцов описаны на основании данных по четырём выводкам шамы и одному выводку сорочьего дрозда.

Для оценки обилия и доступности гнездовых ниш в различных биотопах национального парка Кат Тиен в 2011 г. проведён однократный учёт дупел и других укрытий. В лесном биотопе, бамбучнике и заброшенных древесных плантациях выделили по 1 площадке размером 50×50 м. На каждой площадке провели учёт дупел и различных ниш на высоте до 2 м, подходящих для расположения гнёзд шама-дроздов. Оценку гипотетической пригодности ниш для расположения гнезда шама-дроздов выполняли на основании данных о найденных ранее гнёздах, расположенных в естественных укрытиях, данных литературы и субъективного взгляда исследователя.

Статистический анализ данных выполнен в программе STATISTICA 6.0. Все тесты были двухсторонними, различия считали достоверными при  $p < 0.05$ . Процентные соотношения сравнивали с помощью критерия  $\chi^2$  с поправкой Йетса и теста Фишера (Fisher exact test).

### **ГЛАВА 3. Результаты**

#### **3.1. Географическое распространение, биотопическое распределение и численность шамы и сорочьего дрозда**

Места проведения наших исследований расположены в центральной части ареалов шамы и сорочьего дрозда. Имеющиеся собственные и литературные данные позволяют относить эти территории к оптимуму их видовых ареалов.

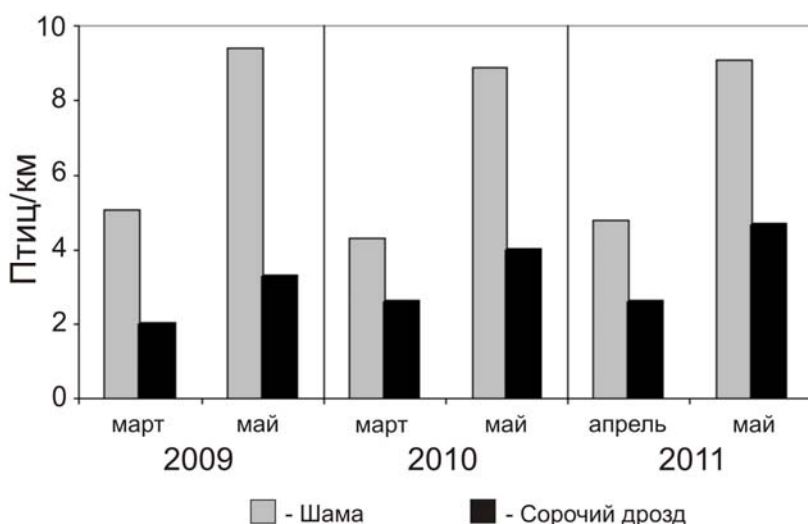
На основании многочисленных наблюдений за шамой, предпочитаемым биотопом для данного вида в равнинных лесах юга Вьетнама можно считать полидоминантный многоярусный лес слабой и средней степени нарушенности с обилием молодых деревьев высотой 1–2 м в подросте и с малым количеством или полным отсутствием травянистого покрова. При этом в национальном парке Кат Тиен шاما демонстрирует большую пластичность при выборе биотопа, здесь он также обычен в бамбуковых зарослях, на лесных опушках, в различных антропогенных местообитаниях.



Сорочий дрозд, в отличие от шамы, тяготеет к более открытым местообитаниям – лесным опушкам, зарослям бамбука, пересохшим руслам ручьёв, обочинам дорог и другим местообитаниям, в том числе имеющим антропогенное происхождение. Вид в значительной мере привязан к мелким пресноводным водоёмам – ручьям, прудам и непересыхающим лужам, то есть к станциям, в которых представлены участки с влажной оголённой или покрытой редкой травой почвой. В лесных биотопах малой и средней степени нарушенности сорочий дрозд не встречается.

В местах проведения наших работ в национальном парке Кат Тиен шама населяет разнообразные лесные и опушечные биотопы и распределён по территории относительно равномерно. Сорочий дрозд, в силу специфике его требований к местам обитания, привязан к ограниченному набору местообитаний и распределён по территории парка неравномерно.

Результаты учётов показали, что шама является одной из самых многочисленных птиц национального парка Кат Тиен, а сорочий дрозд обычен в предпочитаемых им биотопах (рис. 1).



**Рисунок 1.** Результаты учётов поющих самцов шамы и сорочьего дрозда (число самцов/ км маршрута) в 2009–2011 гг. в национальном парке Кат Тиен в начале и в разгар гнездового сезона.

Результаты сравнительных попарных учётов, проведённых в 2011 г. на территории развески и на отдалённых от неё маршрутах, показали, что наличие дуплянок не влияет на локальную численность шамы. Показатели численности шамы при первой и второй паре учётов составили, соответственно, 8 и 8.5 ос./км, а затем 8 и 7.5 ос./км.

В мангровых лесах биосферного заповедника Кан Зё шама нами не отмечен, численность сорочьего дрозда в начальный период роста вокальной активности самцов перед гнездованием составила 4.3 ос./км. В национальном парке Йок Дон согласно нашим оценкам, шама является редким видом, а сорочий дрозд – обычным.

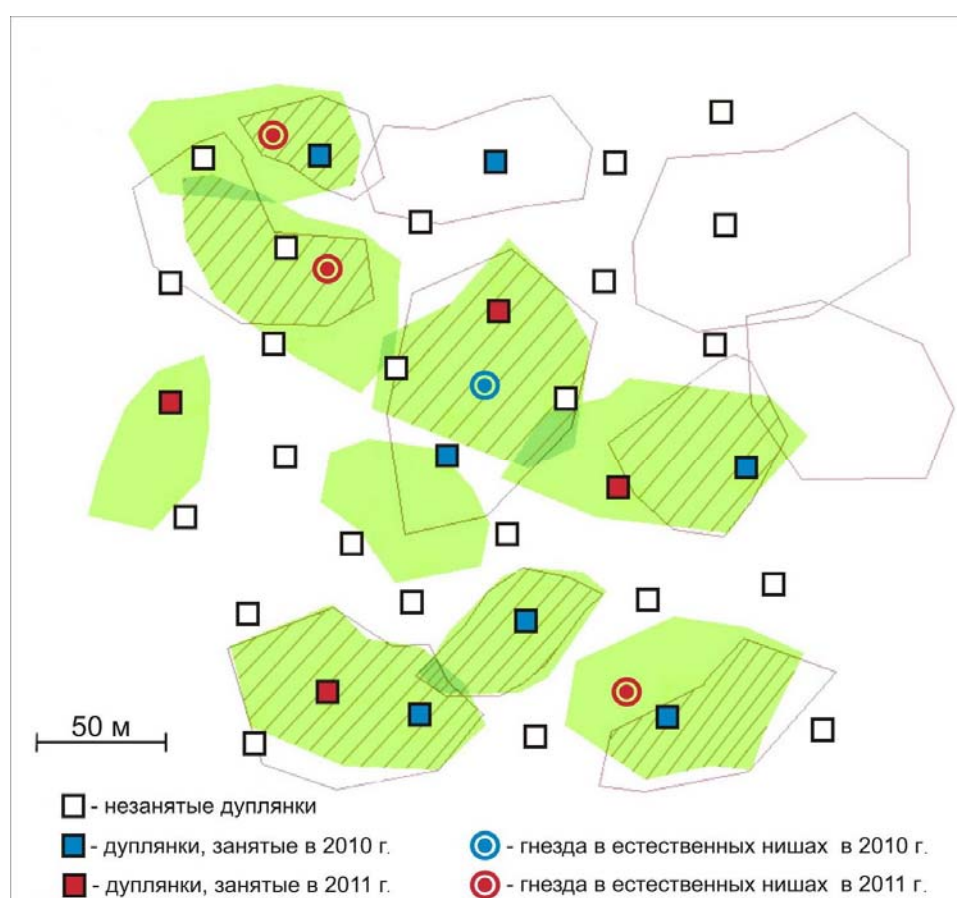
### 3.2. Степень оседлости и территориальное поведение дроздов рода *Copsychus*

Повторные поимки помеченных птиц были очень редки и относятся только к одному виду – шаме. С 2009 по 2011 гг. были вторично отловлены 12 птиц, помеченных ранее во взрослом возрасте (7♂, 5♀), а также 2 птицы, помеченные птенцами (1♂, 1♀). Ни одна птица не отлавливалась дважды около занятой ей дуплянки, но большинство из них оставалось в пределах своих индивидуальных участков и были пойманы на расстоянии не более 50 м от места кольцевания (только одна самка из 12 птиц, окольцованных в половозрелом возрасте повторно отловлена в 270 м от места кольцевания). Кроме того, из 10 самцов шамы, отмеченных в 2010 г.

на площадке, где мы анализировали изменчивость индивидуальных участков, на следующий год мы встретили 7 птиц (см. далее). Каждая птица из числа повторно отловленных была переотловлена только однажды.

Самцы шамы и сорочьего дрозда охраняют границы своего индивидуального участка от вторжения других самцов своего вида в течение всего года. Размер индивидуального участка у самцов шамы в национальном парке Кат Тиен, определённый для 19 особей, обитающих в лесном биотопе, составил в среднем 0.32 га ( $\min=0.2$  га,  $\max=0.62$  га).

Для изучения динамики размеров и границ индивидуальных участков шамы на развеске из 34 дуплянок в форме площадки в мае 2010 г. проведено картирование индивидуальных участков всех державшихся на площадке самцов (рис. 2). На территории развески описаны участки 10 самцов. В среднем площадь индивидуального участка составила 0.34 га ( $\min=0.2$  га,  $\max=0.6$  га), при этом не менее чем у 7 самцов показано небольшое перекрывание участков.



**Рисунок 2.** Схема границ индивидуальных участков самцов шамы (ИУ) на площадке с дуплянками. Линиями обозначены границы ИУ в 2010 г.; закрашенные области – ИУ в 2011 г.; заштрихованные области – части ИУ, оставшиеся неизменными в течение года.

В мае 2011 г. мы провели аналогичные наблюдения на той же пробной площадке (рис. 2). Во время сезона размножения 2011 г. на площадке отмечены 9 самцов, 7 из которых оставались на своих индивидуальных участках с предыдущего сезона. В течение одного года на территории площадки появились участки двух новых самцов, а трёх птиц, отмеченных в прошлом году, нам встретить не удалось.

Средний размер индивидуального участка на площадке в 2011 г. оказался меньше, чем в 2010 г., и составил 0.24 га ( $\min=0.2$  га,  $\max=0.4$  га). Показано частичное перекрывание участков у 6 самцов. Два из трёх гнезд, расположенных в естественных укрытиях в 2011 г., принадлежали самцам, сохранившим свои индивидуальные

участки в сходных границах с прошлого сезона размножения, но размножившимся в 2010 г. в дуплянках, расположенных на их участках.

В национальном парке Йок Дон размер индивидуального участка шамы, определённый у двух самцов, составил 1 и 0.4 га.

В национальном парке Кат Тиен определена площадь индивидуального участка самцов сорочьего дрозда при наблюдениях за 4 особями, размер индивидуального участка у разных самцов изменялся от 2 до 3.5 га и составил в среднем 3 га. При этом в мангровых лесах биосферного заповедника Кан Зё, где численность сорочьего дрозда заметно выше, размер индивидуального участка самцов в среднем составлял 0.5 га (min=0.3 га, max=1.2 га).

Наблюдения, проведённые в январе 2010 г., показали, что индивидуальный участок у шамы и сорочьего дрозда охраняется в течение круглого года.

### **3.3. Годовой цикл шамы и сорочьего дрозда**

Начало периода размножения шамы, за которое мы принимали дату откладки первого яйца в первой обнаруженной кладке, приходится на март–апрель (см. раздел 3.6). Таким образом, период кормления выводка обычно совпадает с увеличением количества осадков в начале влажного сезона. Окончание периода размножения шамы, принимаемое как момент вылета последних птенцов из известных нам гнёзд, приходится на конец июня – начало июля, то есть на разгар влажного сезона. Самок с выраженным наседным пятном мы ловили на территории развески с I декады апреля по II декаду июня в 2008–2010 гг. и со II декады апреля по I декаду июня в 2011 г.

По оценке, основанной на уровне вокальной активности и небольших по объёму наблюдениях за гнёздами сорочьего дрозда, гнездовой сезон этого вида в национальном парке Кат Тиен продолжается как минимум с конца марта по июль, в данный период вокальная активность самцов находится на высоком уровне.

В последние недели гнездового сезона у птиц начинается линька, о продолжительности этого периода у нас данных нет. В период второй половины влажного и в начале сухого сезона полевые работы не проводились, поэтому особенности биологии птиц в это время не описаны.

В зимние месяцы, на которые в национальном парке Кат Тиен приходится разгар сухого сезона, показано почти полное отсутствие песенной активности как сорочьего дрозда, так и шамы, птицы в это время слабо заметны и большую часть времени проводят в бездействии и кормёжке.

### **3.4. Выбор гнездового укрытия, строительство гнезда и спаривание**

На основании двух наблюдений описано поведение самца шамы при рекламировании выбранной им дуплянки перед самкой. Самки шамы при строительстве гнезда ведут себя крайне осторожно, однако нам впервые для данного вида удалось описать процесс гнездостроения. Наблюдений за строительством гнезда у сорочьего дрозда мы не проводили. Подробно описано спаривание птиц на основании наблюдений за двумя парами шамы и одной парой сорочьего дрозда.

### **3.5. Заселение шамой искусственных гнездовых**

Использование дуплянок выбранного нами типа оказалось успешным только отчасти – гнездовья активно заселял шама, сорочий дрозд в дуплянках не гнезвился. В связи с этим, объём данных, собранных по гнездовой биологии шамы, значительно превосходит совокупность материалов об особенностях сорочьего дрозда.

Основные результаты исследований биологии размножения шамы на территории с искусственными гнездовьями с 2008 по 2011 гг. представлены в таблице 1.

В 2008 г. из 168 дуплянок занятыми оказались 56.5%. В связи с тем, что самец может начинать строительство сразу нескольких гнёзд, а окончательный выбор принимается самкой, яйца были отложены только в 43.4% дуплянок. В течение второго года исследований из 204 дуплянок был занят 43.1%, то есть на 13.4% меньше, чем в предыдущем году. Кладки шамы в 2009 г. обнаружены в 34.8% дуплянок. В 2010 г. показано дальнейшее снижение заселяемости дуплянок шамой. Из 209 гнездовий занятыми оказались только 34%, кладки отмечены в 29.6%. В 2011 г. из 209 дуплянок шамой были заняты лишь 11.5%, кладки были отложены всего в 8.1% гнездовий. При сравнении числа занятых дуплянок в течение трёх лет тест Фишера показал наличие достоверных отличий между 2008 и 2009 гг. ( $p < 0.01$ ), между 2008 и 2010 гг. ( $p < 0.001$ ) а также между каждым из первых трёх лет работ и 2011 г. ( $p < 0.001$ ). Число дуплянок, содержащих кладки, достоверно различалось в 2008 и 2010 гг. ( $p < 0.01$ ), а также между каждым из первых трёх лет работ и 2011 г. ( $p < 0.001$ ).

**Таблица 1.** Основные данные о размножении шамы в искусственных гнездовьях в 2008–2011 гг.

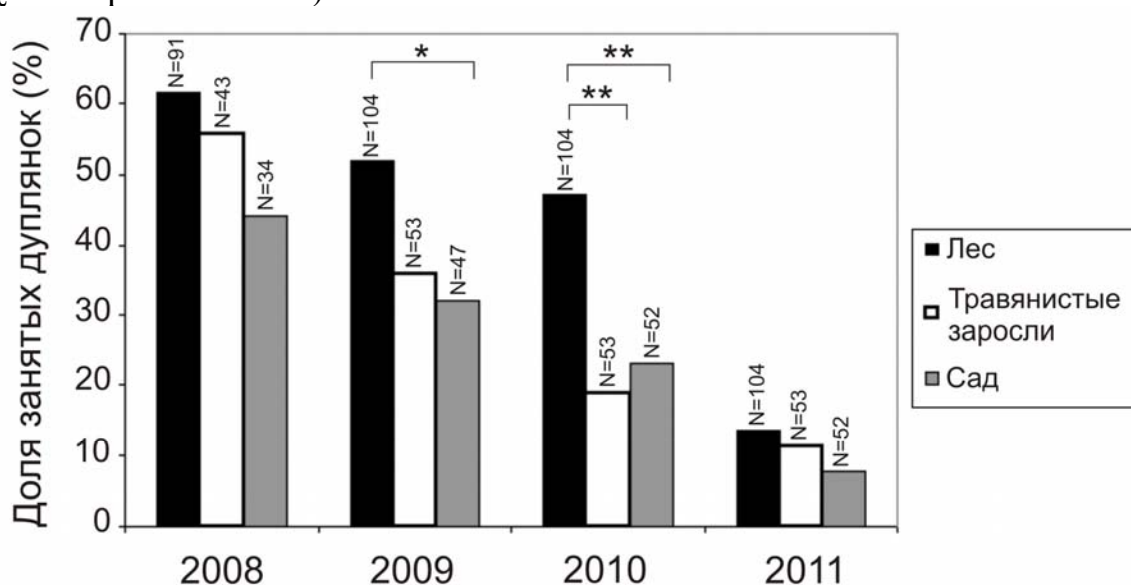
Год	2008	2009	2010	2011
Общее число дуплянок	168	204	209	209
Даты откладки первого яйца и вылета птенцов последнего выводка шамы на развеске	25.03–24.07	29.03–21.07	10.04–02.07	08.05–16.06
Число занятых дуплянок	95	88	71	24
Число дуплянок, в которых были отложены кладки	73	71	62	17
Число кладок	94	90	64	17
Среднее число яиц во всех кладках ( $\pm$ SD)	3.2 ( $\pm 0.67$ )	3.3 ( $\pm 0.68$ )	2.7 ( $\pm 0.64$ )	3.2 ( $\pm 0.56$ )
Среднее число яиц в первых кладках ( $\pm$ SD)	3.3 ( $\pm 0.74$ )	3.4 ( $\pm 0.76$ )	2.6 ( $\pm 0.67$ )	3.2 ( $\pm 0.56$ )
Доля разоренных кладок, %	14.9	17.7	12.5	17.6

Из 13 «полудуплянок», т.е. дуплянок без верхней половины передней стенки, в 2009 и 2010 гг. шамой были заняты 3 и 1 гнездовье, соответственно, в 2011 г. в дуплянках этого типа гнёзд не обнаружено. Мы рассматриваем данный факт, как указание на высокий уровень пластичности шамы при выборе места для устройства гнезда.

В 2009–2011 гг. при замене разрушенных дуплянок перед началом гнездового сезона мы оставляли на развеске по 5 гнездовий различной степени нарушенности. На следующий после их размещения год 4 из 15 дуплянок не имели боковой стенки, у

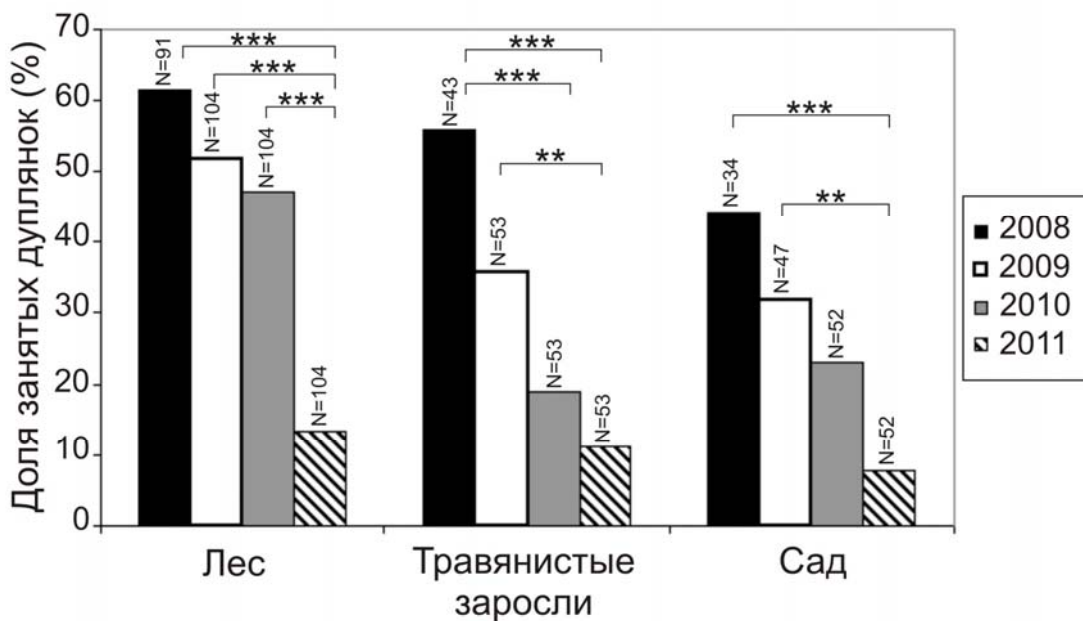
трёх отсутствовала передняя стенка, две дуплянки не имели дна, а у 6 гнездовых на передней стенке была продольная щель от крышки до дна в 1, 2.5, 4, 4, 5.3 и 6.2 см шириной. На всех дуплянках оставались крышки. Шама охотно занимал нарушенные гнездовья: 2 гнезда мы обнаружили в дуплянках без боковой стенки, 2 гнезда были построены в дуплянках со щелями в передней стенке 1 и 4 см шириной, одно гнездо располагалось на крепёжной проволоке внутри дуплянки без дна. Таким образом, в новых и старых гнездовьях птицы гнездились примерно в равной доле.

Мы попытались оценить связь шамы с различными вариантами биотопов, в которых были размещены дуплянки (рис. 3). На основании степени заселения дуплянок можно заключить, что наиболее предпочитаемым биотопом для шамы в национальном парке Кат Тиен являются смешанные лагерстремиевые леса различной степени нарушенности. Травянистые заросли и сад в течение четырёх сезонов достоверно не отличались друг от друга по степени заселенности дуплянок (критерий  $\chi^2$  с поправкой Йетса).



**Рисунок 3.** Заселяемость шамой искусственных гнездовых в различных биотопах национального парка Кат Тиен в 2008–2011 гг.; N – общее число размещённых дуплянок; \* –  $p < 0.05$ , \*\* –  $p < 0.01$ , критерий  $\chi^2$  с поправкой Йетса; прямые скобки указывают на достоверно отличающиеся выборки.

Сравнение числа занятых дуплянок в одних и тех же биотопах в разные годы показывает, что в течение четырёх сезонов размножения общее число занятых гнездовых неуклонно снижалось во всех типах местообитаний примерно в равной степени (рис. 4): тенденции изменения числа занятых дуплянок в различных биотопах в течение трёх лет имели сходный характер и соответствовали тенденции изменения общего числа занятых гнездовых в 2008–2010 гг.



**Рисунок 4.** Распределение числа занятых шамой дуплянок в биотопах трёх типов в 2008–2011 гг. в национальном парке Кат Тиен; N – общее число дуплянок; \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ , критерий  $\chi^2$  с поправкой Йетса; прямые скобки указывают на достоверно отличающиеся выборки.

В 2008 и 2009 гг. у шамы отмечено значительное число вторых удачных кладок за сезон. В 2008 г. из 67 пар, первая кладка которых была успешной, 19 (28.4%) имели вторые кладки. Третью удачную кладку мы обнаружили у двух пар. Подчеркнём, что третьи кладки зарегистрированы у птиц, гнездящихся в лесном биотопе, 12 вторых кладок также были обнаружены в лесном биотопе, 7 – в высокостойных травянистых зарослях и бамбучнике; в саду вторых кладок мы не отмечали. В 2009 г. из 56 пар с успешной первой кладкой вторые кладки отмечены у 22 (39.3%), что на 10.9% больше по сравнению с предыдущим годом, третья удачная кладка отмечена у одной пары. В этот год третья кладка была обнаружена у птиц, гнездящихся в лесном биотопе, 15 из 22 вторых кладок также обнаружены в лесу, 4 – в высокостойных травянистых зарослях и бамбучнике и 3 пары птиц отложили вторые кладки в саду. В 2010 г. из 52 пар, первая кладка которых была успешной, вторые кладки отмечены у 7 (13.5%), 6 из которых располагались в лесной части развески и одна – в саду. Третьих кладок в 2010 г. в дуплянках не обнаружено. В 2011 г. на развеске отмечено размножение всего 17 пар, вторых и третьих кладок в этом гнездовом сезоне мы не обнаружили. При сравнении числа пар со вторыми кладками между тремя годами тест Фишера показал наличие достоверных отличий только между 2009 и 2010 гг. ( $p < 0.05$ ). По данным за 2008–2010 гг., перерыв между вылетом из дуплянки птенцов первой кладки и началом второй кладки составил в среднем 23.4 дня ( $n=48$ ), аналогичный период между окончанием второго и началом третьего цикла размножения длился 15.3 дня ( $n=3$ ).

Повторных попыток гнездования шамы после разорения первой кладки на развеске мы не отмечали.

В 2008 г. из 19 пар со вторыми кладками в тех же дуплянках, что и при первом выводке, размножились 15 (79%), третьи кладки были отложены в гнездовьях, уже использованных перед этим другими парами, но новых для данных пар. В 2009 г. 16

из 22 вторых кладок (72.7%) сделаны парами, гнездящимися в тех же дуплянках, в которых они отложили первые кладки и успешно вывели птенцов, третий выводок одна пара вырастила в новой дуплянке после двукратного размножения в другом гнездовье. В 2010 г. из 7 вторых кладок только 2 (28.5%) были сделаны в тех же дуплянках, что и первые. Таким образом, большую часть вторых кладок птицы откладывали, не меняя гнездовья после вылета из гнезда птенцов первого выводка. При этом на следующий год птицы всегда меняли места дислокации гнёзд: в течение всего времени исследований мы не зафиксировали ни одного случая гнездования одной и той же пары в одной и той же дуплянке ни в одном из последующих сезонов.

Для оценки активности использования шамой гнездовых и их предпочтений при выборе дуплянки обратим внимание на числовые данные по распределению занятых и пустующих дуплянок на развеске (табл. 2).

Таблица 2. Занимаемость шамой дуплянок в 2008–2011 гг.

	Общее число	Смешанный лес	Травяни- стые заросли	Сад	Первая серия развески (168 шт.)	Вторая серия развески (36 шт.)	Третья серия развески (5 шт.)
Занято 0 раз	19	1	6	12	11 (6.5%)	6 (16.6%)	2 (40%)
Занято в течение 1 гнездового сезона	108	39	35	34	80 (47.6%)	25 (69.4%)	3 (60%)
Занято в течение любых 2-х гнездовых сезонов	76	58	12	6	71 (42.3%)	5 (13.8%)	0
Занято в течение любых 3-х гнездовых сезонов	6	6	0	0	6 (3.6%)	0	0
Занято 2 сезона подряд	31	24	6	1	28 (16.7%)	3 (8.3%)	0
Занято 3 сезона подряд	4	4	0	0	4 (2.4%)	0	0
Занято 4 сезона подряд	0	0	0	0	0	0	0
Занято с перерывом в 1 сезон	34	30	2	2	32 (19%)	2 (5.5%)	0
Занято с перерывом в 2 сезона	13	7	4	2	13 (7.7%)	0	0



Анализ распределения содержащих кладки шамы дуплянок в течение четырёх гнездовых сезонов несколько усложняет тот факт, что 168 дуплянок, размещённых в 2008 г., были доступны птицам в течение всех 4-х лет работ, 36 дуплянок, добавленных к развеске в 2009 г., могли быть заселены птицами только в течение 3-х лет, а 5 добавленных в 2010 г. гнездовий находились под нашим наблюдением только в течение двух гнездовых сезонов. В связи с этим при определении активности использования птицами гнездовий мы рассчитывали долю занятых дуплянок отдельно по каждой группе домиков, вывешенных в одно и то же время (табл. 2).

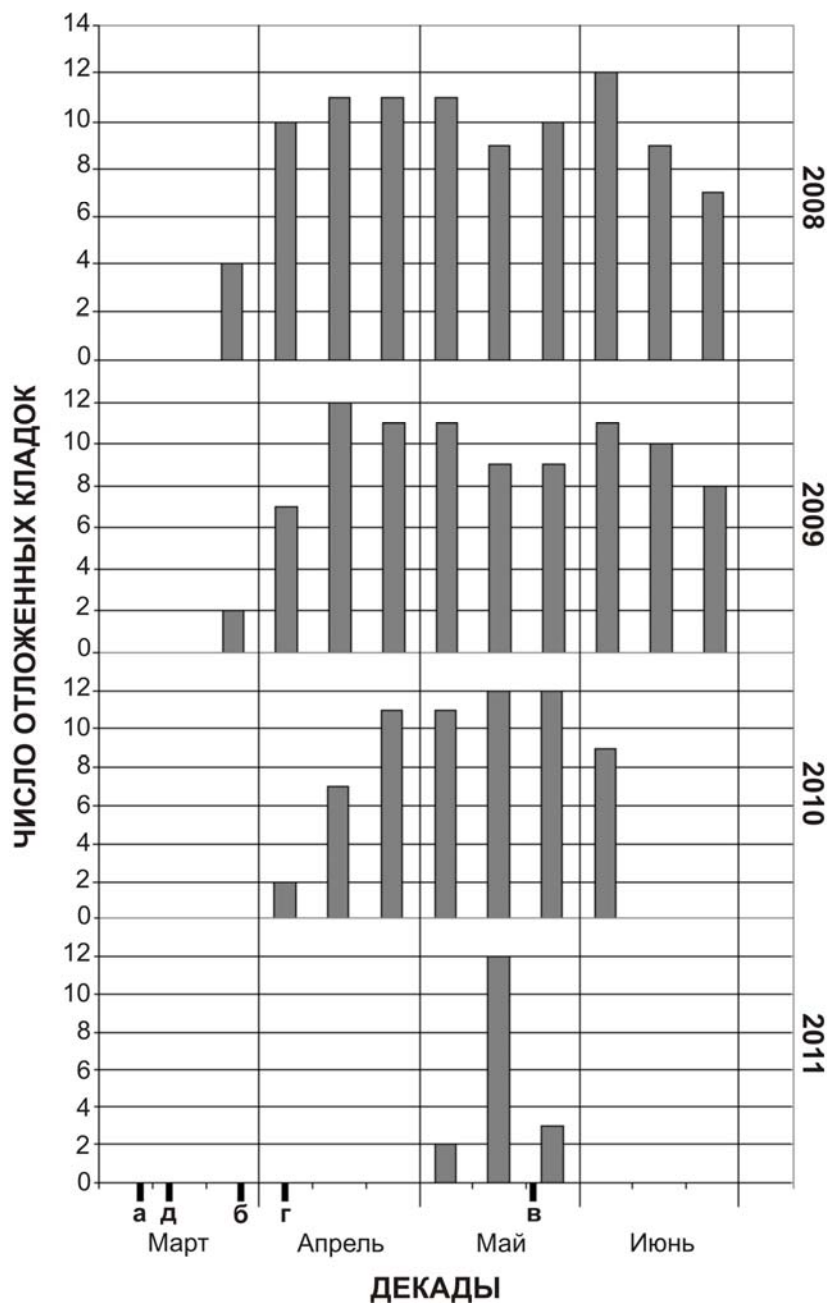
Мы попытались определить, не предпочитают ли птицы более новые дуплянки, – как в плане их целостности и ненарушенности, так и с точки зрения их новизны для конкретных особей. Так как в 2008 г. мы развесили 168 дуплянок, а в следующем году – 36, мы решили сравнить степень их занимаемости в 2009 г. В этот год из 168 дуплянок, размещённых в 2008 г., занятыми оказались 69 (41%), а из 36 гнездовий, которые находились на развеске первый год, птицами были заняты 19 (52.7%). Сравнение данных выборок с помощью критерия  $\chi^2$  с поправкой Йетса показало отсутствие достоверных отличий между степенью заселения данных гнездовий ( $p=0.27$ ), тем не менее можно сказать, что в данной ситуации наблюдается тенденция к более активному заселению гнездовий, размещённых на территории недавно.

### **3.6. Динамика откладки яиц шамой на территории развески искусственных гнездовий**

Первые отложенные яйца в кладках на территории развески в 2008–2011 гг. отмечены 25.03, 29.03, 10.04 и 08.05, соответственно (табл. 1). На протяжении первых трёх лет исследований размножение шамы в дуплянках начиналось ранее всего в саду (на 4, 3 и 7 дней раньше, чем в других биотопах, в 2008, 2009 и 2010 гг., соответственно) и заканчивалось позже всего в дуплянках, размещённых в смешанном лагерстремиевом лесу (на 21, 16 и 3 дня, чем в других биотопах, в 2008, 2009 и 2010 гг., соответственно). В 2011 г. первое яйцо в кладке шамы было обнаружено в лесной части развески 8.05, за 7 дней до обнаружения следующей кладки в саду, а последние выводки покинули дуплянки в середине июня. В общем же, птицы размножались в дуплянках с III декады марта по III декаду июля в 2008 и 2009 гг., с I декады апреля по I декаду июля в 2010 г. и с I декады мая по II декаду июня в 2011 г.

Динамика откладки яиц шамой на территории развески искусственных гнездовий отображена на рисунке 5.





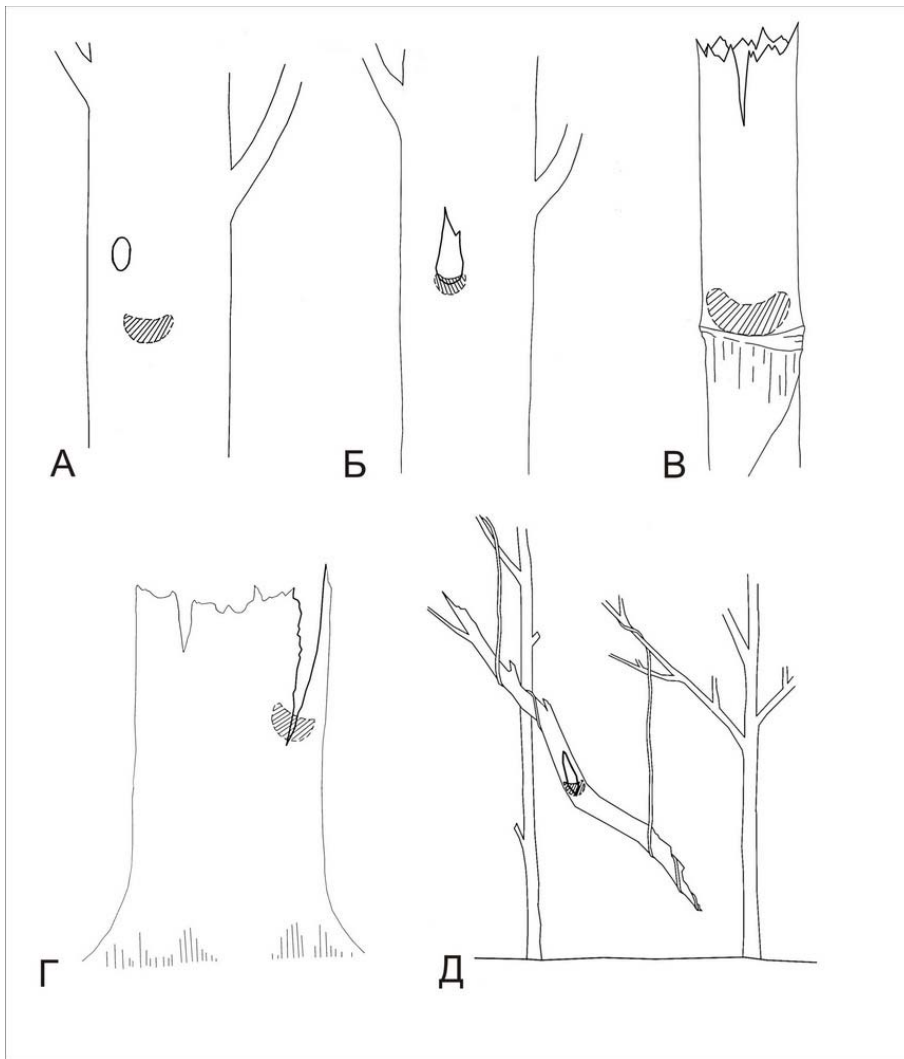
**Рисунок 5.** Распределение числа отложенных кладок шамы по декадам в течение сезонов размножения 2008–2011 гг.;

- а** – начало развешивания дуплянок 8.03.2008 г.,
- б** – завершение развешивания дуплянок 26.03.2008 г.,
- в** – дополнительная развеска 13 дуплянок 20.05.2008 г.,
- г** – размещение 23 дуплянок на площадке в лесу 3.04.2009 г.,
- д** – дополнительное размещение 5 дуплянок 11.03.2010 г.

### 3.7. Разнообразие и обилие гнездовых укрытий естественного происхождения, используемых дроздами рода *Copsychus*

За четыре года работ в национальном парке Кат Тиен нам удалось найти 16 гнезд шамы, построенных вне дуплянок. Все гнезда, расположенные в естественных укрытиях, были обнаружены в период с апреля по июнь, то есть в сроки, совпадающие со сроками размножения шамы на развеске. Одно гнездо располагалось в бамбучнике вне территории развески, 15 гнезд обнаружены на участках с искусственными гнездовьями в лагерстремиевом лесу на высоте от 0.3 до 9 м (в ср. 3.1 м).

Шестнадцать гнезд, построенных вне дуплянок, были размещены в укрытиях пяти типов (рис. 6).



**Рисунок 6.** Типы укрытий, в которых обнаружены гнёзда шамы:

- А – дупло (6 гнёзд),
- Б – полудупло (3 гнёзда),
- В – сломанный вертикальный полый стебель (3 гнёзда),
- Г – расщеп сломанного ствола дерева (3 гнёзда),
- Д – повисший на лианах сломанный сук (1 гнездо); заштрихованная область указывает расположение гнёзда.

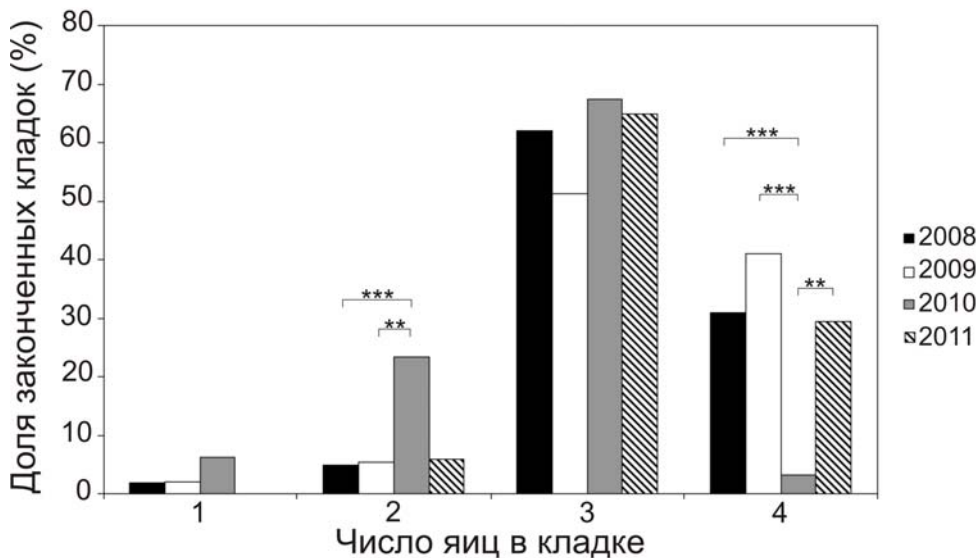
Все гнёзда в естественных укрытиях имели устройство, сходное с устройством гнёзд, построенных в дуплянках. Ни одно из данных укрытий не использовалось птицами для размножения на следующий год.

В апреле и в мае 2009 г., в мае 2010 г. и в мае 2011 г. в национальном парке Кат Тиен нам удалось обнаружить 4 гнёзда сорочьего дрозда, построенные в двух типах естественных укрытий. Два гнёзда располагались в дуплах деревьев на высоте около 20 м, ещё два – в полудуплах на высоте 5 и 17 м.

Для оценки обилия и доступности гнездовых ниш в различных биотопах национального парка Кат Тиен в 2011 г. мы провели однократный учёт дупел и других укрытий (см. главу 2). На площадке, расположенной в смешанном вторичном лагерстремиевом лесу, отмечено 8 таких ниш. Наибольшее число укрытий (17) обнаружены на площадке, находящейся в бамбучнике. Наиболее бедной в этом плане оказалась площадка в заброшенных посадках кешью – там отмечены только 4 полости.

### **3.8. Характеристики кладок и процесса насиживания у дроздов рода *Copsychus***

Шамы откладывают по 1 яйцу в день, обычно в утренние часы. Насиживание начинается после откладки последнего яйца ( $n=21$ ). В течение всего срока работ наибольшее число кладок состояло из 3-х яиц (рис. 7).



**Рисунок 7.** Число яиц в кладках шамы в национальном парке Кат Тиен в 2008–2011 гг.; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ , тест Фишера; скобки указывают на достоверно отличающиеся выборы.

Среднее число яиц в кладках шамы в 2008–2011 гг. составило 3.2, 3.3, 2.7 и 3.2, соответственно (табл. 1). В течение всего срока исследований все вторые и третьи кладки шамы состояли из трёх яиц.

Единственная кладка сорочьего дрозда, которую нам удалось описать, состояла из 4-х яиц.

В национальном парке Кат Тиен период насиживания кладок длится у шамы 13–15 дней (в ср. 13.4;  $n=25$ ). Согласно результатам наших наблюдений ( $n=25$ ) и данным литературных источников, кладку насиживает исключительно самка. Среди всех обследованных птиц ( $n=181$ ) наседное пятно отмечено только у самок. Случаев кормления самки самцом во время насиживания кладки мы не отмечали. Неоплодотворённых яиц или яиц с погибшими на этапе насиживания эмбрионами зафиксировано не было.

Во время наблюдения одного гнезда сорочьего дрозда кладку насиживала также только самка. Наседное пятно у обследованных взрослых особей данного вида ( $n=9$ ) мы отмечали только у самок.

### 3.9. Кормление выводка и развитие птенцов дроздов рода *Copsychus*

Данные по кормлению выводка шамой приводятся на основании наблюдений за 11 парами шамы, гнездящимся в лесном биотопе. В выкармливании потомства принимали участие оба родителя. Кормление выводка сорочьим дроздом описано по данным наблюдений за двумя гнёздами, самец кормил птенцов немного чаще самки. Динамика набора массы птенцами шамы описана на основании данных по четырём выводкам, а сорочьего дрозда – по одному выводку.

### 3.10. Хищничество и межвидовая конкуренция за дуплянки и естественные укрытия

В течение четырёх лет показатели репродуктивного успеха шамы в искусственных гнездовьях оставались на весьма высоком уровне. С 2008 по 2011 гг. были разорены, соответственно, 14 кладок из 94 (14.9%), 16 кладок из 90 (17.7%), 8 кладок из 64 (12.5%) и 3 кладки из 17 (17.6%). Тест Фишера показал отсутствие достоверных различий между числом разорённых кладок в течение четырёх лет исследований. Из 16 обнаруженных за 4 года гнёзд, построенных в естественных укрытиях, были разорены 10 (62.5%). Средняя высота укрытий, в которых гнёзда были разорены,

составила 2 м, неразорённые гнёзда располагались в укрытиях на высоте в среднем 4.1 м. Из четырёх обнаруженных нами гнёзд сорочьего дрозда были разорены три.

Помимо птиц, мы отметили в дуплянках 45 видов животных, из которых 8 представляли позвоночных и 37 – беспозвоночных. Большинство животных, встреченных в дуплянках, селились в них благодаря наличию там гнезда шамы – нового, используемого птицами или старого и разлагающегося. Некоторые виды занимали исключительно пустые дуплянки.

Всего из 45 видов животных, занимавших дуплянки в национальном парке Кат Тиен, 23 (51%) активно конкурируют с шамой за данный ресурс или представляют опасность для птенцов или взрослых птиц. В их число входят белобрюхие крысы (*Niviventer fulvescens*), соневидные мыши (*Chiropodomys gliroides*), мышинные тупайи (*Dendrogale murina*), северные тупайи (*Tupaia belangeri*), сцинки (*Mabuia multifasciata*), два вида крупных одиночных ос (сем. Eumeninae), по одному виду пчёл из семейств Apinae и Halictidae, три вида пауков из семейств Theraphosidae и Heteropodidae, скорпионы *Lychas mucronatus*, сколопендры *Scolopendra subspinipes*; муравьи *Polyrhachis armata*, *Diacamma* sp., *D. rugosum*, *D. longitudinale*, *Dolichoderus thoracicus*, *Philidris laevigata*, *Tapinoma melanocephalum*, *Technomyrmex albipes*, *Technomyrmex* sp.

В течение четырёх лет доля дуплянок, которые занимали опасные для птиц животные или их конкуренты составила 23.2, 43.1, 33.5 и 27.7%. Наибольшее число дуплянок с такими животными отмечено во время влажного сезона, то есть совпадало со сроками размножения шамы. Такой высокий уровень конкуренции за гнездовья мог значительно повлиять на заселяемость птицами дуплянок, если бы мы не удаляли из них всех конкурентов.

### **3.11. Продолжительность сохранения пары у дроздов рода *Copsychus***

Нам удалось проследить за двумя парами шамы, сохранявшихся в течение как минимум двух гнездовых сезонов. С другой стороны, описан распад как минимум трёх пар шамы в течение периода исследований.

В связи с низкой численностью сорочьего дрозда в национальном парке Кат Тиен, малым числом помеченных птиц и обнаруженных гнёзд данные такого рода по данному виду отсутствуют.

## **ГЛАВА 4. Обсуждение**

Первым итогом проведенного исследования следует признать установление факта пригодности выбранного нами варианта устройства дуплянок для шамы. В результате стало возможным проведение длительного эксперимента по привлечению данного вида на гнездование и сбор объёмных данных по его гнездовой биологии. Шама охотно заселяла искусственные гнездовья благодаря высокой степени экологической пластичности и неприхотливости в выборе биотопа, он был обычен в лесу различной степени нарушенности, в бамбучниках и в заброшенных древесных посадках.

Основываясь на результатах работ с сорочьим дроздом в национальном парке Кат Тиен, мы видим причину нежелания данного вида заселять предложенные дуплянки в нескольких факторах. Все описанные гнёзда сорочьего дрозда располагались значительно выше вывешенных нами искусственных гнездовий, что может быть основной причиной отказа этого вида гнездиться в дуплянках. Дуплянки особой

конструкции – без верхней половины передней стенки, вывешенные в 2009 г., также оказались неподходящими для сорочьего дрозда. Другой причиной, по которой сорочий дрозд не гнезился в дуплянках, вероятно, можно считать высокую степень зависимости птиц от наличия на их индивидуальном участке хотя бы сезонно-влажных, свободных от растительности территорий и водоёмов. Территории с такими участками в национальном парке Кат Тиен относительно немногочисленны и распространены крайне неравномерно. Дополнительной причиной отсутствия гнёзд сорочьего дрозда в дуплянках можно считать вытекающую из предыдущего факта общую невысокую численность сорочьего дрозда в национальном парке Кат Тиен.

#### **4.1. Биология шамы и сорочьего дрозда**

Шама представляет собой вид, использующий широкий спектр гнездовых биотопов. Наши данные свидетельствуют о том, что наиболее предпочтительными для шамы в национальном парке Кат Тиен являются лесные местообитания. В национальном парке Йок Дон шама приурочен к немногочисленным здесь участкам типичных для части равнинных областей юга Вьетнама многоярусных сомкнутых лесов, но не гнездится в сухих разреженных низкорослых диптерокарповых лесах.

Сорочий дрозд привязан к более открытым местообитаниям – обширным полянам, придорожным зарослям, оголённым площадкам на местах высыхающих или пересохших водоёмов. Данные биотопические связи обусловлены, по нашему мнению, особенностями техники сбора корма у этого вида – в большинстве случаев сорочий дрозд собирает беспозвоночных на голой влажной почве, реже в негустой траве, не превышающей высоту сидящей в ней птицы (10–12 см). По предположению Шелдона с соавторами (Sheldon et al., 2009), группа видов сорочьих дроздов (*C. saularis*, *C. albospecularis*, *C. sechellarum*) так широко распространилась по островам Индийского океана именно благодаря их привязанности к прибрежным местообитаниям, таким как мангровые заросли, где обитал предок этих видов.

Шама является одной из самых многочисленных птиц национального парка Кат Тиен, а сорочий дрозд местами обычен в парке. Данные наших учётов поющих самцов, очевидно, несколько занижены, так как при их проведении наверняка были пропущены некоторые не поющие в это время учёта самцы. Плотность населения популяции шамы в национальном парке Кат Тиен сопоставима с таковой на западе Таиланда, где она составляет около 120 ос./км<sup>2</sup> (Manomaiyooraoen et al., 2011).

Средние размеры индивидуального участка самцов шамы в национальном парке Кат Тиен (0.32 га) значительно отличаются от показателей, определённых на Гавайях, где он составлял в среднем 0.09 га (Roberts et al., 1998). На основании наших данных о размерах индивидуальных участков всех самцов шамы на площадке в лесном биотопе можно заключить, что эти участки в течение двух лет способны изменяться за счет некоторого смещения границ, но во всех случаях значительная часть индивидуальной территории оставалась неизменной.

Механизмы, ответственные за начало гнездовой активности шамы и сорочьего дрозда, понятны не до конца. При недостаточном количестве данных, касающихся гнездовой биологии сорочьего дрозда, сложно судить о сроках и особенностях начала этого периода у данного вида. Начало гнездовой активности у шамы если и регулируется обилием осадков в конце сухого сезона, то лишь отчасти. По нашим данным, признаком, наиболее точно указывающим на приближение начала сезона размножения у шамы может служить волнообразное возрастание песенной

активности самцов в весенние месяцы. В 2008, 2009 и 2010 гг. оно отмечено в марте. В 2011 г. мы начали работы в Кат Тиене в апреле, и результаты первых учётов показали довольно высокую песенную активность самцов шамы. Режим осадков во время перехода от сухого к влажному сезону в парке Кат Тиен в 2008, 2009 и 2011 гг. был относительно сходным, а в 2010 г. сухой сезон был очень засушливым и сильно затянулся. Если в весенние месяцы 2008, 2009 и 2011 гг. число дождей возрастало относительно равномерно и быстро, то в 2010 г. количество осадков достигло нормального для данного района уровня только в июне. При этом данные учётов поющих самцов в течение четырёх лет почти не отличаются. Оценка активности заселения дуплянок указывает на более позднее начало гнездования шамы в 2010 и 2011 гг., но мы считаем, что эти данные имеют косвенное отношение к сезонности размножения шамы и объясняются другой причиной, которая обсуждается ниже.

В течение 2008–2011 гг. степень заселения дуплянок год за годом постепенно снижалась с 56.5% до 11.5%. В качестве примера для оценки степени заселенности искусственных гнездовых шамой можно привести аналогичные данные по мухоловке-пеструшке (*Ficedula hypoleuca*), одному из основных модельных видов при исследовании биологии дуплогнездников умеренного пояса Европы. На юге Московской области (Приокско-Тerrasный заповедник) за период наблюдений в 11 лет заселенность гнездовых составляла от 33% до 70% (Лихачёв, 1978). В ходе наших исследований биологии мухоловки-пеструшки в заповеднике «Брянский Лес» (2004–2007 гг.) в первый после размещения дуплянок сезон кладки мухоловки-пеструшки были обнаружены в половине гнездовых (50.2% из 215 дуплянок).

Число занятых шамой дуплянок в течение 4-х лет снижалось в первую очередь за счёт уменьшения их заселяемости в высокостойных травянистых зарослях и в саду, что также можно считать показателем того, что эти местообитания для шамы являются субоптимальными. Большая доля занятых гнездовых каждый год располагалась в лесной части развески, а число дуплянок, ни разу не занятых за 4 года, было меньше всего в лесу (табл. 2). Наконец, в данном биотопе число дуплянок, использованных птицами в течение одного, двух и трёх сезонов за 4 года, было более высоким, чем в биотопов других типов, а гнездовья, занимаемые птицами три года подряд, мы зафиксировали только в лесном биотопе (табл. 2).

В ходе исследования у шамы отмечено относительно большое число вторых и третьих кладок. Вторых кладок шамы на территории развески могло быть больше, чем нам удалось зафиксировать. Это связано с тем, что не всех птиц, размножающихся в дуплянках, нам удавалось пометить, и не все отмеченные нами вторые кладки были сделаны в тех же дуплянках, что и первые. После первой успешной кладки в дуплянке птицы могли гнездиться во второй раз в естественных укрытиях и выпадать таким образом из поля нашего зрения. Наши данные позволяют заключить, что нормой для изученной нами части популяции данного вида в естественных условиях и в естественном ареале можно считать наличие двух кладок за сезон. Повторных кладок шамы после разорения гнезда в дуплянках мы не отмечали, что, вероятно, связано со сменой парой гнездового укрытия при второй попытке размножения.

На изучаемой территории кладки в дуплянках появлялись в период с марта по июнь. На диаграммах распределения числа отложенных кладок шамы по декадам в 2008 и 2009 гг. хорошо заметны два пика (рис. 5), что может быть связано либо со

вторым размножением пар после первой удачной кладки, либо с началом гнездования особей, не размножившихся в начале сезона, так как известно, что пары, размножающиеся единожды за сезон, имеют у шамы тенденцию начинать кладку на один или два месяца позже пар, имеющих две кладки (Roberts et al., 1998). На диаграмме появления новых кладок на развеске в 2010 г. выделяется только один пик, что можно объяснить относительно малым числом размножающихся птиц в дуплянках и небольшим числом вторых кладок. Этот факт отчасти мы связываем с необычно засушливыми и жаркими условиями весны этого года, обусловившими, очевидно, сложные кормовые условия в этом сезоне. Однако при сходных климатических условиях в 2008, 2009 и 2011 гг., сезон размножения шамы в искусственных гнездовьях в 2011 г. оказался по неизвестным причинам укорочен не менее чем на 2 месяца, по сравнению с сезонами 2008 и 2009 гг.

В течение четырёх лет большинство кладок шамы состояло из трёх яиц (рис. 7). Соотношение числа кладок из одного, двух и четырёх яиц в 2010 г. подтверждает, на наш взгляд, характеристику этого года, как наименее оптимального для размножения шамы в национальном парке Кат Тиен за период наших исследований.

В единственном гнезде сорочьего дрозда, которое нам удалось описать, содержалось 4 яйца, что, судя по данным других исследователей (Kumar, Bhatt, 2007), является для этого вида нормой.

#### **4.2 Особенности шамы и сорочьего дрозда как дуплогнёздников**

Известно, что для дуплогнёздников характерен большой размер кладки по сравнению с таковым открытогнездящихся видов (Благосклонов, 1991), и что у большинства тропических воробьиных птиц кладки содержат значительно меньшее число яиц, чем кладки видов умеренных широт (Ricklefs, 1969). При в целом небольшом размере кладки шамы она несколько больше, чем у ряда изученных в этом отношении видов мелких воробьиных птиц, гнездящихся, как и шама, в нижних ярусах леса в национальном парке Кат Тиен. В частности, по данным П.В. Квартальнова, средний размер кладки у тимелий *Malacopteron cinereum* и *Malacocincla abbotti* в Кат Тиене составляет 2.8 яиц (Квартальнов, 2008). У многочисленного в Кат Тиене синего монарха (*Hypothymis azurea*), по данным Робсона (Robson, 2008), кладка состоит из 2–4-х яиц, но все обнаруженные нами 5 гнёзд содержали кладки из 2-х яиц.

Гнёзда шамы, построенные вне дуплянок, размещались в укрытиях пяти типов. Можно предположить, что отсутствие жёсткого стереотипа при выборе места для постройки гнезда является важным свойством этого вида, обеспечивающим возможность его успешного гнездования в нижних ярусах леса и не позволяет многочисленным хищникам выработать соответствующий стереотип поиска гнезд этого вида. Гнёзда во всех описанных укрытиях объединяет то, что они были построены на твёрдой основе-платформе и были закрыты стенками как минимум с двух сторон, в остальном шама показывает высокую пластичность и изобретательность в выборе места для постройки гнезда.

Сорочий дрозд, по нашим данным, в национальном парке Кат Тиен имеет более жёсткий стереотип при выборе места для устройства гнезда, поселяясь в укрытиях, расположенных значительно выше, чем у шамы. Таким образом, гнездо данного вида оказывается в условиях, отчасти близких к таковым в гнёздах птиц, гнездящихся в

национальном парке Кат Тиен в дуплах верхних ярусов леса – скворцов, бородастиков, попугаев и др.

Важно отметить, что шама и сорочий дрозд, вероятно, не конкурируют за дупла и другие ресурсы в тех биотопах, где они обитают совместно. Это можно заключить из наших наблюдений за дроздами как во время внегнездового сезона, когда несколько пар этих видов держались на ограниченной территории около водопоя, так и на основании описания индивидуального участка сорочьего дрозда, на котором располагались два индивидуальных участка шама в гнездовой период. Вероятно, разделение подходящих для каждого вида гнездовых укрытий по высоте снижает возможность конкуренции шама и сорочьего дрозда за этот ресурс.

Исходя из данных, полученных при учёте подходящих, на наш взгляд, укрытий в трёх различных биотопах в национальном парке Кат Тиен, можно предположить, что фактор наличия подходящих мест для гнездования не является лимитирующим для шама.

Всего на территории национального парка размножается 53 вида птиц-дуплогнёздников (Polet, Khahn, 1999; наши данные), из них основная часть представлена неворобьиными птицами (17 видов дятлов, 6 видов бородастиков, птицы-носороги, трогоны и др.), среди воробьиных птиц к этой группе относятся всего 11 видов. Шама является единственным местным дуплогнёздником, строящим гнезда в нижнем ярусе леса. Факторы, воздействующие на птиц-дуплогнёздников, под лесным пологом и на средних и больших высотах существенно различаются. Нам представляется, что обилие хищников, способных разорить гнездо, выше именно в нижних ярусах леса. С другой стороны, высоко расположенные укрытия подвергаются значительно более сильным воздействиям погодных факторов – дождя, ветра и, что может быть наиболее опасно для выводка, солнечных лучей.

Гнёзда сорочьего дрозда, гнездящегося в Кат Тиене выше, чем шама, находятся в значительно отличающихся условиях. За укрытия, расположенные в среднем и верхнем лесных ярусах, существует сильная конкуренция среди птиц-дуплогнёздников, большинство которых в национальном парке Кат Тиен гнездятся высоко. Таким образом, в Кат Тиене сорочий дрозд находится в конкурентных отношениях за гнездовые укрытия с большим числом видов птиц-дуплогнёздников, в отличие от шама. Степень разоряемости гнёзд птиц-дуплогнёздников среднего и верхнего ярусов леса может быть заметно ниже чем у дуплогнёздников, гнездящихся под лесным пологом. Так, по данным В.Л. Трунова (личн. сообщ.), собранным в национальном парке Кат Тиен и в расположенном в 40 км от него лесхозе Ма Да, из 9 наблюдаемых им гнёзд синеухого бородастика (*Megalaima australis*), гнездящегося в среднем лесном ярусе, было разорено только одно.

В течение четырёх лет в национальном парке Кат Тиен мы обнаружили 16 гнёзд шама, расположенных в естественных укрытиях, более половины которых были разорены (62.5%). При этом число разорённых гнёзд шама, построенных в естественных укрытиях, было несколько ниже, чем у мелких открытогнездящихся воробьиных птиц национального парка Кат Тиен. В частности, успех гнездования небольшой многочисленной тимелии *Malacopteron cinereum*, строящей открытые чашевидные гнезда на высоте 1–2 м, на территории той же пробной площадки и прилегающих к ней участках парка Кат Тиен, составил 31.1%: в 2006 и 2008 гг. из 29



обследованных гнёзд 20 (68.9%) были разорены хищниками (П.В. Квартальнов, личн. сообщ.).

Итак, шама является многочисленной птицей в национальном парке Кат Тиен, и, хотя здесь имеет место высокий уровень хищничества и конкуренции за гнездовые укрытия, этот вид – судя по его численности, широте спектра используемых биотопов, высокой выживаемости потомства и наличию вторых и третьих кладок, успешно эксплуатирует экологическую нишу мелкого дуплогнёздника приземного растительного яруса.

В результате четырёх лет исследований мы можем предложить гипотезу, которая на наш взгляд, наилучшим образом объясняет причины, по которым шама является преуспевающим представителем очень малого числа воробьинообразных дуплогнёздников в лесах Юго-Восточной Азии.

Несмотря на то, что учёты поющих самцов показывали каждый год высокий уровень гнездовой активности шамы и его большую численность, доля занятых дуплянок снижалась с каждым годом, одновременно с этим уменьшалась продолжительность сезона размножения на территории развески. Известно, что при клеточном содержании шама способен гнездиться в одном и том же гнездовье несколько лет подряд (Roberts et al., 1998). На наш взгляд, весьма показательным то, что мы не отметили ни одного случая гнездования одной и той же пары птиц в одних и тех же дуплянках или естественных укрытиях более одного сезона размножения. На фоне довольно высокого обилия укрытий в парке Кат Тиен, при большом прессе хищников и при том, что шама очень пластичен в выборе места для постройки гнезда, можно предположить, что для данного вида характерен феномен, который можно назвать гнездовой неофилией, или стремлением птиц гнездиться в новом для них, а лучше в новообразованном укрытии. Из-за особенностей тропических лесных биоценозов ниши в деревьях здесь имеют довольно краткий срок жизни, что объясняется климатическими факторами и высокой активностью разрушающих древесину организмов. При этом гнёзда, построенные в новообразованных укрытиях, имеют значительно более высокие шансы быть не обнаруженными хищниками, разнообразие стратегий и число которых в тропиках очень велико. Мы считаем, что все эти факторы приводят к тому, что в начале каждого сезона размножения птицы ищут новые укрытия для постройки гнезда.

Наше предположение косвенно подтверждается низким процентом повторных отловов птиц. Методика нашей работы была организована так, что в большинстве случаев мы отлавливали птиц малой сетью у занятых ими дуплянок, расположенных линиями. При этом на следующий год эти птицы, вероятно, занимали на том же гнездовом участке какое-то естественное укрытие, расположенное в стороне от данной дуплянки, и, соответственно, выпадали из поля нашего зрения. Таким образом, число занятых дуплянок уменьшалось с каждым годом, вероятно, из-за того, что птицы их все в некотором смысле «использовали». Напомним, что на экспериментальной площадке с дуплянками из 10 помеченных самцов на следующий год мы встретили 7 особей.

В связи с тем, что шама является оседлым территориальным видом с относительно небольшим размером индивидуального участка, птицы, вероятно, хорошо знают свою территорию. Мы допускаем, что самец шамы при выборе укрытия может отдавать предпочтение не использовавшимся им ранее укрытиям (не разведанным

хищниками и не содержащих паразитов), но он также может предпочитать новообразованные ниши, так как в данной ситуации существует меньшая вероятность, что они известны хищникам. На небольшой индивидуальной территории, характерной для самцов шамы, птице легко отслеживать новообразованные ниши для гнезда. Таким образом мы предполагаем, что отсутствие гнездового стереотипа может быть вероятным механизмом, обеспечивающим стратегию шамы при гнездовании в условиях насыщенных хищниками и конкурентами лесных биоценозах Юго-Восточной Азии.

Для попытки выяснить возможность наличия данного феномена у шамы обратим внимание на динамику заселения им дуплянок в течение 4-х лет.

В ходе нашего эксперимента довольно большая часть искусственных гнездовых использовалась птицами в течение двух гнездовых сезонов подряд, что, казалось бы, противоречит идее о неофилии при выборе гнездовых ниш. При этом результаты двухлетнего мониторинга стабильности размеров и границ индивидуальных участков самцов на экспериментальной площадке показывают, что они могут изменяться в довольно значительной степени (рис. 2). Мы предполагаем, что основная причина, по которой дуплянки могли занимать птицами в течение двух гнездовых сезонов подряд – это изменчивость границ индивидуальных участков, дополненная небольшим влиянием смертности птиц. Так, в течение одного года на площадке в лесной части развески из десяти самцов пропало три.

Часть дуплянок птицы занимали с перерывом в один гнездовой сезон, что можно объяснить изменениями границ индивидуальных участков самцов, при этом фактор влияния смертности при анализе трёх лет использования дуплянки возрастает. Наличие гнездовых, занимаемых птицами с перерывом в два гнездовых сезона, поддаётся объяснению теми же причинами.

Сравнение данных 2009 г. по степени заселения шамой двух групп дуплянок, размещённых в 2008 г. и 2009 г. (раздел 3.5) не показало достоверных отличий данных выборок, тем не менее можно сказать, что в данной ситуации наблюдается небольшая тенденция к предпочтению птицами гнездовых, размещённых на территории недавно.

Важно отметить, что стремление занимать новые для особи укрытия проявляется при успешном гнездовании в прошлом году. Этот феномен наблюдался не только в дуплянках, где мы тревожили птиц и отлавливали их во время выкармливания птенцов. В естественных укрытиях, как с разорёнными гнёздами, так и в тех, которые успешно покинули птенцы, шамы ни в один из следующих сезонов размножения не гнездились.

Следует признать, что поскольку наша выборка повторных отловов окольцованных птиц невелика, а число подходящих для устройства гнезда естественных укрытий на индивидуальных участках шамы, напротив, достаточно велико, птицы, вероятно, способны повторно занимать одни и те же укрытия с перерывом в один или несколько гнездовых сезонов. Четыре гнездовых сезона, очевидно, – недостаточный период для подтверждения или опровержения данного предположения.

Перечисленные выше факты не могут считаться прямыми доказательствами нашего предположения о стремлении шамы каждый год гнездиться в новом для данной особи укрытии. Однако предложенная гипотеза пока в целом

удовлетворительно объясняет накопленные факты и заслуживает, по нашему мнению, внимания при проведении дальнейших исследований биологии птиц-дуплогнёздников, осваивающих соответствующую экологическую нишу в тропических лесах.

### Выводы

1. Изучены основные характеристики биологии шамы, что делает его модельным видом при изучении экологии воробьиных птиц-дуплогнёздников в тропиках. На юге Вьетнама данный вид весьма пластичен при выборе мест для расположения гнезда и охотно занимает искусственные гнездовья. Сорочий дрозд не заселял дуплянки в связи с низкой численностью и особыми требованиями к гнездовому укрытию.

2. Успех гнездования шамы в искусственных гнездовьях был выше, чем в естественных укрытиях. При этом пары, размножающиеся вне дуплянок, были подвержены меньшему прессу хищников, чем сходные с ними открытогнездящиеся воробьиные виды птиц данного региона, гнездящихся на той же пробной площади.

3. Шама является многочисленным оседлым видом в национальном парке Кат Тиен, а сорочий дрозд – обычным. Для шамы характерны кладки из трёх яиц, возможно наличие до трёх кладок за сезон, небольшой размер гнездового участка, моногамия и высокая степень оседлости.

4. Обилие укрытий в различных биотопах и высокий уровень пластичности при выборе места для расположения гнезда позволяют шаме успешно осваивать экологическую нишу мелкой воробьиной птицы-дуплогнёздника тропических лесов Юго-Восточной Азии.

5. Полученные данные позволили выдвинуть гипотезу о склонности шамы к гнездовой неофилии, то есть к стремлению занимать каждый год новые гнездовые ниши.

### Публикации по теме диссертации

1. Вабищевич А.П., Гоголева С.С., Палько И.В., Тарасова Е.Ю., Шиенок А.Н., 2006. Взаимоотношения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и мухоловки-белошейки (*F. albicollis*) в окрестностях заповедника «Брянский лес». // Флора и фауна Западного Подмосковья. М.: изд-во Московского университета, Вып. 4, С. 103–114.

2. Palko I.V., Kalyakin M.V., Nguyen Van Thinh. 2009. The biology of hole-breeding passerine birds of the genus *Copsychus* in tropical forests of Southern Vietnam. // Tropical Vertebrates in Changing World, Bonn, 3–8 May 2009. Abstracts. P. 59.

3. Vabishchevich A.P., Palko I.V., Grinkov V.G., Formozov N.A. 2010. The plumage coloration of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) does not confirm the reinforcement hypothesis in the eastern part of the range. // 25<sup>th</sup> International Ornithological Congress, Campos do Jordao, SP, Brazil, 22–28 August 2010. Abstracts. P. 648.

4. Палько И.В., Калякин М.В. 2010. Первые итоги изучения экологии птиц-дуплогнёздников тропических лесов южного Вьетнама на примере двух видов дроздовых птиц из рода *Copsychus*. // Орнитология в Северной Евразии. Мат-лы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов. Оренбург: изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та, С. 247.

5. Palko I.V., Kalyakin M.V., Thinh N.V. 2011. Nesting of the White-rumped Shama (*Copsychus malabaricus*) in Southern Vietnam. // Tropical Vertebrates in a changing World. K.-L. Schuchmann (ed.). Bonner Zoologische Monographien. Nr. 57, P. 185–191.