

Биология лесной завирушки *Prunella modularis* на северных склонах Большого Кавказа

Ю.Е. Комаров, П.А. Тильба

Второе издание. Первая публикация в 1999*

Биология кавказского подвида лесной завирушки *Prunella modularis obscura* (Nablizl, 1783) изучена слабо, несмотря на то, что эта птица широко распространена в горах Северного Кавказа. До 1960-х годов в научной литературе приводились лишь фрагментарные сведения о находке гнёзд (Бёме 1926; Радищев 1926). Более полные данные о размножении кавказской лесной завирушки появились позднее (Моламусов 1964; Поливанов, Поливанова 1986), но и они не освещали всех вопросов биологии этой птицы.

Материалы, приводимые в данной статье, собраны в Кавказском и Северо-Осетинском заповедниках (в среднегорье и высокогорье), а также в широколиственных лесах заказника «Цейский» в Северной Осетии в 1977-1990 годах.

На этих территориях *P. m. obscura* является обычной птицей горно-лесного пояса, встречаясь на высотах от 200 м (на западе) до 2250 м н.у.м. (на востоке) горной цепи. На равнинах Северного Кавказа и Передовых хребтах (Терский, Сунженский) Северной Осетии в гнездовое время лесная завирушка не встречается, но зимой птицы Кавказского подвида совершают вертикальные перекочёвки и отмечаются в низкогорье (Северо-Западный и Центральный Кавказ), где держатся вблизи населённых пунктов, по лесным опушкам и полянам, в придорожных кустарниках (Аверин, Насимович 1938; Моламусов 1967; Тильба 1986; Поливанов, Поливанова 1986). В Северной Осетии лесная завирушка ежегодно зимует в пойменных насаждениях мелких рек Осетинской наклонной равнины (плотность 3.8-6.1 особи на 1 км²) и в населённых пунктах (6.7-25.2 ос./км²) (Комаров 1998). Заметим, что в этих местах, по-видимому, зимуют птицы не только кавказского подвида, но и *P. m. modularis* (Linnaeus, 1758), прилетающие из северных районов страны. Возможно, что в Моздокском районе Северной Осетии (село Виноградное, 2.4 ос./км²) в зимнее время встречается именно *P. m. modularis*, т.к. селение находится примерно в 140 км к северу от гор, вне ареала кавказского подвида (Степанян 1978). Однако, как и в Тебердинском заповеднике (Поливанов, Поливанова 1986), мы наблюда-

* Комаров Ю.Е., Тильба П.А. 1999. О биологии лесной завирушки на северных склонах Большого Кавказа // *Кавказ. орнитол. вестн.* 11: 84-101.

дали перелёт лесных завирушек через перевалы (Рокский, Мамисонский и др.) Водораздельного хребта. Вероятно, часть гнездящейся популяции совершает сезонные миграции на южные склоны (и далее). Не исключено, что через горные хребты мигрируют и птицы номинативного подвида (Аверин, Насимович 1938).

Весенний прилёт лесных завирушек в гнездовые районы низкогогорья Северной Осетии начинается с начала второй декады марта (22 марта), в среднегорье – в конце марта – начале апреля. Такие же сроки прилёта наблюдаются и на Северо-Западном Кавказе (Поливанов, Поливанова 1986), но в высокогорье птицы появляются лишь в конце первой декады мая (Тильба 1986). Через 2-3 дня после прилёта отмечаются активно поющие самцы, которые поют весь апрель. С начала мая песенная активность постепенно затухает.

В низкогорных лесах Северной Осетии лесная завирушка предпочитает захламлинные горно-долинные ольшаники по дну ущелий, с хорошим подлеском. Здесь она гнездится со средней плотностью 52.5 пары на 1 км² (табл. 1). Чистых буковых лесов она избегает, но поселяется в небольших распадках, заросших кустарником и папоротником (11.3 пар/км²).

Таблица 1. Плотность гнездования лесной завирушки (пар/км²) в характерных биотопах низкогогорья (Суадагское ущелье) и среднегорья (Цейское ущелье) Осетии

Годы наблюдений	Захламлённый горно-долинный ольшаник по реке Суадагон. Лесной хребет, 640 м н.у.м.	Сосново-берёзовый лес с подлеском из азалии. Северный склон Кальперского хребта, 1400 м н.у.м.
1977	—	42
1978	—	38
1980	52	29
1981	55	25
1982	48	29
1983	52	29
1984	52	33
1985	58	33
1986	48	33
1987	45	17
1988	65	21
1989	45	17
1990	58	17
В среднем	52.5	27.9

В среднегорье наиболее характерными гнездовыми биотопами являются сосново-берёзовые леса с подлеском из азалии и можжевельника, где завирушка гнездится со средней плотностью 27.9 пар на 1 км² и сосновые леса с густым подростом (35.4). Гнездится также в

аридных котловинах, в поясе можжевельников (4.4-8.0), в заросших облепихой поймах горных рек (1.4-4.4), в лиственных лесах с густым подлеском из низкорослых кустов черёмухи, смородины, малины (70 пар/км²). Довольно многочисленна в высокогорных субальпийских березняках (Криволесье, 52.0 пар/км²).

В низкогорье Кавказского заповедника (Черноморское побережье) лесная завирушка редка – гнездится только в дубовых лесах с плотностью 2.1 ос./км² (Тильба, Казаков 1985). В среднегорье гнездовая численность возрастает в среднем до 14.4 ос./км², завирушка предпочитает здесь парковые кленовики (39.6 ос./км²), березняки и сероольшаники (16.7). В лесных биотопах высокогорья численность ниже, в среднем 7.7 ос./км². Здесь птицы отдают предпочтение буковому криволесью (12.5 ос./км²).

В Кабардино-Балкарии населяет лиственные леса (от 800 м н.у.м.), но численность выше в сосняках (Моламусов 1964). По Тебердинской долине гнездится от пихтовых лесов днища долины до верхних пределов лесного пояса, выходя и на субальпийские луга с зарослями можжевельника, численность выше у верхней границы леса (Поливанов, Поливанова 1986).

К строительству гнёзд отдельные пары, гнездящиеся в горнодолинных ольшаниках Лесистого хребта в Северной Осетии, приступают в середине первой декады апреля (5 апреля), в среднегорье (Цейское ущелье) – в первой половине третьей декады апреля (23-24 апреля), в районе горы Эльбрус (1800-2200 м н.у.м.) – в 20-х числах мая (Моламусов 1964).

В низкогорных лесах Северной Осетии лесные завирушки устраивают свои гнёзда в разнообразных местах (в захламлированных насаждениях более широк выбор гнездовых мест). Так, из 78 обнаруженных здесь гнёзд 31 располагалось на небольших кустах бузины (предпочитаемое растение), 16 – в пристволовых мелких побегах ольхи, 10 – в корнях (в выворотах), 3 – на ветках упавших деревьев, скрытых густым высокотравьем, по 2 – на шиповнике, жимолости, лещине, клёне и среди стеблей крапивы, по 1 – на заломе папоротника, ольховом пне, в полудупле, на земле.

В среднегорье завирушки располагают гнёзда ($n = 89$) преимущественно на двух породах: можжевельнике (49) и молодом подросте сосны (33). Три гнезда было обнаружено на земле под кустами малины, два – среди стеблей трав и по одному – на лещине и шиповнике.

В Кавказском заповеднике в среднегорье гнёзда завирушек находили на пихтах (3 гнезда), елях (3), смородине (4), самшите (1), волчьем лыке (1), клёне (1), грабе (1), жасмине (1), на травянистых растениях (2), упавших ветках (2), пнях (2), иногда в углублениях земляных обрывов (4). В высокогорье Кавказского заповедника гнёзда чаще всего

располагались на кавказском рододендроне (9), реже на молодых пихтах (4). В среднегорных лесах Тебердинской долины (Поливанов, Поливанова 1986) завирушки устраивают гнёзда в порослевых мутовках деревьев, на барбарисе, можжевельнике и молодых елях, в высокогорье – на пихтах (5) и можжевельнике приземистом (5).

Таким образом, в целом лесная завирушка выбирает для строительства гнёзд низкие густые кустарники и нижние части деревьев, располагая постройки у стволов, на ветках (можжевельник) или в переплетениях ветвей.

Гнездовые постройки располагаются на высоте от 0 до 2 м, по всему ареалу. Из таблицы 2 видно, что в горно-долинных ольшаниках Лесистого хребта 68% гнёзд ($n = 75$) располагается в высотном интервале 0-1 м, причём в интервале 0.51-1.00 м найдено 41.3% гнёзд. В среднем горном поясе 61 гнездо (83.6%) находилось также на высоте до 1 м, а в интервале 0.51-1.00 м – 42.5%.

Таблица 2. Высота размещения гнёзд лесной завирушки в Северной Осетии

Высота от земли, м	Лесистый хребет, 640-1000 м н.у.м.		Боковой хребет, 1300-1900 м н.у.м.	
	Абс.	%	Абс.	%
0-0.5	20	26.7	30	41.1
0.51-1.0	31	41.3	31	42.5
1.1-1.5	16	21.3	10	13.7
1.51-2.0	6	8.0	2	2.7
> 2.1	2	2.7	—	—
Среднее \pm S.E.	0.93 \pm 0.07		0.67 \pm 0.05	
lim	0.0-3.2		0.1-1.9	
<i>n</i>	75	100.0	73	100.0

Среднее значение высоты размещения гнёзд в низкогорном поясе 0.93 \pm 0.07 м, в среднегорном несколько ниже – 0.67 \pm 0.05 м (табл. 2). Такие же значения указаны и для Кабардино-Балкарии (0.5-1.0 м – Моламусов 1964), Кавказского заповедника (0.61 м – Тильба 1986) и Теберды (0.2-1.0 м – Поливанов, Поливанова 1986).

Строит гнездо только самка. На постройку гнезда уходит в среднем 6.0 \pm 0.8 дней ($CV = 48.3\%$): 9 гнёзд построено за 4 дня, 1 – за 7, 3 – за 10, 1 – за 12 дней. В период дождей строительство затягивается на 4-6 суток. Х.Т.Моламусов (1964) в районе Эльбруса наблюдал постройку гнёзд за 5-7 дней. *P. m. modularis* на юго-восточном берегу Ладожского озера в двух случаях построили гнездо за 4 дня. При этом в Приладожье готовые гнёзда оставались пустыми 1-3 дня, но в случае похолоданий между окончанием строительства и появлением первого яйца могло проходить 7-9 дней (Яковлева 2008).

Таблица 3. Вид строительного материала и частота его встречаемости в гнёздах лесной завирушки (Цейское ущелье, 1450 м н.у.м.)

Вид материала	Встречаемость	
	Абс.	% от всех гнёзд
Наружный слой ($n = 24$)		
Сосна Сосновского, молодые веточки, кора, хвоинки	12	50.0
Злаковые, верхняя часть стебля, корешки	8	33.3
Серая ольха, веточки, листья	19	79.2
Мох	15	62.5
Берёза Литвинова, веточки, листья	11	45.8
Барбарис обыкновенный, веточки	13	54.2
Чабрец, стебель с побегами	4	16.7
Шиповник, побеги, листья	6	25.0
Азалия, веточки, кора	7	29.2
Полевица, часть побега с корешками	1	4.7
Подмаренник, часть побега, стебель	7	29.2
Части побегов трав	17	70.8
Ива козья, веточки, листья	3	12.5
Вейник тростниковидный, листья	2	8.3
Полевица плосколистная, метёлка	2	8.3
Яснополка обыкновенная, стебель	1	4.7
Бодяк, листья с колючками	2	8.3
Земляника, побег	1	4.7
Короставник, корзинка	1	4.7
Ромашка, побег с корзинкой	4	16.7
Зонтичные, соцветия, побеги	2	8.3
Сушеница кавказская, часть побега	1	4.7
Жимолость кавказская, стебель	8	33.3
Черемша, лист	1	4.7
Бородавочник высокий, часть соцветия	2	8.3
Бересклет бородавчатый, веточки	2	8.3
Осина, веточки	1	4.7
Шалфей мутовчатый, ветки, листья, соцветия	4	16.7
Барбарис, ветки, листья	4	16.7
Иван-чай, соцветия	1	4.7
Бобовые, створки стручка	1	4.7
Жимолость кавказская, веточки	4	16.7
Алыча, лист	1	4.7
Средний слой ($n = 11$)		
Листья травянистых растений	6	54.5
Бодяк, листья, хохолки семян	5	27.8
Тонкие корешки трав	6	54.5
Ольха серая, тонкие веточки	5	27.8
Полевица, тонкие стебли, метёлки	8	72.7
Сосна Сосновского, хвоя, веточки	9	81.8
Мох	8	72.7
Барбарис, листья, соцветия, веточки	6	54.5

Продолжение таблицы 3

Вид материала	Встречаемость	
	Абс.	% от всех гнёзд
Подмаренник, стебель	8	72.7
Можжевельник обыкновенный, веточка	1	9.1
Азалия, лист	1	9.1
Шиповник, веточка	1	9.1
Берёза Литвинова, листья, почечные чешуи	3	27.3
Алыча, листья	3	27.3
Вейник тростниковидный, части листьев	1	9.1
Бересклет европейский, веточка	1	9.1
Сложноцветные, корзинки	3	27.3
Земляника, столоны	1	9.1
Смолёвка Уоллеса, коробочки	1	9.1
Вишня птичья, листья	1	9.1
Жимолость кавказская, тонкие веточки	1	9.1
Бересклет бородавчатый, веточки	1	9.1
Ясколка, стебель с бутонем	2	18.2
Шалфей, стебель	1	9.1
Выстилка лотка ($n = 24$)		
Листья злаков с тонкими стеблями	23	95.8
Чабрец, тонкие стебли с остатками цветков	19	79.2
Части листьев травянистых растений	24	100.0
Сосна Сосновского, хвоинки	10	41.7
Перья	1	4.2
Волос	3	12.5
Мох	11	45.8
Крылья стрекоз	3	12.5
Тонкие корешки трав	15	62.5
Хохолки семян сложноцветных	9	37.5

Календарные сроки постройки гнёзд в Северной Осетии следующие: 26-29 апреля 1981, 7-10 мая 1981, 9-12 мая 1981, 27 апреля-6 мая 1982, 25-28 апреля 1984, 25 апреля-6 мая 1984, 21-27 апреля 1978, 3-6 мая 1978, 4-7 июня 1990, 1-4 июля 1992.

Довольно массивное основание гнезда лесная завирушка делает из тонких веточек сосны Сосновского, ольхи, берёзы Литвинова, азалии и др. (табл. 3, наружный слой). Этот слой тяжелее в низкогорных лесах, а второй (средний или каркасный слой) и выстилка лотка тяжелее в среднегорье (табл. 4). Второй слой очень плотный. В его составе в среднем горном поясе обнаружены части 24 видов растений, но основная часть приходится на веточки и хвоинки сосны Сосновского (81.8%), мох и тонкие стебли и метёлки полевицы (по 72.7%). Лоток выкладывается в основном тонкими стеблями с листьями злаков (95.8%), чабреца (79.2%), мхом (45.8%). Поверхность лотка обильно выкладывается

тонкими корешками трав (62.8%). В среднегорье к ним добавляются в небольшом количестве пух и перья птиц, волос, крылья стрекоз и хохолки семян сложноцветных (в Цейском ущелье 4 гнезда имели лоток, выстланный только этими пушинками). Видимо, увеличение массы второго и третьего (выстилка лотка) слоёв в среднегорье и толщины стенок гнезда можно рассматривать как приспособление к уменьшению потери тепла в более неблагоприятных высотных условиях. Одно полностью разобранный на составные части гнездо, располагавшееся на высоте 1500 м н.у.м., состояло из 8050 единиц строительного материала. Первый слой включал 634 единицы, второй – 2295, третий – 5121.

Таблица 4. Размеры (мм) и масса (г) гнёзд лесной завирушки на Лесистом хребте на высоте 640-1000 м н.у.м. (А) и на Боковом хребте на высоте 1300-1900 м н.у.м. (Б)

Параметры	Место	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>S.E.</i>	<i>S.D.</i>	<i>CV</i> , %	lim
Диаметр гнезда	А	12	119 ± 2.7	9.5	8.0	107–139.5
	Б	47	127 ± 2.3	15.5	12.2	98–165
Диаметр лотка	А	12	60 ± 2.1	7.3	12.1	50.5–75
	Б	47	58 ± 0.7	5.0	8.6	49–65
Глубина лотка	А	12	48.9 ± 1.3	4.5	9.2	41–55
	Б	47	47 ± 0.86	5.9	12.6	35–60
Высота гнезда	А	12	89 ± 3.7	12.8	14.4	69–114
	Б	47	96 ± 2.8	18.9	19.7	56.5–110
Толщина стенок	А	16	18.7 ± 1.2	4.7	25.1	7.5–25
	Б	33	28.8 ± 1.6	8.9	30.9	12.2–49.5
Масса всего гнезда	А	7	45.5 ± 8.3	21.4	47.0	29.1–61.5
	Б	26	37.5 ± 1.6	8.3	22.1	20.1–53.6
Масса 1-го слоя	А	7	27.3 ± 2.8	7.4	27.1	16.5–35.9
	Б	25	17.3 ± 1.5	7.5	43.1	7.2–34.7
Масса 2-го слоя	А	6	12.7 ± 0.8	1.9	14.9	10.7–15.5
	Б	25	14.6 ± 0.9	4.8	32.9	5.7–27.3
Масса 3-го слоя	А	6	3.82 ± 0.8	1.8	47.1	1.7–7.2
	Б	21	6.69 ± 0.6	2.9	43.3	1.6–13.2

Откладка яиц начинается в среднем через 3.7 ± 0.7 дней после завершения строительства гнезда. В 4 гнёздах первое яйцо появилось через день, в 4 – через 2 дня, в 1 – через 3, в 1 – через 4, в 1 – через 5, в 1 – через 6, в 2 – через 8, в 1 – через 9 дней.

В Северной Осетии в горно-долинные ольшаниках первое яйцо в кладке появляется во второй декаде апреля, в среднегорье – в конце третьей декады месяца (табл. 5). Разница составляет около 2 недель. Календарные сроки появления первого яйца следующие: 5 мая 1977, 8 и 22 мая 1978, 13 мая 1980, 14 мая 1981, 1, 13, 14 и 15 мая 1982, 10 мая 1983, 12 июня 1984, 11 и 12 мая 1987, 2 и 8 июля 1987, 1, 4 и 7 мая 1988, 21 апреля 1989.

Таблица 5. Сроки начала кладок лесной завирушки по декадам.
 А – на Лесистом хребте на высоте 640-1000 м н.у.м.,
 Б – на Боковом хребте на высоте 1300-1900 м н.у.м.

Год	Число кладок, начатых в декады																Период откладки яиц		Дата откладки 1-го яйца в самой ранней кладке			
	Апрель				Май						Июнь										Июль	
	2		3		1		2		3		1		2		3		1					
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б		
1976	-	-	-	1	-	2	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	-	30.4	
1977	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	5.5	
1978	-	-	-	-	-	4	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	3.5	
1980	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	32	-	8.5	
1981	-	-	-	-	-	2	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	34	-	8.5	
1982	-	-	-	1	-	5	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	-	30.4	
1983	-	-	-	-	-	7	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	60	-	3.5	
1984	1	-	-	-	1	-	2	2	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	65	45	12.4	18.5
1985	-	-	-	2	1	2	1	3	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	61	61	9.5	28.4
1986	-	-	-	4	2	2	1	-	1	-	1	-	2	-	-	1	-	-	42	60	1.5	28.4
1987	-	-	-	-	1	1	2	-	2	2	1	-	-	-	1	-	2	-	57	17	10.5	10.5
1988	-	-	1	1	3	3	3	1	-	-	5	-	3	-	1	-	-	-	53	15	30.4	30.4
1989	1	-	3	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	59	-	18.4	-
1990	-	-	1	-	5	5	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	41	-	30.4	-
Итого	2	-	5	9	14	14	9	21	4	7	9	1	6	1	2	2	5	1				

В низкогорной части Кавказского заповедника лесная завирушка приступает к откладке яиц со второй декады апреля и этот процесс продолжается до третьей декады июня (8 гнёзд), в среднегорье – с первой декады мая по вторую декаду июня (20 гнёзд), а в высокогорье – только в начале июня и до первой декады июля (16 гнёзд). В Тебердинской долине откладка первого яйца отмечается с первой декады мая, а на верхней границе леса – со второй декады мая, но может продолжаться до первой декады июля (Поливанов, Поливанова 1986). В высокогорье Кабардино-Балкарии (район горы Эльбрус) первые яйца в кладках встречались с конца второй декады мая, отмечались и в третьей декаде июля (Моламусов 1964). Таким образом, сроки размножения кавказской лесной завирушки находятся в чёткой зависимости от высоты местности над уровнем моря. Запаздывание сроков начала кладок происходит не только от низкогорий к высокогорью, но выражено даже в пределах одного ущелья в направлении снизу вверх.

В случае разорения кладки птицы делают повторную. По всей видимости, этим и объясняется растянутость периода размножения и нахождение свежих кладок в июле и даже начале августа. Возможно,

хотя мы и не имеем этому доказательств, у части особей есть вторая кладка, особенно в лесах низкогорий.

Самка откладывает яйца ежедневно, до 6 ч. В полной кладке лесных завирушек в Северной Осетии бывает 3-5, в среднем 3.9 ± 0.1 яйца в низкогорных горно-долинных ольшаниках Лесистого хребта и 2-4, в среднем 3.6 ± 0.1 яйца в среднегорье (Цейское ущелье) (табл. 6).

Таблица 6. Величина законченных кладок лесной завирушки в Осетии.
А – на Лесистом хребте на высоте 640-1000 м н.у.м.,
Б – на Боковом хребте на высоте 1300-1900 м н.у.м.

Год	Количество кладок с числом яиц:								Средняя величина кладки	
	2		3		4		5			
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1976	-	2	-	-	-	4	-	-	-	3.3
1977	-	-	-	2	-	2	-	-	-	3.5
1978	-	-	-	-	-	7	-	-	-	4.0
1980	-	-	-	-	-	6	-	-	-	4.0
1981	-	-	-	4	-	4	-	-	-	3.5
1982	-	-	-	2	-	7	-	-	-	3.8
1983	-	-	-	4	-	5	-	-	-	3.6
1984	-	-	1	3	2	3	-	-	3.7	3.5
1985	-	-	2	3	1	6	1	-	3.8	3.7
1986	-	2	2	1	4	3	-	-	3.7	3.2
1987	-	-	1	-	9	3	-	-	3.9	4.0
1988	-	-	4	3	9	1	-	-	3.7	3.3
1989	-	-	1	-	5	-	-	-	3.8	-
1990	-	-	-	-	7	-	5	-	4.4	-
Итого	-	4	11	22	37	51	6	-	3.9	3.6

Полные кладки из 4 яиц составляют 67.2%, из 3 яиц – 25.2%. В районе Эльбруса во всех 18 найденных полных кладках было по 4 яйца (Моламусов 1964), в Тебердинском заповеднике 90% кладок содержали 4 яйца (Поливанов, Поливанова 1986). В Кавказском заповеднике в кладках лесной завирушки было 3-5, в среднем 4.3 яйца.

У *P. m. modularis* величина кладки несколько больше: в Карелии 3-7, в среднем 5.04 ± 0.05 яйца ($n = 157$; Зимин 1988); в юго-восточном Приладожье 3-7, в среднем 5.05 ± 0.07 яйца ($n = 99$; Яковлева 2008), в Карпатах – 5-6, в среднем 5.2 ($n = 18$; Талпош 1980).

Размеры и масса яиц приведены в таблице 7. В среднегорье средние размеры яиц меньше, чем в низкогорье: длины на 0.6 мм, ширины на 0.4 мм. В Цейском ущелье (1400 м н.у.м.) найдено гнездо с карликовым яйцом (12.6×10.0 мм).

Насиживает кладку одна самка, с момента откладки третьего яйца ($n = 16$), в течение 13 (8 гнёзд), 14 (5), 15 (1) и 16 (2) дней, в среднем

13.8±0.25 сут ($CV = 7.2\%$). В высокогорье Кабардино-Балкарии и в Тебердинской долине инкубация продолжается 13-14 сут (Моламусов 1964; Поливанов, Поливанова 1986). У *P. m. modularis* такая же продолжительность периода насиживания.

Таблица 7. Размеры (мм) и масса (г) яиц лесной завирушки на Лесистом хребте на высоте 640-1000 м н.у.м. (А) и на Боковом хребте на высоте 1300-1900 м н.у.м. (Б)

Параметры	Место	<i>n</i>	$M \pm S.E.$	<i>S.D.</i>	<i>CV, %</i>	lim
Длина яйца	А	33	20.1 ± 0.1	0.9	4.5	18.8–21.9
	Б	135	15.5 ± 0.1	0.7	3.5	17.7–22.1
Ширина яйца	А	33	15.1 ± 0.1	0.4	2.6	14.5–16.1
	Б	135	14.7 ± 0.03	0.4	2.7	13.3–15.6
Индекс удлинённости	А	33	1.3 ± 0.01	0.06	4.6	1.2–1.4
	Б	30	1.3 ± 0.01	0.08	6.2	1.2–1.5

Таблица 8. Ритм насиживания кладки лесной завирушкой

Сутки насиживания	Часы наблюдений	Длительность сеанса насиживания, мин			% времени обогрева	Длительность отлучки, мин		
		Σ	lim	<i>M</i>		Σ	lim	<i>M</i>
5	4.40-20.00	690	4-50	23	75	230	1-25	8
6	5.00-9.00	192	3-36	24	80	48	1-10	7
7	5.00-9.00	240	—	—	100	—	—	—
8	4.50-20.00	674	12-100	31	74.1	226	5-19	11
8	4.45-20.00	746	4-122	41	81.5	169	6-15	10
9	5.00-20.00	633	3-54	21	70.3	267	2-20	9
9	4.51-9.00	199	20-50	28	79.9	50	5-10	7
10	4.55-9.00	183	7-38	23	74.7	55	4-12	8
19	4.55-9.00	193	17-44	32	78.8	52	7-11	10
10	5.30-19.00	566	22-186	63	69.9	239	10-48	27
12	7.15-18.30	492	11-56	33	72.9	183	4-29	12
13*	4.40-9.00	202	9-45	29	77.7	58	4-15	10

Примечание: * – день вылупления.

Данные по режиму насиживания кладок разными парами в условиях Северной Осетии приведены в таблице 8, из материалов которой следует, что насиживание достаточно плотное и занимает 69.9-81.5% контрольного времени. Лишь однажды обогревание шло непрерывно 100% контрольного времени, что было связано с неблагоприятными погодными условиями (дождь). Длительность одного сеанса обогревания кладки в среднем от 23 до 41 мин (3-186 мин). Периоды отлучек делятся от 1 до 48 мин, в среднем 7-27 мин.

Слетает самка с гнезда очень аккуратно, как бы выпадая из него. При длительном нахождении самки на гнезде самец кормит её, но не

часто. Так, на 5-й день инкубации с 4 ч 40 мин до 20 ч он прилетал с кормом 5 раз (в утренние и полуденные часы), на 9-й день с 5 до 20 ч – всего 1 раз, утром.

Гнездовые станции лесной завирушки и крапивника *Troglodytes troglodytes* одинаковы, и межвидовые отношения этих птиц сводятся к тому, что насиживающая самка завирушки с появлением у гнезда крапивника мгновенно слетает и начинает настойчиво его прогонять. Самец участия в этом не принимает, как правило. Крапивники же не рискуют нападать на более крупных завирушек при появлении последних на их гнездовом участке или у гнезда.

Таблица 9. Температурный режим насиживания у лесной завирушки в ночное время

Параметры		Время измерений			
		20.00-22.00	22.00-24.00	0.00-2.00	2.00-5.00
Температура биотопа, °С	M	10.05	8.9	6.1	4.9
	lim	10-11	7.5-9.9	6.0-6.4	4.3-6.0
Температура на дне лотка среди яиц, °С	M	30.0	28.3	28.3	27.8
	lim	28.7-31.0	27.2-29.2	27.5-28.7	26.0-28.7
Температура в стенке гнезда, °С	M	14.3	12.7	10.8	9.2
	lim	14.0-14.7	11.5-13.7	10.5-11.2	8.5-10.7

Температурные параметры насиживания измерялись только в ночное время (табл. 9). Установлено, что температура инкубации в течение тёмного времени суток в целом испытывает незначительные колебания. Так, с 20 до 22 ч амплитуда колебаний температуры на дне лотка среди яиц составила 2.3°, далее в интервалы по 2 ч – 2.0, 1.2 и 2.7°. Температура инкубации 27.8-30°C (на дне лотка среди яиц), средняя амплитуда колебаний её за весь ночной период составила всего 2.2°. Наименьшая амплитуда колебаний температуры инкубации отмечена с 0 до 2 ч, как и амплитуда колебаний температуры окружающей среды и температуры в стенке гнезда.

Календарные сроки появления птенцов лесной завирушки в Северной Осетии следующие: 17, 20, 24 и 28 мая 1978, 5 июня 1978, 23 июня 1980, 15 июня 1981, 16, 23 и 29 мая 1982, 24 мая 1983, 26 мая 1983, 14 мая 1986, 26 и 28 мая 1987, 6, 16 и 18 июля 1987, 19 мая 1990.

В 3 гнёздах первые три птенца вылупились с 5 до 7 ч, четвертый птенец вылупился через 2 ч. В одном гнезде четвертый птенец вылупился только через 48 ч после наклёва скорлупы. Сразу после вылупления птенцов самка очищает гнездо от скорлупок, выбрасывая их за пределы гнезда или съедая. Мы не наблюдали случаев уноса скорлупы взрослыми птицами.

Однодневные птенцы лесной завирушки имеют розовую кожу с густым чёрным эмбриональным пухом на надглазничной, затылочной

пуховых птерилиях (длина пушинок 8.5 мм), спинной (10 мм), плечевой (10 мм), локтевой (6 мм), бедренной (5 мм). Названия пуховых птерилий даны по И.А.Нейфельдт (2001). Длина клюва однодневных птенцов (от переднего края ноздри) 2.1 мм, цевки 7.7 мм, тела – 37 мм, масса варьирует от 2.02 до 2.43 г.

У 3-дневных птенцов появляются штрихи пеньков под кожей, масса тела увеличивается до 3.5-4.45 г; у 4-дневных открываются слуховые проходы и становится отчётливо заметной глазная щель, а масса тела равна 3.87-5.57 г; у 5-дневных птенцов выходят из кожи пеньки перьев на крыльях, спине, брюшке, масса – 8.8-11.44 г. В возрасте 8 дней опахала первостепенных маховых перьев раскрыты на 4-5 мм, а в 10 дней – на 18.6 мм.

Таблица 10. Кормление и обогревание птенцов у лесной завирушки

Возраст птенцов, сут	Число птенцов	Часы наблюдений	Число прилётов с кормом	Среднее число прилётов за 1 ч		Сеанс обогревания, мин		Время обогревания, %
				Всего	На 1 птенца	lim	M	
1	3	4.58-9.00	9	2.2	0.7	10-28	19	69.8
1	4	5.00-18.15	35: ♂ 16 ♀ 19	2.7	0.7	5-57	20	56.5
2	3	5.00-9.15	8	1.9	0.6	7-33	23	72.2
3	2	6.00-10.00	21	5.3	2.7	2-49	24	49.6
3	4	5.00-19.00	56: ♂ 28 ♀ 28	4.0	1.0	1-40	14	43.5
4	3	5.45-10.00	11	2.7	0.9	9-68	29	69.4
9	4	7.19-19.00	122	10.2	2.6	—	0	0
9-10	4	6.09-10.00	31	7.6	1.9	—	0	0
13	4	9.30-14.00	61	14.2	3.6	—	0	0

Птенцы находятся в гнезде 12 (5 гнёзд), 13 (3) или 14 (1) дней, в среднем 12.6 ± 0.23 дня ($CV = 5.48\%$). В Кабардино-Балкарии птенцы завирушки находятся в гнезде 13-17, в среднем 14.8 ± 0.3 дня ($CV = 6.1\%$) (Моламусов 1964).

Кормят птенцов оба родителя. В первые дни жизни самка обогревает птенцов, затрачивая на это 43.5-72.2% «рабочего» времени, но в то же время и активно их кормит (табл. 10). Обычно самка перестаёт греть птенцов в 7-дневном возрасте, но в холодные дождливые дни самка может периодически обогревать птенцов вплоть до их вылета. Средняя продолжительность непрерывного обогревания птенцов от 14 до 24 мин (lim 1-68 мин). В первый день кормления птенцов самец редко кормит их сам, чаще передаёт принесённый корм самке. На 3-й

Таблица 11. Питание птенцов лесной завирушки.
Суадагское ущелье, 640-750 м н.у.м., 62 порции

Таксон	Стадия развития	Абс.	%
Heteroptera, Reduviidae	larvae	1	0.14
Heteroptera	imago	1	0.14
Coleoptera, Cantharidae	imago	1	0.14
Coleoptera, Curculionidae	imago	3	0.4
Coleoptera, Curculionidae	larvae	110	15.34
Coleoptera, Elateridae	imago	1	0.14
Coleoptera, Staphylinidae	larvae	5	0.7
Coleoptera, Coccinellidae	imago	1	0.14
Coleoptera, Coccinellidae	larvae	3	0.4
Coleoptera, Chrysomelidae	imago	2	0.3
Hymenoptera, Tenthredinidae	imago	6	0.84
Hymenoptera, Formicidae	imago	7	0.98
Homoptera, Aphrophoridae	imago	40	5.6
Homoptera, Cicadidae	imago	25	3.5
Homoptera, Aphididae	imago	90	12.6
Homoptera, Psillidae	imago	47	6.5
Ephemeroptera	imago	2	0.3
Diptera	imago	11	1.53
Diptera, Bibionidae	imago	4	0.6
Diptera, Muscidae	imago	7	0.98
Diptera, Sepsidae	imago	4	0.6
Diptera, Stratiomyidae	larvae	6	0.84
Diptera, Syrphidae	imago	7	1.0
Diptera, Nematocera	imago	4	0.6
Diptera, Nematocera	larvae	1	0.14
Diptera, Tipulidae	larvae	10	1.4
Lepidoptera	larvae	21	2.9
Lepidoptera, Noctuidae	imago	1	0.14
Lepidoptera, Geometridae	larvae	16	2.2
Lepidoptera, Lithocolletidae	imago	100	13.95
Lepidoptera, Tortricidae	imago	1	0.14
Orthoptera	imago	3	0.4
Collembola	imago	87	12.1
Thysanura		1	0.14
Aranea		46	6.4
Acarina		3	0.4
Lumbricidae		1	0.14
Mollusca		1	0.14
Семена		16	2.2
	Итого	717	100.0

день самец уже кормит птенцов только сам. Капсулы помёта маленьких птенцов самка съедает, находясь в гнезде. Когда птенцы подрас-

тают, оба родителя подхватывают клювом и уносят капсулы их помёта, выбрасывая их в стороне от гнезда.

Птенцы покидают гнездо, ещё не умея летать, как правило к вечеру (с 15 до 17 ч, наблюдения за 6 гнёздами). После вылета они 5-7 дней держатся у гнезда, не удаляясь далее 50 м. Родители продолжают их кормить. Затем выводок распадается. Массовое появление слётков в Северной Осетии отмечается обычно в первой декаде июня, но их можно встретить и в конце июня и даже в начале августа.

Выкармливают птенцов лесные завирушки преимущественно пауками и насекомыми, редко приносят семена (табл. 11). В.М. и Н.Н.Поливановы (1986) отметили различия в питании птенцов у пар, гнездящихся на днище Тебердинского ущелья и у верхней границы леса. Если у первых основу питания составляли гусеницы, то у вторых – пауки. В горно-долинных ольшаниках Лесистого хребта основу питания птенцов составили насекомые из Homoptera (27.2%), Lepidoptera (19.3%), Coleoptera (17.6%), Diptera (11.6%) и Collembola (12.1%). Пауки также играют заметную роль (6.4%) в питании птенцов.

Таблица 12. Успешность гнездования лесной завирушки на Лесистом хребте на высоте 640-1000 м (А) и на Боковом хребте на высоте 1300-1900 м н.у.м. (Б)

Год	Количество:										Доля, %			
	Гнѐзд		Яиц		Вылупившихся птенцов		Вылетевших птенцов		Слѐтков на 1 гнездо		Птенцов от числа яиц		Слѐтков от числа яиц	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1976	-	6	-	20	-	15	-	6	-	1.0	-	75.0	-	30.0
1977	-	4	-	14	-	8	-	6	-	1.5	-	57.1	-	42.9
1978	-	7	-	27	-	15	-	11	-	1.6	-	55.6	-	40.7
1980	-	7	-	28	-	16	-	16	-	2.3	-	57.1	-	57.1
1981	-	8	-	28	-	3	-	3	-	0.4	-	10.7	-	10.7
1982	-	9	-	34	-	15	-	15	-	1.7	-	44.1	-	44.1
1983	-	9	-	31	-	24	-	24	-	2.7	-	77.4	-	77.4
1984	3	7	11	23	4	11	4	11	1.3	1.6	36.4	47.8	36.4	47.8
1985	5	9	17	33	10	19	10	19	2.0	2.1	58.8	57.6	58.8	57.6
1986	5	6	18	19	15	9	15	8	3.0	1.3	83.3	47.4	83.3	42.1
1987	10	3	38	12	29	12	26	12	2.6	4.0	76.3	100	68.4	100
1988	15	4	51	13	30	13	23	9	1.5	2.3	58.8	100	45.1	69.2
1989	6	-	22	-	20	-	20	-	3.3	-	90.9	-	90.9	-
1990	11	-	49	-	19	-	19	-	1.7	-	38.8	-	38.8	-
Итого	55	79	206	282	127	160	117	140	2.1	1.7	61.7	56.7	56.8	49.6

Успешность размножения лесной завирушки в Северной Осетии составила 53.2%: в 134 гнезда отложено 488 яиц, вылупилось 287 птенцов, вылетело 257 (табл. 12). Основная причина гибели яиц –

хищничество (28.9% всех яиц). Неоплодотворёнными оказалось 3.7% яиц, 4.3% погибло из-за неблагоприятных погодных условий. Из числа вылупившихся птенцов 3.8% были взяты хищниками. В целом отход гнёзд с кладками составил 44.8%. Успешно закончилось гнездование только для 74 пар из 134.

Из эктопаразитов на завирушках встречены перьевые клещи *Joubertophyllodes* sp., *Analges pollicipatus* (Васюкова, Комаров 1997), а в гнёздах – блохи *Ceratophyllus gallinae* (Комаров, Лабунец 1983).

Из среднегорных и высокогорных районов лесные завирушки полностью откочёвывают к концу октября.

Литература

- Аверин Ю.В., Насимович А.А. 1938. Птицы горной части Северо-Западного Кавказа // *Тр. Кавказского заповедника* 1: 5-56.
- Бёме Л.Б. 1926. Птицы Северной Осетии и Ингушии (с прилежащими районами) // *Учён. зап. Сев.-Кавк. ин-та краеведения* 1: 175-274.
- Васюкова Т.Т., Комаров Ю.Е. 1997. Материалы к фауне пухоедов и перьевых клещей некоторых птиц Республики Северная Осетия-Алания // *Кавказ. орнитол. вестн.* 9: 5-19.
- Зимин В.Б. 1988. *Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 1-184.
- Комаров Ю.Е. 1998. Птицы сельских населённых пунктов Республики Северная Осетия-Алания // *Кавказ. орнитол. вестн.* 10: 65-74.
- Комаров Ю.Е., Лабунец Н.Ф. 1983. Блохи птичьих гнёзд горной части Осетии // *Паразитологические исследования в заповедниках*. М.: 94-97.
- Моламусов Х.Т. 1964. Кавказская лесная завирушка // *Учён. зап. Кабар.-Балкар. ун-та*. Сер. хим.-биол. 20: 130-135.
- Нейфельдт И.А. 2001. Инструкция для собирания пуховых птенцов // *Рус. орнитол. журн.* 10 (148): 499-511.
- Поливанов В.М., Поливанова Н.Н. 1986. Экология лесных птиц северных макросклонов Северо-Западного Кавказа // *Тр. Тебердинского заповедн.* 10: 11-164.
- Радищев А.М. 1926. Материалы к познанию авифауны Кабарды и Балкарии // *Учён. зап. Сев.-Кавк. ин-та краеведения* 1: 119-145.
- Степанян Л.С. 1978. *Состав и распределение птиц фауны СССР: Воробьинообразные Passeriformes*. М.: 1-389.
- Талпош В.С. 1980. Европейская лесная завирушка на западе Украины // *Вестн. зоол.* 5: 67-73.
- Тильба П.А. 1986. *Птицы центральной части Западного Кавказа*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-22.
- Тильба П.А., Казаков Б.А. 1985. Структура летнего населения птиц центральной части Западного Кавказа // *Птицы Северо-Западного Кавказа*. М.: 34-52.
- Яковлева М.В. 2008. К биологии лесной завирушки *Prunella modularis* на юго-восточном побережье Ладожского озера // *Рус. орнитол. журн.* 17 (402): 295-299.

