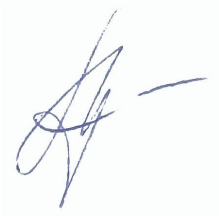
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«Сибирский федеральный университет»

На правах рукописи



ГРЯЗНОВА Анастасия Николаевна

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК НА ЮГЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

Специальность 03.02.08 – Экология (биология) (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук, профессор
Савченко Александр Петрович

Красноярск - 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……..... 4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ…… 9
1.1 Физико-географическое положение района исследований……. 9
1.2 История становления таксономического статуса *R. riparia* и *R. diluta* и подвидовой структуры видов…… 16
1.3 Вероятные пути формирования ареалов видов…… 26
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ……. 33
2.1 Объем материала и районы полевых работ…….. 33
2.2 Методы исследования……. 36
2.2.1 Отлов птиц и морфометрический анализ……... 36
2.2.2 Ооморфологические измерения…….. 37
2.2.3 Методы изучения питания……... 38
2.2.4 Методы генетических исследований…….. 39
2.2.5 Методы изучения миграции…… 39
2.2.6 Статистическая обработка и анализ данных……. 40
2.2.7 Лабораторные методы исследования……. 41
ГЛАВА 3 РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК…… 43
3.1 Географическая изменчивость береговой и бледной ласточек на территории Российской Федерации по данным анализа коллекционных материалов…….. 43
3.1.1 Географическая изменчивость *R. riparia*……. 44
3.1.2 Географическая изменчивость *R. diluta*……. 51
3.1.3 Распространение береговой и бледной ласточек в зоне симпатрии на юге Центральной Сибири……. 54
Заключение к главе…… 67
ГЛАВА 4 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК…… 69
4.1 Диагностические признаки *R. riparia* и *R. diluta*…….... 69
4.2 Морфологические различия ласточек юга Центральной Сибири…... 74
4.3 Биотопическое распределение *R. riparia* и *R. diluta*……... 85
4.4 Брачное поведение изучаемых видов…….. 92
4.5 Состав строительного материала, форма и размеры гнезд…….. 99
4.6 Размер кладки и оологические показатели…… 103
4.7 Рост и развитие птенцов…….. 107
4.8 Птенцовое питание *R. riparia* и *R. diluta*……..... 111
4.9 Особенности фенологии береговой и бледной ласточек…… 124
Заключение к главе…… 129
ГЛАВА 5 МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛАСТОЧЕК 131
ГЛАВА 6 МИГРАЦИИ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК И ИХ УЧАСТИЕ В ЦИРКУЛЯЦИИ ВИРУСОВ ГРИППА А…… 135
6.1 Миграции *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири…… 135

6.2 Роль ласточек р. *Riparia* в циркуляции вирусов гриппа А…….. 140
Заключение к главе…… 145
ЗАКЛЮЧЕНИЕ……. 148
ВЫВОДЫ……. 150
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ……. 152
ПРИЛОЖЕНИЕ 1 Состав пищевых объектов *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири…….. 172
ПРИЛОЖЕНИЕ 2 Схема расчета биологического индекса для оценки вероятностной степени участия бледной ласточки в эпизоотическом процессе…… 176

ВВЕДЕНИЕ

После признания видовой самостоятельности береговой *Riparia riparia* Linnaeus, 1758 и бледной *Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893 ласточек открытыми остаются многие вопросы взаимоотношений данных видов (Степанян, 2003, Гаврилов, Савченко, 1991, Горошко, 1993, Pavlova et al., 2008). Береговая ласточка – модельный вид воробьинообразных, который в силу широкого распространения, колониального гнездования и ряда других факторов служил объектом многочисленных исследований (Мекленбурцев, 1954; Портенко, 1954; Колоярцев, 1989; Черничко, 2000; Petersen, 1955; Turner, 1982, 1983; Цвелых, 1992 и др.). Бледная ласточка до недавнего времени считалась лишь подвидом *R. riparia*. Поскольку виды долгое время считались конспецифичными, экологические и биологические сведения о них в литературе не разделены, а данные о *R. diluta* практически отсутствуют. Экология, особенности распределения видов и их репродуктивные взаимоотношения в области симпатрии также остаются нерассмотренными.

Изучение сравнительной экологии *R. riparia* и *R. diluta* в условиях их симпатрии является составной частью одной из актуальных проблем современной биологии, поскольку ее решение позволяет установить механизмы и факторы, обеспечивающие успешность сосуществования близкородственных видов и тем самым способствующие поддержанию биологического разнообразия. Исследование экологической дифференциации таких видов и их взаимоотношений играет важную роль в понимании закономерностей процесса микроэволюции (Степанян, 1983; Панов, 1993; Доржиев, 1995; Муравьев, 1997). Особый интерес представляют факты совместного гнездования ласточек в смешанных колониях без появления гибридизации, несмотря на внешнее сходство окраски оперения и морфооблика родительских форм.

До сих пор работы такого плана, направленные на всестороннее изучение взаимоотношений близкородственных видов, немногочисленны и представлены для ограниченного числа видов (Доржиев, 1997; Панов, 1989).

Целью нашей работы стало выявление особенностей экологической дифференциации береговой и бледной ласточек в зоне их симпатрии на юге Центральной Сибири. В связи с этим было необходимо решить следующие задачи:

1. Изучить морфометрические, краниометрические и морфологические особенности *R. riparia* и *R. diluta* на исследуемой территории.

2. Выявить черты сходства и различия в биотопических, трофических, репродуктивных и сезонных аспектах жизненного цикла береговой и бледной ласточек.

3. Рассмотреть механизмы, обеспечивающие существование близких видов в условиях широкой симпатрии на юге Центральной Сибири.

4. Провести молекулярно-генетический анализ береговой и бледной ласточек, обитающих в зоне симпатрии.

5. Исследовать современное распространение двух видов ласточек и особенности их экологических взаимоотношений.

При решении поставленных задач были получены результаты, которые выносятся на защиту:

1. В настоящее время бледная и береговая ласточки широко распространены в зоне симпатрии на юге Центральной Сибири, но для более четкой их дифференциации необходимо использовать комплекс диагностических признаков.

2. Репродуктивная изоляция видов в условиях совместного обитания достигается за счет кумулятивного эффекта незначительных этологических и, главным образом, экологических адаптаций.

3. В условиях хозяйственного освоения юга Центральной Сибири и происходящих климатических изменений бледная ласточка проявляет большую экологическую валентность, что находит отражение в расширении

её ареала и использовании для гнездования разных типов биотопов, в том числе и антропогенно измененных.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены и обсуждены на международной конференции «Проблемы экологии. Чтения памяти профессора М.М. Кожова» (Иркутск, 2010), международной научной школе–конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2007, 2008, 2010), на III Красноярской региональной научно-практической конференции «Животные как часть экосистемы» (Красноярск, 2010), V международной конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2012), Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018), Всероссийской научной конференции «Региональные проблемы экологии и охраны животного мира» (Улан-Удэ, 2019).

Научная новизна. В работе впервые рассмотрены взаимоотношения береговой и бледной ласточек в условиях симпатрии на юге Центральной Сибири после придания этим формам статуса двух самостоятельных видов. Получены новые сведения о распространении подвидов и характере расположения гнездовых колоний в регионе исследования. Приводятся сведения по морфологии, биотопическим предпочтениям *R. riparia* и *R. diluta*, птенцовому питанию и гнездовой биологии ласточек, фенологическим особенностям видов и некоторым этологическим аспектам. В работе также отражены данные о миграции исследуемых видов, основанные на многолетних наблюдениях сотрудников кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», полученные, в том числе, при участии автора. На основании собранного научного материала автором также рассмотрены возможные факторы репродуктивной изоляции береговой и бледной ласточек и механизмы, определяющие их совместное обитание на юге Центральной Сибири.

Теоретическая и практическая значимость. Работа выполнена в рамках основных научных направлений кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет»: «Изучение миграций наземных позвоночных и разработка научных основ сохранения биологического разнообразия», «Создание современной системы мониторинга миграций птиц для решения практических задач их рационального использования и обеспечения экологической безопасности региона». Работа имеет преимущественно теоретическую значимость. Результаты исследований вносят определенный вклад в понимание изолирующих механизмов, обуславливающих сосуществование близких форм в области симпатрии и симбиотопии, а также в оценку степени участия воробьиных птиц в циркуляции вирусов гриппа А (ВГА). Результаты исследований могут быть использованы на лекционных занятиях и полевых практиках по зоологии позвоночных, в спецкурсе по изучению миграций птиц, а также при разработке противоэпизоотических и противоэпидемических мероприятий.

Автор выражает особую благодарность своему научному руководителю проф., д.б.н. Александру Петровичу Савченко, без которого подготовка данной работы была бы невозможна, а также признательность к.б.н. Г. А. Семенову за ценные советы и навыки по изготовлению тушек птиц, к.б.н. Я. А. Редькину за совместную научную работу и помощь в обработке части коллекционных экземпляров, в.н.с., д.б.н. П. С. Томковичу за любезно предоставленную возможность работы с зоологической коллекцией ЗМ МГУ. Автор выражает благодарность всем сотрудникам кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», особенную признательность доц., к.б.н. Н. В. Карповой, доц., к.б.н. В. И. Емельянову, А. В. Кутяниной, а также коллегам по совместным экспедициям Е. В. Ковалевскому, С. О. Андрееву,

В. Л. Темеровой, Р. Г. Афанасьеву, Н. В. Минаеву, М. В. Шуклину, А. В. Дроботову.

.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Физико-географическое положение района исследований

Отношение к Центральной Сибири как физико-географическому подразделению неоднозначно (Баранов, 2008). В различных источниках ее границы трактуются по-разному. Изначально термин «Центральная Сибирь» применялся в англоязычной литературе (Central Siberia). С целью унификации терминологии рассматриваемой территории в данной работе мы используем вышеуказанное понятие.

Западные и восточные рубежи Центральной Сибири совпадают с границами Средней Сибири, южный – включает северную часть Убсу-Нурской котловины, а северный – бассейн Сыма, проходя далее по руслу Подкаменной Тунгуски (Средняя Сибирь, 1964; Савченко, 2009).

Территория Центральной Сибири обширна, включает разнообразные природно-ландшафтные зоны от средней тайги до опустыненных степей и расположена в области Енисейской биогеографической границы, важнейшего меридионального биогеографического рубежа Евразии (Карпова, 2004). Возникнув в третичном периоде в результате различий геологической истории Западно-Сибирской равнины, Средне-Сибирского плоскогорья и гор юга Сибири и охватывая все природно-зональное разнообразие Северной Азии, эта граница сохранилась в настоящее время и является одновременно историко-биогеографической и экологической (Рогачева, Сыроечковский, 2000).

Значительную часть рассматриваемой территории занимает Средне-Сибирское плоскогорье, которое в долготном направлении простирается от берегов Енисея до восточных границ Центральной Сибири и с северных границ до предгорий Восточного Саяна, гор, окружающих с севера оз. Байкал, Патомского нагорья и Станового хребта.

Западно-Сибирская равнина располагается в западной части, на левобережье р. Енисея, и протягивается сравнительно узкой полосой, шириной от 100 до 250 км, от берегов Енисейского залива до предгорий Алтайско-Саянских гор (Средняя Сибирь, 1964).

Южная часть рассматриваемой территории относится к Алтайско-Саянской горной стране, куда входят Восточно-Саянское и Западно-Саянское нагорья, Кузнецкий Алатау и Минусинская впадина (Власенко, 2003).

Восточно-Саянское нагорье окружает с юга Средне-Сибирское плоскогорье. Хребет Эргак-Таргак-Тайга, протягивающийся от горного узла в истоках рек Казыра и Уды до р. Ии, представляет собой наивысшую ступень нагорья. Он является главным водоразделом Большого Енисея и притоков Ангары – рек Уды и Оки. Наивысшие вершины хребта (2600 - 3000 м) приурочены к наиболее приподнятым и расчлененным высокогорным альпийским гребням. Западнее хребта Эргак-Таргак-Тайга от долины р. Казыр расположен сильно расчлененный хребет Крыжина, а северо-западнее простирается хребет Агульские Белки, отделенный уступом от образующих нижний ярус рельефа плосковершинных «белогорий» – Капского, Майского, Пезинского и других, окаймленных полосой сильно расчлененных низких эрозионных гор с высотами 700-1200 м. Последним хребтом Восточно-Саянского нагорья на левом берегу Енисея является Курбатово-Сырское Белогорье. Восточно-Саянское нагорье крутыми уступами спускается к Канско-Рыбинской котловине, а его северо-западные отроги смыкаются с Западно-Сибирской равниной (Средняя Сибирь, 1964).

Западно-Саянское нагорье протянуто на 625 км и имеет северо-восточную направленность от истоков р. Абакан до верховий р. Казыр, где оно смыкается с Восточным Саяном. Его главный водораздел идет по альпийским хребтам Сальджур, Сайлыг-Хем-Тайга, Саянскому и далее по Араданскому, Ергаки и Тазарама. Горы Кызыл-Тайга (3121 м) и Бай-Тайга (3129 м) представляют собой наивысшие точки нагорья и находятся в его южной

части, на Алашском плато, достигающем в среднем высоты 1500-1800 м (Власенко, 2003; Средняя Сибирь, 1964).

Южнее Западного и Восточного Саян располагаются Тувинские горы и межгорные впадины. Хребет Академика Обручева протягивается почти в широтном направлении между Западным и Восточным Саянами и делит Тувинское нагорье на две котловины – северную (Тоджинскую) и южную (Тувинскую). Хребет Академика Обручева составляют несколько горных групп, достигающих высоты 2,5-3 км. Эта сложная горная система служит водоразделом между реками Бий-Хем и Каа-Хем (Большим и Малым Енисеем). На востоке хребет соединяется с водораздельным хребтом Восточного Саяна, на западе – с Западным Саяном (Мещеряков, 1972). Южнее Западно-Саянского нагорья и хребта Академика Обручева располагаются хребты Западный и Восточный Танну-Ола и нагорье Сангилен, которые отделяют Тувинскую котловину от бессточной Убсунурской котловины и служат водоразделом бассейна Енисея и бессточных котловин Северо-Западной Монголии (Средняя Сибирь, 1964).

К востоку от Тоджинской котловины расположено Бий-Хемское нагорье. Его восточная часть, примыкающая к Восточному Саяну, наиболее высока и сложена отдельными горными цепями и массивами высотой до 3 км (Чернов и др., 1988). Западнее выделяются две ступени высотой 2,5-2,6 и 2,0-2,2 км. Поверхность высокой ступени неровная, так как срезает слагающие их осадочные и кристаллические породы. Нижняя ступень имеет ровную поверхность, образованную четвертичными базальтовыми лавами. Над нею возвышаются столовые горы – четвертичные вулканы (Гросвальд, 1958; Мещеряков, 1972).

К югу от хребта Академика Обручева простирается Тувинская котловина с высотами 550-850 м, состоящая из двух крупных котловин – Хемчикской, расположенной в северо-восточном направлении вдоль долины р. Хемчик, и Улуг-Хемской, вытянутой широтно вдоль долин рек Улуг-Хем и Каа-Хем. Последняя котловина имеет более расчлененную и гористую

поверхность. Тувинскую котловину с юга ограничивают Восточный Танну-Ола (до 2602 м) и нагорье Сангилен (до 3276 м) (Мещеряков, 1972; Средняя Сибирь, 1964; Чернов и др., 1988).

На юго-востоке Тувы располагаются вытянутые в меридиональном направлении хребты Прихубсугульского нагорья. Юго-Западная Тува занята Шапшальским, Цагап-Шибэту и хребтом Чихачева, высокогорным массивом Монгун-Тайга с наивысшей вершиной – горой Мунку-Хайрхан-Ула (3976 м).

Кузнецкий Алатау – горная страна со сложным орографическим строением. Основная его часть имеет субмеридиональную направленность и продолжает линию Шапшальского хребта. Кузнецкий Алатау круто поднимается над Кузнецкой котловиной на западе, на востоке более полого снижается к Чулымо-Енисейской и Минусинской котловинам. В его южной части, примыкающей к Абаканскому хребту и Горной Шории, высоты нередко превышают 1,5-2 км, на севере же они не достигают и 1 км. В северной части, в междуречье рек Томи и Кии, где высоты не превышают 300-500 м, Кузнецкий Алатау имеет северо-западную направленность. На севере в пределах рассматриваемой территории он понижается и переходит в холмистую равнину, разделяющую его и хребет Арга (Мещеряков, 1972; Воскресенский, 1962). В южной его части находится самая высокая точка – гора Верхний Зуб (2178 м).

Между Кузнецким Алатау, Западным и Восточным Саянами находятся Хакасско-Минусинские тектонические котловины – Минусинская, Сыдо-Ербинская и др. Минусинская котловина вытянута в северо-восточном направлении до 200 км. Наиболее низкие участки котловины характеризуются большими колебаниями температур в течение суток и года. Здесь много солнечных дней и выпадает небольшое количество осадков. Степной ландшафт обусловлен сухим континентальным климатом днища котловины, более высокие участки котловины представлены лесостепью. Годовое количество осадков составляет здесь 400-450 мм. Горно-таежный пояс

характеризуется достаточным и избыточным увлажнением (Никольская, 1968; Средняя Сибирь, 1964).

Сыдо-Ербинская котловина, высотой от 250 до 500 м, располагается к северу от Минусинской котловины по обоим берегам Енисея. Рельеф котловины представлен грядами холмов с широкими долинами рек. Рассматриваемые котловины отделены друг от друга низкими широтными хребтами Оглахты и Унюк.

Батеневский кряж отделяет Сыдо-Ербинскую котловину от расположенной севернее Чулымо-Енисейской котловины (северной части обширной межгорной Минусинской впадины). На востоке Чулымо-Енисейская котловина ограничена отрогами Восточного Саяна, на западе – Кузнецкого Алатау, на севере – Солгонским кряжем, на юге – Батенёвским кряжем (Лиханов, 1964). Рельеф котловины преимущественно холмисто-увалистый, на юге – мелкосопочный, с высотами от 170 до 500-550 м. Вдоль восточной границы котловины протекает р. Енисей, в центральной и западной частях – р. Чулым, для которой характерны большое количество озёр и широкие ложбины. На юге котловины развиты типичные злаковые степи на южных и обыкновенных чернозёмах, на севере и в предгорьях – лесостепи на выщелоченных чернозёмах и серых лесных почвах (Средняя Сибирь, 1964). В соответствии с особенностями климата Чулымо-Енисейская котловина делится на западную и восточную части. Среднегодовые температуры в восточной ее части минус 1,5 °С, на юго-западе – 0,1 °С. Средняя месячная температура января минус 20 °С, а июля – 18 °С. Количество осадков с запада на восток колеблется от 250 до 360-380 мм. Климат Чулымо-Енисейской котловины наиболее засушлив по сравнению с Красноярской и Назаровской. Сумма активных температур более 10 °С составляет 1600 °С, безморозный период длится до 120 дней (Гавлина, 1954).

Низкий Солгонский кряж, сложенный песчаниками, сланцами, известняками и эффузивами, протягивается между Чулымо-Енисейской и Назаровской котловинами, последняя из которых расположенна севернее и

отделяется от Западно-Сибирской равнины низким хребтом Арга в северной части (Средняя Сибирь, 1964). Назаровская котловина на юге ограничена Солгонским кряжем, на севере – хребтом Арга, с запада и востока естественными границами служат Кузнецкий Алатау и Восточный Саян. Рельеф котловины слабо расчлененный и представляет собой плоскоувалистую равнину с широкими междуречьями и пологими склонами, с преобладающими высотами 350-480 м. На западе абсолютные высоты снижаются до 250-300 м. Расчлененность рельефа при приближении к Солгонскому кряжу повышается (Брицына и др., 1962). Назаровская котловина по сравнению с Красноярской и Чулымо-Енисейской котловинами характеризуется наименьшей континентальностью климата (Галахов, 1962). Среднегодовые температуры составляют от 0,4 до минус 1,2 °С на севере. Средняя месячная температура января минус 20 °С, а июля – 16-18 °С, продолжительность безморозного периода от 100 до 111 дней. Годовое количество осадков колеблется от 450 мм на севере до 390 мм на юге (Агроклиматический справочник…, 1961). Мощность снежного покрова небольшая, и по этой причине почва промерзает на большую глубину – до 1,5 м (Коляго, 1974).

На стыке трех природных структур: Западно-Сибирской равнины на западе, Алтае-Саянской горной страны на юге и Средне-Сибирского плоскогорья на востоке, изолированными островами среди сплошных лесных массивов расположены северные лесостепи Центральной Сибири (Тугаринов, 1925; Черепнин, 1957; Сергеев, 1971).

Между собою лесостепи разобщены Кемчугским плато на западе, на востоке – отрогами Енисейского кряжа и Восточного Саяна. Северная, крайняя западная и восточная границы не имеют орографических рубежей, определяются здесь климатическими факторами и историей развития. Наибольшее их смещение наблюдается в приенисейской полосе, где они достигают 57º28´ с.ш., по долготе лесостепи простираются от 89º до 96º40´ в.д.

Северные лесостепи Центральной Сибири расположены в области смены границ макропровинций, где вследствие сложного взаимодействия факторов формирования среднеконтинентального климата Западной Сибири и резко континентального климата Восточной Сибири происходит смена типов зональности растительного покрова и образование особого переходного среднесибирского типа (Шумилова, 1962). Высоты Ачинской лесостепи изменяются от 200 до 300 м, только в юго-западной части они достигают 400 м. Красноярская и Канская лесостепи представляют собой предгорные, высоко поднятые, холмисто-увалистые равнины, расположенные у северо-восточного подножья Восточного Саяна. Красноярская лесостепь с подтайгой расположена большей частью на левобережье Енисея. Наиболее приподнята ее южная часть, где высоты достигают 320-400 м. Севернее высоты ниже и колеблются в пределах 250-280 м. Канский лесостепной и подтаежный районы с юга и запада ограничены горными поднятиями. Высоты здесь возрастают на запад и юг и в отдельных местах достигают 600 м. В северных и северо-восточных частях лесостепи высоты колеблются в пределах 270-310 м (Сергеев, 1971). Общая площадь островов лесостепей составляет 27,5 тыс. км^2. Положение в центре материка определяет общий континентальный умеренно-холодный климатический режим (Антипова, 2006).

В центральной части Канской лесостепи, а также на юге Красноярской, по высоким древним террасам рек Кан и Енисей, находятся небольшие участки настоящих степей – «степное ядро» (Черепнин, 1956). Среднегодовая температура рассматриваемой территории колеблется от минус 2,0 до 0,6º С. Июльские температуры наиболее высоких показателей достигают в центральных частях Канской лесостепи 19,4 ºС. В Ачинской, Красноярской лесостепях и в подтаежной полосе они составляют от 17,2 до 18,2 ºС. Средняя температура января изменяется от минус 17,4 до минус 22,5 ºС. Наибольшее количество осадков (405 мм) выпадает в Ачинской лесостепи. Приенисейская полоса лесостепи получает в среднем 366 мм. Канская же

группа районов получает в лесостепной части не более 347 мм (Кириллов, 1970, 1983). Описываемая территория богата реками, наиболее крупные из них Енисей, Чулым, Кан, Кача и другие (Сергеев, 1971; Алпатьев и др., 1976).

1.2 История становления таксономического статуса *R. riparia* и *R. diluta* и подвидовой структуры видов

Важным моментом при рассмотрении изучаемых близкородственных видов ласточек является то, что бледную ласточку до недавнего времени относили к *R. riparia*, рассматривая ее лишь в качестве подвида (Мекленбурцев, 1954; Портенко, 1954; Рябицев, 2001 и др.) или же вовсе не признавая самостоятельной таксономической единицей (Бианки, 1907).

В составе вида *R. riparia* (включая *R. diluta* и ее подвиды) разные авторы выделяли до 15 географических форм (Горошко, 1993), многие из которых имели сомнительные подвидовые характеристики и/или были выделены на основании недостаточного коллекционного материала. К настоящему времени относительно некоторых подвидов у современных систематиков также нет общепринятого мнения, то же касается и точного представления о границах распространения форм *R. riparia* и *R. diluta*.

В этой связи считаем необходимым привести описание и историю выделения подвидов береговой и бледной ласточек.

Впервые бледная ласточка была описана в 1893 г. в качестве нового вида *Cotile diluta*. Материалом для выделения нового таксона послужили два экземпляра Н. А. Северцова, добытые им на р. Бадам возле Чимкента (Sharpe et Wyatt, 1893), ныне Шимкента – областного центра Южно-Казахстанской области. Однако в последующем бледная ласточка считалась лишь подвидом береговушки (Тугаринов, Бутурлин, 1911; Зарудный 1916, Сушкин, 1938, Мекленбурцев, 1954 и др.). Учитывая не столь ярко выраженные морфологические различия бледной и береговой ласточек, значительное перекрывание некоторых значимых диагностических признаков и неясность

распространения *riparia* и *diluta*, такой точки зрения долгое время придерживались многие исследователи.

Вопрос о таксономическом статусе бледной ласточки вновь был поставлен лишь в 1990 г. Л. С. Степаняном в его «Конспекте орнитологической фауны России и сопредельных территорий», но без каких-либо пояснений. Ее ареал автор ограничивал Тянь-Шанем, к северу до 44 параллели, Ферганской долиной, Памиро-Алтайской горной страной к югу до государственной границы, к западу до меридиана Бухары.

Через год Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991) в своей работе по Средней Сибири и Казахстану на основании проведенных обширных исследований заключили, что береговая и бледная ласточки – два самостоятельных вида, имеющих различные места зимовок, у *R. r. riparia* расположенные на Африканском континенте, а у *R. diluta* и *R. r. ijimae* – в Индии и Юго-Восточной Азии.

О. А. Горошко (1993) изучил характер взаимоотношений береговой и бледной ласточек в Юго-Восточном Забайкалье и также убедительно показал различия в морфологии, биологии и акустической сигнализации, говорящие о видовой самостоятельности исследуемых им птиц.

В двух последних работах было отмечено, что *R. riparia* и *R. diluta* симпатрично встречаются на обширной территории и для них известны смешанные колонии. Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991) указывали на то, что неоднократно наблюдали птиц, «у которых темная перевязь на зобе была скрыта широкими белыми вершинами перьев и еле просвечивала или же цвет и её граница с соседними участками носили промежуточный характер. Скорее всего, такие особи представляли собой гибриды». Но другими авторами (Loscot, 2006; Горошко, 1993), осматривавшими в том числе и их коллекционные сборы, промежуточных особей найдено не было. Кроме того, Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991) работали и с молодыми птицами, у которых такие признаки не исключение. В. К. Рябицев (2008) также приводит фразу, что для *R. riparia* и *R. diluta* «известны гибриды», но

без каких-либо ссылок и пояснений, вероятно, имея в виду лишь работу вышеуказанных авторов. Наши исследования в зоне совместного обитания этих видов также не выявили присутствия гибридов, а все осмотренные птицы имели характерные видовые признаки и легко отличались друг от друга. Последние работы генетиков (Pavlova et al., 2008) подтвердили результаты наших исследований, указывая на то, что степень дивергенции этих видов если и позволяет говорить о существовании гибридизации, то в очень ограниченном отношении.

В статье E. C. Dickinson et al. (2001) об азиатских *Hirundinidae R. riparia* и *R. diluta* рассматриваются как два самостоятельных политипических вида. Некоторые проблемы относительно подвидовой принадлежности особей обоих видов также обсуждаются в статьях V. M. Loskot и E.C. Dickinson (2001) и V. M. Loskot (2006).

И, наконец, в 2003 г. Л.С. Степанян в своей последней сводке «Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области)» признал видовую самостоятельность бледной ласточки.

В последнем списке птиц мира (Dickinson, 2003) видовая принадлежность *R. riparia* и *R. diluta* принимается однозначно.

В настоящее время если видовой таксономический статус береговой и бледной ласточек не вызывает сомнений, то структура видов остается противоречивой и в ряде случаев спорной.

Береговая ласточка. Как уже было отмечено, В. Л. Бианки (1907) не признавал бледную ласточку даже в качестве подвида. Однако он работал только с экземплярами, относящимися к *R. riparia* (Loskot, Dickinson, 2001). Н. А. Зарудный (1916) в своей ревизии ласточек Русского Туркестана не согласился с мнением В. Л. Бианки и представил данные по коллекции ласточек Русского Туркестана, выделив среди них три следующих подвида.

R. r. riparia (L., 1758). Н. А. Зарудный (1916) отмечал, что эти птицы не отличаются по окраске оперения от европейских, являются обычными на

пролете и гнездятся рядом с Аральским морем в низовьях рек Сырдарьи и Амударьи.

Более светлоокрашенные птицы были определены им как *R. r. diluta* (Sharpe & Wyatt, 1893). Н. А. Зарудный выделял ласточек, сходных с *R. r. riparia*, у которых оперение цевки образует только небольшой пучок выше основания заднего пальца. От *R.r. riparia* эти птицы отличались меньшим размером, бледностью окраски и более серым тоном верхней стороны тела, а также сероватым оттенком грудной перевязи, которая была плохо выражена у большинства птиц. Они обильны в гнездовое время в Бухарских владениях (в настоящее время части территорий Узбекистана и Таджикистана), средней части р. Сырдарьи. К этому же подвиду отнесены птицы из Восточной Персии.

R. r. plumipes (Zarudny, 1916). Так как Н. А. Зарудный использовал для своей классификации работу В.Л. Бианки (1907), который не принимал во внимание оперенность цевки, он назвал данный подвид мохноногой береговой ласточкой и описал его как новый. Ласточки имели обильное оперение задней и внутренней сторон цевки, окраска верхней стороны тела и грудной перевязи были бледнее и еще более сероватые, чем у предыдущего подвида, а перевязь была еще менее выражена. Эти птицы многочисленны в восточной части Сырдарьинской области и смежных частях Ферганы и Самаркандской области на пролете, но Н. А. Зарудный считал возможным их гнездование в Ферганской области. К данному подвиду также отнесена птица, добытая в с. Зейнелабад вместе с предыдущим подвидом.

Однако он сделал очень важное замечание, говоря о том, что, возможно, после детальной проверки экземпляров, использованных Sharpe как типовых для описания *R. r. diluta*, они могут оказаться его *R. r. plumipes* и тогда *R. r. diluta* Н. А. Зарудного не будет иметь названия. В этом случае он предложил для них название *R. r. innominata*. Долгое время на это замечание никто не обращал внимания. Hartert & Steinbacher (1935) были первыми авторами, отнесшими *R. r. plumipes* в синонимику *R. r. diluta,* что в настоящее

время принято всеми исследователями (Loskot, 2001; Handbook of the…, 2004).

Однако подвид *R. r. innominata* (Zarudny, 1916) признан относительно недавно (Loscot, 2001), после долгих споров вокруг материалов Н. А. Зарудного. Э. И. Гаврилов (2002) в своей работе доказывает ошибочность выделения V. M. Loskot и E. C. Dickinson (2001) подвида *R. r. innominata* Zarudny, 1916 и сведение *R. r. dolgushini* Gavrilov & Savchenko, 1991 в его синоним. Он считает, что выделение *R. r. diluta* Н. А. Зарудным и отнесение её к виду *R. diluta*, основывалось только на длине крыла. Описание же Н. А. Зарудного (1916), С. И. Билькевича и Н. А. Зарудного (1918) говорит о том, что эти птицы (*R. r. innominata*) имели оперение цевки, выраженное как пучок перьев выше заднего пальца, и окраску бледнее, чем у европейских *R. r. riparia* с хорошо выраженной грудной перевязью. На основании этого, а также просмотра коллекции Н. А. Зарудного, V. M. Loskot (2006) он относит подвид *innominata* к *R. riparia*, что также на данный момент считается общепризнанным (Dickinson, 2003 и др.).

В своей статье Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991) выделили новый подвид *R. r. dolgushini* из Юго-Восточного Казахстана. Описание подвида, включающее размеры, детали окраски оперения и распространение, не оставляет сомнений, что эти птицы представляют тот же таксон, для которого Зарудный предварительно предложил название *R. r. innominata* (Зарудный, 1916; Loscot, 2001).

В обзоре птиц Советского Алтая П. П. Сушкин (1938) указывает на распространение формы *riparia* на его западной окраине, а на остальной части – формы *diluta*. Им приведены сведения о распространении типичной формы береговой ласточки в европейской части СССР и на севере Сибири от Урала до Колымы и Камчатки, а также в бассейне Вилюя, верховьях Нижней Тунгуски, на Енисее к югу до 58° с.ш., в Западной Сибири до Алтая и северных частях Казахстана. Кроме того, в данной работе признается ранее

выделенный подвид *R. r. ijimae* Lönnberg, 1908, ареал которого простирается к востоку по Сибири до Тихоокеанского побережья и до границ Монголии.

Р. Н. Мекленбурцев (1954) также признавал бледную ласточку лишь в качестве подвида *R. riparia*, кроме того, им рассматривались уссурийская *R. r. taczanowskii* Stegmann, 1925 и японская береговые ласточки.

R. r. taczanowskii известна с Дальнего Востока для долины р. Сидеми. *R. r. ijimae* описана из Японии, Сахалина и Курильских островов. Уссурийская береговая ласточка по размерам и окраске схожа с бледной ласточкой, верхняя сторона тела и грудная перевязь светло-бурого цвета, у некоторых экземпляров на спинной стороне, особенно на надхвостье, перья имеют светлые каемки, более резко выраженные на темени и затылке, по причине их более темного окраса по сравнению со спиной. Длина крыла 99-103 (в среднем 101) см. *R. r. taczanowskii* также признается большинством авторов (Peters, 1940; Dickinson, Dekker, 2001; Dickinson et al, 2001 и др.).

Ch. Vaurie (1951) относил этот подвид к синониму *diluta*, основываясь, вероятно, на описании Б. К. Штегмана (1925): «Ласточки из Сидеми отличаются столь же светлой окраской, что и *R. r. diluta*… Полоса с размытыми краями, однако, по цвету темнее, чем у *R. r. diluta*. Длина крыла 98-104 мм, в среднем 101 мм». Этой же точки зрения придерживались Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991). Однако проверка типовых материалов показала, что *taczanowskii* все же относится к *R. riparia* (Горошко, 1993; Dickinson et al, 2001). А. Б. Курдюков (2009), осмотрев ласточек из Южного Приморья, откуда была описана *R. r. taczanowskii*, также отметил, что они «имели достаточно широкую и контрастную грудную перевязь, темные щеки и темную спину… Оперение цевки было представлено только небольшим пучком выше основания заднего пальца». Этот подвид признает и Л. А. Портенко (1954). Отметим, что данный автор тоже выделяет в качестве подвида *R. r. maximiliani* Stejneger, 1885 североамериканских ласточек.

Окраска верхней стороны и грудной перевязи у японской береговой ласточки бурая, у некоторых экземпляров спина со светлыми каемками перьев. Длина крыла 98-108 (в среднем 102) см. Отметим, что реальность существования японской береговой ласточки с момента ее описания никем не подвергалась сомнению (Hartert, 1910; Stegmann, 1925; Vaurie, 1959 и др.), однако границы ее распространения разными авторами трактовались по-разному. В область распространения *R. r. ijimae* некоторые авторы (Горошко, 1993; Иванов, 1929; Stegmann, 1925; Peters, 1960; Kuroda, Morioka, 1975; Степанян, 1990, 2003) включали также Восточную Сибирь и Дальний Восток от Байкала до побережья Японского моря. Однако у Р. Н. Мекленбурцева есть по этому поводу важное замечание о том, что при сравнении им птиц из Восточной Сибири, Камчатки и Северной Монголии с ласточками с острова Сахалин последние отличаются «ясно заметным темно-серым оттенком всей верхней стороны». Кроме того, восточносибирских, камчатских и северомонгольских птиц он предлагал отнести к подвиду *R. r. kolymensis*, описанному С. А. Бутурлиным (1917) для севера Восточной Сибири и отличающегося от номинативного подвида более темной окраской верхней стороны тела и более узким и тонким клювом. Этот подвид также приведен у Л. А. Портенко (1954) и в Списке птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

Стоить отметить и форму *R. r. stoetzneriana* (окр. Харбина) из Маньчжурии. Она, как и *R. r. taczanowskii*, была определена Ch. Vaurie (1951, 1959) как промежуточная между *diluta* и *ijimae*, но лишь на основании литературного описания. Рядом авторов *R. r. stoetzneriana* рассматривается в качестве синонима *taczanowskii* (Peters, 1940; Dickinson et al, 2001 и др.) или в составе подвида *R. r. ijimae* (Vaurie, 1951). Данная форма в настоящее время не признается.

Не вызывает сомнений существование подвида *R. r. shelleyi* (Sharpe, 1885), область распространения которого охватывает долину Нила на северо-востоке Африканского континента. Он отличается самыми мелкими

размерами тела, имеет узкую и светлую, но четкую грудную перевязь. Окрас оперения светлее, чем у *R. r. ijimae* и *R. r. riparia*, но темнее по сравнению с бледной ласточкой. Зимовки *R. r. shelleyi* расположены на юг до Судана и Эритрии.

Относительно недавно был выделен подвид *R. r. eilata* Shirihai & Colston, 1992, описанный по пролетным особям в Израиле и отличающийся от номинативной формы заметно более мелкими размерами и более тёмной окраской верхней стороны тела, серовато-бурым с белыми пестринками горлом, резко контрастирующим с тёмной серо-бурой перевязью на груди (Roselaar, 1995; Morgan, 2005). Несмотря на четкие отличительные признаки, область гнездования данного подвида до сих пор не известна.

В настоящее время структура вида выглядит следующим образом: *R. r. riparia* занимает север Евразии и Северную Америку, *R. r. innominata* распространена в Юго-Восточном Казахстане, *R. r. taczanowskii* населяет территорию от Байкала и центральных частей Монголии до Дальнего Востока России, *R. r.ijimae* обитает на Сахалине, Курильских островах и в Японии, *R. r. shelleyi* гнездится в Египте, для *R. r. eilata* районы размножения остаются неизвестными (Dickinson, 2003).

Бледная ласточка. Как уже было сказано, бледная ласточка была описана в 1893 г. как новый вид *Cotile diluta*. Материалом для его выделения послужили два экземпляра Н. А. Северцова, добытые им на р. Бадам возле Чимкента (Sharpe et Wyatt, 1893) в Казахстане. Таким образом, эти экземпляры, впоследствии также рассмотренные Н. А. Зарудным (его *R. r. plumipes*), считаются номинативным подвидом *R. d. diluta* Sharpe & Wyatt, 1983. Он населяет юг и юго-восток Казахстана, зимует в Северо-Западной Индии и Непале. Длина крыла номинативного подвида составляет 98,1-104,1 мм (Loscot, 2006).

П. П. Сушкин (1938) в область распространения подвида *diluta* включал Восточный Иран, Среднюю Азию, Джунгарию, Семиречье, Тарбагатай, Алтай и Северо-Западную Монголию, в Центральной Сибири доходящую по

Енисею до Красноярска, на востоке – до района Киренска в верховий Нижней Тунгуски.

Р. Н. Мекленбурцев (1954) также рассматривал бледную ласточку в качестве подвида *R. riparia* и ограничивал ее ареал (в пределах Российской Федерации) лишь Алтаем и небольшим участком бассейна Енисея в южной части Центральной Сибири.

В силу того, что бледная ласточка долгое время считалась лишь подвидом, ее видовая структура после признания видовой самостоятельности требовала дальнейшей разработки и изучения.

В своей статье Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991) отметили, что *R. diluta* была также довольно обычна в Южном и Юго-Восточном Казахстане, и эти птицы полностью соответствовали характеристике *R. r. plumipes* Н. А Зарудного (1907), поэтому авторы корректно заключили, что они принадлежат к номинативному подвиду *R. d. diluta*. Также ими было отмечено, что экземпляры *R. diluta*, «населяющие предгорья Западного Алтая и далее на восток до долины Средней Лены и Прибайкалья, имеют более крупные размеры, окраска верха у них несколько темнее, а грудная перевязь бурая и более широкая». Эти авторы утверждают, что имеется, по крайней мере, два подвида *R. diluta* – южная форма (*R. r. diluta*) и северный подвид, который либо принадлежит к форме *taczanowskii*, либо заслуживает отдельного названия. Позже экземпляры этого «северного подвида» были рассмотрены В. М. Лоскотом, подтвердившим их подвидовую самостоятельность и названы *R. d. gavrilovi*. Длина крыла этого подвида составляет 103,3±0,25 мм (n = 85) (Loscot, 2001). Кроме того, Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко расширили ареал бледной ласточки, так как ее колонии были найдены ими значительно севернее, чем считалось ранее (Мекленбурцев, 1954), до р. Ангары (57º с.ш.).

О.А. Горошко в своей работе рассматривал взаимоотношения береговой ласточки и выделенным им новым подвидом бледной ласточки – *R. d. transbaykalica* Goroshko, 1993, населяющей Забайкалье, Восточную

Монголию и, вероятно, Северо-Восточный Китай. По сравнению с номинативным подвидом забайкальские бледные ласточки имеют более крупные размеры тела, более длинный и широкий клюв, более темную окраску верхней стороны тела, коричневый, а не серый, как у *R. d. diluta*, оттенок темени и лба. Также у *R. d. transbaykalica* более светлое горло, желтовато-рыжеватый налет, развитый у номинативного подвида, отсутствует или развит незначительно. Кроющие перья уха более коричневые, тогда как у *R. d. diluta* – более серые, спина у забайкальских ласточек с красноватым оттенком, а у *R. d. diluta* – с желтоватым (Горошко, 1993).

И, наконец, в сводке Список птиц Российской Федерации (2006) авторы указывают на то, что в Забайкалье на пролете встречаются ласточки, отличающиеся относительно мелкими размерами и серым оттенком оперения верхней стороны тела и, вероятно, заслуживающие быть выделенными в качестве самостоятельного подвида.

Кроме того, в литературе не подвергается сомнению существование у бледной ласточки следующих подвидов:

R. d. fohkienensis La Touche, 1908 населяет Центральный и Восточный Китай и имеет довольно отчетливую границу между кроющими перьями уха и горла. От номинативного данный подвид отличается меньшими размерами и более светлой окраской, а также относительно менее выраженной глубиной хвостовой выемки.

R. d. tibetana Stegmann, 1925 распространена в Юго-Западном Китае (Xizang-Qinghai Plateau). Данный подвид имеет относительно крупные размеры тела и более темную окраску оперения в сравнении с номинативным (Горошко, 1993).

R. d. indica Ticehurst, 1916 известна из Пакистана и севера Индии. Длина крыла и хвоста у этих птиц значительно короче, чем у встречающегося здесь мигрирующего номинативного подвида (Abdulali, 1976).

1.3 Вероятные пути формирования ареалов видов

Понимание факторов, препятствующих гибридизации и снижающих конкурентное напряжение между популяциями близких видов, занимающих схожие экологические ниши, имеет принципиальное значение для поставленных в работе задач. Рассмотрение изолирующих механизмов невозможно без анализа сведений о современном распространении видов, что позволит определить пути становления их ареалов и зон симпатричного обитания.

Прежде чем приступить к рассмотрению вопросов формирования ареалов *R. riparia* и *R. diluta*, в том числе к расположению зон их совместного обитания, приведем современные данные, касающиеся общей картины распространения исследуемых видов.

Ареал *R. riparia* охватывает практически всю Европу, за исключением северной окраины Скандинавского полуострова, северной половины полуострова Канин и Уральского хребта (севернее истоков р. Колвы). В азиатской части континента граница распространения вида идет от верховий р. Лозьвы к устью р. Оби и Обской губе, пересекает р. Енисей в районе 70° с.ш., в долине р. Анабар до 72° с.ш., между р. Леной и р. Колымой 71° с.ш., далее к северу – до Чаунской губы и Чукотского хребта и выходит к устью р. Анадырь. Далее ареал *R. riparia* включает Камчатку, Сахалин, Курильские острова, Хоккайдо.

К югу береговая ласточка распространена до побережья Средиземного моря, Синайского полуострова, до 29° с.ш. на Аравийском полуострове – до Южного Ирана, Пакистана, Северо-Западной и Северной Индии, долины р. Брахмапутры, восточнее к югу примерно до 25° с.ш. На Африканском континенте область обитания охватывает долину Нила в Египте и, возможно, северо-западную часть континента (Мекленбурцев, 1954, Степанян, 2003; Dickinson, 2003). В Северной Америке *R. riparia* гнездится от Западной и Центральной Аляски и Канады на юг, в США – до Центральной Калифорнии,

Западной Невады, Юты, Северного и Центрального Нью-Мексико, северо-востока Оклахомы, севера Алабамы, центральных частей Западной Виргинии, востока Виргинии и, возможно, Северо-Западной-Северной Каролины и юго-центральных частей Южной Каролины, также Юго-Центрального Техаса и северо-востока Мексики (Handbook of the…, 2004; Garrison, 1999).

Ареал *R. diluta* охватывает Центральную Сибирь на восток до р. Лены, Предбайкалья и Забайкалья, на юг идёт до Алтая и Республики Тыва, включает юго-восточную часть Средней Азии, Кашгарию, Северо-Западную Монголию, Казахстан, север Пакистана, северо-запад Индии, Центральный, Восточный и Юго-Западный Китай, а также, вероятно, Северо-Западный Иран и Афганистан (Степанян, 2003; Handbook of the…, 2004; Горошко, 1993).

Анализ литературных данных позволяет говорить о том, что распространение ласточек рода *Riparia* в Палеарктике в действительности не является сплошным (Евтихова, Редькин, 2012). Так, популяции береговой и бледной ласточек из северных и центральных районов Казахстана отделены от южных районов их размножения безводными пространствами пустынь и плато Устюрт (Бородихин 1970; Гаврилов, Савченко, 1991). На Северном Урале *R. riparia* не отмечена на гнездовании в горно-лесной зоне, при этом западнее и восточнее вполне обычна и встречается по многим рекам (Портенко, 1937).

В горах Алтая береговая ласточка, вероятно, полностью замещена *R. diluta* (Горошко, 1993; Евтихова, Редькин, 2012). На территории Республики Тыва встречается *R. diluta*, *R. riparia* там обнаружена на гнездовании только в двух точках: на крайнем юге-востоке (Гаврилов, Савченко 1991) и юге республики (Горошко 1993; Коблик и др. 2011). В Восточной Сибири *R. diluta* и *R. riparia* практически не гнездятся в областях горных поднятий вследствие непригодности грунтов для устройства колоний, на что неоднократно обращали внимание авторы некоторых фаунистических

работ (Измайлов 1967; Кищинский 1980, 1988; Рогачёва, 1988). Так, в высокогорной части Восточного Саяна, в горах, охватывающих северную оконечность Байкала, на Хамар-Дабане, в Ангаро-Патомском нагорье (Васильченко, 1988; Малеев, Попов, 2010) оба вида отсутствуют.

В Прибайкалье к северо-западу от Хамар-Дабана и западного берега Байкала гнездится только *R. diluta* (Горошко 1993; колл. ЗИН, ЗММУ). Крайне редки ласточки и на Витимском плоскогорье (Измайлов 1967). Не обнаружена *R. riparia* на гнездовании в бассейне р. Лена и её притоков выше Якутска, а также в юго-восточных районах Якутии. Размножается там лишь *R. diluta* (Евтихова, Редькин, 2012; Архипов, Кондрашов, 2011). На Колымском нагорье ласточки отмечены только во время пролёта (Кищинский, 1968). Нет сведений о гнездовании обоих видов и из области Станового хребта.

В Приморье *R. riparia* гнездится в низовьях рек у побережья Татарского пролива (Елсуков 1975, 1984, 1999) и очень спорадично – на крайнем юге у Владивостока и в Хасанском районе, а также на Приханкайской низменности (Евтихова, Редькин, 2012; Глущенко и др. 2006; Курдюков, 2009). Севернее береговая ласточка отмечена только в пределах Хабаровского края в низовьях р. Бикин (Михайлов и др. 1998). На Сихотэ-Алине *R. riparia* отсутствует. Имеются данные об отсутствии *R. riparia* в области Большого Хингана (Ченг, 1958). В Монголии оба вида распространены неравномерно, причём *R. riparia* более спорадична (Горошко, 1993; Тугаринов, 1929; Сумъяа, Скрябин, 1989; Фомин, Болд, 1991).

При рассмотрении картины распространения *R. riparia* и *R. diluta* обращает на себя внимание тот факт, что ареал бледной ласточки расположен в основном на юго-востоке азиатской части континента, на возвышенных территориях, в то время как береговушка большей частью населяет равнинные территории западной и северо-восточной частей Евразии, а также Северной Америки. Р.Н. Мекленбурцев (1954) отмечал, что бледная ласточка

встречается на больших высотах, нежели береговушка. Литературные данные подтверждают, что близкородственные виды часто распространены в разных частях одного континента, детальные исследования видовых комплексов и широко распространенных видов выявили значительную географическую изменчивость у видов-двойников, что находит отражение и у рассматриваемых видов (Hewitt, 1988).

На большей части ареала береговая и бледная ласточки распространены аллопатрично. По данным Э. И. Гаврилова и А. П. Савченко (1991), зона симпатрии рассматриваемых видов охватывает предгорья Западного и Северного Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау и Западного Алтая, доходя по югу Западной и Средней Сибири на восток до Енисея. В Монголии оба вида распространены весьма спорадично. Дальнейшие исследования показали, что виды обитают совместно и в Юго-Восточном Забайкалье, а также, возможно, в Северо-Западном Иране (Горошко, 1993). Оба вида распространены в Новосибирской, Томской, Кемеровской областях (Жуков и др., 2009; Ковалевский и др., 2012; Коробицын и др., 2014).

К настоящему времени получены коллекционные экземпляры *R. diluta* из бассейна р. Лены на север примерно до 64° с.ш. (Редькин, личн. сообщ.). В коллекционном фонде ЗМ СФУ имеются экземпляры *R. diluta* из окрестностей бывших сел Кежма и Усольцево (58°57′ и 58°56′ с.ш.), расположенных на р. Ангара. Кроме того, при проведении полевых исследований нами отмечено совместное гнездование *R. riparia* и *R. diluta* на восток до окрестностей г. Канска (56°15' с.ш., 95° 33' в.д.) и на север по р. Енисей примерно до широты г. Енисейска (58°28' с.ш., 92°04' в.д.). Тем самым нами дополнены и уточнены имеющиеся сведения о зоне симпатрии береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири.

Распространение *R. riparia* на юг связано, главным образом, с участками речных русел. Здесь следует отметить, что поймы рек выступают своеобразными экологическими коридорами, по которым в процессе формирования орнитологических комплексов птицы проникают в различные

природные зоны (Кузякин, 1962). Распространение *R. diluta* на север в таежную зону обусловлено тем, что там она заселяет пригодные для гнездования речные обрывы и антропогенные ландшафты. В зоне совместного обитания разделение видов по биотопам носит более выраженный характер (Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993; наши данные). Бледная ласточка для устройства колоний предпочитает более остепненные участки (часто антропогенного происхождения), нежели береговая ласточка. Смешанные колонии в подавляющем большинстве случаев обнаружены нами по берегам рек, где биотопические предпочтения видов накладываются друг на друга.

Таким образом, область совместного обитания рассматриваемых видов довольно обширна, и, вероятно, в дальнейшем данные о совместном обитании видов будут дополнены, в том числе и по причине того, что распространение *R. riparia* и *R. diluta* после придания им видового статуса остается неизученным на обширных территориях.

Общепризнанно, что для изоляции предковых форм у птиц прежде всего необходимо пространственное разобщение популяции, связанное с различными причинами (Майр, 1968, 1974; Степанян, 1983). Наиболее часто рассматриваемым сценарием является дизъюнкция ареалов предковых форм вследствие процессов оледенения (Hewitt, 1996; Баранов, 2007; Матюшкин, 1976). Периодическое наступление ледниковых эпох и сменяющих их межледниковых наряду с продолжением процесса горообразования на юге Центральной Сибири явилось главным геологическим событием четвертичного периода.

Образование обширных ледников на равнинах и в горах, развитие многолетней мерзлоты сопровождались значительными климатическими и географическими изменениями, обусловившими резкие сдвиги в характере среды обитания растений и животных (Баранов, 2007). Южная граница криолитозоны в плейстоцене мигрировала вблизи юго-западной окраины гор Сибири (Шейнкман, 2008). Наиболее интенсивное оледенение позднего

плейстоцена в Монголии и на русском Алтае охватило западную часть Алтая (Lehmkuhl et al., 2004).

Общая предковая форма *R. riparia* и *R. diluta,* по данным молекулярно-генетического анализа, существовала между поздним плиоценом и средним плейстоценом (3,6-0,5 млн лет назад), а видообразование береговой и бледной ласточек и расселение *R. riparia* по Голарктике предшествовали последнему ледниковому максимуму (26 тыс. лет назад). Дальневосточные и североамериканские береговые ласточки имеют схожее, более позднее время экспансии, в то время как европейские, восточно- и западносибирские *R. riparia* – более раннее (Pavlova et al., 2008). Берингия, вероятно, служила рефигиумом, который в течение последнего ледникового максимума по причине низкого уровня моря соединял материковые плиты Евразии и Северной Америки.

Береговая ласточка – более распространенный вид, повсеместно встречающийся в Голарктике (Степанян, 2003; Мекленбурцев, 1954). Как уже было указано, распространение бледной ласточки, в целом, связано с более аридными местообитаниями, ее ареал охватывает юго-восточную часть Евразии. Зимовки видов также разобщены. Это может говорить о том, что, вероятно, при наступлении ледника в один из периодов похолодания в плейстоцене некоторые популяционные группировки общей предковой формы *R. riparia* и *R. diluta* были вытеснены в более южные районы Азии, где и формировались в специфичных условиях.

Распространение центральносибирских *R. diluta* до границ наблюдаемого сегодня ареала, вероятно, могло быть вызвано одним из периодов потепления, повлиявшим на экспансию и восточносибирской популяции *R. riparia* (Pavlova et al., 2008). Более старший возраст тувинских ласточек, а также то, что в период последнего ледникового максимума Тыва находилась в зоне тундростепи, в то время как на северо-восток простиралась зона полярных пустынь, указывают на то, что видообразование бледной ласточки может быть связано, в том числе, и с этим регионом. В настоящее

время потепление климата вызвало расселение бледной береговушки и её северная граница ареала в Центральной Сибири доходит примерно до 60° с.ш. (Степанян, 2003; Мекленбурцев, 1954; наши данные), а в бассейне р. Лены – до 64º с.ш. широты (Я. А. Редькин, личн. сообщ., сборы ЗММГУ).

Ледник, который на территории Центральной Сибири распространялся клином, разорвал ареал ласточек на западную и восточную части. Поэтому в настоящее время между западно- и восточносибирскими популяциями береговой ласточки существует ограниченный поток генов, что также наблюдается и у других широко распространенных видов (Kryukov et al., 2004; Pavlova et al, 2003; 2008). Возможно, что этот существовавший ранее разрыв, разделяющий западную и восточную части ранее дизъюнктивного ареала *R. riparia*, после отступления ледника заселила *R. diluta*, где она в настоящее время симпатрично встречается с *R. riparia*, также расселившейся после потепления климата, в результате чего ее ареал вновь сомкнулся. Поэтому, вероятно, наблюдаемое сейчас совместное существование видов является результатом вторичной симпатриии.

Диапазон скоростей видообразования огромен, уровень эволюционного расхождения западных и восточных форм лежит в широком таксономическом интервале (Майр, 1968; Баранов, 2007). Этим и можно объяснить то, что дизъюнкция ареала береговой ласточки не вызвала у нее каких-либо существенных морфологических различий; в то же время изолированный ареал предковой формы привел к видообразованию *R. diluta*. Подтверждением этому может служить и формирование таких видов, как *M. personata* или *C. cornix*, вызванное дизъюнкцией западного и восточного очагов распространения *M. alba* и *C. c corone* (Матюшкин, 1976).

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Объем материала и районы полевых работ

Полевые работы проводились нами в период с начала мая по конец августа 2008-2013 гг. на территории островных степей, травяных лесов и лесостепей, таежной зоны и горных районов Центральной Сибири (районирование приведено по: Средняя Сибирь, 1964). Обследовано 109 колоний береговой и бледной ласточек (рисунок 2.1).

Полевыми исследованиями охвачена территория от широты г. Енисейска (58°28′23′′ с.ш., 92°4′16′′ в.д.) до широты г. Минусинска (53°21′58′′ с.ш., 93°14′48′′ в.д.) и от долготы г. Ужур (55°28′37′′ с.ш., 89°41′16′′ в.д.) до долготы г. Канска (56°3′51′′ с.ш., 95°52′29′′ в.д.). Маршруты были заложены на равнинах, включая междуречья, берегах крупных и малых рек, а также на участках, где имелись обрывы антропогенного происхождения, что исключало избирательность в выборе предпочитаемых тем или иным видом ласточек.

С целью определения видовой принадлежности и прижизненного анализа птиц отлавливали на колониях и кольцевали. Всего за период исследований автором было окольцовано более 7000 ласточек. Кроме того, в ходе исследований были использованы материалы по кольцеванию птиц, которое проводилось сотрудниками кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» в 1980-2012 гг. Автором заколлектировано 35 тушек *R. riparia* и 40 – *R. diluta*. Кроме того, были осмотрены и промерены коллекции Зоологических музеев Московского государственного университета (370 экз.), Сибирского федерального университета (88 экз.), Института систематики и экологии животных СО РАН (17 зкз.), Красноярского государственного педагогического университета (3 экз.). Всего обработано 563 коллекционных экземпляра обоих видов, в т.ч. 399 – *R. riparia* и 164 – *R. diluta*,

прижизненные промеры сняты с более чем 100 особей *R. riparia* и с более чем 300 особей *R. diluta*.

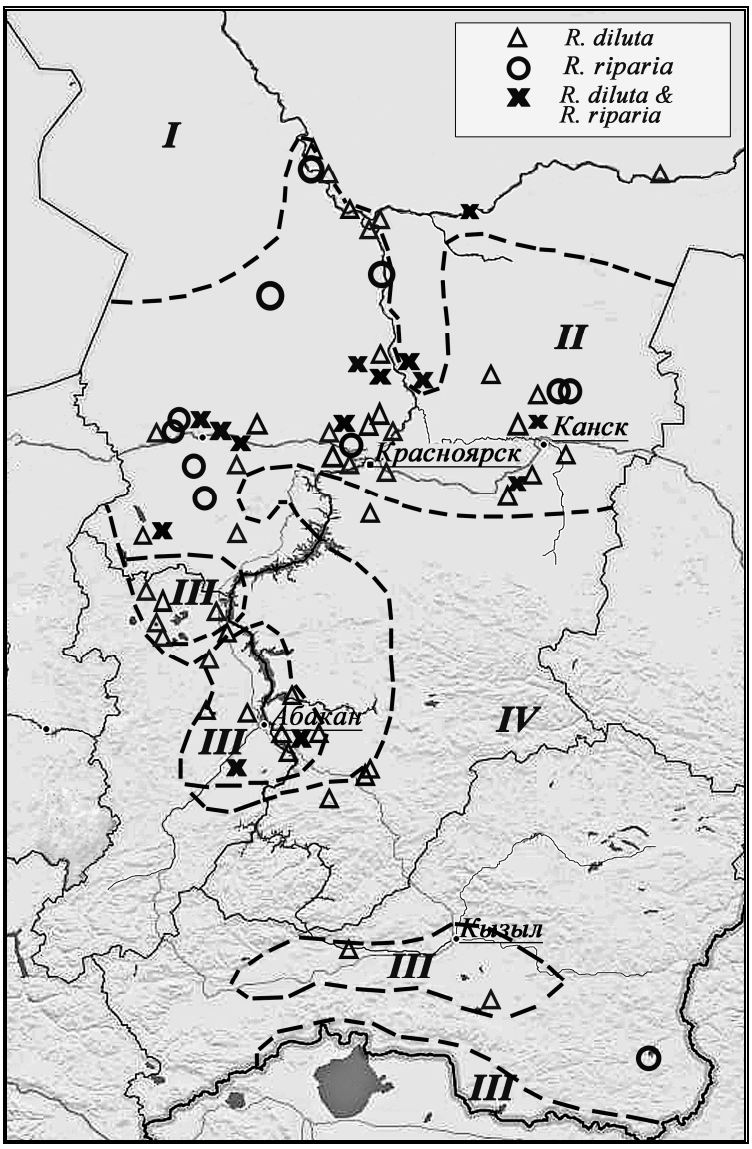


Рисунок 2.1 – Карта-схема расположения колоний *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири: I – таежная зона, II – зона травяных лесов и островных лесостепей, III – зона степей, IV – горные районы

С целью проведения генетического анализа от части птиц, отловленных на юге Центральной Сибири, были взяты образцы ткани из грудной мышцы (n = 13). Для сравнительного анализа использовали сиквенсы *R. riparia* (n = 90) и *R. diluta* (n = 33), полученные из базы данных GenBank

(http://www.ncbi.nlm.nih. gov/genbank/). Окончательные результаты генетического анализа любезно предоставлены к.б.н. Г. А. Семеновым.

Для изучения питания обоих видов методом наложения шейных лигатур было получено более 40 пищевых комков от птенцов *R. riparia* и *R. diluta*. Пробы брали в моновидовых и смешанных колониях в разных стациях их расположения.

Развитие птенцов *R. riparia* прослежено на 34 птенцах, *R. diluta* – на 29. Птенцов взвешивали и измеряли до рассвета каждые 2-4 дня. Ооморфологические показатели были сняты со 135 яиц береговой (n = 52) и бледной (n = 83) ласточек. Подсчет лётных птенцов произведен для 34 гнезд *R. riparia* и 36 гнезд *R. diluta*. Состав строительного материала изучен по 32 гнездам береговой и 36 гнездам бледной ласточек.

Анализ акустических сигналов проведен по аудиозаписям общей продолжительностью для *R. diluta* – 2 ч и 10 мин., для *R. riparia* – 1 ч и 20 мин. Запись произведена в моновидовых колониях ласточек в окрестностях г. Красноярска в период начала строительства гнездовых нор.

Для анализа миграции ласточек использована база данных кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» за 1980-2012 гг.

Оценка степени участия *R. riparia* и *R. diluta* в циркуляции вирусов гриппа А проведена по результатам лабораторного исследования проб в ПЦР (341 проба) и РТГА (428 проб), выполненного на базе КГУ «Краевая ветеринарная лаборатория» в соответствии с принятыми методиками и рекомендациями (Медицинская вирусология, 2002; Минсельхоз РФ, 2006).

2.2 Методы исследования

2.2.1 Отлов птиц и морфометрический анализ

С целью изучения распространения береговой и бледной ласточек и их миграционных путей, определения численного соотношения видов в смешанных колониях, для снятия морфометрических параметров и коллектирования птиц отлавливали паутинными сетями на колониях, проводили прижизненное обследование и кольцевание.

Простота изготовления, быстрота установки, легкость, компактность и удобство при транспортировке сделали паутинные сети универсальным орудием лова. В развернутом и натянутом (рабочем) положении паутинная сеть представляет собой прямоугольник. Для изготовления паутинной сети используют тонкую капроновую сеть (дель) и тонкий капроновый шнур диаметром 0,5-0,7 мм. Размер сети и размер ее ячеи определяются задачами лова. Для ловли ласточек нами использовалась сеть длиной 7-8 м, высотой 2-3 м, с ячеей 15-18 мм. Сеть устанавливали с помощью двух шестов высотой 3-4 м, при этом шесты пропускали в боковые петли продольных шнуров (Носков, 1984). Существенным элементом сети являются четыре продольные нити, которые продеваются через каждые 50 ячей. Расстояние между продольными нитями – 55 см. В результате около каждой продольной нити, кроме верхней, часть дели свободно провисает и образует «карман», в котором повисает пойманная птица (Кольцевание в изучении…, 1976). Сеть вязали из темной нити, которую трудно заметить на фоне растительности (Савченко, 1991). При отлове ласточек рода *Riparia*, гнездящихся на береговых обрывах, крутых песчаных склонах и в карьерах, паутинные сети спускали на подвешенных палках или же, наоборот, приподнимали на высоких шестах над поверхностью земли.

У части отловленных птиц, а также у коллекционных экземпляров снимали морфометрические параметры. Длина крыла измерялась при его

максимальном выпрямлении, длина хвоста – от основания центральной пары рулевых перьев до конца крайних рулевых, выемка хвоста – от конца центральной пары рулевых перьев до конца крайних рулевых, длина клюва – от переднего края ноздри до кончика клюва и от лба до кончика клюва, ширина и высота клюва – на уровне переднего края ноздри и у лба, длина цевки – от впадины сустава у задней поверхности его верхнего конца до соединения ее передней поверхности с основанием среднего пальца (Виноградова и др., 1976; Дементьев и др., 1948). Длина крыла и выемка хвоста измерялись линейкой с точностью до 0,5 мм, остальные параметры определяли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Ввиду того, что половой диморфизм у данных видов не выражен, каких-либо разграничений по половой принадлежности при сравнении птиц не делали. Также у птиц смотрели окраску редуцированного первостепенного махового пера и степень оперенности цевки.

2.2.2 Ооморфологические измерения

Общеизвестно, что ооморфологические показатели являются одними из наиболее четких, детерменированных генетических признаков, характеризирующих различные виды птиц (Нумеров и др., 1995). В связи с тем, что данные по бледной ласточке практически отсутствуют, нам представляется актуальным сравнительный анализ ооморфологических показателей исследуемых близкородственных видов.

При изучении яиц береговой и бледной ласточек использовалась унифицированная методика, предложенная Ю. В. Костиным (1977). Размеры яиц определяются длиной (L) и диаметром (B). За длину яйца принимали его длинную ось как наибольшее возможное измерение, за диаметр – его короткую ось как диаметр круга наибольшего поперечного сечения. Для измерения яиц нами применялся электронный штангенциркуль с точностью

до 0,01 мм. Высокая точность использовалась нами ввиду небольших размеров яиц *R. riparia* и *R. diluta*.

Форму яиц оценивали, применяя индекс удлиненности V = 100*(L-B)/B), а также коэффициент удлиненности k = (B/L)*100 (Мянд, 1988).

Массу яиц также измеряли с точностью до 0,01 г. Так как этот показатель изменяется при насиживании, для исследования использовали свежеснесенные и слабонасиженные яйца. Объем яиц вычисляли по формуле $V = 0{,}51LB^2$ (Hoyt, 1979).

2.2.3 Методы изучения питания

Прижизненное изучение питания проводии путем анализа пищевых комков, собранных у птенцов с использованием методики А. С. Мальчевского и Н. П. Кадочникова (2005). Птенцам в возрасте 5-16 дней на шею накладывали повязку с таким расчетом, чтобы птенец не мог проглатывать корм, но в то же время был бы в состоянии свободно дышать. Принесенная взрослыми особями пища застревала в пищеводе и затем извлекалась из него пинцетом. При работе мы использовали повязки шириной 1,5-2 мм из неяркой хлопчатобумажной ткани. После наложения повязки птенцов оставляли на 15-20 мин., после чего из пищевода извлекали принесенный родителями корм. Осматривали само гнездо и нору, так как некоторые птенцы успевали за это время отрыгнуть корм. Собранный материал фиксировали в спирте.

Определение кормовых объектов проводили с помощью бинокуляра, а также портативного оптического прибора с встроенным источником освещения с увеличением 60-100 х. За основу взят «Краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России» (Плавильщиков, 1994), как вспомогательный использовался «Определитель насекомых европейской части СССР» (Мамаев, Медведин, Правдин, 1976).

2.2.4 Методы генетических исследований

Мы секвенировали полные последовательности второго субъюнита митохондриального гена NADH дегидрогеназы (ND2, 1041 п.о.) от 3 особей *R. riparia* и 10 особей *R. diluta* из окрестностей Красноярска и 2 особей *R. diluta* из Южной Якутии. Для сравнительного анализа использовали сиквенсы *R. riparia* (n = 90) и *R. diluta* (n = 33), полученные из базы данных GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/). Образцы мышечной ткани фиксировали в 96%-ом спирте и хранили при минус 20 °С. ДНК была выделена с помощью набора Genomed (http://www.genomed-dna.com/) в соответствии с рекомендациями производителя. Последовательности ND2 были амплифицированы с использованием праймеров L5215 (Hackett, 1996) и H1064 (Drovetski, 2004). Для амплификации был применен HotStarTaq DNA Polymerase master mix (Qiagen) с программой (95 °С/15 мин; (95 °С /30 с, 58 °С /40 с, 72 °С /40 с)х40 циклов; 60 °С /10 мин).

Очистку ПЦР и секвенирование производили в сервисе Macrogen, Нидерланды (http://www.macrogen.com). Сиквенсы были выровнены вручную в программе BioEdit (Hall, 1999). Гаплотипические сети построены методом Median-joing с использованием программ DnaSPv5 (Librado, 2009) и Network (http://www.fluxus-engineering.com).

Результаты генетических исследований проб, отобранных автором (за исключением 2 экземпляров *R. diluta* из Южной Якутии), в окончательном виде были предоставлены к.б.н. Г. А. Семеновым.

2.2.5 Методы изучения миграции

При изучении дневной миграции за основу были взяты модифицированные А. П. Савченко (2005) методики наблюдений Э. И. Гаврилова (1977), М. Н. Яблонкевича, Д. Ф. Люлеевой (1981), что позволило регистрировать пролет птиц во всем диапазоне высот. Оптические

наблюдения проводили с использованием биноклей с 7-8- и 20-30-кратным увеличением. При визуальных наблюдениях ширина учетной полосы, как и в стандартной методике, зависела от дальности обнаружения птиц, поэтому их разграничивали и по высотам: птиц крупных размеров отмечали до 1000 м, средних – до 200 м, мелких – до 50 м. При оптических наблюдениях регистрировали всех пролетающих птиц. Направление полета птицы или стаи отмечали в градусах в соответствии с магнитными азимутами, а во время оптических наблюдений – по мнимым часовым точкам.

Оптические ночные наблюдения проводили достаточно разработанным вариантом «лунного» метода (Большаков, 1985, 1997). Первоначально использовали телескопы с 40-кратным увеличением, а в последующем – 30-кратные бинокли, что упростило определение птиц по силуэтам. Акустический метод, или метод учета голосов пролетающих птиц, проводили синхронно с лунными наблюдениями. С целью выяснения состава групп и относительного обилия отдельных видов в большинстве случаев визуально-оптические наблюдения сопровождались отловом мигрантов стационарными ловушками или паутинными сетями, маршрутными учетами и регистрацией появления птиц в местах скоплений. В качестве дополнительного контроля состава ночных мигрантов проводили слежение за перемещениями птиц в предрассветные часы, а при посадке идентифицировали их при помощи бинокля.

2.2.6 Статистическая обработка и анализ данных

Статистическую обработку проводили с использованием программного пакета Statistica 10.0 и Excel 2003. Достоверность различий средних значений определяли при помощи критерия Стьюдента (*t*-распределение). При определении объема выборки учитывали установление статистически достоверного различия двух одинаковых показателей при сопоставлении разных групп животных. Объем однородных выборок обычно ограничивали

25-30 экземплярами птиц, однако в каждом конкретном случае этот вопрос решался с учетом поставленной цели и практических возможностей исследователя.

Координаты колоний соотносили с космоснимками Google, после чего наносили их на снимок в программе Adobe Photoshope CS5.

Сонограммы акустических сигналов ласточек построены с использованием программы Adobe Audition CC 2017.

Названия видов, подвидов и их систематическое положение приведены в соответствии с публикациями данных Л. С. Степаняна (2003) и E. C. Dickinson (2003).

2.2.7 Лабораторные методы исследования

Для решения поставленных задач использован комплекс вирусологических, иммунологических, молекулярно-биологических и компьютерных методов. Отбор проб у ласточек осуществляли путем их отлова и прижизненного забора биоматериала. Собираемый биологический материал помещали в криогенные пробирки, содержащие 2-3 мл транспортной среды, состоящей из смеси PBS-буфера и глицерина в пропорции 1 : 1 с добавлением антибиотиков. Образцы хранились в холодильных камерах (4 °С, до 48 ч) либо в жидком азоте.

Биологический материал для последующего выделения антител и генетического материала вирусов гриппа А (ВГА) был представлен сыворотками крови, внутренними органами (у добытых птиц), а также клоакальными смывами и фекальными образцами.

Доставка образцов в КГУ «Краевая ветеринарная лаборатория» осуществляли в холодильных камерах или в сосудах Дьюара в жидком азоте с соблюдением правил сбора и транспортировки биологических материалов в соответствии с Санитарными правилами 1.2.036-95 «Порядок учета,

хранения, передачи и транспортировки микроорганизмов I – IV групп патогенности».

Наличие в образцах ВГА определяли методом ОТ-ПЦР с использованием наборов праймеров, специфичных к консервативным участкам генов NP и M всех вирусов гриппа А, или с помощью иммунодиффузии в агарозном геле.

ГЛАВА 3 РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК

3.1 Географическая изменчивость береговой и бледной ласточек на территории Российской Федерации по данным анализа коллекционных материалов

Некоторые вопросы географической изменчивости береговушки до сих пор остаются нерешенными. Границы распространения подвидов *Riparia riparia* не выяснены до конца, а относительно подвидовой систематики нет общепринятого мнения. Из-за отсутствия в литературных источниках четких диагностических признаков, а также наличия довольно широкой индивидуальной изменчивости особей ряд форм рассматривается не всеми авторами, некоторые считаются промежуточными между береговушкой и бледной ласточкой. Спорными являются и такие видовые признаки *R. riparia* и *R. diluta*, как, например, степень оперенности цевки, окраска редуцированного первого махового пера (Горошко, 1993; Гаврилов, 2002; Loscot, 2006).

В данной подглаве приведены результаты многолетних исследований автора, также нами предпринята попытка обобщить и систематизировать имеющиеся к настоящему времени сведения, касающиеся географической изменчивости *R. riparia* и *R. diluta* в границах Российской Федерации и на сопредельных территориях, на основании анализа коллекционных сборов и имеющихся литературных данных.

Отметим, что преимуществом данной работы явилось сравнение коллекционных материалов, по которым нами рассмотрена географическая изменчивость птиц, одновременно на значительной выборке особей схожего времени коллектирования.

3.1.1 Географическая изменчивость *R. riparia*

Как уже было сказано, в настоящее время относительно некоторых подвидов у современных систематиков нет общепринятого мнения, что касается и точного представления о границах распространения *R. riparia* ((Loskot, Dickinson, 2001; Коблик и др., 2006 и др.). Стоит добавить, что споры относительно диагностических признаков береговой и бледной ласточек не утихали до последнего времени.

После признания видовой самостоятельности *R. diluta* ранее описанные границы распространения береговой ласточки, в которые был включен и ареал бледной ласточки, потребовали пересмотра. Однако исследования, проводившиеся после признания видовой самостоятельности *R. riparia* и *R. diluta*, немногочисленны и чаще основаны на анализе имевшихся (нередко плохо сохранившихся) коллекционных материалов или литературных данных. К тому же последние работы в основном были связаны с исследованиями на территории европейской части материка, где распространена только *R. riparia*. Таким образом, ряд вопросов, касающихся географической изменчивости и распространения *R. riparia* и *R. diluta*, остается открытым. Особого внимания заслуживает также рассмотрение распространения береговой и бледной ласточек в границах их совместного обитания и условий, его определяющих.

В предыдущей главе нами была описана подвидовая систематика видов. Приведенные литературные данные говорят о том, что в пределах Российской Федерации, по разным данным, распространено до 4 подвидов береговой ласточки и до 3 подвидов бледной.

Сведения о распространении ряда подвидов береговушки, имеющиеся в литературе, весьма противоречивы. Так, указывается на более темную окраску птиц с севера Сибири, с уверенностью выделенных Л. А. Портенко (1939) в отдельный подвид *R. r. kolymensis*, в настоящее время практически не рассматриваемый. Также нет четкого представления о распространении

формы *ijimae*, имеются противоречивые данные о подвидовой принадлежности сибирских береговушек, для которых указывалась их принадлежность к темноокрашенным *ijimae* и *kolymensis* или то, что они носят переходный характер между *ijimae* и номинативным подвидом (Портенко, 1939; Stegmann, 1925; Дементьев, 1937; Vaurie, 1959).

Как считается, всю территорию севера Евразии и Северную Америку населяет номинативный подвид. Однако при сравнении коллекционных экземпляров из исследуемого нами региона, а также Западной и Средней Сибири, северной и восточной частей Казахстана они показали значимые отличия как по окраске оперения, так и по морфометрическим характеристикам, что хорошо заметно на достаточном серийном материале. От европейских ласточек птицы из названных регионов отличаются более темной коричнево-бурой окраской верха тела, в то время как европейские ласточки имеют относительно светлую коричневато-оливковую окраску. Кроме того, сибирские береговушки крупнее большинства подвидов и отличаются более длинным крылом и хвостом. Клюв заметно шире, чем у птиц с Севера Сибири, сходен с таковым у особей номинативного подвида, уссурийских и японских береговушек (таблица 3.1).

Таким образом, полученные данные указывают на то, что эти птицы, заслуживают быть выделенными в качестве самостоятельного подвида, для которого нами предложено название *R. r. sibirica* (Евтихова, Редькин, 2012).

К западу данный подвид распространен до Уральского хребта, найден в бассейнах Табола, нижнего течения Иртыша и Нижней Оби, в Челябинской и Оренбургской областях. В Сибири южная граница проходит по предгорьям Алтая, Западного и Восточного Саяна, восточнее распространение подвида ограничено долиной нижнего течения Ангары, верховьями Нижней Тунгуски и долиной Чоны. В Северном Казахстане встречается от бассейнов Иргиза и Тургая до юга Акмолинской и Карагандинской областей. Восточнее распространена в долине Иртыша на юг до Зайсанской котловины и предгорий Монгольского Алтая (Евтихова, Редькин, 2012).

Кроме того, при сравнении 11 особей с Южной и Юго-Восточной Тувы, Северо-Западной и Северной Монголии с сибирскими береговушками нами отмечены более крупные размеры и темная окраска оперения этих птиц, более коричневатая, в основном на задней части спины. Окраска верхней стороны тела и пояска на груди в основном сходна с таковой у *sibirica* и значительно темнее, чем у забайкальских ласточек. Крыло у рассматриваемых особей в среднем длиннее 110 мм. Также отличительной особенностью этих птиц относительно других осмотренных нами подвидов является более длинный, широкий и массивный клюв, шириной в основании в среднем 7,9±0,1 мм. Для указанных птиц, отнесенных нами к самостоятельному подвиду, предложено название *R. r. macrorhyncha* (Евтихова, Редькин, 2012).

Область распространения этих ласточек, видимо, полностью изолирована от сибирских береговушек высокогорьями Алтайско-Саянской горной системы и ограничена с запада Монгольским Алтаем, с севера – подножьями Алтая, хребтами Танну-Ола и Восточным Саяном.

Крупные размеры особей с юго-востока Тувы отмечали Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991), но по причине малой выборки эти различия ими не подтвердились.

Помимо рассмотренных выше подвидов, населяющих исследуемый регион, приводим в данной подглаве сравнительную характеристику осмотренных нами птиц, которые гнездятся за пределами Центральной Сибири. Так, не вызывает сомнений существование подвида *ijimae* (Степанян, 2003; Горошко, 1993; Dickenson, 2003 и др.), но относительно границ его распространения, как уже было сказано, нет общепризнанного мнения. Прежде всего отметим, что осмотренные нами японские береговушки заметно отличаются от материковых птиц, гнездящихся в Забайкалье и Восточной Монголии, более темной окраской верха, особенно головы, и темно-бурым оттенком.

Таблица 3.1 – Размеры подвидов *R. riparia*

Подвид/ промеры	Кр	Хв	ВХв	ДКл	ВКл	ШКл
R. r. riparia	n=111 107,9±0,2 (102,0-112,7)	n=111 52,8±0,3 (48,0-56,9)	n=110 9,8±0,6 (4,0-13,5)	n=101 6,5±0,1 (5,7-7,1)	n=98 2,5±0,1 (2,1-2,9)	n=112 7,4±0,1 (6,3-8,2)
R. r. sibirica	n=66 110,0±0,2 (105,0-115,0)	n=67 54,4±0,2 (50,6-59,0)	n=65 9,8±0,5 (6,8-12,9)	n=55 6,7±0,1 (6,2-7,4)	n=49 2,6±0,1 (2,3-3,0)	n=64 7,4±0,1 (6,3-8,3)
R. r. macr-orhyncha	n=11 110,9±0,2 (107,0-114,6)	n=10 56,5±0,2 (53,2-58,6)	n=10 9,8±0,5 (6,8-12,9)	n=11 7,4±0,2 (7,0-8,2)	n=10 2,9±0,2 (2,7-3,6)	n=11 7,9±0,2 (7,3-8,7)
R. r. ijimae	n=40 104,0±0,3 (98,3-109,3)	n=41 52,3±0,3 (48,4-57,0)	n=38 9,5±0,5 (5,7-13,3)	n=37 6,6±0,1 (6,0-7,3)	n=21 2,6±0,1 (2,3-2,9)	n=38 7,1±0,2 (5,8-8,0)
R. r. goroshkoi	n=36 105,3±0,2 (100,0-109,3)	n=34 52,5±0,2 (49,7-56,0)	n=34 8,8±0,5 (5,6-11,0)	n=36 6,7±0,1 (6,3-7,3)	n=26 2,5±0,2 (2,1-2,9)	n=24 7,0±0,1 (6,7-7,43)
R. r. kolymensis	n=35 107,9±0,3 (100,3-112,6)	n=35 53,4±0,3 (50,2-57,5)	n=35 9,5±0,5 (7,0-12,0)	n=30 7,0±0,1 (6,6-7,4)	n=30 2,5±0,1 (2,1-2,8)	n=34 6,7±0,1 (6,3-7,3)
R. r. taczanowski	n=32 102,9±0,2 (99,0-108,0)	n=33 51,7±0,2 (48,7-54,7)	n=33 9,0±0,5 (6,3-14,0)	n=29 6,4±0,1 (5,9-6,8)	n=22 2,5±0,1 (2,2-2,9)	n=32 6,9±0,1 (6,3-7,7)
R.r. maximilliani	n=15 101,8±0,3 (98,0-109,0)	n=15 49,5±0,3 (46,7-52,0)	n=15 8,50±0,4 (7,0-10,5)	n=14 6,7±0,1 (6,0-7,3)	n=14 2,6±0,2 (2,2-2,9)	n=15 6,9±0,1 (6,2-7,3)

Условные обозначения: Кр – длина крыла, Хв – длина хвоста, ВХв – выемка хвоста, ДКл – длина клюва от лба, ВКл – высота клюва от лба, ШКл – ширина клюва от лба.

Примечания: в таблице указаны промеры, сделанные Я.А. Редькиным (Евтихова, Редькин, 2012).

Темная перевязь на груди у них широкая, длина хвоста ($P < 0,01$) и крыла ($P < 0,001$) достоверно меньше, чем у птиц, населяющих северо-восток Азии. В то же время островная форма береговой ласточки крупнее распространенного западнее хорошо выраженного материкового подвида *taczanowskii*. Клюв у *ijimae* в среднем немного крупнее, чем у *taczanowskii*. Помимо Сахалина *ijimae* гнездится на островах Хоккайдо, Кунашир, Шикотан, Итуруп и Уруп (Степанян 2003; Нечаев 2005), данный подвид также найден на побережье Татарского пролива (Елсуков 1975, 1984, 1999).

Осмотренные же нами экземпляры из Забайкалья и Восточной Монголии при сравнении показали отличия от других подвидов береговой ласточки. Рассматриваемых птиц, наряду с уссурийскими ласточками, можно отнести к светлоокрашенной расе. Верх тела и грудная перевязь у этих птиц чистого буроватого тона, немного темнее, чем у *taczanowskii*, грудная перевязь более широкая и без резкого сужения. Ласточки из Забайкалья и Восточной Монголии в среднем крупнее *taczanowskii* и *ijimae*, но мельче номинативного подвида, а также птиц с северо-востока Азии. Клюв длиннее, чем у *taczanowskii* и *ijimae*, но шире и короче по сравнению с особями, причисляемыми к *kolymensis*.

Напомним, что в работе О. А. Горошко птицы, населяющие рассматриваемую область, были отнесены к *ijimae*. Однако на основании проведенного нами анализа и сравнения птиц на достаточном серийном материале мы отнесли рассматриваемых птиц к самостоятельному подвиду, для которого предложено название *goroshkoi* (Евтихова, Редькин, 2012).

На отличие *R. r. ijimae* от материковых форм береговой ласточки указывал еще Р. Н. Мекленбурцев (1954), говоря о том, что «эти птицы очень хорошо отличаются от ласточек Восточной Сибири, Камчатки и Северной Монголии…». А. И. Гизенко (1955) в обзоре птиц Сахалинской области сравнил экземпляры *ijimae*, описанные Lonnberg (1908) с Сахалина, с экземплярами с Камчатки, собранными Ю. В. Авериным, и подтвердил их резкие отличия. Камчатские ласточки оказались значительно темнее и крупнее птиц с Сахалина, на основании чего автор предположил, что птицы с Камчатки, вероятно, могут быть выделены в самостоятельный подвид. Таким образом, к типичным *ijimae* можно отнести только птиц, обитающих на территории Японии, Сахалина и южной части Курильских островов.

Ласточки же с северо-востока Азии, на наш взгляд, действительно составляют отдельный подвид *kolymensis*. Осмотренные нами экземпляры с полуострова Камчатка, а также с территории к востоку от Верхоянского хребта в бассейнах Яны, Индигирки, Колымы, Анадыря, Пенжины, на

некоторых реках Корякского нагорья и с острова Шумшу имеют коричнево-бурую окраску верха тела и грудной перевязи с примесью тёмно-серого оттенка. Отличительной особенностью данного подвида также является тонкий и узкий клюв, ширина основания которого не превышает 7,3 мм (в среднем 6,7±0,11 мм). Длина крыла и хвоста у *kolymensis* схожа с таковой у птиц номинативного подвида с европейской части материка (Евтихова, Редькин, 2012).

Кроме того, при сравнении экземпляра с запада Аляски из дельты Юкон-Кускоквима (61º14.6′ с.ш., 165º37.8′ в.д.) с серией птиц с Северо-Востока Азии мы не выявили между ними различий. В то же время три экземпляра с Юго-Восточной Аляски из окрестностей Анкориджа хорошо отличались от *kolymensis* и, на наш взгляд, относятся к самостоятельному подвиду. К этой же расе следует отнести и упомянутые Ch. Vaurie (Vaurie, 1959) тёмноокрашенные экземпляры *«ijimae»* из Барроу на севере Аляски и из Порт-Моллер на полуострове Аляска.

Стоить отметить, что именно у *kolymensis* относительно часто встречаются особи с полностью оперённой внутренней стороной цевки, что характерно для *R. diluta*. Среди осмотренных коллекционных экземпляров (n = 38) цевка оказалась полностью оперена у 4, в том числе у лектотипа *R. r. kolymensis* (R-11897: ЗМ МГУ) из дельты р. Колымы, а также у 3 из 9 особей с Камчатки (ЗИН, ЗМ МГУ). Среди прочих подвидов береговой ласточки птицы с полностью оперённой цевкой встречаются лишь как исключение (у 1 экземпляра *riparia* и 3 *sibirica*).

Птицы, населяющие долины рек Амур, Сунгари, Уссури, а также распространенные на Приханкайской низменности, к западу до хребта Большой Хинган, относятся к хорошо выраженному подвиду *taczanowskii*. Данный подвид на большей части своего ареала распространен весьма спородично, обычен лишь по главному руслу р. Амур и в низовьях некоторых его притоков (Бабенко, 2000). Так, в Еврейской автономной области береговая ласточка внесена в региональную Красную книгу (Красная

книга ЕАО, 2014). Птицы этой формы по сравнению с другими рассматриваемыми нами подвидами имеют самую светлую окраску верхней стороны тела и небольшие размеры, чем схожи с *R. diluta* и, таким образом, хорошо отличаются от других подвидов *R. riparia*. Все экземпляры *R. r. taczanowskii*, осмотренные нами, имели четкую грудную перевязь; цевку, оперенную лишь у основания заднего пальца, и темное первое маховое, что говорит о принадлежности данной формы к *R. riparia*. Таким образом, *R. r. taczanowskii* – самый светлоокрашенный и самый мелкий из рассматриваемых нами подвидов береговой ласточки.

Как и *taczanowskii*, форма *stötzneriana* была определена Ch. Vaurie (1951, 1959) как промежуточная между *diluta* и *ijimae*, но, вероятно, лишь на основании литературного описания (Loscot, Dickinson, 2001). Рядом авторов *stoetzneriana* рассматривается как синоним *taczanowskii* (Peters, 1940; Dickinson et al., 2001) или же в составе подвида *ijimae* (Vaurie, 1951). Птицы, описанные из окрестностей Харбина как *R. r. stotzneriana*, неотличимы от особей из других частей ареала *R. r. taczanowskii*. Таким образом, мы тоже придерживаемся мнения, что *R. r. stoetzneriana* следует рассматривать как синоним *taczanowskii*.

Кроме того, нами были осмотрены птицы с Аляски и Канады (n = 17, ЗМ МГУ). Следует отметить, что подвидовая систематика американских ласточек разработана крайне недостаточно. Всех береговушек Нового Света относят к номинативному подвиду, хотя географическая изменчивость у них заметна даже на относительно небольшом материале, просмотренном нами. Так, птицы из Канады (n = 13) отличаются от *R. r. riparia* из Европы более темной окраской тела и значительно ($P < 0,001$) меньшей длиной крыла, хвоста, вырезки хвоста, но большей длиной клюва, сравнимой с таковой у *R. r. kolymensis*. У ласточек из Канады голова и кроющие уха светлее, чем у особей с запада Аляски, относящихся, на наш взгляд, к подвиду *kolymensis*. Форма *ijimae*, которую также в ряде случаев рассматривали в качестве подвида, характерного для территории Северной Америки (Vaurie, 1959),

темнее всех береговушек Нового Света. Все это говорит о том, что североамериканские береговушки не относятся ни к одному из перечисленных подвидов. Эти птицы рассматриваются нами в качестве самостоятельного подвида *R. r. maximiliani*, ранее выделенного Stejneger (1885) при сравнении коллекционных материалов из Европы и Северной Америки.

Таким образом, в границах исследуемого региона, на наш взгляд, обитает 2 подвида береговой ласточки, выделенных нами ранее (Евтихова, Редькин, 2012) и хорошо отличающихся от номинативного подвида более темной окраской оперения и более крупными размерами: *sibirica*, населяющий практически всю территорию Центральной Сибири, а также *macrorhyncha*, известный из Южной и Юго-Восточной Тувы и Северной и Северо-Западной Монголии.

3.1.2 Географическая изменчивость *R. diluta*

Прежде всего, отметим, что объем коллекционных материалов по бледной ласточке существенно ниже такового по береговушке, что касается и литературных данных.

В своей работе по ласточкам Казахстана и Средней Сибири Э. И. Гаврилов и А. П. Савченко (1991) подтвердили видовой статус бледной ласточки и показали, что номинативный подвид *R. diluta* гнездится в Южном и Юго-Восточном Казахстане, в то время как птицы, населяющие подножья Западного Алтая и далее на восток до среднего течения Лены и Забайкалья, имеют более крупные размеры тела, более темную окраску верха, а также более темную и широкую грудную перевязь и представляют отдельный подвид. Но авторы ошибочно заключили, что эти птицы могут принадлежать к подвиду *taczanowskii* (который в настоящее время, несомненно, относится к *R. riparia*) или же к отдельному подвиду, но названия для него не предложили.

Немного позднее О. А. Горошко (1993) выделил ласточек, населяющих Забайкалье, в отдельный подвид *R. d. transbaykalica*, указывая на их отличия от номинативного подвида в окраске оперения и размерах тела, благодаря которым реальность его существования не подвергалась сомнению.

V.M. Loscot (2001) обратил внимание на ошибочность сведения птиц, описанных в работе Э. И. Гаврилова и А. П. Савченко (1991), к форме *taczanowskii,* отнеся их к отдельному подвиду бледной ласточки и предложив для него название *gavrilovi*. Данный подвид населяет северную часть ареала вида, от Кемеровской области и подножий Западного Алтая на восток до среднего течения р. Лены и Предбайкалья, на юг до Южного Алтая и Тувы. Однако V. M. Loscot не имел возможности сравнить этих птиц с забайкальскими бледными ласточками и «проверить различия между *R. d. gavrilovi* и *R. d. transbaykalica*».

Осмотренные же нами экземпляры из Алтайского края и Предбайкалья оказались вполне сопоставимы с птицами из окрестностей Красноярска, описанными V. M. Loscot (2001), и хорошо отличались от забайкальских ласточек. По сравнению с номинативным подвидом *R. d. gavrilovi* выделяется более темной окраской оперения и более крупными размерами тела (таблица 3.2). Кроме того, у осмотренных нами экземпляров *gavrilovi* цевка имела более выраженное, чем у номинативного подвида, оперение.

У *R. d. transbaykalica* более массивный и вздутый клюв, большая длина крыла, хвоста и цевки ($P < 0,001$), каемки перьев мало выражены. Осмотренные нами *transbaykalica* также отличались более темной окраской верха тела, чем *gavrilovi*, с красноватым оттенком. Этот подвид описан О. А. Горошко (1993) для Забайкалья, Восточной Монголии и, вероятно, Северо-Восточного Китая. Отметим, что в Забайкалье данный подвид распространен весьма спородично, на гнездовании отмечен только в степях в окрестностях Торейских озер и р. Борзя, в Приаргунье и внесен в Красную книгу Забайкальского края (2012).

Кроме того, есть данные, что наряду с подвидом *gavrilovi* на юге Республики Тува (озера Торе-Холь и Шара-Нур) обитают ласточки, имеющие все признаки, указывающие на их принадлежность к *transbaykalica*, что говорит о более широком распространении этой формы (Коблик и др., 2011).

Таблица 3.2 – Размеры подвидов *R. diluta*

Подвид / промеры	Кр	Хв	ВХв	ДКл	ВКл	ШКл
R. d. gavrilovi	n=55 103,5±0,3 (98,0-110,0)	n=51 49,0±0,2 (45,5-53,8)	n=49 7,7±0,2 (5,0-10,5)	n=53 6,6±0,06 (4,6-7,8)	n=44 2,6±0,03 (2,0-3,0)	n=55 8,2±0,08 (7,2-9,9)
R. d. transbaykalica	n=21 105,0±0,5 (101,0-109,0)	n=21 50,3±0,4 (45,7-55,6)	n=21 7,1±0,3 (4,0-8,5)	n=21 6,6±0,06 (6,2-7,5)	n=17 2,8±0,04 (2,3-3,0)	n=20 9,4±0,15 (8,3-10,7)

Условные обозначения: Кр – длина крыла, Хв – длина хвоста, ВХв – выемка хвоста, ДКл – длина клюва от лба, ВКл – высота клюва от лба, ШКл – ширина клюва от лба.

Отметим, что в Списке птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006) указывается на то, что «в период миграций в Забайкалье встречаются птицы, характеризующиеся относительно мелкими размерами и преобладанием серого оттенка окраски верхней стороны тела, которые не могут быть отнесены к формам *gavrilovi* и *transbaykalica*. По-видимому, такие птицы относятся к самостоятельной расе, пока не имеющей номенклатурного обозначения». Осмотренные нами экземпляры со среднего течения Лены имели очень бледную грудную перевязь и были схожи с вышеуказанным описанием. Вероятно, эти птицы распространены к северу от Станового хребта по бассейну р. Лены.

Таким образом, можно заключить, что практически всю исследуемую территорию населяет подвид *gavrilovi*, наряду с которым на юго-востоке Тувы, вероятно, встречается *R. d. transbaykalica*.

3.1.3 Распространение береговой и бледной ласточек в зоне симпатрии на юге Центральной Сибири

На территории юга Центральной Сибири, как было указано выше, обитает два подвида бледной ласточки – *R. d. gavrilovi* и *R. d. transbaycalica*, а также описанные нами в отдельной статье (Евтихова, Редькин, 2012) подвиды береговой ласточки – *R. r. sibirica* и *R. r. macrorhyncha*. Забайкальская бледная ласточка на юге Центральной Сибири обнаружена в Туве на озерах Торе-Холь и Шара-Нур (Коблик и др. 2011), а подвид *R. r. macrorhyncha* известен по коллекционным экземплярам из Южной Тувы с оз. Шара-Нур (n = 1, ЗМ МГУ) и Юго-Восточной Тувы с оз. Тере-Холь (n = 6, ЗМ СФУ).

За период проведения полевых работ нами установлено, что из 109 исследованных колоний юга Центральной Сибири 17 колоний оказались смешанными, 12 населяла береговая ласточка, а остальные 80 – *R. diluta* (рисунок 3.1).

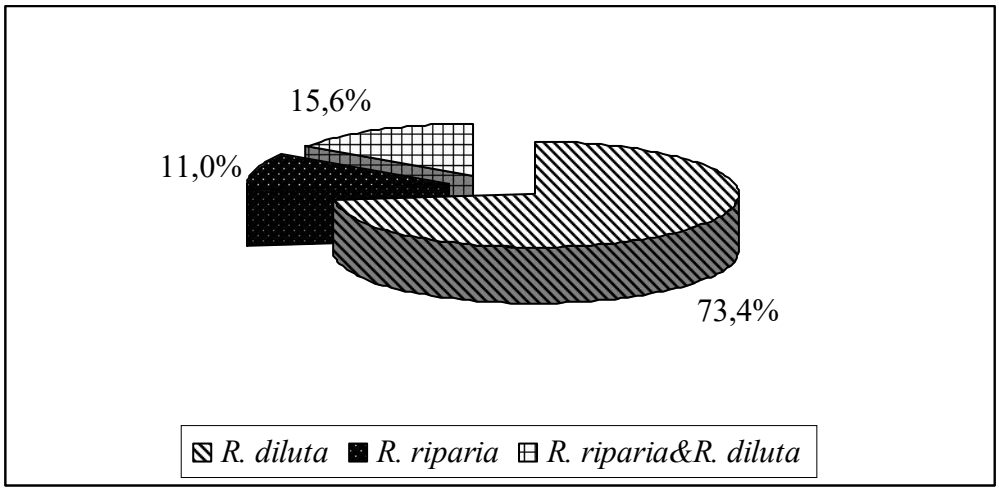


Рисунок 3.1 – Соотношение колоний *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири

На исследуемой территории маршруты были заложены нами в различных биотопах: как по берегам крупных и мелких рек, так и на

равнинах, включая междуречья, а также на любых участках, где имелись пригодные для расположения колоний обрывы. Вследствие этого исключался какой-либо предвзятый выбор местообитаний, предпочитаемых одним или другим видом.

Как видно из представленных данных по соотношению колоний береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири, подавляющее большинство из них населяла *R. diluta*. Численное соотношение изучаемых видов изменялось в зависимости от рассматриваемых растительных зон. На территории травяных лесов и островных лесостепей (Красноярская, Ачинская, Канская) данное соотношение составило 52:10:12 (здесь и далее *R. diluta*: *R. riparia*: *R. diluta & R. riparia*), в степях (Июсо-Ширинской и Минусинской котловин) – 20:0:2, в таежной зоне – 4:10:3, в горных районах – 4:1:0 (Грязнова, Савченко, 2017) (рисунок 3.2) (районирование по Средней Сибири, 1964).

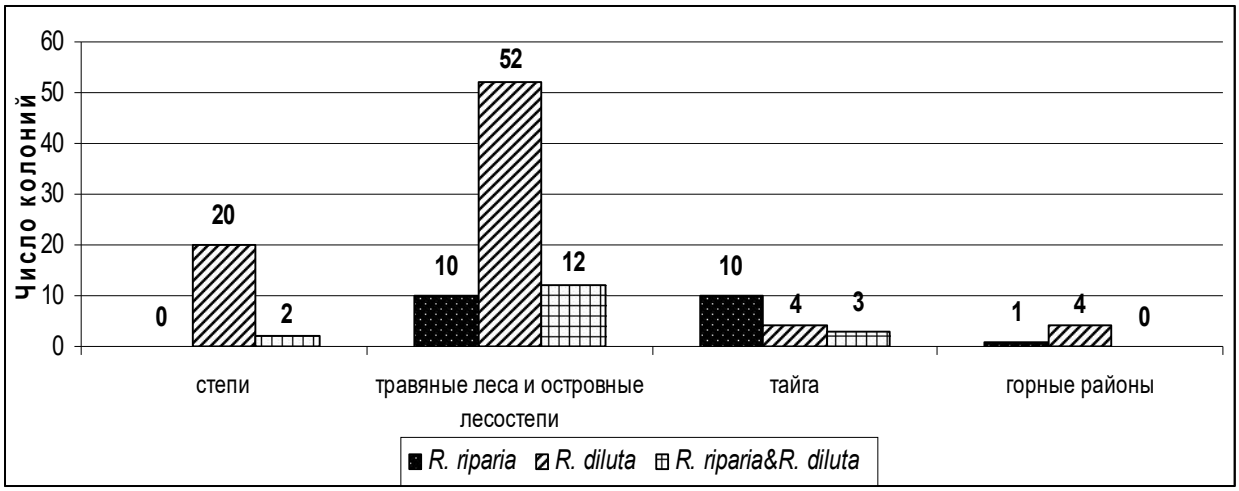


Рисунок 3.2 – Соотношение колоний *R. riparia* и *R. diluta* по растительным зонам юга Центральной Сибири

Травяные леса и островные лесостепи. В *Ачинской* лесостепи соотношение колоний *R. riparia* и *R. diluta* составило 2:2:2. Маршрут был заложен нами по р. Чулым от пос. Орга до д. Курбатово. На данном участке обнаружено 6 колоний, две из которых населяла береговушка, две – бледная

ласточка и две колонии были смешанными. Колонии бледной ласточки найдены нами в окрестностях пос. Красная Речка. Одна из смешанных колоний располагалась на участке Красный Завод, колонии береговой ласточки – в окрестностях с. Зерцалы, на западном выезде из г. Ачинска. Отметим, что данная смешанная колония видов в невысоком речном берегу (1,5-1,7 м) оказалась самой крупной из всех обнаруженных нами при натурном обследовании. Все вышеперечисленные колонии найдены в береговых обрывах. Вторая смешанная колония, отмеченная нами на восточном выезде из г. Ачинска, являлась одной из двух нетипичных для береговой ласточки смешанных колоний, расположенных в искусственных карьерах на удалении от водных объектов.

Кроме того, еще четыре поселения *R. diluta* были найдены в окрестностях поселков Новочернореченское, Балахта, Ничково и Локшино. Смешанные колонии отмечены по р. Ужур в пос. Локшино, а также в искусственном карьере, заполненном водой, в окрестностях пос. Козулька.

Колонии береговой ласточки найдены в непосредственной близости от воды в береговых обрывах оз. Зеркального в окрестностях с. Преображенское и на искусственном водоеме у пос. Глядень.

В *Канской лесостепи* по р. Кан нами зарегистрировано только 2 небольших колонии бледной ласточки в окрестностях пос. Ашкаул. Однако стоит отметить пологий характер реки на участке от г. Канска, с. Анцирь и до пос. Ашкаул. В то же время в 200-500 м от реки в обрывах антропогенного происхождения нами найдены крупные поселения *R. diluta* численностью 150-700 пар (окрестности с. Анцирь). По р. Большая Уря, берега которой, на наш взгляд, пригодны и для гнездования береговушки, нами обнаружена лишь одна небольшая смешанная колония (около 10 пар) и три колонии бледной ласточки. Также отмечено поселение бледной ласточки, расположенное на достаточно высоком береговом обрыве оз. Южное.

Небольшие моновидовые колонии (около 10 пар) *R. riparia* в Канской лесостепи найдены лишь по р. Усолка недалеко от пос. Ношино, на участке,

протекающем по высохшему Ношинскому пруду, имеющем густую пойменную растительность и низкие береговые обрывы с небольшими участками, пригодными для гнездования.

В обрывах антропогенного происхождения отмечено 5 колоний *R. diluta* в окрестностях поселков Рыбное, Петровка, Архангельское и с. Анцирь (2 колонии). Кроме того, в окрестностях г. Канска обнаружена одна из двух смешанных колоний, расположенных в искусственных карьерах на расстоянии от водных объектов. Таким образом, соотношение колоний *R. riparia* и *R. diluta* на территории Канской лесостепи составило 12 : 2 : 2.

Кроме того, за пределами рассматриваемой островной лесостепи нами отмечена колония бледной ласточки, расположенная в береговом обрыве оз. Улюколь.

В границах *Красноярской лесостепи* подавляющее число колоний бледной ласточки обнаружено в искусственных карьерах – в 19 из 27 поселений. Соотношение видов там составило 27 : 1 : 4. По р. Енисей, от пос. Удачный до с. Частоостровское, а также по надпойменным террасам, расположенным в пределах 100 м от русла, отмечено 7 колоний. На данном участке реки колоний береговушки не найдено. В наиболее высокой части берега р. Нижняя Подъемная в с. Комарово обнаружена еще одна колония *R. diluta*.

В обрывах основного русла р. Кача на остепненных участках со спокойным течением и обилием пригодных для гнездования береговых обрывов нами отмечено еще 6 колоний, в том числе 4 смешанных и две колонии бледной ласточки. Также 2 смешанных поселения зарегистрированы нами по рекам Бартат у с. Бартат и Нижняя Подъемная западнее пос. Большая Мурта.

Остальные найденные нами колонии *R. diluta* располагались в обрывах антропогенного происхождения в окрестностях и границах населенных пунктов: с. Шуваево, д. Ермолаево, с. Есаулово, пос. Придорожный, пос. Логовой, пос. Арей, с. Частоостровское, д. Кубеково (2 колонии), с. Зыково,

д. Терентьево, г. Железногорск, пос. Удачный, с. Сухобузимо. Самая крупная колония на территории островных лесостепей численностью более 1000 нор, которую населяла бледная ласточка, обнаружена нами в карьере между д. Ермалаево и пос. Березовка.

Моновидовая колония *R. riparia* в рассматриваемой лесостепи найдена нами лишь в береговом обрыве притока р. Кача (р. Малый Арей) у пос. Емельяново. Севернее Красноярской лесостепи в береговой террасе р. Енисей в пос. Галанино отмечена небольшая колония береговушки, биотопические особенности которой соответствовали скорее условиям гнездования бледной ласточки (песчаный грунт, скудная растительность), но находилась она в непосредственной близости от реки и располагалась в невысоком обрыве. Также колонии береговушки найдены нами в береговых обрывах у сел Озерное и Комаровка.

Небольшое поселение *R. diluta* отмечено за пределами Красноярской лесостепи в высокой стене карьера в окрестностях пос. Памяти 13 Борцов. Кроме того, севернее колонии бледной ласточки также располагались в обрывах антропогенного происхождения в д. Усть-Тунгуска, с. Верхнепашино (2 колонии) и с. Каргино, у автомобильной дороги среди лесного массива близ с. Абалаково и вблизи р. Кемь у с. Озерное.

Островные степи. На территории Минусинской степи моновидовых колоний береговой ласточки не обнаружено. Однако нами отмечено две смешанные колонии *R. riparia* и *R. diluta*. Небольшая смешанная колония располагалась на оз. Тагарское в береговом обрыве высотой 1,5-1,7 м над водой. Вторая смешанная колония найдена на территории Республики Хакасия в урочище «Сорокаозерки». По р. Енисей в окрестностях с. Лугавское нами обнаружена колония *R. diluta* общей численностью около 1500 жилых нор. Колония располагалась в высоком речном обрыве (до 7-9 м), ее общая протяженность составила более 500 м. Это самое крупное поселение бледной ласточки, обнаруженное при проведении наших работ на исследуемой территории. Также в речных обрывах в устье р. Туба

нами найдено 2 колонии бледной ласточки. Еще одна колония *R. diluta* зарегистрирована в береговом обрыве оз. Улух-Коль. В искусственных карьерах нами найдено еще 6 поселений бледной ласточки. Самое крупное из них, численностью около 600 жилых нор, располагалось в песчаном карьере в пос. Городок. Остальные колонии отмечены нами в границах сел Первомайское, Каратузское и Б. Иня, г. Минусинск и г. Абакан. Небольшая колония *R. diluta* найдена в овраге Черноусов Лог.

При проведении полевых работ на территории Июсоширинской островной степи нами был заложен маршрут по рр. Чулым и Белый Июс. На протяжении 10 км при наличии мест, пригодных для гнездования, нами не было обнаружено гнездовых колоний ни одного из исследуемых видов ласточек. В то же время на расстоянии 20-100 м от реки найдено 3 колонии *R. diluta*, расположенных в обрывах антропогенного происхождения в окрестностях сел Большой Сютик (2 колонии) и Малый Сютик. Самая крупная колония на территории данной растительной подзоны, численностью около 800 жилых нор, зарегистрирована в песчаном карьере в окрестностях с. Соленоозерное. Еще одна крупная колония *R. diluta* (600 нор) также располагалась в песчаном карьере в с. Фыркал. Две колонии обнаружены в окрестностях населенных пунктов пос. Шира и с. Карасуг. Отметим, что все найденные нами колонии бледной ласточки на рассматриваемой территории располагались в обрывах антропогенного происхождения.

В подзоне Тувинских степей найдены две колонии *R. diluta*, располагавшиеся в береговых обрывах озер Чагытай и Шагонар.

Всего на территории островных степей юга Центральной Сибири нами отмечено 20 колоний *R. diluta* численностью 20-1500 жилых нор, а также две смешанных колонии.

Кроме того, по данным Е. А. Коблик и др. (2011), на территории островных степей Тувинской и Убсунурской котловин обнаружено 3 колонии бледной ласточки, при этом *R. diluta* с территории Убсунурской

котловины отличалась более темной коричневатой окраской верха тела и соответствовала подвиду *R. r. transbaikalica*, описанному О. А. Горошко из Юго-Восточного Забайкалья.

Таежная зона. Нашими исследованиями охвачена лишь южная часть таежной зоны в границах юга Центральной Сибири. Ввиду труднодоступности и менее развитой инфраструктуры территории маршрутные работы, в основном, проходили по рекам Енисею и Ангаре и в близрасположенных населенных пунктах.

Здесь нами обнаружено 8 колоний ласточек, 4 из которых населяла бледная ласточка, 1 – береговушка и 3 колонии оказались смешанными. Крупные колонии *R. diluta*, численностью около 1000 пар, отмечены по р. Ангаре: в с. Кежма, д. Усольцево, пос. Богучаны. Крупные смешанные колонии также найдены близ поселков Юксеево и Мотыгино, с. Усть-Кан по береговым обрывам р. Енисей. Небольшая моновидовая колония береговушки располагалась у пос. Бор. По устному сообщению В.И. Емельянова, еще 9 небольших моновидовых колоний береговушки отмечены по береговым обрывам рек Черная, Вельмо, Большой Пит, Тея. Севернее, согласно литературным данным (Рогачева, 1988, Рогачева, Вахрушев, 1983), береговушка довольно многочисленна. Так, в средней тайге крупные колонии численностью несколько сотен и более 1000 пар отмечены у поселков Подкаменная Тунгуска, Лебедь и Бахта, многочисленна *R. riparia* у Туруханска, колонии до 200 пар отмечены у пос. Ангутиха. Однако полной уверенности в том, что все указанные колонии населяет *R. riparia*, без проведения новых исследований быть не может, так как в приведенной выше литературе не содержится данных о подвидовой принадлежности птиц (в настоящее время – видовой), а также вследствие того, что ранее считалось, что бледная ласточка на широте Красноярска практически полностью сменяется номинативной формой.

Отметим, что в данной растительной зоне, где элементы антропогенно измененного ландшафта встречаются реже, все отмеченные нами колонии

ласточек, за исключением одной колонии *R. diluta* в стенке карьера антрапогенного происхождения в устье р. Ангары, располагались в естественных местообитаниях.

Л. С. Степанян (2003) указывает на то, что ареал *R. diluta* распространяется на север примерно до 60° с.ш. Самая северная из отмеченных колоний бледной ласточки, согласно данным коллекционных фондов ЗМ СФУ, найдена по р. Ангаре близ бывшего с. Кежма (58°57′ с.ш.; 101°07′ в.д.), а в 2012 г. нами обнаружена колония бледной ласточки около р. Кемь (58°28′ с.ш.; 92°04′ в.д.), в искусственном обрыве в 200 м от русла и всего в 800 м от колонии *R. riparia*, расположенной в береговом обрыве.

Отметим, что моновидовые колонии *R. diluta* около бывших сел Кежма и Усольцево насчитывали до 1000 нор, в с. Верхнепашино (58°24'43,7" с.ш.; 92°16'05,3" в.д.) – до 200-250 жилых нор. Смешанная колония у пос. Мотыгино также насчитывала до 800 жилых нор.

Таким образом, на предполагаемой границе своей области распространения бледная ласточка имеет довольно высокую численность, ввиду чего северные границы ее распространения требуют уточнения.

Горные районы. В горных районах юга Центральной Сибири найдено 5 колоний ласточек. Поселение бледной ласточки в предгорьях Восточного Саяна, на юге региона отмечено нами только на р. Мане, в пос. Урман (92°58′ в.д.; 55°32′ с.ш.), на небольшом участке песчаного берегового обрыва высотой 2,3-2,5 м. Данная колония *R. diluta* состояла из трех жилых нор. В предгорьях Западного Саяна отмечено три колонии *R. diluta*, численность ласточек в них не превышала 150 пар. Все колонии были расположены в сельских населенных пунктах или их окрестностях (пос. Танзыбей, с. Верхний Кужебар).

Стоит отметить, что таких больших колоний ласточек, которые были найдены нами во всех других растительных зонах, в рассматриваемой зоне не обнаружено. В горных районах преобладала бледная ласточка. Колония

береговой ласточки на оз. Тере-Холь была расположена невдалеке от леса, в естественном обрыве над водой.

Как видно из вышеприведенных данных, *R. diluta* численно превосходила *R. riparia* на территории всех рассматриваемых растительных зон юга Центральной Сибири от широты с. Кежма до широты оз. Тере-Холь. Наибольшее ее обилие, как и следовало ожидать, исходя из истории расселения и происхождения, отмечено в зонах степей и лесостепей. Крупные и очень крупные поселения бледной ласточки найдены во всех растительных зонах юга Центральной Сибири за исключением горных районов, что, вероятно, связано с меньшим числом пригодных для гнездования мест и менее благоприятными трофическими условиями.

Наибольшее число колоний береговушки отмечено нами в зоне травяных лесов и лесостепей, в таежной зоне и горных районах найдено по одной колонии, в зоне степей моновидовых колоний *R. riparia* не обнаружено. Там также отмечено наименьшее число смешанных колоний. Заметим, что моновидовая колония береговой ласточки на самом юге исследуемой территории найдена только на оз. Тере-Холь, расположенном среди лесного массива на юго-востоке Республики Тыва.

Как показано нашими исследованиями, практически на всем протяжении своего ареала в пределах территории юга Центральной Сибири *R. diluta* симпатрично встречается с *R. riparia*, численно преобладая. Приведенные нами данные оказались противоположны литературным. Так, Р. Н. Мекленбурцев (1954) пишет о том, что «в районе Красноярска бледная форма почти полностью заменяется типичной». Но, как отмечено выше, большинство колоний юга Центральной Сибири в настоящее время населяет *R. diluta*. На территории Красноярской группы районов 84,4 % найденных нами гнездовых поселений принадлежали бледной ласточке, а 12,5 % колоний были смешанные.

Недавно бледную ласточку зарегистрировали на гнездовании в Новосибирской области (Балацкий, 2006; Жуков и др., 2006), где ранее она не встречалась. Однако это также может быть следствием того, что *R. diluta* долгое время не имела видового статуса и многие исследователи до настоящего времени не разделяют рассматриваемые нами виды. Но, возможно, бледная ласточка, наряду с другими видами, такими как желтоголовая трясогузка, серая ворона, серебристая чайка и др. (Баранов, 2007), расширяет свой ареал и становится более многочисленной на юге Центральной Сибири, с чем и связано ее преобладание на данной территории в настоящее время.

Смешанные колонии. Нами доказано, что смешанные колонии в области симпатрии данных видов – весьма распространенное явление, тогда как до последнего времени разными авторами отмечались лишь единичные случаи совместного гнездования *R. riparia* и *R. diluta* (Гаврилов, Савченко, 1991; Pavlova et al., 2008 и др.). О. А. Горошко (1993), исследовавший взаимоотношения бледной и береговой ласточек в Забайкалье, не отметил ни одной смешанной колонии этих видов, а ближайшие их поселения находились на расстоянии 10 км. Нами найдены моновидовые колонии бледной и береговой ласточек (по р. Кемь) на расстоянии 800 м друг от друга. Самое близкое расположение двух колоний бледной ласточки находилось в 1 км друг от друга. Смешанные колонии найдены нами менее чем в 200 м друг от друга, а также на расстоянии 50 м на противоположных берегах реки, хотя в данном случае эти поселения, вероятно, следует считать одной колонией.

Приведенные данные могут говорить о том, что расстояние между колониями отчасти определяется лишь расположением пригодных для гнездования обрывов. О. А. Горошко (1993), также отмечено, что колонии бледной ласточки в Забайкалье включали от 2 до 150 нор (в среднем 50, n = 13), береговой – 200-1500 (в среднем 750, n = 5) пар. Но как показано выше, найденные нами колонии бледной ласточки на территории юга Центральной

Сибири насчитывали в среднем 200-250 нор, достигая 1000 и более (окрестности г. Красноярска, пос. Лугавское). В то же время таких больших колоний береговушки на этой территории нами не найдено, число нор в колониях *R. riparia* не превышало 300-350 и в среднем составляло менее 100.

Также отметим тот факт, что береговая ласточка на юге Центральной Сибири чаще встречается в смешанных колониях совместно с *R. diluta*, нежели чем в моновидовых колониях. И если моновидовые колонии береговой ласточки в основном составляли мелкие, реже – небольшие поселения, то в смешанных преобладали небольшие колонии, а также встречались крупные и очень крупные, чего для моновидовых колоний *R. riparia* не зафиксировано (таблица 3.3).

Таблица 3.3 – Состав колоний береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири

Вид	Число жилых нор, колонии				
	< 50 мелкие	50-300 небольшие	300-500 средние	500-1000 крупные	> 1000 очень крупные
	число поселений, шт.				
R. diluta	22	39	6	9	4
R. riparia	5	5	1	0	0
R.riparia и *R. diluta*	6	8	0	2	1

Всего на юге Центральной Сибири нами отмечено 17 смешанных колоний. Результаты массового отлова птиц показали, что соотношение видов в таких поселениях может варьировать от примерно равного соотношения вплоть до единичных пар одного вида при полном преобладании другого. Так, по р. Каче нами было зарегистрировано 4 смешанные колонии (из 6 найденных). Соотношение видов в них варьировало от 6 пар береговой ласточки при преобладании бледной (250-300 пар) до разного соотношения одного и другого вида. По береговым обрывам р. Чулым в одной из смешанных колоний до 90 % от численности составляла

R. riparia. Мы установили, что соотношение видов в колонии из года в год может меняться. В смешанной колонии недалеко от пос. Козулька мы производили отлов и кольцевание птиц на протяжении трех лет. Сооотношение *R. riparia* и *R. diluta* менялось в сторону преобладания то одного, то другого вида. Результаты соотношения видов представлены на рисунке 3.3.

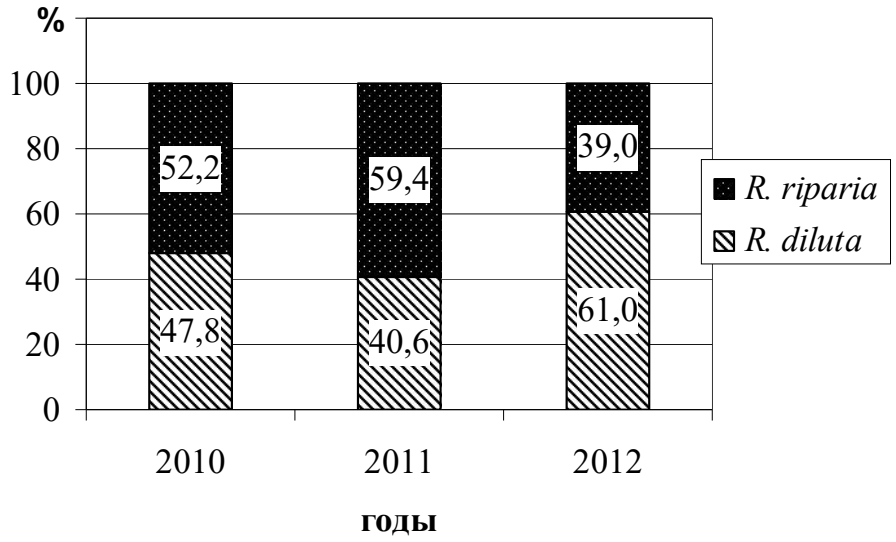


Рисунок 3.3 – Динамика видового соотношения *R. riparia* и *R. diluta* в смешанной колонии в окр. Красноярска 56°9′20″ N 91°19′9″E (по данным кольцевания)

Кроме того, в небольшой колонии по р. Каче на протяжении 2009-2010 гг. мы отлавливали птиц обоих видов в примерно равном соотношении, но в 2011 г. там на гнездовании была найдена только *R. riparia*.

Размер смешанных колоний варьировал от 8 до 1000 и более гнездящихся пар. Отметим, что наиболее крупные смешанные колонии численностью до 1000 жилых нор обнаружены в зоне южной тайги по рекам Енисей и Ангара, а также в Ачинской лесостепи. Практически во всех колониях численно преобладала *R. diluta*. При этом смешанные колонии, в которых большинство составляла бледная ласточка, были более многочисленными (Грязнова, Савченко, 2017).

Первыми к местам размножения прилетают взрослые особи *R. riparia* и *R. diluta* (Kuhnen, 1985). Массовый отлов птиц на Чокпакском перевале показал, что самцы и самки летят одновременно, но в начале пролета доминируют самцы (Гаврилов, Гисцов, 1985).

Согласно литературным и полученным нами данным, колония начинает формироваться в наиболее пригодных для гнездования частях обрыва и затем расширяется. Отметим также, что по результатам кольцевания гнезда птиц, повторно гнездящихся в одной и той же колонии и отловленных нами на второй и третий годы после мечения, всегда находились в центральной части колоний. Таким образом, в центре поселения ласточек располагались гнезда более взрослых и ранее прилетевших птиц.

Нами установлено, что гнезда обоих видов в смешанных колониях не имели четкой приуроченности к какому-либо участку. Так, на р. Каче в совместных поселениях гнезда береговой ласточки были рассредоточены по всей колонии. Лишь в одной колонии гнезда располагались в центральной части. При этом в данном поселении доминировала бледная ласточка, там было обнаружено лишь 6 гнезд *R. riparia* при общей численности в 100 нор. В колонии недалеко от пос. Козулька гнезда береговой ласточки также располагались по всей колонии, но несколько больше в ее левой части, имеющей меньшую высоту обрыва. В колониях на оз. Тагарском, в окрестностях г. Канска и г. Ачинска какой-либо приуроченности гнезд обоих видов нами также не установлено.

Приведенные данные указывают на то, что, вероятно, прямые конкурентные отношения между данными видами отсутствует и численное преобладание *R. diluta* в условиях симпатрии в рассматриваемом регионе вызывывается комлексом по отдельности незначительных факторов.

Отметим, что при кольцевании ласточек невозможно отловить 100 % птиц в колонии. И хотя мы всегда захватывали сетью все части колонии, чтобы выборка максимально была репрезентативной, в любом случае

остается небольшая вероятность того, что какие-то моновидовые, по нашим данным, колонии могли на самом деле оказаться смешанными, но с минимальной долей вида, не учтенного при отлове. Таким образом, хочется еще раз подчеркнуть тот факт, что смешанные колонии *R. riparia* и *R. diluta* на территории юга Центральной Сибири значительно более распространенное явление, чем это считалось ранее.

Заключение к главе

Дополнительный сбор новых и ревизия имеющихся коллекционных материалов показали, что в границах Российской Федерации и на сопредельных территориях обитают ранее выделенные и общепризнанные подвиды береговой – *riparia*, *ijimae*, *taczanowskii* и бледной ласточек – *gavrilovi* и *transbaykalica*. Признаны также подвиды *R. r. kolymensis* и *maximiliani*, в отношении которых нет единого мнения. Нами описаны новые подвиды береговой ласточки – *sibirica*, *macrorhyncha*, *goroshkoi*, для которых показаны достоверные отличия от известных ранее форм, уточнены границы распространения всех указанных подвидов.

Исследуемый регион охватывает область распространения как береговой, так и бледной ласточек, здесь встречаются два подвида *R. riparia* и два подвида *R. diluta*. Более многочисленным видом на юге Центральной Сибири является бледная ласточка, наибольшая её встречаемость отмечена в зонах травяных лесов и островных лесостепей и степей. Наибольшая численность береговой ласточки зафиксирована в зоне травяных лесов и островных лесостепей. В таежной зоне в пределах исследуемой территории крупные моновидовые колонии береговой ласточки не выявлены, но отмечены крупные смешанные поселения. Береговая ласточка более многочисленна севернее, по берегам таежных и подтаежных лесов.

В настоящее время смешанные колонии видов весьма характерная особенность распространения ласточек на юге Центральной Сибири, их доля

составила более 15 % от всех найденных поселений; при этом береговая ласточка чаще отмечена в составе смешанных колоний, чем в моновидовых.

ГЛАВА 4 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК

4.1 Диагностические признаки *R. riparia* и *R. diluta*

До сих пор широко распространена точка зрения, согласно которой *R. diluta* рассматривается лишь в качестве подвида *R. riparia*. На наш взгляд, отчасти это связано с недостаточностью сведений о диагностических признаках *R. riparia* и *R. diluta,* многие из которых являются спорными (Горошко, 1993; Loscot, 2006; Гаврилов, 2002 и др.), а также со сложностью дистанционного визуального установления видовой принадлежности птиц.

Окраска оперения и контрастность его отдельных участков служат наиболее значимыми признаками для видовой идентификации *R. riparia* и *R. diluta*. Кроме того, О. А. Горошко (1993) в своей работе предложил такие дополнительные признаки видовой принадлежности (в порядке убывания диагностической важности), как: окраска грудной перевязи, выраженность границ между кроющими уха и горла, окраска кроющих уха и редуцированного первостепенного махового, а также глубина вырезки хвоста и степень оперенности цевки. В. М. Лоскот (2006) для различия *R. riparia* и *R. diluta* выделил сочетание следующих признаков: окраска верха тела и грудной перевязи, выраженность границ грудной перевязи и оперенность цевки, отмечая, что последняя является одной из наиболее важных и наименее подверженных изменчивости диагностических черт.

Осмотр обширного коллекционного материала, отобранного со значительной части ареалов обоих видов ласточек, а также полевые исследования и прижизненный осмотр птиц в зоне их симпатричного распространения позволили нам провести собственную ревизию видовых диагностических характеристик береговой и бледной ласточек.

Самым надежным признаком, позволяющим диагностировать принадлежность птицы к *R. riparia* или *R. diluta*, на наш взгляд, является выраженность границ грудной перевязи и кроющих уха. Эти признаки можно рассматривать в комплексе, но контрастность границ грудной перевязи более надежна для диагностики. При прижизненном анализе ласточек юга Центральной Сибири, в том числе при исследовании смешанных колоний, все осмотренные нами птицы хорошо различались по данному признаку. При работе с коллекционными экземплярами необходимо, однако, учитывать тот факт, что они со временем отчасти меняют цвет, поэтому сравнивать следует птиц схожего времени коллектирования.

Окраска верха тела у обоих видов имеет довольно выраженную географическую изменчивость, и, например, при сравнении по данному признаку светлоокрашенного и мелкого подвида *R. r. taczanowskii* с темноокрашенным и крупным подвидом *R. d. gavrilovi*, особенно разного по времени коллектирования, иногда бывает затруднительно определить их видовую принадлежность. Однако все же отметим, что в окраске береговой ласточки преобладают бурые тона, в то время как у бледной ласточки – серые.

О. А. Горошко (1993) указывает на то, что обычно у береговой ласточки редуцированное первое маховое перо темное и практически не отличается от остальных маховых, в то время как у *R. diluta* – светлое и хорошо контрастирует с ними. Однако с полной уверенностью говорить о видовой принадлежности ласточек, опираясь только на данный диагностический признак, невозможно. Среди осмотренных нами 182 коллекционных экземпляров береговой ласточки у 159 птиц первое маховое было темное, у 18 – светловатое, а у 5 – светлое, т.е. у 87,4, 9,9 и 2,7 % соответственно. Светлое первостепенное маховое отмечено у птиц как из аллопатричных частей ареала (4 экз.), так и из области симпатрии (1 экз.), что не подтверждает гибридного происхождения данной диагностической

характеристики. Среди 54 коллекционных экземпляров *R. diluta* у 42 особей было светлое редуцированное первое маховое перо, у 9 – светловатое и у 3 – темное, т.е. у 77,8, 16,7 и 5,6 % соответственно. Темное первое маховое было у птиц с юга Центральной Сибири (2 экз.) и Юго-Восточной Монголии (1 экз.). У части экземпляров *R. riparia* край первого редуцированного махового имеет светлую кайму.

О. А. Горошко (1993) ставил оперенность цевки на последнее место в ряду диагностических черт видов. Напротив, В. М. Лоскот (2006) относил этот признак к одному из самых важных, что в настоящее время признано и другими авторами. Нами отмечено, что полностью оперенная цевка у береговой ласточки встречается чаще, чем на это указывал В. М. Лоскот, но является значительно более постоянным признаком, нежели чем об этом писал О. А. Горошко.

Полностью оперенная цевка была зафиксирована нами у 11 особей *R. riparia* из 336, еще у 5 особей оперение заходило за середину цевки, таким образом, для 4,7 % осмотренных нами береговых ласточек была характерна нетипично оперенная цевка. Данный факт отмечен у птиц как из аллопатричных частей ареала, так и из области симпатричного распространения. Нетипично оперенная цевка у *R. riparia*, в основном, была у птиц на северо-востоке и востоке ареала и лишь у 1 экземпляра с европейской части Российской Федерации (рисунок 4.1). При этом коллекционные сборы из западной части ареала количественно превосходят таковые из мест, где у береговой ласточки отмечена нетипично оперенная цевка. На наш взгляд, этот признак связан с предковой формой и историей расселения береговых ласточек в Евразии (Pavlova et al., 2008).

Для бледной ласточки данная диагностическая характеристика является более постоянной. Среди коллекционных экземпляров (n = 53) нами зарегистрированы 2 птицы, у которых оперение цевки было представлено лишь пучком перьев у основания заднего пальца. Однако и для этих экземпляров существует вероятность того, что оперение цевки

было частично утрачено ввиду длительного хранения и наличия музейных бирок на ногах птиц.

Рисунок 4.1 – Места коллекционных сборов *R. riparia*, у которых отмечена нетипично оперенная цевка (выше середины цевки)

Морфометрические признаки *R. riparia* и *R. diluta* широко перекрываются. Величина вырезки хвоста, отмеченная О. А. Горошко как одна из характерных диагностических черт, у *R. riparia* составляет не менее 6,5 мм при среднем значении 9,8±0,1 мм (lim 6,5-14,0) (n = 168). В то же время данная величина у бледной ласточки в среднем равна 7,1±0,2 мм (lim 4,0-10,5) (n = 48). Лишь у 27,4 % береговушек и 29,5 % бледных ласточек значения данного признака не перекрываются. Поэтому, на наш взгляд, данный признак не имеет столь важного диагностического значения.

В течение всего периода исследований мы проводили отлов, прижизненный осмотр и кольцевание ласточек обоих видов. При прижизненном осмотре птиц мы наблюдали, что кожа ног у большинства особей *R. riparia* имеет светловато-бурую окраску, в то время как у бледной ласточки она темно-серая. Различия в описании окраски ног были указаны еще Р. Н. Мекленбурцевым (1954) в подвидовых очерках береговой *R. r. riparia* и бледной *R. r. diluta* ласточек, однако, особого внимания данным различиям автор не уделял.

Позже другими исследователями данный признак также не рассматривался. Вероятно, это связано с тем, что большинство авторов работали с коллекционными экземплярами, у которых кожа ног часто оказывается поврежденной, и, вероятно, со временем темнеет. Нами отмечено, что большинство особей *R. riparia* и *R. diluta* юга Центральной Сибири хорошо различаются по этому признаку (рисунок 4.2). У 35 свежедобытых экземпляров береговой ласточки (87,5 %) кожа ног имела светловато-бурую окраску, более светлую и хорошо отличимую в сравнении с кожей ног бледной береговой ласточки. У 93 свежедобытых экземпляров *R. diluta* (92,6 %) ноги имели темно-серую окраску.

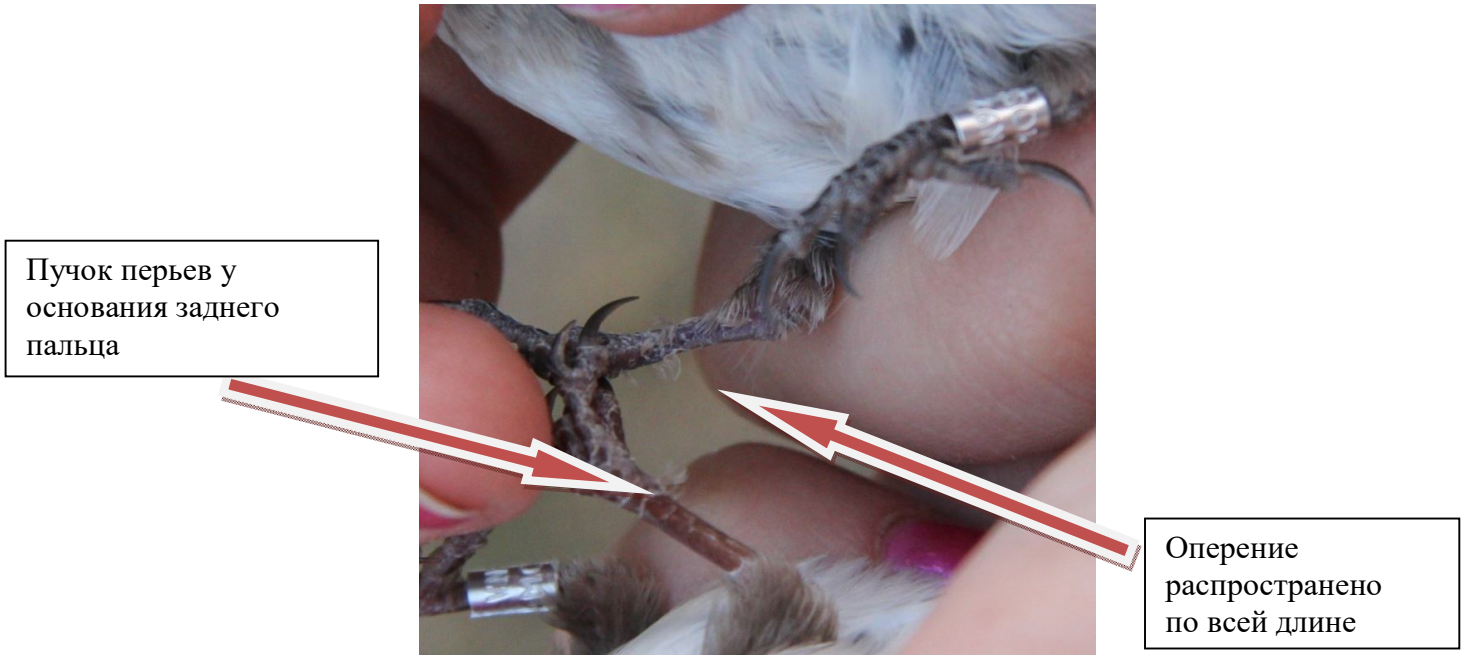


Рисунок 4.2 – Оперение цевки и окраска кожи ног береговой (снизу) и бледной (сверху) ласточек

Кроме того, различия между видами в зоне симпатрии на юге Центральной Сибири выражаются в морфометрических и ооморфологических характеристиках особей, что будет рассмотрено нами ниже в соответствующих разделах.

Таким образом, на наш взгляд, диагностические признаки для установления видовой принадлежности изучаемых видов ласточек необходимо расположить в следующем порядке: выраженность границ грудной перевязи и кроющих уха, степень оперенности цевки, окраска оперения верха тела и первого редуцированного махового пера. Морфометрические признаки в качестве диагностической характеристики (в том числе глубину вырезки хвоста), на наш взгляд, можно применять в комплексе с остальными признаками, зная территориальную принадлежность птиц, если на этих территориях различия в морфометрии *R. riparia* и *R. diluta* хорошо выражены.

Для ласточек юга Центральной Сибири важным диагностическим признаком можно считать окраску кожи ног, что, вероятно, характерно и для птиц на протяжении всего ареала, но требует дальнейших исследований. Также нами отмечены и проанализированы различия в морфометрических и ооморфологических параметрах птиц с рассматриваемой территории.

4.2 Морфологические различия ласточек юга Центральной Сибири

На примере близкородственных видов важно понять механизмы, которые позволяют существовать им на одной территории, в схожих условиях среды и даже в одних поселениях. Анализ наблюдаемых в настоящее время различий между *R. riparia* и *R. diluta*, представляющих собой результат действия комплекса факторов, приводящих к дивергентной адаптации, может помочь в ответе на вопрос о роли каждого из факторов в приводящих к репродуктивной изоляции видов, о механизмах, препятствующих межвидовой гибридизации при вторичной интеградации некогда пространственно разобщенных предковых форм.

Одной из основных морфометрических характеристик мигрирующих видов служит длина крыла, а точнее её пропеллирующая часть, и индекс,

характеризующий не длину, а остроту крыла. В этой связи отметим работу А. С. Опаева (2010), в которой представлены данные о четырех видах камышовок и показана закономерность изменения длины крыла в зависимости от расстояния до мест зимовки: с увеличением расстояния увеличивается и длина крыла.

Если в целом рассмотреть популяции береговой ласточки, зимующие на Африканском континенте и в Юго-Восточной Азии, то мы увидим, что последние, продолевающие меньшее расстояние до зимовочных стаций, имеют и соответственно меньшую длину крыла. В качестве примера можно привести подвиды *R. r. riparia*, *R. r. sibirica*, *R. r. kolymensis* (африканские зимовки) и *R. r. ijimae*, *R. r. goroshkoi*, *R. r. taszanowskii* (азиатские зимовки), первые из которых отличаются большей «длиннокрылостью» по сравнению со второй группой подвидов. Подвиды *eilata* и *shelleyi*, характеризующиеся самыми мелкими размерами тела, вероятно, имеют и наименее протяженные миграции (область гнездования первого подвида до сих пор не подтверждена). Бледная ласточка, которая также летит на азиатские зимовки, более схожа по длине крыла с соответствующими подвидами береговой ласточки.

Однако, если рассматривать отдельные подвиды *R. riparia* и *R. diluta*, эти указанные закономерности изменения длины крыла береговой и бледной ласточек от протяженности миграционных путей не подтверждаются. Так, имея меньшую длину крыла, птицы с севера Восточной Сибири и Камчатки (*R. r. kolymensis*), как показали данные кольцевания, преодолевают большее расстояние по сравнению с центральносибирскими. Береговые ласточки (с большей длиной крыла), населяющие более западные и южные области, имеют менее протяженный путь перелета к местам зимовки, расположенным в Центральной и Юго-Восточной Африке (Мекленбурцев, 1954). Для бледной ласточки также отмечено уменьшение размеров тела при увеличении протяженности миграции. Так, птицы, предположительно населяющие среднее течение

р. Лены и бассейн Вилюя, имеют относительно мелкие размеры тела в сравнении с подвидами *R. d. gavrilovi* и *R. d. transbaykalica*, гнездящимися южнее (Коблик и др., 2006). Кроме того, общеизвестный факт увеличения размеров тела более северных популяций в сравнении с более южными для бледной и береговой ласточек также не типичен, как и упоминаемое рядом авторов явление клинальной изменчивости морфологических и окрасочных признаков (Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993).

Таким образом, размеры тела рассматриваемых видов ласточек, вероятно, зависят от комплекса факторов, в том числе от конкретных условий обитания подвидов, и, возможно, характера взаимоотношения видов и истории их расселения в границах современной области распространения. Кроме того, данных о кольцевании ласточек и о местах зимовок конкретных подвидов недостаточно, и, может быть, при их появлении некоторые факты, рассмотренные выше, найдут объяснение.

Остановимся более подробно на анализе степени расхождения морфологических признаков береговой и бледной ласточек в зоне их симпатрии на территории Центральной Сибири. С этой целью нами были использованы промеры, полученные после измерения отловленных для кольцевания птиц, а также параметры коллекционных экземпляров, относящихся к подвидам *R. r. sibirica* и *R. d. gavrilovi*. Из-за своей нерепрезентативности данные по подвидам *R. r. macrorynkha* и *R. d. transbaykalica*, встречающихся лишь на юге исследуемой территории (юг и юго-восток Республики Тыва), не учитывались, но отметим, что морфологические и окрасочные признаки между ними выражены еще более значимо. Данные по отловленным птицам приведены отдельно от промеров коллекционных экземпляров.

Статистический анализ, основывающийся на сравнении средних значений, показал заметные различия по всем исследуемым признакам; установлено также, что дивергенция по этим признакам в зоне симпатрии на юге Центральной Сибири между видами выражена значимо.

Методом дискриминантного анализа выявлено, что такие морфометрические признаки (для отловленных птиц), как высота клюва на уровне переднего края ноздри (λ = 0,20), длина тела (λ = 0,19), длина хвоста (λ = 0,19) и длина клюва от границы оперения лба (λ = 0,19), вносят наибольший вклад в дискриминацию между видами. По промерам исследованные виды с высоким уровнем значимости разделяются на две группы (Лямбда Уилкса = 0,18, $p < 0,001$) и хорошо дискриминируются согласно квадратам расстояний Махаланобиса (0,18).

На рисунке 4.3 показан дискриминантный анализ промеров ласточек, для сравнения нами включены и данные по коллекционным экземплярам (К). При сопоставлении (отловленные птицы и коллекционные экземпляры птиц) мы использовали следующие промеры: длину крыла, массу тела, вершину крыла, длину хвоста и хвостовой выемки, длину цевки и клюва (от границы оперения лба и на уровне переднего края ноздри), ширину клюва у основания и на уровне переднего края ноздри, высоту клюва у основания и на уровне переднего края ноздри.

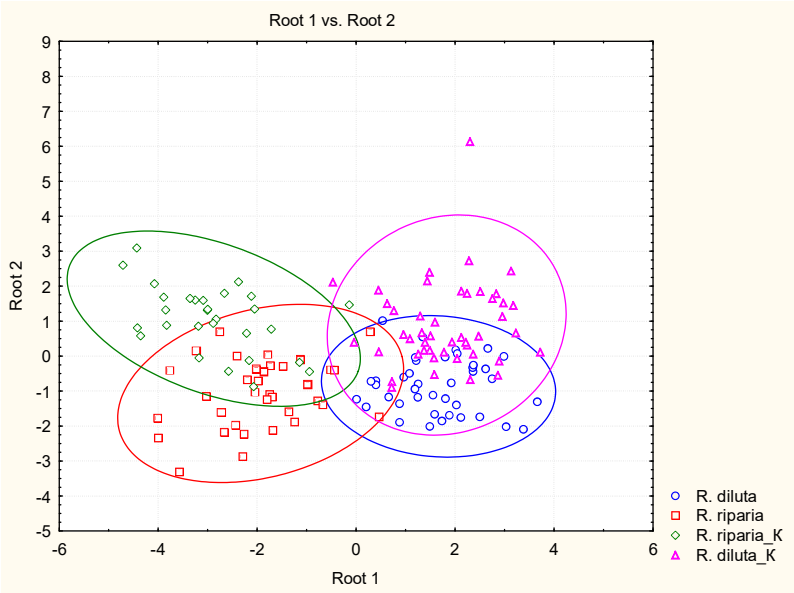


Рисунок 4.3 – Дискриминантный анализ промеров *R. riparia* и *R. diluta* (отловленные птицы и коллекционные экземпляры)

Исследуемые виды имеют значимые различия по длине крыла ($p < 0,001$), которая составляет для отловленных птиц 110,8±0,2 мм (n = 113) у береговой ласточки и 104,2±0,1 мм (n = 319) – у бледной, для коллекционных экземпляров – 110,2±0,4 мм (n = 25) и 103,5±0,4 мм (n = 47) соответственно. Доля птиц, имеющих длину крыла ≥ 107 мм, составляет для *R. diluta* 14,4 %, для *R. riparia* – 85,8 %. Максимальное зарегистрированное нами значение длины крыла береговой ласточки – 116 мм, бледной ласточки – 111 мм (отловленные птицы) (рисунок 4.4).

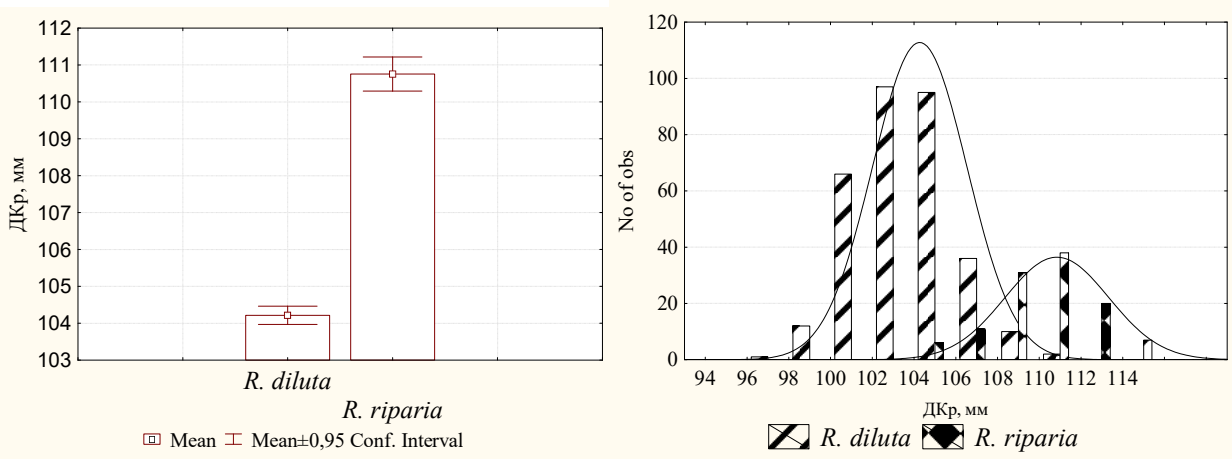


Рисунок 4.4 – Распределение длины крыла *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири (отловленные птицы)

Отметим, что сравнение длин крыла у ласточек не выявило различий по этому показателю между самцами и самками: 104,7±0,3 (n = 43) и 104,9±0,3 (n = 42) для *R. diluta* и 111,0±0,5 (n = 33) и 110,8±0,3 мм (n = 46) у *R. riparia*. Эти результаты подтвердили выводы предыдущих исследователей об отсутствии полового деморфизма у береговой ласточки.

Данный показатель, в сравнении относительно длины тела птиц, также демонстрирует различия *R. riparia* и *R. diluta* ($p < 0,01$) (рисунок 4.5). Отношение длины крыла (или размаха крыльев) и длины тела характеризует большую или меньшую относительную «длиннокрылость» видов, а не пропорциональное увеличение размеров тела.

Сравнение птиц по этому показателю выявило, что отношение длины крыла к длине тела немного выше у бледной ласточки, т.е. относительная длина крыла у нее больше. Таким образом, несмотря на значительно большую абсолютную длину крыла, относительные показатели этой величины выше у *R. diluta*.

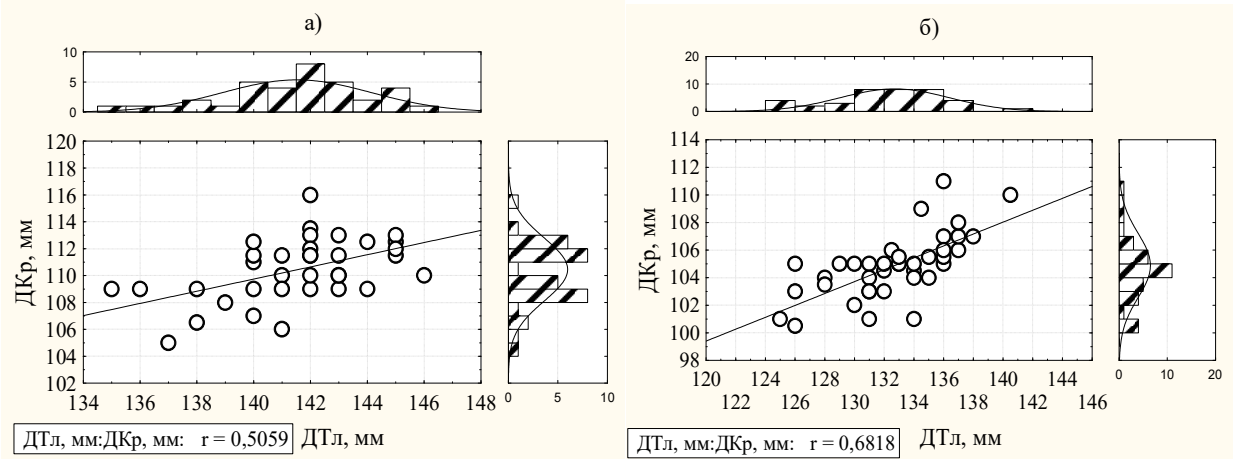


Рисунок 4.5 – Зависимость между длиной крыла и длиной тела:
а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

Рассмотрим теперь соразмерность ширины крыла обоих видов. На рисунке 4.6 показано отношение вершины крыла к его длине. Чем больше это отношение, тем ширина крыла меньше. Таким образом, ширина крыла у *R. diluta* больше, чем у *R. riparia*. Следует отметить, что различия по данной характеристике между видами также хорошо выражены ($p < 0,001$). Зависимость между этими признаками лучше выражена у *R. riparia*, чем у *R. diluta* ($r = 0,67$ и 0,59 соответственно).

Бледная ласточка имеет более короткий хвост, ее хвостовая выемка менее глубокая. Для неё также характерны меньшие величины выемки относительно длины тела и хвоста.

Таким образом, бледные ласточки имеют относительно большие размеры крыла: длину и ширину, и, соответственно, его площадь. В то же время для *R. diluta* характерен более короткий хвост и меньшая глубина хвостовой вырезки. Кроме того, согласно эко-географическому правилу

Сибома, более заостренные крылья присущи близким видам и подвидам, протяженность миграции которых больше (Дядичева, Цвелых, 1990; Цвелых, 1983, 1992).

Птицы, имеющие более острое крыло, имеют и большую скорость полета (Якоби, 1966). Данное правило подтверждено нами и для ласточек

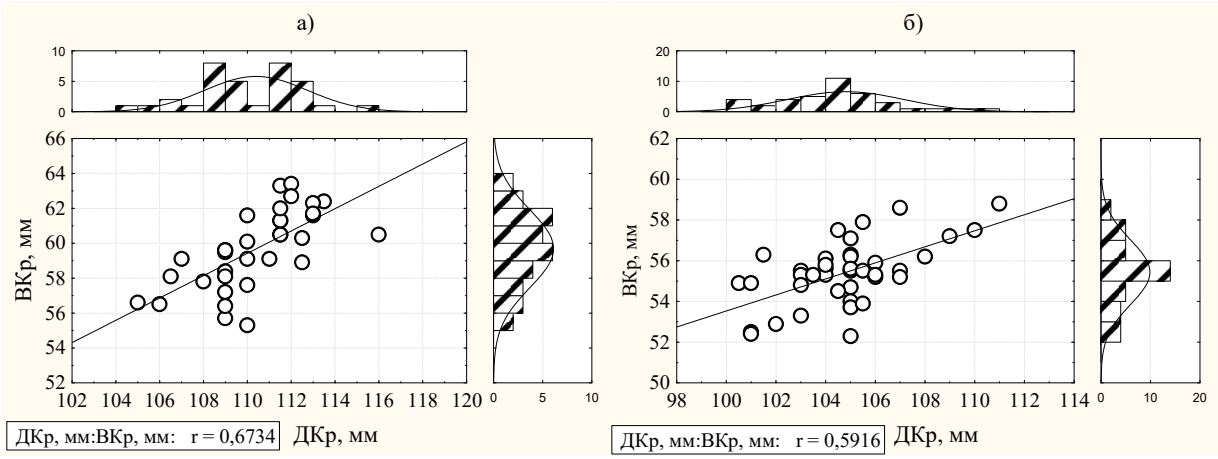


Рисунок 4.6 – Зависимость между вершиной крыла и его длиной:
а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

юга Центральной Сибири. Береговые ласточки, совершающие намного более протяженные миграции, имеют и более заостренную вершину крыла в сравнении с *R. diluta*. Так, индекс заостренности вершины крыла (Z %) береговой ласточки достоверно выше ($p < 0,05$) индекса заостренности вершины крыла бледной ласточки, индекс крыла *R. riparia* также имеет более высокое значение (таблица 4.1). Отметим, что для береговых ласточек Украины (Цвелых, 1992) индекс заостренности крыла оказался значительно ниже, что коррелирует с разницей в протяженности миграции европейских и сибирских птиц.

Морфометрические показатели исследуемых видов птиц представлены ниже (таблица 4.1, 4.2). Характеристики приведены отдельно для отловленных птиц и для коллекционных экземпляров.

Приведенные данные показывают, что береговые ласточки имеют и более массивный клюв. Сравнение отношения длины клюва к его ширине

Таблица 4.1 – Морфометрические показатели *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири (отловленные птицы)

Показатель	n	*R. riparia* m±se (lim)	n	*R. diluta* m±se (lim)	p
1	2	3	4	5	6
Масса тела, г	79	14,7±0,12 (11,9-17,9)	298	12,5±0,06 (10,0-15,7)	<0,001
Размах, мм	35	292,2±0,9 (280,0-303,0)	39	279,1±1,0 (263,0-295,0)	<0,001
Длина тела, мм	35	141,5±0,4 (135,0-146,0)	39	132,5±0,6 (125,0-140,5)	<0,001
Длина крыла / длина тела, % (lim)	35	78,1±0,26 (75,2-81,7)	38	79,1±0,26 (75,4-83,3)	<0,01
Длина головы, мм	30	25,5±0,1 (24,4-26,3)	38	24,6±0,1 (23,6-25,6)	<0,001
Длина крыла, мм	113	110,8±0,2 (105,0-116,0)	319	104,2±0,1 (97,0-111,0)	<0,001
Вершина крыла, мм	34	59,6±0,4 (55,3-63,4)	39	55,4±0,2 (52,3-58,8)	<0,001
Вершина крыла / длина крыла, %	34	54,0±0,3 (50,3-56,8)	39	52,9±0,2 (49,8-55,5)	<0,001
Длина хвоста / длина тела, %	34	38,38±0,3 (35,53-41,9)	38	37,25±0,2 (35,11-40,79)	<0,001
Длина хвоста, мм	34	54,3±0,4 (49,8-59,5)	39	49,3±0,3 (45,8-52,8)	<0,001
Выемка хвоста, мм	106	9,2±0,15 (5,0-13,0)	193	7,2±0,09 (3,0-10,0)	<0,001
Выемка хвоста / длина хвоста, %	34	18,0±0,5 (9,3-23,4)	36	14,5±0,4 (9,4-19,3)	<0,001
Цевка, мм	34	10,6±0,06 (10,0-11,5)	37	10,3±0,04 (9,8-10,9)	<0,001
Длина клюва ото лба, мм	35	7,0±0,04 (6,5-7,5)	37	6,67±0,04 (6,1-7,0)	<0,001
Длина клюва у переднего края ноздри, мм	108	4,76±0,03 (4,0-5,6)	108	4,39±0,02 (3,7-5,1)	<0,001
Ширина клюва, мм	35	8,74±0,1 (7,3-9,9)	39	8,18±0,08 (7,0-9,0)	<0,001
Ширина клюва у переднего края ноздри, мм	35	3,7±0,03 (3,3-4,0)	39	3,45±0,03 (3,1-3,8)	<0,001
Высота клюва, мм	35	2,74±0,03 (2,4-3,2)	39	2,57±0,02 (2,3-2,9)	<0,001
Высота клюва у переднего края ноздри, мм	35	2,38±0,02 (2,1-2,6)	39	2,18±0,02 (1,9-2,4)	<0,001

Окончание таблицы 4.1

1	2	3	4	5	6
Длина клюва / ширина клюва, %	35	80,4±0,9 (70,7-97,3)	37	82,0±1,1 (67,8-97,2)	>0,05
Длина клюва у переднего края ноздри / Ширина клюва у переднего края ноздри, %	35	127,5±1,3 (110,5-145,7)	38	128,9±1,3 (114,7-148,4)	>0,05
Длина клюва / длина головы, %	30	27,7±0,2 (26,17-29,88)	35	27,1±0,2 (24,9-29,0)	<0,05
Ширина клюва / длина головы, %	30	34,7±0,6 (29,1-38,4)	37	33,5±0,3 (29,8-36,9)	<0,05
Высота клюва / длина клюва, %	35	39,1±0,4 (35,2-44,4)	37	38,5±0,4 (35,3-47,5)	>0,05
Высота клюва у переднего края ноздри / длина клюва у переднего края ноздри, %	35	50,6±0,5 (45,8-57,1)	38	49,2±0,6 (41,2-59,0)	>0,05
Длина хвоста / длина крыла (индекс крыла), %	34	49,2±0,3 (45,7-53,4)	39	47,1±0,2 (44,5-49,5)	<0,001
Ширина клюва у переднего края ноздри / длина клюва у переднего края ноздри + ширина клюва у переднего края ноздри (индекс клюва), мм	35	4,49±0,04 (4,02-4,87)	38	4,22±0,03 (3,77-4,64)	<0,001
Z (индекс заостренности вершины крыла) , %	18	10,32±0,32 (8,39-13,4)	36	9,59±0,2 (7,13-11,4)	<0,05
Масса тела / длина крыла, %	79	13,2±0,1 (10,9-15,4)	297	12,0±0,05 (9,9-14,7)	<0,001

Таблица 4.2 – Морфометрические показатели *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири (коллекционные экземпляры)

Показатель	n	*R. riparia* *m±se (lim)*	n	*R. diluta* *m±se (lim)*	p
Длина крыла, мм	25	110,2±0,4 (105,0-114,0)	47	103,5±0,4 (98,0-110,0)	<0,001
Вершина крыла, мм	25	59,7±0,4 (53,0-63,4)	47	55,9±0,3 (51,2-61,6)	<0,001
Длина хвоста, мм	25	53,5±0,4 (47,3-57,1)	43	48,9±0,3 (45,5-53,8)	<0,001
Выемка хвоста, мм	25	9,7±0,3 (7,0-12,5)	42	7,7±0,2 (5,0-10,5)	<0,001
Цевка, мм	25	10,2±0,04 (9,9-10,6)	46	9,9±0,07 (7,0-10,3)	<0,001
Длина клюва, мм	19	6,94±0,03 (6,5-7,2)	45	6,58±0,06 (4,6-7,8)	<0,01
Длина клюва у переднего края ноздри, мм	19	4,75±0,03 (4,5-5,0)	45	4,29±0,04 (3,6-4,9)	<0,001
Ширина клюва, мм	24	9,38±0,2 (8,0-10,6)	47	8,08±0,07 (7,2-9,2)	<0,001
Ширина клюва у переднего края ноздри, мм	23	3,94±0,04 (3,5-4,3)	47	3,60±0,03 (3,1-3,9)	<0,001
Высота клюва, мм	17	2,71±0,03 (2,5-3,0)	36	2,54±0,03 (2,2-3,0)	<0,001
Высота клюва у ноздри, мм	18	2,46±0,02 (2,3-3,7)	36	2,18±0,02 (2,0-2,5)	<0,001

не выявило достоверных различий между видами. Но относительная длина и ширина клюва (относительно длины головы) достоверно ($p < 0,05$) выше у *R. riparia*. Индекс клюва береговой ласточки также достоверно (< 0,001) выше, чем у бледной ласточки. Отличия в длине и ширине клюва отмечены не только для центральносибирских птиц. Так, О. А. Горошко (1993) указывал на различия береговой и бледной ласточек по этому показателю и у птиц Забайкалья. Для птиц-норников размеры клюва имеют важное значение, поскольку клюв служит основным инструментом для рытья гнездовой норы. Поэтому указанные величины могут говорить о том, что *R. riparia* имеет некоторые преимущества относительно рытья нор, что

подтверждают натурные наблюдения: береговая ласточка чаще устраивает свои колонии в более плотном грунте в отличие от *R. diluta*, которая чаще предпочитает селиться в стенах песчаных карьеров.

При изготовлении тушек птиц нами были взяты краниометрические показатели видов. Результаты измерений представлены в таблице 4.3.

Таблица 4.3 – Краниометрические показатели *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири

Показатель	n	*R. riparia* *m±se (lim)*	n	*R. diluta* *m±se (lim)*	p
Длина черепа, мм	20	16,21±0,08 (15,4-16,8)	30	15,54±0,06 (14,8-16,3)	<0,001
Ширина черепа, мм	20	13,46±0,1 (12,3-14,2)	31	12,65±0,03 (12,2-13,0)	<0,001
Высота черепа, мм	20	11,76±0,07 (11,2-12,2)	31	11,34±0,05 (10,7-11,8)	<0,001
Длина глазницы, мм	20	10,0±0,06 (9,6-10,5)	27	9,2±0,04 (8,8-9,7)	<0,001
Ширина черепа / длина черепа, %	20	83,03±0,4 (79,5-87,1)	30	81,42±0,3 (77,3-85,43)	<0,01
Высота черепа / длина черепа, %	20	72,6±0,4 (69,64-76,77)	30	72,92±0,3 (69,48-77,12)	>0,05
Длина глазницы / длина черепа, %	20	61,72±0,004 (59,39-64,81)	26	59,0±0,003 (56,44-62,67)	<0,001

Следует отметить, что все взятые параметры черепа береговой ласточки достоверно различаются от таковых бледной ласточки. Отношение длины глазницы к длине черепа выявило достоверные отличия и по этому показателю. Для *R. riparia* в целом, характерен чуть более широкий череп.

Береговая ласточка, в среднем, тяжелее бледной. Нами также прослежена динамика изменения массы тела самцов и самок *R. diluta* (n = 207) и *R. riparia* (n = 101) на протяжении гнездового периода. Масса тела самцов *R. diluta* и *R. riparia* изменяется незначительно, в то время как у самок увеличивается в период яйцекладки. Данный факт согласуется с литературными данными (Цвелых, 1992). Увеличение массы тела самок

R. riparia наблюдается практически на протяжении всего июня, пик массы тела самок *R. diluta* приходится на первую половину месяца (рисунок 4.7).

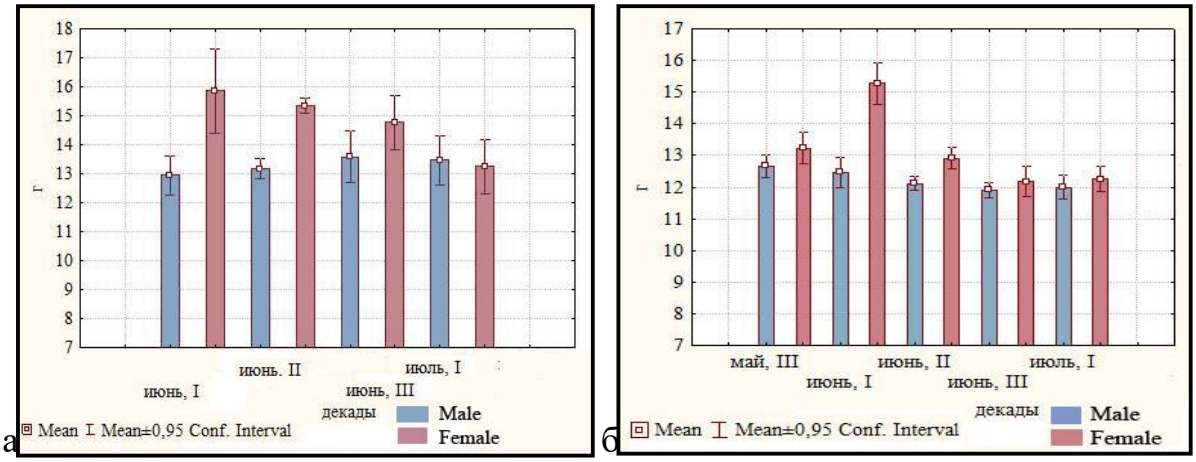


Рисунок 4.7 – Изменение массы тела самцов и самок:
а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

Представленные данные могут указывать на то, что период откладки яиц *R. riparia* растянут и несколько смещен на более поздние сроки по сравнению с *R. diluta*, что также согласуется с различиями в фенологии гнездового периода обоих видов на территории юга Центральной Сибири.

4.3 Биотопическое распределение *R. riparia* и *R. diluta*

На существование некоторых различий в выборе гнездовых стаций береговой и бледной ласточек обратили внимание исследователи еще в то время, когда *R. diluta* не имела видового статуса. Так, Р. Н. Мекленбурцев (1954), приводя сведения по бледной ласточке, указывал на то, что в Средней Азия она гнездится по обрывистым берегам рек, в бассейне Балхаша часто селится по лёссовым обрывам сухих оврагов недалеко от воды, на Алтае предпочитает для гнездовья открытые места с участками береговых обрывов, сложенных лёссовидной глиной, а на Енисее гнездится «всюду, где есть глинистые или песчаные береговые обрывы». Для береговой ласточки приведены сведения о том, что местом ее

размножения обычно служат береговые обрывы стоячих и проточных водоемов, сложенных меловым рухляком, мягким песчаником, глиной, суглинком, черноземом, супесью, торфом или иловатой почвой. Редко колонии удалены от воды на несколько километров или расположены в обрывах антропогенного происхождения.

В работе В. Н. Хертуева и А. В. Дмитриевой (2010), в которой *R. diluta* рассматривается в качестве подвида *R. riparia*, приводятся данные по Западному Забайкалью, где обитают оба вида. В исследуемом регионе доля птиц, населяющих природные ландшафты, составляла порядка 65 %. Колонии ласточек обычно располагались в песчаном грунте, чаще в береговых обрывах. Для Европейского Северо-Востока, где встречается только *R. riparia*, и территории Западой Сибири, которую захватывает зона симпатрии видов, имеются сведения о том, что ласточки предпочитают для гнездования естественные места обитания, необлесенные береговые обрывы рек и озер высотой от 2 до 5 м (Вартапетов, 1984; Естафьев, 2015). В Северной Монголии ласточки, вероятнее всего *R. diluta*, встречались спородично в глинистых береговых обрывах Шишкиз-Гола выше оз. Цаган-Нур (Рогачева, 1988). На о. Сахалин береговые ласточки более консервативны в выборе мест для размножения и в основном гнездятся по берегам рек и озер, на морском побережье, реже на песчаных карьерах (Нечаев, 1991).

В работе О. А. Горошко (1993) по Забайкалью, где обитают оба вида, указывается, что береговая ласточка гнездится в высоких обрывах (средняя высота около 3 м, n = 5) вблизи рек, в местах с пойменной растительностью, богатым травяным покровом и зарослями кустарников. В местах обитания бледной ласточки растительность гораздо более скудная, типчаково-ковыльных степей. Отмечено, что *R. diluta* гнездится на более низких обрывах (средняя высота около 1,5 м, n = 13) и склонах антропогенного происхождения.

На юге Центральной Сибири колонии *R. diluta*, напротив, были приурочены к более высоким обрывам. Гнезда бледной береговой ласточки располагались в среднем на высоте 3±0,5 м, но, например, по р. Енисей в окрестностях с. Лугавское колония располагалась на речном берегу высотой до 9 м, а в Канской группе районов у д. Петровка колония из 6 пар была в небольшом песчаном бугре на лугу. Береговая ласточка в исследуемом регионе гнездилась в более низких обрывах – в среднем около 1,5±0,45 м. Смешанные колонии видов найдены нами в обрывах высотой 1,8-2 м (Грязнова, Савченко, 2017).

Искусственные насыпи и карьеры на юге Центральной Сибири, за исключением трех смешанных колоний, населяла *R. diluta*. Как уже отмечалось, поселения береговой ласточки найдены нами лишь в береговых обрывах, в то время как колонии бледной ласточки часто располагались вдали от водных объектов. Смешанные поселения видов в большинстве случаев также были устроены в береговых обрывах водоемов, за исключением колоний в г. Канске и окрестностях г. Ачинска, которые находились на расстоянии 20-50 м от водных объектов.

В обрывах антропогенного происхождения нами отмечено наибольшее число моновидовых колоний бледной ласточки. Из 80 исследованных её колоний 49 (или 61,3 %) располагались в обрывах антропогенного происхождения. При этом на территории травяных лесов и островных лесостепей юга Центральной Сибири доля птиц, гнездящихся в обрывах антропогенного происхождения, составила 63,5 %, в зоне степей доля была ещё выше (80,0 %), тогда как в таежной зоне она составляла лишь 25,0 % (Грязнова, Савченко, 2017).

В предгорьях Саян колонии бледной ласточки найдены на гнездовании в трансформированных местообитаниях, там их доля составила 50,0 %. Также отмечено, что бледные ласточки при гнездовании в обрывах, удаленных от воды на значительные расстояния, массово кормятся над

полями, что представляется особенно важным в контексте рассматриваемого вопроса.

Две колонии бледной ласточки были найдены нами в обрывах, на вершине которых произрастал лес. В Красноярской лесостепи (окрестности с. Миндерла) колония (80 жилых нор) располагалась вблизи автотрассы в песчаном карьере, с двух сторон на вершине обрыва рос молодой сосняк. Вторая колония (из 55 жилых нор) отмечена в окрестностях пос. Абалаково возле автотрассы среди смешанного леса. Также колонии бледной ласточки найдены нами в песчаном грунте с содержанием обломочных горных пород (размером 10-30 мм) до 40 %. Глубина нор в таких обрывах не превышала 40 см и в среднем составляла 14±1,5 см.

Береговая ласточка найдена нами в обрывах антропогенного происхождения лишь в трех случаях и, что обращает на себя внимание, в смешанных колониях с *R. diluta*. Одно из поселений располагалось за пос. Козулька в обрыве большого карьера, заполненного водой (около 300 жилых нор), остальные две – на некотором расстоянии от водных объектов, что было не типично для *R. riparia*. Одна из этих колоний, численностью около 100 жилых нор, отмечена в карьере, расположенном среди лиственного леса с обильной травянистой растительностью в Ачинской лесостепи на восточном выезде из г. Ачинска (рисунок 4.8а). На расстоянии 50 м от колонии был заболоченный участок с пойменной растительностью, протекал небольшой ручей. Также рядом с колонией произрастал лиственный лес. Следует отметить, что грунт, в котором были норы птиц, не песчаный, а типичный для береговой ласточки – глинистый.

Вторая смешанная колония найдена в действующем песчаном карьере в Канской лесостепи в г. Канске (около 150 жилых нор), расположенном на открытом безлесом участке со скудной луговой растительностью (рисунок 4.8б). В 20-30 м от колонии был небольшой пруд. Кроме того, в данной колонии нами отмечены поздние (конец июля), еще не насиженные кладки *R. riparia* и *R. diluta*, лишь в 4 гнездах бледной ласточки находились птенцы

8-12–дневного возраста. Возможно, данный факт был вызван повторными кладками, так как карьер являлся действующим. Высота обрывов, где располагались гнездовые норы, в рассматриваемых смешанных колониях не превышала 2 м, а во втором поселении в г. Канске некоторые гнезда располагались непосредственно у земли, на высоте 0,5 м.

а б

Рисунок 4.8 – Смешанные колонии *R. riparia* и *R. diluta*, расположенные в искусственных обрывах:

а – окрестности г. Ачинска; б – окрестности г. Канска

На р. Кемь в Енисейском районе (пос. Озерный) и р. Чулым в Ачинской лесостепи (окр. пос. Зерцалы) отдельные моновидовые колонии *R. riparia* и *R. diluta* найдены на небольшом расстоянии друг от друга: на расстоянии 0,8 км в первом случае и 2,5 км – во втором. Важно отметить, что эти поселения видов хорошо различались по биотопической приуроченности. На р. Кемь колония береговой ласточки располагалась в речном обрыве высотой 1,2-1,6 м. Несмотря на подходящие условия гнездования (незаселенные речные обрывы), колония *R. diluta* была устроена на возвышенности в искусственном песчаном обрыве на расстоянии 200-300 м от реки. Высота обрыва составляла 1,5-3,2 м, большая часть колонии располагалась на более высоком участке обрыва.

На р. Чулым колония *R. riparia* найдена в береговом обрыве высотой в среднем 1,6±0,6 м. Часть нор располагалась в верхней части обрыва, т.е. непосредственно в почвенном слое, другая часть – в глинистом грунте.

Колония же бледной ласточки находилась в 3 км выше по течению, также в речном обрыве, но высота его составляла уже 3-6 м.

Кроме того, на. р. Ужурке в пос. Локшино смешанная колония была устроена в береговом обрыве с глинистым грунтом и густой травянистой растительностью высотой 1,8-2,2 м. В то же время в 200-300 м от указанной колонии в искусственном песчаном обрыве высотой 2-2,5 м находилось небольшое поселение *R. diluta* численностью 11 пар (Грязнова, Савченко, 2017).

По р. Каче в Красноярской лесостепи на участке протяженностью 10,5 км отмечено 6 колоний ласточек, из которых 4 – смешанные. Такое большое число смешанных колоний на данной реке вызвано обилием биотопов, пригодных для гнездования как *R. riparia* так и *R. diluta*.

По результатам проведенного на юге Центральной Сибири обследования можно заключить, что моновидовые колонии береговой ласточки располагаются непосредственно в береговых обрывах водных объектов высотой обычно около 1,5 м. Чаще всего они сложены глинистыми грунтами, также норы *R. riparia* отмечены в почвенном слое, одна колония найдена в песчаном грунте. Поселения береговой ласточки обычно находятся на участках с обильной луговой или густой пойменной растительностью.

Колонии бледной ласточки приурочены к участкам с более остепненной и скудной растительностью, часто располагаются вдали от водных объектов, в обрывах антропогенного происхождения. Высота обрывов составляет в среднем 3±0,8 м. Чаще всего гнезда *R. diluta* отмечены в песчаном грунте, а также в глинистом. С одной стороны, это можно объяснить тем, что колонии бледной ласточки часто отмечались нами в искусственных карьерах и насыпях, откуда добывали песок, чем и был вызван более высокий процент колоний, располагавшихся в песчаных грунтах. Но с другой стороны, и в случае гнездования *R. diluta* в речных обрывах ее гнезда были приурочены к более остепненным, «сухим» битопам в отличие от *R. riparia*, моновидовые колонии которой найдены нами в

большинстве случаев в глинистых грунтах или же верхнем слое почвы береговых обрывов с густой растительностью. В песчаном грунте нами найдена лишь одна небольшая колония береговой ласточки (6-7 пар), располагавшаяся на берегу р. Енисей в Енисейском районе Красноярского края (пос. Галанино).

Смешанные же колонии видов обычно располагаются на участках с луговой растительностью в глинистом грунте, в береговых обрывах водных объектов высотой около 2 м.

Таким образом, представленные данные указывают на соответствующие биотопические предпочтения *R. riparia* и *R. diluta* в исследуемом регионе и более высокую экологическую пластичность последнего вида, что дает бледной ласточке возможность занимать новые пригодные местообитания, возникшие в результате хозяйственной деятельности человека. Но следует отметить, что в аллопатричных частях ареала *R. riparia* в большей степени по сравнению с исследуемым регионом использует для гнездования искусственные насыпи, обрывы (Мальчевский, 2001; Колоярцев, 1989). Однако это может быть вызвано недостатком оптимальных местообитаний для этого вида, особенно в европейской части ареала.

В ряде европейских стран береговая ласточка считается редким видом, занесена в Красные книги (Англия, Германия и др.) и Красный список угрожаемых видов МСОП, что, вероятно, вызвано преобразованием речных берегов и высокой долей урбанизированных ландшафтов. Но, например, на юге Украины, менее урбанизированной по сравнению со странами Западной Европы и природа которой менее нарушена, по данным Р. Н. Черничко и др. (1996), в обрывах антропогенного происхождения найдено лишь 5 % колоний. Вероятно, адаптация *R. diluta* к существованию в антропогенно трансформированной среде оказалось более успешной, чем у береговой ласточки. Очевидно, именно этим можно объяснить то, что на юге

Центральной Сибири в искусственных карьерах нами не найдено ни одной моновидовой колонии *R. riparia*.

Как береговая, так и бледная ласточки устойчивы к беспокойству человеком и не бросают кладки и птенцов. При проведении исследований нами расширялся вход в гнездовые норы, а также вынимались кладки для осуществления ооморфологических измерений, птенцы – для наблюдения за ходом их развития, взвешивания, снятия промеров и наложения шейных лигнатур. За большинством гнезд проведено дальнейшее наблюдение, но ни одна пара не оставила кладку или птенцов. Также при наблюдениях в период рытья нор и выкармливания птенцов показано, что минимальная дистанция, при которой птицы не реагировали на нахождение человека вблизи колонии, составляла около 7 м для обоих видов. При этом при подходе к колонии в положении стоя птицы проявляли признаки беспокойства на расстоянии 15-20 м, но при нахождении человека в неподвижном состоянии в положении сидя птицы слабо реагировали на его присутствие.

Следует отметить, что бледная ласточка как вид, вероятно, сформировалась в менее увлажненных условиях Центральной Азии (Pavlova et al., 2008) и вполне логично, что её относят к монгольскому типу фауны с проявляющимися биотопическими предпочтениями.

4.4 Брачное поведение изучаемых видов

Брачное поведение береговой ласточки было предметом ряда исследований в Европе и Северной Америке (Kuhnen, 1985; Asbirk, 1976 и др.). Данные о брачном поведении бледной ласточки, как, впрочем, и о других аспектах ее жизненного цикла, отсутствуют или крайне скудны. На территории юга Центральной Сибири, в зоне совместного обитания видов, таких исследований не проводилось. Однако данный вопрос требует особого внимания, прежде всего, как один из вероятных механизмов, позволяющий двум близкородственным видам обитать в условиях

широкой симпатрии без скрещивания (или если возможного, то очень ограниченного). Достоверные сведения о гибридизации данных видов отсутствуют, а данные генетических исследований указывают на то, что береговая и бледная ласточки соответствуют хорошо оформившимся видам, гибридизация между которымы маловероятна (Pavlova et al., 2008).

С целью выявления факта скрещивания рассматриваемых близкородственных видов нами были проведены наблюдения и съёмка *R. riparia* и *R. diluta* в естественных условиях. Исследования проводили в смешанных колониях ласточек, непосредственно наблюдая за птицами в период формирования колоний, рытья нор, гнездования. Кроме того, работы в колониях длились до рассвета и до того, как птицы покидают норы, без выпугивания или выманивания на свет фонаря. Последним способом было осмотрено более 70 гнезд береговой и бледной ласточек (43 пары *R. diluta* и 31 пара *R. riparia*).

В результате нами не установлен факт существования смешанных пар данных видов. Пары, наблюдаемые нами в гнездовой период, состояли из птиц, принадлежащих к одному виду. Видоспецифичные признаки птиц, которые были отловлены в результате выпугивания или выманивания на свет, также надёжно определялись. Кроме того, при отлове и кольцевании ласточек (более 7000 особей) нами не выявлены признаки, которые могли бы указывать на гибридное происхождение отдельных особей. Принадлежность птиц к тому или другому виду четко дифференцировалась. Работа с коллекционным материалом подтвердила полученные результаты. От птиц, населяющих смешанные колонии, были взяты пробы ткани для проведения генетического анализа. Каких-либо признаков, указывающих на наличие гибридизации, нами также не установлено.

Однако отметим, что, по данным Я. А. Редькина (устное сообщ.), при осмотре коллекции забайкальских ласточек Читинского университета им были выявлены особи со спорными диагностическими признаками, в

частности некоторые экземпляры *R. riparia* имели размытые края грудной перевязи. Но генетических исследований данных особей он не проводил.

Считается, что береговая и бледная ласточки моногамы. Между тем, последние исследования показали, что по крайней мере для *R. riparia* хоть и характерны моногамные отношения (60 % выводков и 81 % птенцов), встречается и квазипаразитизм (откладка яиц в гнездо самца другой самкой), отмеченный для 9 % выводков и 2,4 % птенцов, внутривидовой гнездовой паразитизм – для 4 % выводков и 1,8 % птенцов. Внебрачное оплодотворение влияет на 36 % выводков и 14 % птенцов (Alves, Bryant, 1998).

После прилета и установления благоприятных погодных условий береговая и бледная ласточки появляются на своих колониях. Как правило, первыми прилетают более взрослые птицы, гнездившиеся там ранее. Позже прилетают особи первого года жизни и не резиденты колонии. Самцы выбирают место для рытья норы (или готовую нору, не разрушенную с прошлого сезона размножения) – гнездовую территорию, и привлекают самок, демонстрируя особый территориальный полет и песню (Kuhnen, 1985). К активному рытью нор и гнездостроению приступают сформировавшиеся пары.

В период строительства гнездовой норы ласточки держатся плотной стаей, все особи одновременно подлетают к обрыву, где расположена колония, некоторое время роют нору (в среднем 3-5 минут), после чего в большинстве случаев без видимых на то причин покидают его, синхронно кружат возле колонии, вновь подлетают и приступают к строительству. Вероятно, такое поведение птиц является защитным, в результате чего возможные хищники не успевают выбрать жертву среди большого числа плотно гнездящихся птиц, более уязвимых в данный период гнездового цикла.

Нами отмечено, что брачное поведение *R. riparia* и *R. diluta* включает элементы, хорошо демонстрирующие участки оперения на горле, груди и голове, являющиеся основными диагностическими признаками данных

видов, что может указывать на их значимость и для распознавания птицами особей своего вида.

Береговая ласточка. Нами выделено 7 элементарных двигательных актов (ЭДА), вероятно, играющих роль в брачном поведении: а) распушенное контурное оперение головы и горла; б) приспущенные крылья (их концы не перекрещены над надхвостьем); в) приседание к земле; г) втягивание шеи; д) вытягивание шеи; е) касание клювом самки; ж) частичное раскрытие хвоста. Как у *R. riparia*, так и у *R. diluta* последний ЭДА мы наблюдали редко.

При строительстве гнездовой норы самец и самка в сформировавшейся паре активно взаимодействуют. Перед тем как приступить к рытью нор, птицы обычно совершают своеобразный ритуал: самец прижимается к земле, немного опускает крылья, «раздувает» перья на горле, темени и лбу (рисунок 4.9а, в), издает негромкие звуковые сигналы. Самка также приглушенно «щебечет». В это время птицы часто располагаются напротив друг друга. Самец также нередко без агрессии касается самки клювом (рисунок 4.9б). Птицы вплотную приближаются друг к другу, после чего кто-либо из пары залезает в нору и приступает к рытью (рисунок 4.9г). Строят гнездовую нору самец и самка.

Гнездовая территория часто привлекает других свободных особей, но если самец уже сформировал пару, то он прогоняет пришлую птицу, в то время как самка проявляет нейтральную реакцию. В сравнении с поведением самцов *R. diluta* самцы береговой ласточки более «настойчиво» привлекают самок. Так, нами отмечены случаи, когда самец береговой ласточки активно подходит к самке, прижавшись к земле, распустив перья на горле и темени, подавая звуковые сигналы. Также мы наблюдали, что самец береговой ласточки взаимодействует с самкой тихим пением, раздув при этом перья на горле, и в отсутствие последней в непосредственной близости от него.

а)

б)

в)

г)

Рисунок 4.9 – Некоторые элементы брачного поведения *R. riparia*

Бледная ласточка. Нами отмечены те же ЭДА, что и для *R. riparia*, за исключением приседания самца бледной ласточки к земле (рисунок 4.10). Кроме того, приспущенные крылья у самцов бледной ласточки отмечены реже, чем у береговой. Тихое щебетание птиц, на наш взгляд, также менее активно. Несколько раз нами зарегистрировано агрессивное поведение самца по отношению к другому самцу *R. diluta* (рисунок 4.10в). Один из самцов, приподняв крылья, прогонял другого с гнездового участка. Как интересная особенность отмечено, что один из партнеров часто пытается «взять инициативу на себя» при рытье нор, клювом стараясь вытащить другого из норы (рисунок 4.10г).

Для обоих видов в период строительства гнездовых нор нами также наблюдался такой элемент брачного поведения, как погоня самца за

самкой, сопровождающийся активными звуковыми позывками. Часто к паре присоединялись еще несколько птиц, одновременно отмечали до 5 «преследователей». При строительстве нор активность пения, звуковой сигнализации птиц намного выше, чем в последующие периоды гнездового цикла.

Известно, что резкие отличия в вокализации у видов-двойников – явление распространенное (Степанян, 1983; Опаев, 2010; Иваницкий, 2009; Екимов, Екимова, 2010). И как уже было показано О. А. Горошко (1993), звуковые сигналы береговой и бледной ласточек Забайкалья различаются по частоте и диапазону. Эти особенности звуковых сигналов хорошо

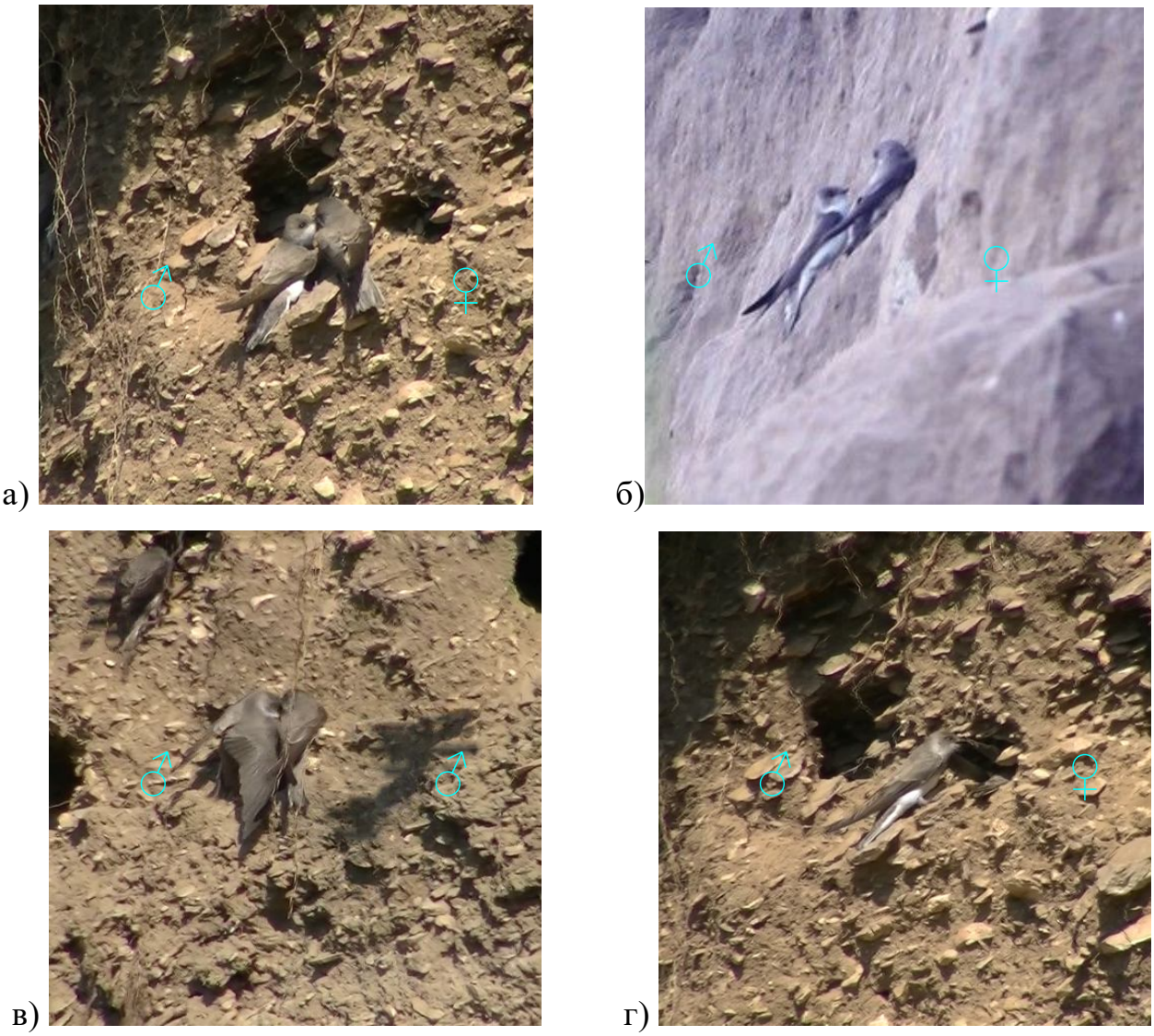


Рисунок 4.10 – Некоторые элементы брачного поведения *R. diluta*

отличимы на слух, и даже в смешанных колониях ласточек можно определить видовую принадлежность птиц по голосу. Различия видов по акустической сигнализации также можно использовать в полевых условиях в качестве дополнительного диагностического признака. Голос бледной ласточки более высокий, береговой – более низкий. О. А. Горошко (1993) для птиц Забайкалья отмечены следующие звуковые сигналы. Сигнал тревоги у бледной ласточки выражается в быстром «чи-чи-чи» или «кжи-цы», у береговой – «кзи-кзи» или «кж-кж-кзи». Обычная позывка у *R. diluta* – «чзии», реже – «чи». Для *R. riparia* обычна позывка «кжзи», реже – «кж».

Для рассматриваемых видов нами проведен анализ записей их акустической сигнализации (рисунок 4.11). Продолжительность повторяющихся позывок у обоих видов примерно равна – 0,28±0,005 и 0,28±0,007 (n = 30) (рисунок 4.11б). Одиночные сигналы *R. riparia* звучат несколько дольше, чем у *R. diluta*, – 0,17±0,006 и 0,11±0,002 (n = 30) соответственно (рисунок 4.11а). Общий вид сонограмм основных позывок у рассматриваемых видов таже имеет различия.

По нашим наблюдениям, сопоставлению видеоряда и звукозаписи, сигналами тревоги, по крайней мере для бледной ласточки, после которых

А

Б

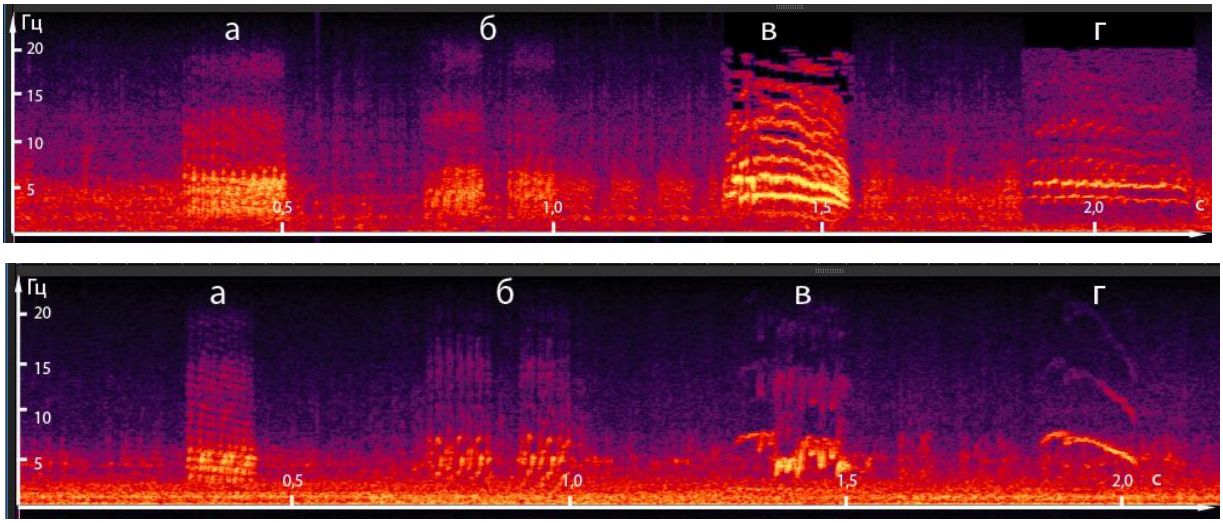


Рисунок 4.11 – Сонограммы основных позывок (а, б) и сигналов тревоги (в, г): А – *R. riparia*; Б – *R. diluta*

* Данные S. Fisher, B. Piot, https://www.xeno-canto.org/

птицы сразу же покидали колонию, служат не дребезжащие звуки – шумовые широкоспектровые, а отрывистые гармониковые сигналы (классификация по: Грищенко, Яблоновская-Грищенко, 2012).

Качественный сигнал береговой ласточки по причине расположения колоний в береговых обрывах и шума воды нам получить не удалось, для сравнения обработаны записи голосов птиц из базы данных сайта https://www.xeno-canto.org/. Как видно из представленных сонограмм, продолжительность сигналов тревоги у *R. riparia* несколько продолжительнее и сигналы хорошо различимы.

Для мономорфных колониальных видов акустическая сигнализация имеет решающее значение в распознавании половых партнеров и птенцов, поэтому наблюдаемые различия в звуковых сигналах, рассматриваемых видов крайне важны в брачном поведении, и вместе с описанными морфологическими и поведенческими различиями, вероятно, имеют решающее значение в репродуктивной изоляции видов, препятствуя формированию смешанных пар (Кленова, 2008; Звонов, 2001; Муравьев, Артемьева, 2012; Sieber, 1985).

4.5 Состав строительного материала, форма и размеры гнезд

Обычно птицы приступают к рытью нор не позднее 10 дней после прилета (Черничко, 2011; Сугробова, 1997; Люлеева, 1974; наши данные и др.). Гнездовую нору у *R. riparia* и *R. diluta* роют и самец, и самка, пользуясь клювом и лапками. Птицы также охотно занимают старые норы, немного их углубляя. Нора выкапывается в течение нескольких дней. Длина гнездовой норы *R. riparia* и *R. diluta* зависит от плотности грунта, в котором размещается колония. Проведенные нами измерения показали, что у бледной ласточки она варьировала от 10 см в грунте с высокой долей обломков горных пород до 120 см в песчаном и в среднем составляла 72 см (n = 65). У

береговой ласточки длина норы изменялась от 37 см в почвенном слое до 90 см в песчаном грунте, в среднем составляя 54 см (n = 57).

Различия в данной величине у видов связаны с тем, что колонии бледной ласточки, как было указано выше, чаще всего располагаются в более рыхлом песчаном грунте. Но в то же время для *R. diluta* нами отмечена и наименьшая глубина нор в том случае, когда ее колонии были расположены в карьере, где доля обломочных пород составляла до 40 % грунта. Длина нор в таких колониях, включающих 25-100 нор, равнялась 13-15 см, а некоторые гнезда были даже полуоткрытыми, размещаясь в небольшом углублении длиной всего около 10 см. Самые длинные норы у *R. riparia* отмечены нами в небольшой колонии, располагавшейся в песчаном грунте. Диаметр хода норы у ласточек составляет 4-6 см, но в норах, которые мало подвержены разрушению и занимаются птицами из года в год, вход постепенно ими расширяется и диаметр летка может достигать 10 см. Однако такие крупные летки отмечены нами лишь в колониях *R. diluta*. Форма входа в нору овальная, немного сжатая сверху, в конце норы располагается гнездовая камера – расширение хода с небольшим углублением, где и находится гнездо.

Гнезда береговой и бледной ласточек имеют округлую, немного вытянутую чашеобразную форму и рыхлую структуру. Параметры гнезда *R. riparia* (n = 32) 13,78±0,19×11,19±0,19 см, *R. diluta* (n = 36) – 11,81±0,31×10,08±0,34 см. Отношение длины к ширине гнезда у *R. riparia* составляет 1,24±0,02 (n = 32), у *R. diluta* – 1,18±0,03 (n = 36). Масса гнезда *R. riparia* в среднем несколько больше – 6,98±0,66 г (n = 32), масса гнезда *R. diluta* – 5,90±0,53 г (n = 36).

Состав гнездового материала у обоих видов может довольно значительно варьировать (таблица 4.4). До 80 % от массы гнездо *R. riparia* и *R. diluta* состоит из листьев и стеблей злаков, при этом в среднем число единиц данного гнездового материала у береговой ласточки более чем в 2 раза превосходит таковое у бледной ласточки (284,7±16,6 и 113,3±9,4 шт.

Таблица 4.4 – Состав строительного материала гнезд *R. riparia* и *R. diluta*

Компоненты	Встречаемость, % от массы гнезда					Число, шт.				
	R. riparia		*R. diluta*		p	*R. riparia*		*R. diluta*		p
	n	*m±se / lim*	n	*m±se / lim*		n	*m±se / lim*	n	*m±se / lim*	
Листья и стебли злаков	32	53,3±3,1 (16,8-80,2)	36	47,0±2,7 (13,7-81,2)	> 0,05	32	284,7±16,6 (85-419)	36	113,3±9,4 (46-225)	< 0,001
Перья	28	16,2±2,8 (2,9-59,6)	36	16,1±1,7 (0,3-38,7)	> 0,05	28	32,9±4,6 (9-72)	36	37,9±4,1 (3-118)	> 0,05
Листья и стебли других растений	32	7,0±0,8 (0,6-16,0)	30	6,4±1,0 (0,2-19,8)	> 0,05	32	11,2±1,4 (4-33)	30	10,7±1,8 (2-38)	> 0,05
Корни трав	26	2,96±0,34 (0,36-6,60)	34	6,26±1,11 (0,58-24,98)	< 0,05	26	9,54±1,12 (2-24)	34	17,35±3,93 (2-101)	> 0,05
Листья деревьев, кустарников	8	2,85±0,9 (0,33-5,98)	10	2,23±0,53 (0,23-4,42)	> 0,05	8	5,75±1,18 (3-11)	10	3±0,47 (1-5)	< 0,05
Прикорневые розетки	22	2,21±0,24 (0,24-3,88)	24	6,43±1,48 (0,64-25,55)	< 0,01	22	2,55±0,28 (1-5)	24	7,00±2,06 (1-39)	< 0,05
Веточки деревьев, кустарников	8	1,16±0,29 (0,61-2,48)	10	0,78±0,09 (0,33-1,16)	> 0,05	8	1,5±0,33 (1-3)	10	1,6±0,27 (1-3)	> 0,05
Искусственные материалы	8	0,95±0,20 (0,34-1,73)	14	3,03±1,15 (0,18-12,30)	> 0,05	8	2,0±0,27 (1-3)	14	2,71±0,55 (1-7)	> 0,05
Мелкие части (менее 30 мм)	32	20,35±2,1 (7,90-57,74)	36	19,31±1,0 (6,62-31,51)	> 0,05					

Примечание: n – количество гнезд, в которых отмечены указанные компоненты

соответственно). Отметим, что в одной из колоний бледной ласточки, расположенной вблизи сельского населенного пункта (пос. Копьево), гнезда части птиц включали много соломы. Лоток гнезда обоих видов обычно выстлан перьями, которые могут встречаться и в структуре самого гнезда. Перья найдены нами в выстилке всех гнезд *R. diluta* (хотя в 4 гнездах всего лишь 3-4 шт.), тогда как у *R. riparia* для 12,5 % гнезд (n = 4) выстилка из пера отсутствовала. Стоит заметить, что другие гнезда в этих колониях имели достаточное количество пера в выстилке, а также то, что 4 гнезда береговушки оказались самыми крупными из исследованных нами, для них тоже было отмечено наибольшее количество листьев и стеблей злаков (411-415 шт.; 75,3-80,2 % от общей массы).

В колониях, расположенных вблизи населенных пунктов, для обоих видов в составе гнезд зарегистрированы искусственные материалы, представленные чаще всего ленточками от полиэтиленовых мешков. Кроме того, у *R. riparia* найдены небольшие кусочки пенопласта и х/б веревки, у *R. diluta* – кусочки утеплителя, целлофана, х/б и шерстяная нити. В целом, искусственные материалы в гнездах бледной ласточки встречались несколько чаще, чем у береговой ласточки (38,9 и 25 % гнезд соответственно), их встречаемость в составе гнездового материала также оказалась выше у *R. diluta*. В колониях бледной ласточки в антропогенно трансформированных местообитаниях в выстилке лотка часто фиксировали перья домашней птицы. Число листьев, стеблей злаков, листьев деревьев и кустарников оказалось достоверно выше в гнездах береговых ласточек, а число корней трав и прикорневых розеток – в гнездах бледных ласточек. Также в составе гнездового материала *R. diluta* отмечены: небольшие щепки – в 2 гнездах в количестве 5 шт.; хвоя сосны – в 2 гнездах в количестве 1 шт.; хвощи – в 2 гнездах в количестве 10 шт.; мхи – в 10 гнездах в количестве 3,20±1,71 шт. В гнездах *R. riparia* таких материалов нами не встречено, за исключением хвощей, которые зарегистрированы в составе строительного материала в большем количестве, нежели чем у бледной ласточки (в 12 гнездах в числе

7,33±3,81 шт. при встречаемости 3,43±1,36 %). Мхи и хвощи в гнездах *R. riparia* и *R. diluta* отмечены в колониях, расположенных в береговых обрывах, щепки – в колониях *R. diluta* вблизи сельского населенного пункта.

Для бледной ласточки при определенных условиях предпочитаемый строительный материал может значительно меняться. Так, в 2008 г. после высокого уровня воды в р. Енисей ниже г. Дивногорска по берегам и на прибрежной растительности остались высохшие водные растения, которые послужили строительным материалом для гнезд *R. diluta*. На о. Татышев в г. Красноярске у большинства птиц (до 90 %) гнезда на 80-85 % состояли из растения *Fontinalis antipyretica*.

4.6 Размер кладки и оологические показатели

Показатели величины яиц и кладки служат одним из четких детерминированных генетических признаков, характеризующих различные виды птиц. Размер кладки установлен нами на 40 гнездах бледной и 39 гнездах береговой ласточек после начала насиживания на территории островных лесостепей Центральной Сибири (таблица 4.5).

Полная кладка береговушки состояла из 4,6±0,11 яица (большинство содержало 5 яиц – 56,4 %), бледной ласточки – из 5,2±0,13 яиц (5 яиц – в 50,0 % случаев). Но в отличие от *R. riparia* для *R. diluta* была также велика доля кладок, содержащих 6 яиц, – 25,0 %, тогда как для *R. riparia* кладки из 6 яиц оказались менее характерными (5,1 %). В то же время у *R. riparia* была велика доля кладок, содержащих 4 яица (30,8 %). Кладки с этим числом яиц у *R. diluta* составляли 20,0 %. Кроме того, в гнездах береговой ласточки нами не обнаружено полных кладок, которые бы насчитывали более 6 яиц, но зарегистрированы гнезда с 3 яйцами (7,7 %). Тогда как для бледной ласточки нами отмечены кладки, включающие 7 яиц (5,0 %), менее 4 яиц в гнездах *R. diluta* не обнаружено. Таким образом, величина кладки *R. riparia* оказалась достоверно ($p < 0,001$) меньше, чем у *R. diluta*.

Таблица 4.5 – Размер кладки *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири

Вид	n	Число яиц в полной кладке					*X*±*m*
		3	4	5	6	7	
R. riparia	39	3	12	22	2	-	4,6±0,11
R. diluta	40	-	8	20	10	2	5,2±0,13

Отметим, что для европейской части России приводятся данные о величине кладки *R. riparia*, составляющей 4-6 яиц, для района Аральского моря – 3-5 яиц, для Новосибирской области – 6-7 яиц (Мекленбурцев, 1954), для европейского северо-востока – 3-6 яиц (Естафьев, 2015). Размер кладки зависит от ряда факторов, таких как погодные условия, энергия, затрачиваемая самкой на репродуктивный период, физиологическое состояния взрослых птиц, обилие пищи, размеры кормового участка и др. (Moller, 1991; Зимин, 1988; Лихачев, 1953 и др.).

Береговая и бледная ласточки на юге Центральной Сибири имеют одну кладку в году, но при гибели первой могут быть повторные. Мы не раз наблюдали колонии, в разных частях которых птенцы были разновозрастными или же при наличии подросших птенцов в одних гнездах в других находились свежеотложенные яйца. При этом нередко в таких поселениях имелись признаки разрушений.

Нами было проведено измерение ооморфологических показателей для изучаемых близкородственных видов ласточек. Яйца птиц взвешивали и измеряли после формирования полной кладки (свежеотложенные) (таблица 4.6). По линейным показателям яйца береговушки имели большие размеры и более округлую форму, бледной – более удлиненную.

Форма яйца определяется объемом и формой яйцевода, наибольшая вариабельность размеров отмечается у птиц, приступивших к яйцекладке в первый год (Отрыганьев, 1964; Третьяков, 1968). Индекс удлиненности яиц бледной ласточки (39,80±0,64 %) оказался выше, чем у береговой (37,59±0,67 %), как и коэффициент удлиненности яиц (рисунок 4.12).

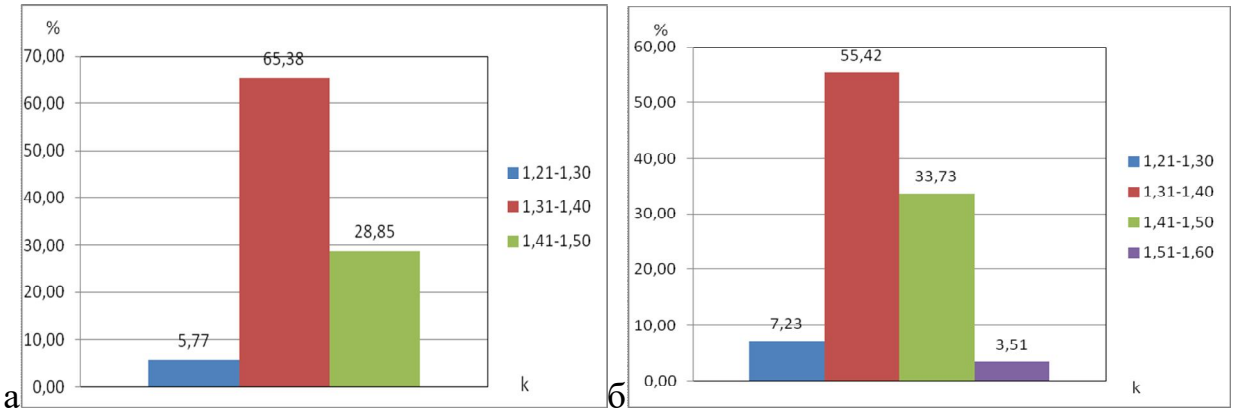
Таблица 4.6 – Ооморфологические показатели береговой и бледной ласточек юга Центральной Сибири

Вид	*R. riparia* *m±se / lim*	*R. diluta* *m±se / lim*	P
n	52	83	
Длина яиц, мм,	17,87±0,07/16,58-19,37	17,00±0,09/15,03-18,89	< 0,001
Диаметр яиц, мм,	12,99±0,04/12,26-13,52	12,16±0,04/11,26-13,04	< 0,001
Масса яиц, г,	1,53±0,01/1,33-1,76	1,27±0,01/0,93-1,65	< 0,001
Объем яиц, см3,	1,54±0,11/1,35-1,72	1,29±0,15/0,98-1,64	< 0,001
Индекс удлиненности, %	37,59±0,67/27,69-54,32	39,80±0,64/27,7-54,32	< 0,05

Наибольшая доля яиц как бледной, так и береговой ласточек имели k = 1,31-1,40 (55,4 % у бледной ласточки и 65,4 % у береговой), однако у *R. diluta* отмечен больший процент яиц, имеющих k = 1,41-1,50 (33,7 %). Кроме того, у бледной ласточки зарегистрированы яйца, имеющие k = 1,51-1,60, что не обнаружено нами у береговушки.

Приведенные данные показывают, что рассматриваемые виды имеют выраженные различия не только по морфометрическим характеристикам, как было показано выше, но и по оологическим показателям.

Для Забайкалья у О. А. Горошко (1991) приведены данные о том, что по размерным показателям яйца береговой и бледной ласточек не имеют различий. Но при этом стоит учитывать тот факт, что и сами птицы в этом регионе имеют меньшие видовые различия по морфометрическим



а б

Рисунок 4.12 – Коэффициент удлиненности яиц: а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

характеристикам. Для европейского северо-востока, где обитает номинативный подвид береговушки, приводятся такие показатели о средней величине яиц – 12,7*17,6 мм (n = 18) (Естафьев, 2015).

Яйца береговой и бледной ласточек белого цвета, свежеотложенные – желтовато-белого матовой окраски, полупрозрачные, насиженные – чисто-белые и глянцевые (рисунок 4.13).

а) б)

Рисунок 4.13 – Яйца бледной ласточки: а – ненасиженные; б - насиженные

Откладка яиц у *R. riparia* и *R. diluta* занимает несколько дней, в день – по одному яйцу. Плотное насиживание начинается после формирования полной кладки, но ряд авторов приводят сведения о том, что это происходит после откладки предпоследнего яйца (Хертуев, Дмитриева, 2010), а элементы насиживания могут проявляться даже после откладки первого (Колоярцев, 1989; Сугробова, 2018). Насиживание продолжается 16-18 дней. По данным разных авторов, эти сроки варьируют от 12 до 21 дня (Колоярцев, 1989). Как у *R. riparia*, так и у *R. diluta* насиживают оба родителя, но больше времени в гнезде проводит самка. Наседное пятно есть только у самки, визуализируется оно в период яйцекладки.

4.7 Рост и развитие птенцов

Появление первых птенцов береговой и бледной ласточек на юге Центральной Сибири в среднем отмечено во второй-начале третьей декад июня, к концу месяца практически во всех гнездах взрослые птицы приступают к кормлению молодых. После вылупления птенцов самец и самка *R. riparia* и *R. diluta* кормят их поочередно. Птенцы находятся в гнезде до 20-21-дневного возраста, но вылетать начинают и на 15-18-й день при приближении опасности. В литературе приводятся данные о том, что птенцы *R. riparia* вылетют из гнезда в возрасте 16-22 дней (Stoner, 1936).

Развитие птенцов береговой и бледной ласточек отслежено на 29 особях *R. diluta* и 34 особях *R. riparia* на территории Красноярской лесостепи. В некоторые дни отметить развитие птенцов во всех гнездах не представлялось возможным, данные по ним приведены для меньшего числа птиц. Наблюдения за птенцами показали, что их развитие имеет типичную для ласточковых картину быстрых темпов роста с характерным пиком, после которого происходит снижение массы тела (Turner, Bryant, 1979). Пик массы тела птенцов береговой и бледной ласточек приходится в среднем на 14-16-й день после вылупления. Наибольшая отмеченная нами масса тела птенцов у *R. riparia* – 19,8 г, у *R. diluta* – 18,6 г. Как видно из графика (рисунок 4.14), в первые дни после вылупления птенцы *R. riparia* набирают массу тела несколько быстрее, однако данный факт требует подтверждения. Птенцы в каждом гнезде достигают своего пика не одновременно, а в течение нескольких дней, что, вероятно, связано с разнокачественностью яиц и тем, что вылупление птенцов происходит постепенно.

К моменту окончательного вылета из гнезд масса тела птенцов уже практически не отличается от массы тела взрослых птиц. Её потеря к моменту окончательного вылета птенцов у *R. diluta* составляет около 15 % от пиковой массы тела, у птенцов *R. riparia* – около 13 %. В европейской части у береговушки снижение массы тела птенцов составляет 18 % (Turner, Bryant,

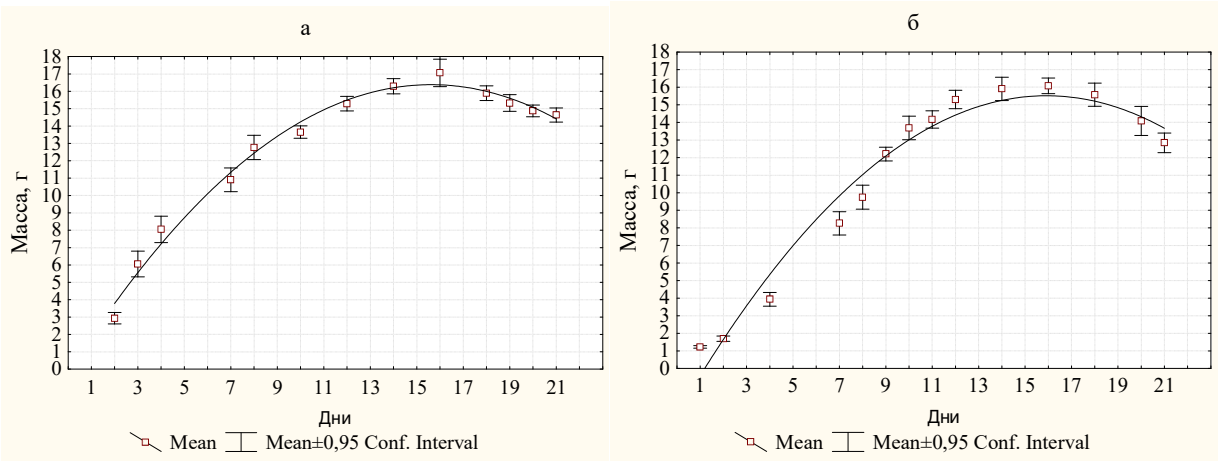


Рисунок 4.14 – Динамика массы тела птенцов ласточек на юге Центральной Сибири: а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

1979). Птенцы ласточек вылупляются слепыми, с участками белого эмбрионального пуха. Расположение пуховых птерилий и количество пушинок у однодневных птенцов *R. riparia* и *R. diluta* не отличается (рисунок 4.15). Такие же данные приведены и О. А. Горошко (1993) для птиц Забайкалья.

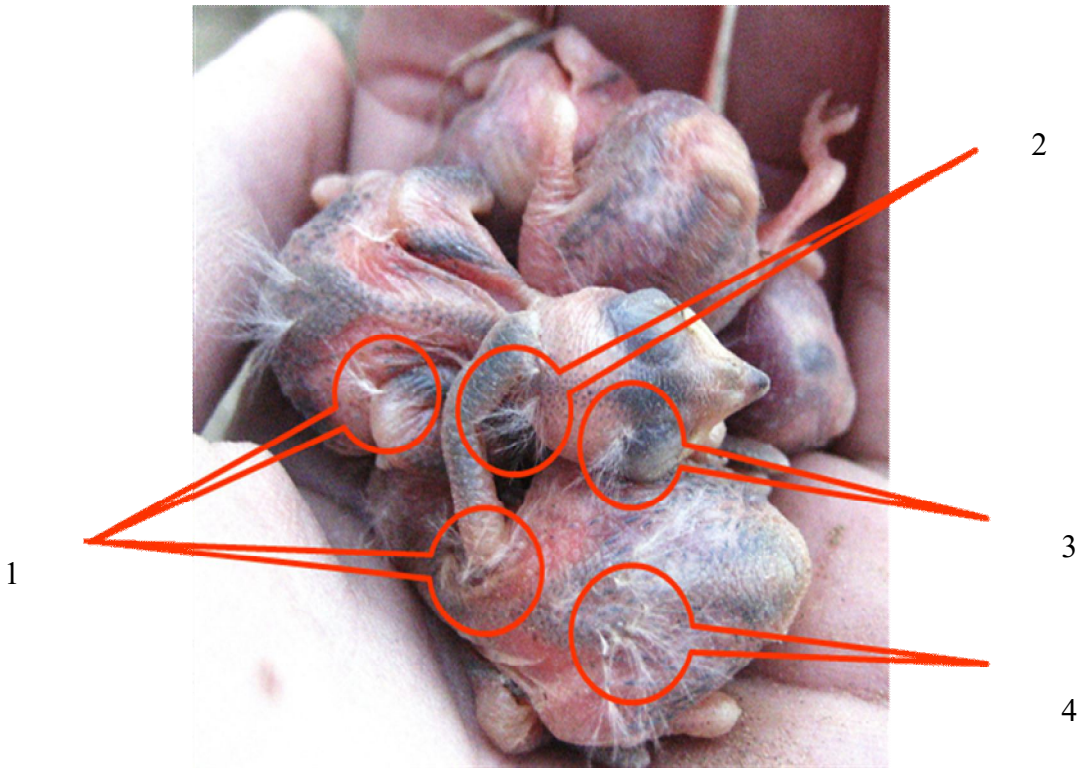


Рисунок 4.15 – Расположение пуховых птерилий на теле птенцов *R. diluta*: 1 – плечевые; 2 – затылочные; 3 – надглазничные; 4 – спинные

Согласно классификации И. А. Нейфельдт (2001), для птенцов береговой и бледной ласточек нами выделены плечевые, затылочные, надглазничные и спинные пуховые птерилии. На вторые сутки у птенцов под кожей образуются пеньки; сначала на затылочном отделе головной, дорзальной спинной, плечевой и бедренной птерилиях, обозначаются пеньки первостепенных маховых на четвертые сутки – пеньки глазного, ушного, затылочного отделов головной птерилии, межлопаточного и крестцового отделов головной птерилии, а также на птерилиях голени проступают пеньки второстепенных маховых (Черничко, 2000).

Первостепенные маховые у птенцов появляются на 6-7-й день, их длина увеличивается с возрастом (рисунок 4.16). В этот же период набор массы тела несколько замедляется, что связано с энергетическими затратами на формирование оперения. Для птенцов ласточек различий в развитии второго первостепенного махового пера нами не выявлено.

Из гнезда птенцы вылетают при длине крыла 90 % от средней величины взрослых особей, но нами отмечены случаи вылета птенцов (при вспугивании) *R. diluta* при длине крыла 88 см, что составляет 85 % от средней длины крыла взрослых птиц.

Среднее число лётных птенцов в выводке *R. riparia* составляет 4,0±0,19, в выводке *R. diluta* – 4,6±0,19. Чаще всего в гнездах как береговой

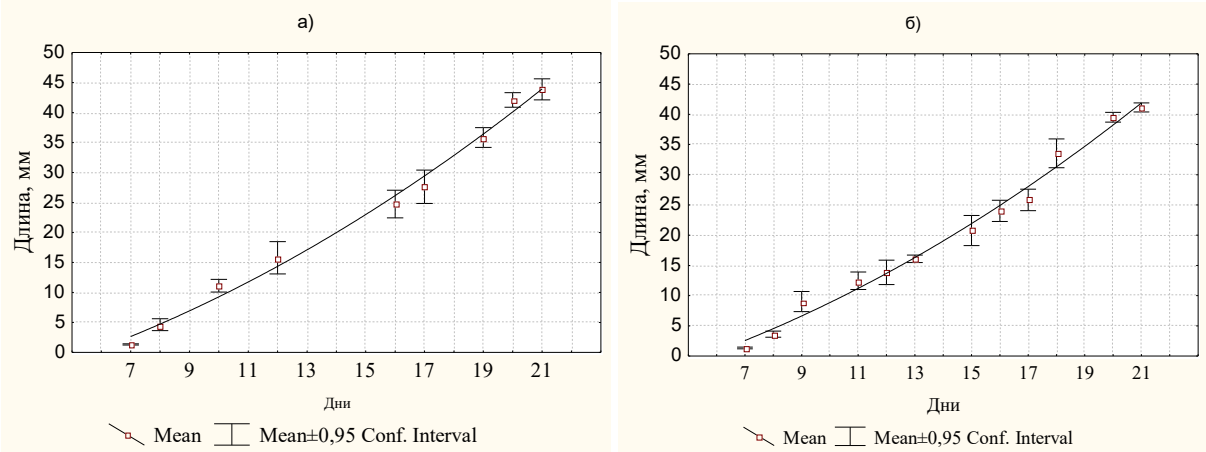


Рисунок 4.16 – Рост второго первостепенного махового пера у птенцов: а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

(47 %), так бледной (39 %) ласточек встречается 4 птенца, но для *R. diluta* также весьма характерны гнезда с 5 (28 %) и 6 (17 %) летными птенцами, а для *R. riparia* – с 3 (21 %) (таблица 4.7).

Успешность размножения изучаемых видов, согласно полученным данным, составила 86,9 % для береговой ласточки и 88,5 % – для бледной. Однако отметим, что в нашей работе мы не учитывали ряд факторов, например таких, как разорение гнезд и массовую гибель птенцов в некоторых колониях, поэтому успешность размножения ласточек, вероятно, окажется ниже. Часто гнезда *R. riparia* и *R. diluta* в колониях, расположенных в черте населенных пунктов, бывают разорены, иногда даже целиком. Так, неоднократно мы это наблюдали в смешанных колониях на р. Каче вблизи г. Красноярска. На севере региона в пос. Галанино колония *R. riparia*,

Таблица 4.7 – Соотношение гнезд с различным числом летных птенцов в выводках *R. riparia* и *R. diluta* юга Центральной Сибири

Вид	n	Число птенцов в выводке						*M*±*se*
		2	3	4	5	6	7	
R. riparia	34	3	7	16	4	4	-	4,0±0,19
R. diluta	36	1	3	14	10	6	2	4,6±0,19

располагавшаяся в песчаном грунте, была полностью разорена несмотря на достаточную глубину нор. Также в окрестностях Красноярска в самой крупной колонии *R. diluta* в один из годов поселение было разорено с наблюдаемой массовой гибелью птенцов.

Отмечено, что и птенцы, и взрослые особи могут поражаться кровососущими клещами рода *Ixodes* (Калягин и др., 2010; наши данные), иногда отмечали до 7-8 клещей на одном птенце. На ласточках также паразитируют мухи-кровососки рода *Ornithomya*, в брюшной полости отмечены круглые черви, а по литературным данным и трематоды (Малега, 2006).

4.8 Птенцовое питание *R. riparia* и *R. diluta*

Питание береговой и бледной ласточек, как и многие стороны экологии, относительно изучено лишь для первого вида. В основном в литературе приводятся данные о питании ласточек, где долевое участие насекомых представлено по отрядам. Так, в Handbook of the birds of the World (2004) представлены сведения о пищевых объектах (по отрядам насекомых) береговушки в некоторых странах Европы и Северной Америки. На юге Украины корм береговой ласточки на 99,9 % составляют насекомые, среди которых 69,3 % фитофаги (Черничко, 2000). Более детально рацион береговушки приведен в работе G. Chisamera и T. Manole (2005) для Румынии. Отмечено, что там в питании ласточек преобладают жуки и перепончатокрылые, а равнокрылые и двукрылые составляют незначительную долю в отличие от большинства имеющихся в литературе сведений о пищевых объектах *R. riparia*. Однако в данной работе авторы исследовали помет птиц, а как известно, останки мягкотелых насекомых, таких как двукрылые и равнокрылые, после прохождения через пищеварительный тракт плохо сохраняются. Более предпочтительным является метод наложения шейных лигатур, при котором пищевые объекты сохраняются лучше.

Питание береговой ласточки в Окском заповеднике (Рязанская область) подробно изучено Н. Р. Павловой (1962). В данной работе среди кормовых объектов *R. riparia* зарегистрировано 8 отрядов насекомых, наибольшую долю составляли отряды равнокрылые и двукрылые. Эти же отряды составляли наибольшую долю в рационе береговушки и на европейском Северо-Востоке России (Естафьев, 2015) – 79 и 15 % соответственно. Показано также, что соотношение разных отрядов насекомых, отловленных береговой ласточкой, может значительно меняться по годам (Waugh, 1979).

Сведения по питанию бледной ласточки практически отсутствуют из-за малоизученности вопроса. В Handbook of the birds of the World (2004) для *R. diluta* сведения по питанию не приведены, лишь указано, что оно, вероятно, сходно у обоих видов. Р. Н. Мекленбурцев (1954) также указывал на то, что детальные сведения о питании бледной ласточки в литературе отсутствуют.

Следует отметить, что в целом отбор пищевых проб у изучаемых видов ласточек представляет определенные трудности: они имеют закрытую форму гнездования, для наложения шейных лигатур необходимо извлечь птенцов и при этом не повредить нору и гнездо, так как в данном случае ласточки могут бросить кладку и птенцов. В желудках же взрослых птиц пищевые остатки насекомых быстро разлагаются и поэтому сложны для определения.

Забор проб производился нами у птенцов в возрасте 5-16 дней в период с последней пятидневки июня до конца второй пятидневки июля в 2011 г., для части проб (с. Верхнепашино, Енисейский район) – в 2012 г. Общее число проанализированных пищевых объектов составило 1899 шт., из которых 715 – для *R. riparia* и 1184 – для *R. diluta*. Пробы отбирали в разнообразных биотопах, выборки для обоих видов старались делать в один временной промежуток, чтобы избежать смены видового состава насекомых. Птенцовое питание изучали и в смешанных колониях ласточек с целью сравнения пищевых объектов при совместном поселении. В смешанных колониях пробы отбирали одновременно у обоих видов.

Анализ птенцового питания ласточек на территории юга Центральной Сибири показал, что пищевыми объектами береговой ласточки служат преимущественно представители класса насекомых (99,7 %), паукообразные составляют незначительную часть (0,3 %). Наибольшую роль в питании *R. riparia* играют отряды Diptera (двукрылые) (64,3 %) и Homoptera (равнокрылые хоботные) (31,3 %), также встречаются представители Ephemeroptera (поденки), Coleoptera (жуки), Hymenoptera

(перепончатокрылые) и, редко, Plecoptera (веснянки) и Hemiptera (настоящие полужесткокрылые) (рисунок 4.17).

Для бледной ласточки отмечены практически те же отряды насекомых, но долевой состав пищевых объектов отличался от такового у береговой ласточки. Доля паукообразных в питании у *R. diluta* составила уже 1,2 %, при этом в одной из проб зарегистрирована доля Arachnoidea 8 %.

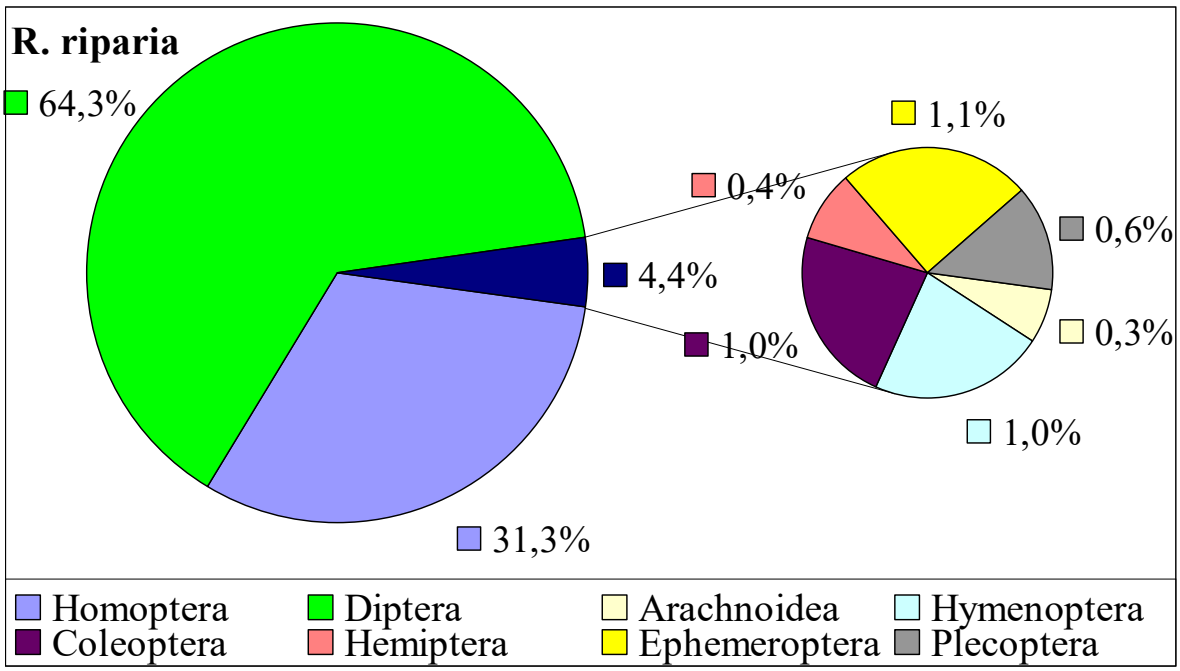


Рисунок 4.17 – Состав кормовых объектов птенцов *R. riparia* на юге Центральной Сибири

Наибольшее значение в питании *R. diluta* юга Центральной Сибири имеют представители Homoptera (49,3 %) и Diptera (41,6 %). Представители других отрядов занимают в рационе бледной ласточки более значительную часть, чем у береговушки. Также отмечены представители отряда Trichoptera (ручейники), не обнаруженные в качестве пищевых объектов у береговой ласточки (рисунок 4.18).

Если у *R. riparia* суммарная доля представителей двух отрядов насекомых Homoptera и Diptera составляла 95,6 %, то для *R. diluta* – уже 90,9 %. Наиболее часто встречающимися представителями в питании

исследуемых видов ласточек является подотряд Aphidodea (тли) и мелкие комариные, в основном Tendipedidae (звонцы, дергуны). Отметим, что именно эти представители Homoptera и Diptera могут образовывать крупные скопления, в которых, как показывает исследование птенцового питания ласточек, кормятся как *R. riparia*, так и *R. diluta*.

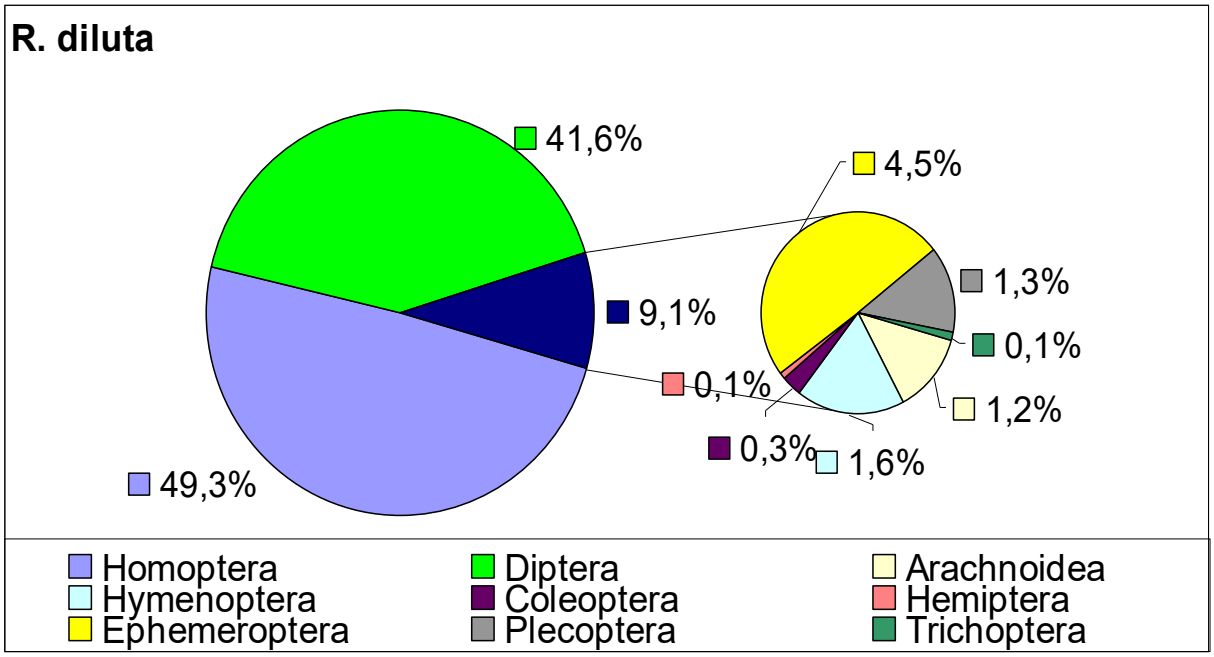


Рисунок 4.18 – Состав кормовых объектов птенцов *R. diluta* на юге Центральной Сибири

Полный состав кормовых объектов ласточек юга Центральной Сибири представлен в приложении 1.

К отряду Homoptera, как уже было сказано, относится значительная часть пищевых объектов как береговой, так и бледной ласточек. В птенцовом питании *R. riparia* данный отряд практически полностью представлен подотрядом Тлей, нами обнаружен лишь один представитель подотряда Psyllodea (листоблошки). Для Diptera в питании береговушки характерно преобладание Tendipedidae (32,3 %), а также высока доля Culicidae (настоящие комары) и Muscidae (настоящие мухи) – 13,5 и 6,5 % соответственно. При этом мухи составляли 11,1 %, отмечено 9 семейств; комары – 66,0 %, зарегистрировано также 9 семейств (остальные

представители Diptera не были определены ввиду их плохой сохранности). Из Hymenoptera чаще встречались представители подотряда Parasitica (паразитические перепончатокрылые), в том числе Proctotrupidae (проктотрупиды) – 57,1 % и Ichneumonidae (наездники) – 28,6 %. Также нами обнаружена летная форма Formicidae (муравьи настоящие). Среди Coleoptera встречены представители семейств Anobiidae (точильщики), Chrysomelidae (листоеды), Staphylinidae (хищники, коротконадкрылые), Nitidulidae (блестянки), Curculionidae (долгоносики, слоники). Определение Ephemeroptera и Plecoptera представляло некоторые трудности из-за плохой сохранности. Из поденок в птенцовом питании *R. riparia* нами отмечено семейство Baetidae, из веснянок – семейство Nemuridae. Hemiptera представлен семействами Miridae (травяные клопы, слепняки) и Piesmatidae (пиесмы). У береговой ласточки из класса Arachnoidea нами встречены представители не только Araneae (пауки), но и Acarina (клещи).

В птенцовом питании *R. diluta*, как уже отмечалось, отряд Homoptera занимал более значительную часть. Кроме того, для бледной ласточки наряду с характерными для *R. riparia* отрядами отмечены Cicadodea (цикадовые) семейств Jassidae (кобылочки) и Cercopidae (слюнявицы). Для бледной ласточки из представителей Diptera зарегистрирована практически такая же доля семейств Tendipedidae (33,3 %) и Culicidae (10,8 %), но при этом значение самого многочисленного как для береговой, так и для бледной ласточек семейства мух Muscidae оказалось значительно ниже – 2,8 %. Из мух (5,5 %) отмечено 5 семейств, из комаров (51,6 %) – 9. Hymenoptera был представлен только подотрядом Parasitica, в том числе Chalcididae (хальцидиды), Ichneumonidae и Cynipidae (орехотворки). Доля Coleoptera в птенцовом питании бледной ласточки, как уже мы писали, была ниже. Зарегистрированы семейства Staphylinidae, Chrysomelidae и Nitidulidae. Hemiptera были представлены лишь семейством Miridae. Также пищевыми объектами *R. diluta* служили представители отрядов

Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Их значительное количество в питании бледной ласточки было связано с высокой численностью представителей данных отрядов в колониях, расположенных у р. Енисей. Из класса Arachnoidea у *R. diluta* нами встречены представители только отряда Araneae (пауки), но их доля была значительно выше, чем у *R. riparia*.

Стоит отметить тот факт, что средний размер пищевых объектов у *R. riparia* крупнее. Для данного вида зафиксирован и самый большой представитель – Tipulidae (долгоножки) рода Nephrotoma (пестроножки), длина тела которого была около 15 мм, крыльев – 16,5 мм, а длина ног достигала 40 мм.

Во всех изученных нами колониях ласточки, в среднем, кормились в радиусе 500-700 м от колонии. Для изучения особенностей питания птенцов ласточек отбор проб пищевых объектов проведен в 6 колониях.

1. Колония *R. diluta* располагалась в песчаном карьере, заполненном водой (56°5′1″N 93°11′0″E, рисунок 4.19), в стене карьера в 850 м от р. Енисей, рядом с полями (в том числе невспаханными). Всего проанализировано 269 пищевых объектов.

Рисунок 4.19 – Местоположение колонии № 1

В рассматриваемой колонии *R. diluta* кормились над обширными карьерами, заполненными водой, и над расположенными вокруг полями. Можно предположить, что преобладание в рационе бледной ласточки насекомых отряда Diptera (87,4 %) вызвано именно наличием водного объекта у их поселения и близостью реки. Наиболее многочисленными были семейства Tendipedidae (68,1 %), Culicidae (14,9 %) и Simulidae (7,7 %). Среди двукрылых мухи составляли 5,1 %, комары – 91,9 %. Сравнительно высокую долю в рационе занимали веснянки (5,6 %),связанные с водой. Homoptera составляли лишь 3,7 % пищевых объектов. Также в пищевых пробах в данной колонии нами отмечены представители отряда перепончатокрылых (2,6 %) и отряда Araneae (Паукообразных)
(0,7 %).

2. Колония *R. riparia* на р. Малый Арей (пос. Емельяново, 58°24'44.9"N 92°16'05.4"E, рисунок 4.20) располагалась в береговом обрыве, рядом с местом впадения в р. Качу. Берег с луговой и древесно-кустарниковой растительностью, участок более увлажненный, чем в колонии № 1.

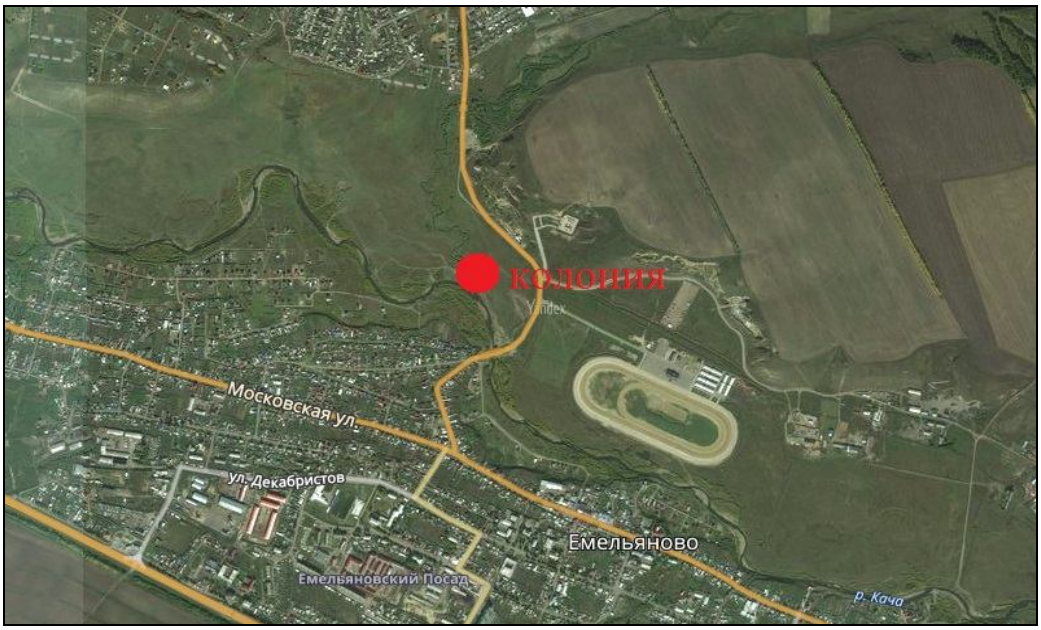


Рисунок 4.20 – Местоположение колонии № 2

Из проанализированных 106 пищевых объектов большинство составили насекомые отряда двукрылые (97,2 %). Самыми многочисленными были семейства Tendipedidae (37,9 %) и Culicidae (14,6 %). Все двукрылые, которые были определены, представлены только комарами. Также в питании *R. riparia* на данном участке отмечены отряды Ephemeroptera (1,9 %) и Homoptera (0,9 %).

3. Колония *R. diluta* на р. Енисей (Енисейский район, 58°24'44.9"N 92°16'05.4"E, рисунок 4.21) располагалась в нескольких метрах от воды, в песчаном обрыве. Всего роанализировано 52 пищевых объекта.

Ласточки кормились преимущественно над водой. Пробы, отобранные в рассматриваемой колонии, практически полностью состояли из представителей отряда поденки (98,1 %), там нами отмечен лишь один экземпляр представителя семейства Simulidae отряда Diptera. Другие насекомые в питании *R. diluta* на этом участке не выявлены.

Рисунок 4.21 – Местоположение колонии № 3

4. Смешанная колония береговой и бледной ласточек на р. Каче (пос. Емельяново, 56°10'48.5" N92°38'52.8"E, рисунок 4.22) располагалась непосредственно в береговом обрыве, рядом с устьем

р. Еловки. Берег покрыт луговой и древесно-кустарниковой растительностью. Местоположение колонии № 4 было схоже с таковым колонии № 2. Соотношение видов в рассматриваемой колонии примерно равное. Проанализированы 123 пищевых объекта для береговой и 350 объектов для бледной ласточек.

Пищевые объекты *R. riparia* в основном были представлены отрядом двукрылые (97,6 %), отряды Homoptera и Plecoptera составляли незначительную часть – 1,6 и 0,8 % соответственно.

Таким образом, питание береговой ласточки в колонии № 2 и колонии № 4 оказалось во многом схожим. Самыми многочисленными из двукрылых были семейства Tendipedidae (49,2 %), Fungivoridae (5,8 %), а также Empididae (4,2 %). В общем, доля комаров среди Diptera в питании береговой ласточки составила 76,7 %, мух – 10,8 %. В рационе также нами отмечено 5 семейств мух и 7 семейств комаров.

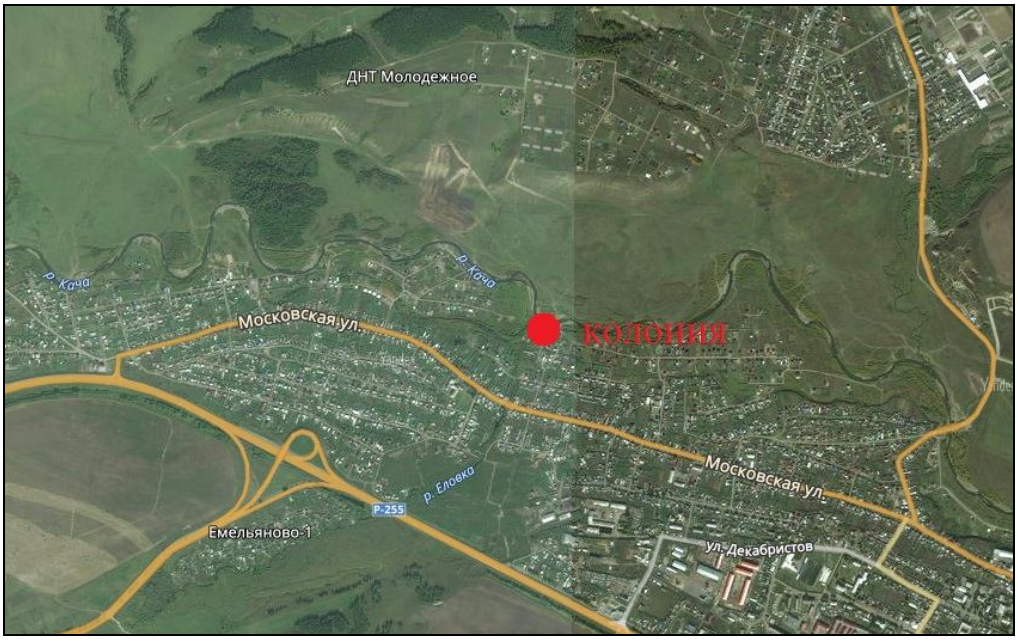


Рисунок 4.22 – Местоположение колонии № 4

В питании *R. diluta* двукрылые составили лишь 16,8 %, в то время как Homoptera – 81,4 %. Также отмечены Hymenoptera (1,1 %), Ephemeroptera и Araneae (Паукообразные) (по 0,3 %). Наиболее многочисленными среди

двукрылых были семейства Culicidae (28,8 %), Tendipedidae и Fungivoridae (по 6,8 %), а также Simulidae (5,1 %). В общем, мухи составили 11,9 %, комары – 54,2 %.

Среди Homoptera в питании бледной ласточки наиболее многочисленными были представители подотряда Aphidodea (93,0 %), также определены ранее не отмеченные нами в вышеуказанных колониях Cicadodea (цикадовые) – 3,9 %, Psyllodea (листоблошки) составили 3,1 %. Для подотряда Cicadodea отмечены семейства Jassidae и Cercopidae.

Различия в питании видов при совместном гнездовании, вероятно, связаны с выбором места кормления птиц. Так, преобладание Homoptera, в том числе Aphidodea, указывает на то, что *R. diluta* кормились над открытыми пространствами среди леса или полями. А высокая доля двукрылых в питании *R. riparia* указывает на то, что птицы кормились невдалеке от воды.

5. Смешанная колония береговой и бледной ласточек располагалась в карьере, заполненном водой (окрестности пос. Козулька, 56°9′20″ N 91°19′9″E, рисунок 4.23). Устроена была непосредственно в стене карьера над водой. Карьер окружен древесной растительностью, примыкающими

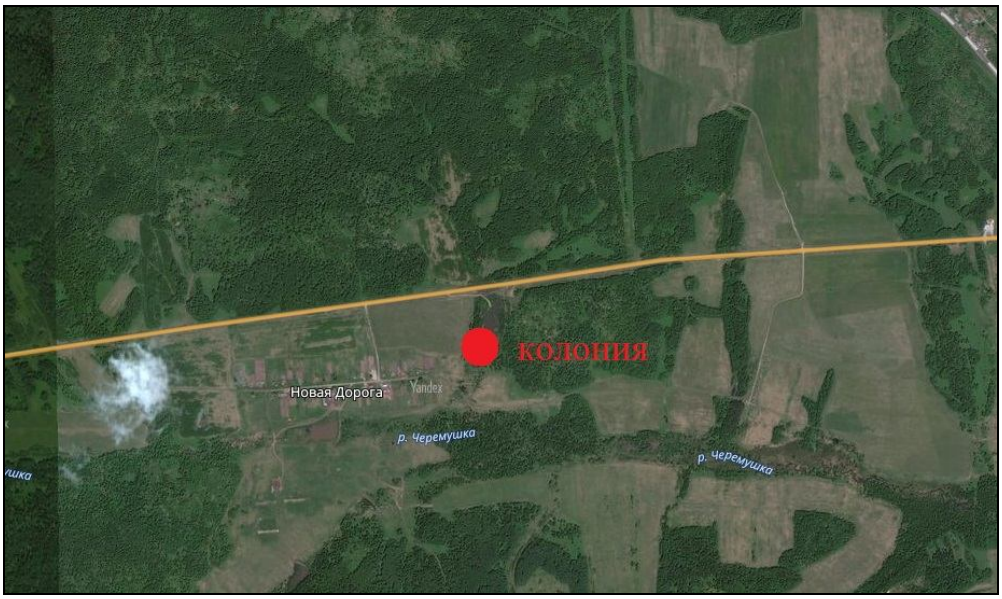


Рисунок 4.23 – Местоположение колонии № 5

полями с проходящей дорогой. Исследовано 486 пищевых объектов для *R. riparia* и 161 пищевой объект для *R. diluta*.

Питание береговой ласточки включало представителей Diptera – 48,6 %, Homoptera – 45,5 %. Доля других отрядов была незначительной: Hymenoptera и Coleoptera – по 1,4 %, Ephemeroptera – 1,2 %, Plecoptera – 0,8 %, Hemiptera – 0,6 %. Представительство класса Arachnoidea составило 0,4 %, кроме того, в рассматриваемой колонии у береговой ласточки в питании отмечены клещи отряда Acarina.

Среди двукрылых наиболее многочисленными в рационе береговушки были семейства Culicidae (18,2 %), Tendipedidae (15,7 %), Muscidae (11,9 %). В общем объеме мухи составили 16,1 %, комары – 61,4 %. Всего отмечено 8 семейств мух и 8 семейств комаров. Равнокрылые хоботные были представлены только подотрядом Aphidodea.

В рассматриваемой колонии питание *R. riparia* отличалось наибольшим разнообразием и, вероятно, было связано с мозаичным ландшафтом, представленным древесной растительностью, открытыми прогалинами, полями, а также непосредственно водоемом.

Состав пищевых объектов *R. diluta* значительно различался от такового у береговой ласточки. Так, доля Homoptera в питании бледной ласточки составила 85,1 %, а Diptera – 10,5 %. Участие остальных отрядов было незначительным: Coleoptera – 1,9 %, Hymenoptera – 1,2 %, также нами выявлено по одному представителю семейств Hemiptera и Trichoptera (волосистокрылые или ручейники), последние из которых встречены нами лишь в питании *R. diluta* на данном участке.

Среди двукрылых значительную часть составляли мухи, что не отмечено нами в питании ласточек из других колоний. Доля комаров в рационе была 29,4 %. Для бледной ласточки в рассматриваемой колонии определено 4 семейства мух и 4 семейства комаров. Homoptera в питании *R. diluta* в отличие от *R. riparia* были представлены подотрядами Aphidodea (97,1 %), Cicadodea (семейства Jassidae и Psyllodea) и Psyllodea.

Таким образом, изучение питания бледной ласточки в смешанных колониях № 4 и № 5 показало как значительное сходство с *R. riparia*, так и выявило определенные различия в рационе этих видов.

6. Колония бледной ласточки, расположенная в песчаном карьере у пос. Шуваево (56°11'49.5"N 92°55'20.4"E, рисунок 4.24), была устроена в высокой стенке карьера, окруженного луговой и древесно-кустарниковой растительностью. Небольшой водоем (пруд на р. Большой Арей) располагался в 120 м от поселения ласточек. Всего исследован 351 пищевой объект.

В рационе *R. diluta* Diptera составили 51,3 %, Homoptera – 43,3 %. Также в небольшом числе встречались Hymenoptera (1,7 %) и единично – Plecoptera и Coleoptera. Обращает на себя внимание сравнительно высокая доля представителей класса Arachnoidea (отряда Araneae пауки) – 3,1 %.

Таким образом, нами показано, что при совместном гнездовании видов в состав их пищевых объектов может значительно различаться, что,

Рисунок 4.24 – Местоположение колонии № 6

вероятно, связано с различным характером питания *R. riparia* и *R. diluta* (рисунок 4.25). Вместе с тем, при гнездовании в моновидовых колониях

птенцовое питание *R. diluta* отличалось от их питания в смешанных колониях и было отчасти схоже с таковым у *R. riparia*. Так, на участках № 1, 6 отмечена более значительная доля насекомых отряда двукрылых, тогда как в колонии № 3 в рационе бледной ласточки преобладали насекомые отряда поденки, что говорит о кормлении *R. diluta* над водой.

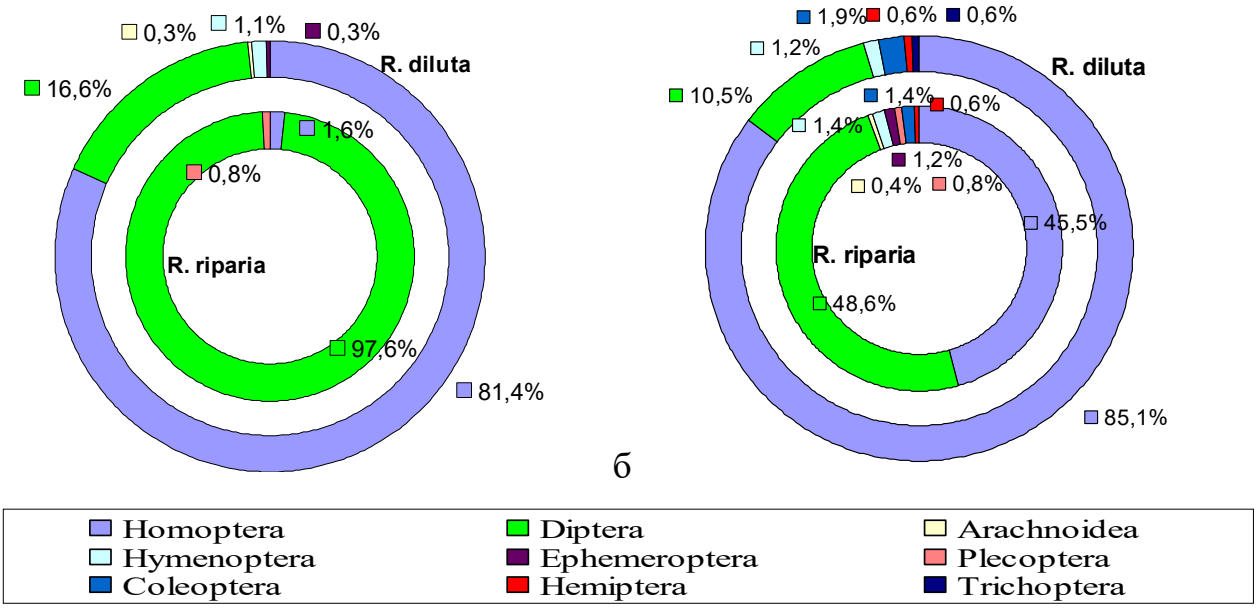


Рисунок 4.25 – Состав кормовых объектов птенцов *R. riparia* и *R. diluta* в смешанных колониях: а – окр. пос. Емельяново, 56°10'48.5" N 92°38'52.8"E; б – окр. пос. Козулька, 56°9′20″ N 91°19′9″E

Следует отметить, что расположение колоний *R. diluta* было более разнообразным. Так, все найденные нами колонии береговой ласточки (за исключением двух смешанных поселений) располагались непосредственно в береговых обрывах водоемов. В то же время колонии бледной ласточки размещались как по берегам водоемов, так и вдали от них, в том числе среди лесной растительности, на открытых остепненных участков, у дорог и пр.

4.9 Особенности фенологии береговой и бледной ласточек

По нашим наблюдениям прилет первых бледных ласточек на территорию островных лесостепей приходится на первую декаду мая, массовый прилет – на вторую половину мая. Первые *R. diluta* в окрестностях г. Красноярска на протяжении ряда лет регистрировались нами 8-13 мая. К. А. Юдин (1952) также приводит данные, что под Красноярском бледные ласточки появляются 7-9 мая. Прилет первых *R. riparia* отмечен нами в среднем на 7-11 дней позже. В смешанных колониях видов в окрестностях Красноярска птицы также появлялись несколько позже, чем в моновидовых колониях *R. diluta*. Массовый прилет береговушек идет ближе к концу второй половины мая. Отметим, что и Э. И. Гаврилов и А. П. Гисцов (1985) указывают на то, что «в большинстве случаев *R. r. riparia* попадались в ловушки спустя 5-20 дней после появления первых R. r. diluta». Кроме того, несмотря на небольшую выборку (n = 35 для *R. diluta* и n = 17 для *R. riparia*) можно видеть, что период максимального развития семенников у береговой ласточки смещен на более позднее время (рисунок 4.26). Эти данные также согласуются с приведенными выше различиями в изменении массы тела самцов и самок на протяжении гнездового периода.

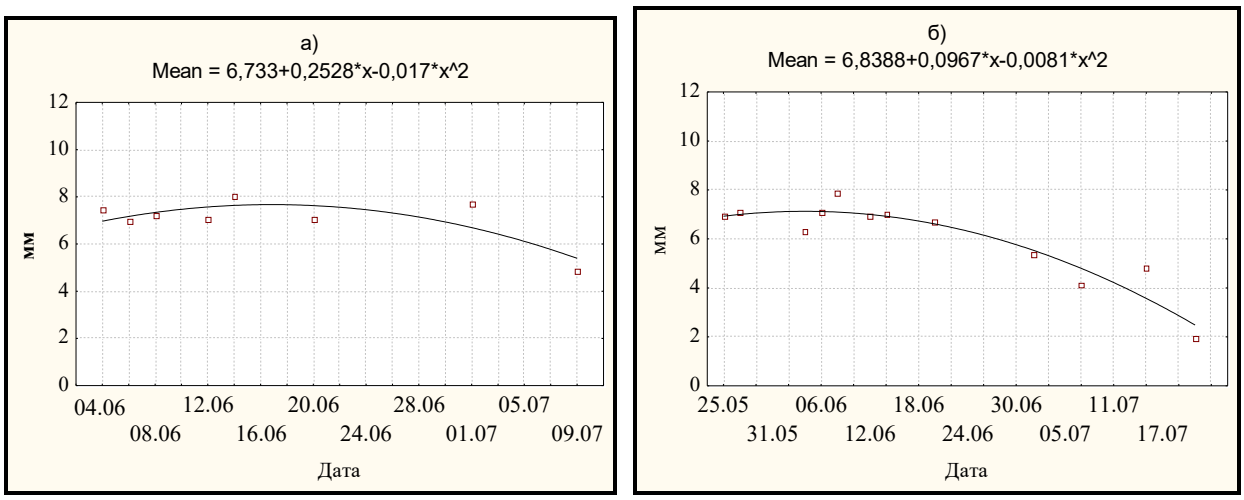


Рисунок 4.26 – Развитие семенников: а – *R. riparia*; б – *R. diluta*

Отмечено, что сначала птицы появляются в колониях, расположенных по берегам крупных рек, так как, возможно, их русла служат для птиц миграционным ориентиром и экологическим руслом, где в период прилета легче найти пищу. С. М. Прокофьев (2000) указывает на тяготение миграции птиц на юге Центральной Сибири к рекам Абакан и Енисей.

Первыми летят более взрослые птицы, пролет первогодков проходит немного позже (Гаврилов, Гисцов, 1985). В основной волне миграции летят и молодые птицы (Хертуев, Дмитриева, 2010; Мальчевский, Пукинский, 1983). Особи, первыми прибывающие на места гнездования, соответственно, занимают наиболее благоприятные места для строительства нор. Отметим, что ранее окольцованные птицы в последующие годы ни разу не были повторно отловлены нами на краю гнездовой колонии. Самцы ласточек прилетают на несколько дней раньше самок. Так, среди отловленных нами *R. diluta* в первые дни после прилета на гнездовой колонии в окрестностях Красноярска (2010 г.) самок не оказалось.

Большое влияние на весь ход гнездовых процессов оказывают погодные условия, которые во многом определяют основные этапы размножения, а через обилие корма влияют на продуктивность популяции. Наблюдения 2008-2013 гг. показали, что погода существенно влияет на ход фенологических процессов ласточек.

В 2008, 2009, 2012 гг. в конце первой-начале второй декады мая вскоре после прилета и поднятия среднесуточной температуры выше 10 °С *R. diluta* приступили к рытью нор. С. М. Прокофьев (2000) также указывает как одну из сопутствующих черт прилета на территорию Средней Сибирии третьей экологической группы мигрантов, к которым относятся и ласточки, переход среднесуточных температут выше 8-10 °С, а ночных – выше 5.

В конце первой-начале второй и конце второй-начале третьей декад мая среднесуточные температуры в 2010 и 2011 гг. были ниже обычных (рисунок 4.27). Хотя прилет первых *R. diluta* по руслу Енисея в г. Красноярске и его окрестностях наблюдали в те же сроки (9 мая 2010 г. и

13 мая 2011 г.), к рытью норок первые птицы приступили значительно позже, чем в предыдущие годы. Возможно, для части птиц было характерно явление обратной миграции. В 2010 г. после двух периодов похолодания птицы возле колоний отмечены лишь в третьей декаде месяца, а начало строительства нор было смещено почти на две недели. В 2011 г. температура конца первой-начала второй декад мая также была ниже обычного. Появление первых бледных ласточек в колониях на широте г. Красноярска отмечено 13 мая, а строить норы птицы стали 17-18 мая, также после установления среднесуточной температуры выше 10 °С.

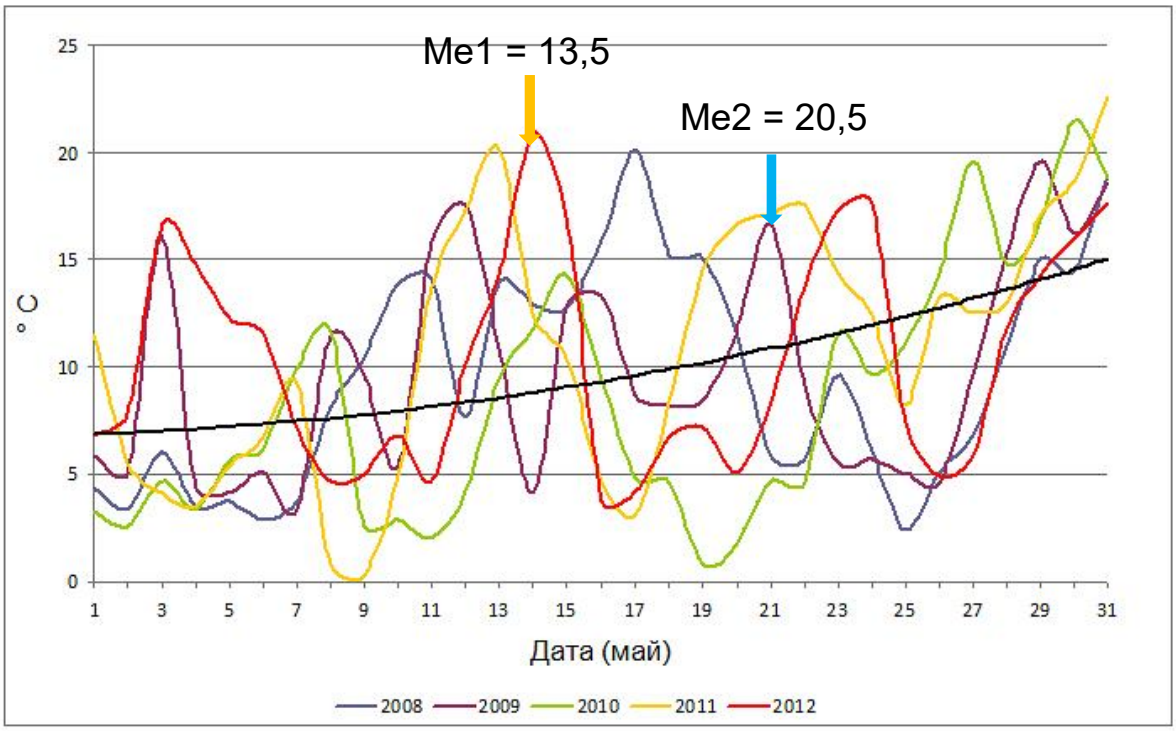


Рисунок 4.27 – Среднесуточная температура воздуха и начало рытья нор *R. riparia* и *R. diluta*

Первые береговые ласточки в 2008-2012 гг. на территории островных лесостепей Центральной Сибири отмечены нами на колониях во второй половине мая. В 2011 г. они приступили к рытью нор после 19 мая в смешанных стаях с бледной ласточкой. Часть птиц стала рыть норы только в первых числах июня.

В 2013 г. во второй и третьей декадах мая наблюдалось значительное похолодание, в некоторых районах шел снег. *R. diluta* была отмечены нами в г. Красноярске и его окрестностях 9 мая, но к рытью нор из-за неблагоприятных условий птицы приступили лишь в конце третьей декады мая-начале первой декады июня. Несколько особей *R. riparia* были отмечены вблизи колонии только 1 июня, к рытью нор большинство береговушек приступило в конце первой-начале второй декады июня.

В соседних регионах, например в Западной Сибири и Якутии, прилет отмечается в середине мая (Лавров, 1925; Иванов, 1929), однако есть сведения и о более раннем появлении птиц на юге Западной Сибири – 30 апреля – 13 мая (Маркс, 1983). Для Западного Забайкалья, где гнездятся оба рассматриваемых нами вида, отмечено, что на местах гнездования птицы появляются неравномерно, их прилет наблюдали с 13 мая по первые числа июня (Хертуев, Дмитриева, 2010). Вероятно, это связано с тем, что в данной работе *R. riparia* и *R. diluta* не рассматриваются в качестве самостоятельных видов, а различия в сроках прилета вызваны разными сроками появления береговой и бледной ласточек.

Первые яйца в гнездах *R. diluta* островных лесостепей Центральной Сибири в 2010 г. обнаружены нами 5 июня. Формирование полной кладки пришлось на 10-20 июня; в 2011 г. – на 30 мая – 1 июня и 6-17 июня соответственно. Начало яйцекладки в 2013 г. отмечено 7 июня. Массовая откладка яиц *R. diluta*, в среднем, приходится на первую-вторую декаду июня.

В 2010-2011 гг. первые яйца в гнездах *R. riparia* зафиксированы в конце первой декады июня, формирование полной кладки – во второй-третьей декадах июня.

В Забайкалье откладка яиц ласточками (сведения по видам не разделены) начинается в первой декаде июня, основная масса птиц откладывает яйца в течение 25 дней, самка несёт по одному яйцу ежедневно в утренние часы (Хертуев, Дмитриева, 2010). Для юга Западной Сибири

имеются сведения о массовом начале откладки яиц в период со 2 по 8 июня (Маркс, 1983).

Появление первых птенцов бледной ласточки на широте Красноярска в 2010 г. зарегистрировано 21 июня, в 2011 г. – 16 июня. Появление первых птенцов береговой ласточки в смешанных колониях в 2010 г. отмечено 23 июня, 2011 г. – 24 июня.

После вылета птенцов ласточки какое-то время держатся в местах размножения, нередко ночуя в выводковых колониях. Кочевки и отлет на территории островных лесостепей Центральной Сибири начинаются уже в начале третьей декады июля. Так, в Ачинской лесостепи скопления бледных ласточек на проводах численностью до 100 особей мы наблюдали 23 июля. В окрестностях Красноярска скопления ласточек обычно формируются также с третьей декады июля. К первым числам августа большинство ласточек оставляют поселения, к концу месяца колонии покидают последние птицы.

Интенсивный пролет рассматриваемых видов на юге Красноярского края приходится на первую-вторую декады августа, вероятно его отчасти формируют и птицы, гнездящиеся севернее. Пролет северных популяций *R. riparia* наблюдается и в первой декаде сентября.

Опустение колоний соответствует постепенному весеннему прилету ласточек, поэтому в колониях встречаются разновозрастные птенцы. Примечательно, что у пос. Удачный, где часть колонии была перекрыта строительными сооружениями, одни птицы отлетели в первых числах августа, другие – в последних. В 2008 г. на р. Каче нами найдена колония *R. diluta*, которая четко была разграничена по возрасту птенцов: в одной половине они были в возрасте 12-14 дней, в другой – 4-5 дней. Также в 2011 г. в то время как в колониях бледной ласточки происходил вылет птенцов, в смешанном поселении ласточек на р. Каче были обнаружены свежие кладки *R. riparia*. Вероятно, это может быть связано с более поздним прилетом части птиц, так как видимых причин, вызывающих повторные кладки, отмечено не было.

Заключение к главе

Численное преобладание *R. diluta* в условиях юга Центральной Сибири можно объяснить ее большей экологической пластичностью. Бледная ласточка населяет как естественные, так и искусственные местообитания, многочисленные на юге исследуемого региона. Берега водоемов привлекают оба вида. Практически все смешанные колонии видов обнаружены в береговых обрывах. Однако для колоний *R. diluta* характерны участки с более скудной и остепненной растительностью, что указывает на возможность и более удаленного от водоёмов гнездования, в то время как участки, выбираемые *R. riparia*, характеризуются более богатым пойменным растительным покровом.

Основу гнездового материала у обоих видов составляют стебли и листья злаков, но в гнездах *R. diluta* отмечена более высокая доля корней и прикорневых розеток, искусственных материалов, а также соломы, щепок и перьев других птиц, включая домашних. У береговой ласточки в составе гнезд часто встречались хвощи, произрастающие во влажных местообитаниях, кроме того, общее количество строительного материала у данного вида выше.

По линейным показателям яйца береговой ласточки имеют большие размеры и более округлую форму, у бледной – они более удлиненные. Размер кладки и число лётных птенцов в среднем выше у бледной ласточки. Успешность размножения у *R. diluta* также несколько выше, чем у *R. riparia*.

Наибольшую долю в питании как *R. diluta*, так и *R. riparia* занимают представители двух отрядов насекомых – двукрылые и равнокрылые хоботные. Однако их соотношение у видов различно. При гнездовании в смешанных колониях изменение состава пищевых объектов в большей степени характерно для *R. diluta*, а более крупные размеры пищевых объектов свойственны береговой ласточке.

Отмечены некоторые различия видов в брачном поведении. При этом как для *R. riparia*, так и для *R. diluta* характерны элементы, хорошо демонстрирующие участки оперения на горле, груди и голове птиц, являющиеся основными диагностическими признаками видов, что указывает наряду с акустическими различиями на их значимость.

ГЛАВА 5 МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛАСТОЧЕК

Стремительное развитие молекулярно-генетических методов филогенетики и систематики привело к появлению большого количества работ, в которых рассматриваются родственные отношения самых разных групп животных. Наибольшее внимание уделяется вопросам внутривидовой и межвидовой изменчивости (Банникова, 2004). Современные методы исследования позволяют получить ценные данные об эволюционных взаимоотношениях организмов, которые не могут быть выявлены при морфологическом анализе или изучении экологии видов.

Поскольку генетическая структура популяций береговой и бледной ласточек ранее служила предметом специальных исследований (Pavlova et al., 2008), нашей задачей было проверить принадлежность особей, образцы генетического материала от которых были собраны на юге Центральной Сибири. Также важно было установить наличие или отсутсвие гибридизации между рассматриваемыми видами ласточек в зоне их симпатрии на юге Центральной Сибири. Отметим, что часть образцов генетического материала получена нами от птиц, гнездящихся в смешанных колониях.

Анализ митохондриальной ДНК (мтДНК) не выявил какой-либо дивергенции между образцами с юга Центральной Сибири и ранее уже исследованными образцами. Среди 10 особей *R. diluta* мы обнаружили 3 варианта гаплотипов. Два из них из Тувы и Иркутской области были известны ранее, третий оказался уникальным и отличался на одну синонимичную замену (рисунок 5.1а).

Большинство гаплотипов (60 %) принадлежали к гаплотипическому варианту, наиболее распространенному у популяций бледной ласточки (Pavlova et al., 2008), и включали в себя ареалы подвидов *gavrilovi* и *transbaykalica.* Полученная звездообразная конфигурация медианной гаплотипической сети свидетельствует об отсутствии значительной гаплотипической структурированности внутри вида.

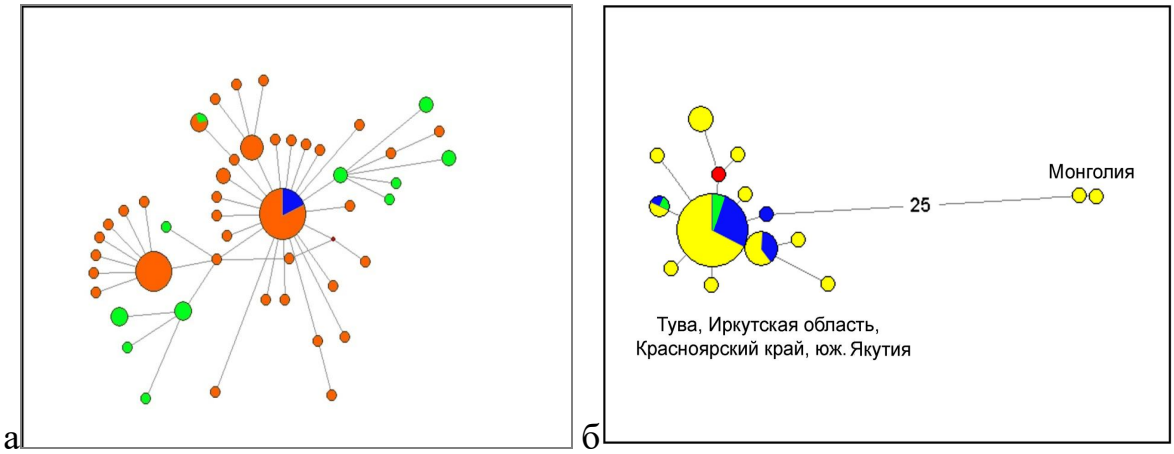


Рисунок 5.1 – Гаплотипическая сеть сиквенсов ND2: а – *R. riparia* и б – *R. diluta*; а – синим цветом выделена пропорция гаплотипов береговушки юга Центральной Сибири, оранжевым – с территории Северной Евразии от Австрии до о. Сахалин и от устья р. Оби до Монголии, зеленым – из Северной Америки (GenBank), красным – предполагаемый предковый гаплотип; б – синим цветом выделена пропорция гаплотипов бледной ласточки юга Центральной Сибири, зеленым – из Южной Якутии, желтым – с территории Республики Тыва, Иркутской области, Бурятии и Монголии (GenBank); красным – предполагаемый предковый гаплотип

Отдельной задачей было определение генетической принадлежности двух экземпляров бледной ласточки, добытых в южной части Якутии (коллекция ЗМ МГУ). Эти птицы приведены в Списке птиц Российской Федерации, характеризуются «относительно мелкими размерами и преобладанием серого оттенка окраски верхней стороны тела» и, по-видимому, заслуживают быть выделенными в качестве отдельного подвида (Коблик и др., 2006). Одно из предположений состояло в том, что якутская популяция может принадлежать к «монгольской» кладе бледной ласточки, ранее обнаруженной в Монголии (Pavlova et al., 2008) и имеющей генетическую дистанцию в 2,6 % (25 замен) по ND2, что, вероятно, говорит об их принадлежности к отдельному, ранее не описаннаму подвиду. Однако обе особи якутских ласточек имели гаплотипы популяций, характерных для птиц из Центральной Сибири и в той же степени были удалены от монгольских птиц. Позже при переписке с сотрудниками Музея естественной

истории и культуры имени Бёрка (Burke Museum), где хранятся эти птицы, нами получена информация о том, что две особи *R. diluta*, от которых выделены «монгольские» клады, были отловлены в Восточной Монголии 15 мая (самец) и 3 июня (самка). Птицы были добыты не в колонии, но самец имел размеры семенников, характерные для гнездового периода, информация о наличии наседного пятна у самки отсутствовала. Данная территория входит в область распространения подвида *R. d. transbaykalica*. Однако генетические образцы птиц, которые не принадлежали к «монгольской» кладе, были отобраны и в области распространения забайкальских ласточек. Возможно также, что эти «монгольские» ласточки еще не завершили миграцию, а Восточная Монголия не входит в их область гнездования.

Все гаплотипы *R. riparia* с исследуемой территории юга Центральной Сибири относились к наиболее распространенному варианту, встречающемуся от Приморья и европейской части России и от Ямала до Астрахани. Как и в случае с бледной ласточкой, молекулярно-генетический анализ не показал какой-либо филогенетической структуры популяций *R. riparia*, согласующейся с существующими представлениями о географической изменчивости морфологических признаков этих видов (Pavlova, 2008; рисунок 5.1б). Исключением из этого являются монгольские бледные ласточки, имеющие генетическую дистанцию в 2,6 % (25 замен) от гаплотипа, к которому принадлежали остальные *R. diluta* (Pavlova et al., 2008). Эти бледные ласточки, возможно, могут принадлежать к какому-то новому подвиду, однако более детальные сведения о них в настоящее время отсутствуют.

Проведенный анализ генетического материала, в том числе от птиц, населяющих смешанные колонии, не установил каких-либо признаков их гибридного происхождения.

Отметим, что степень филопатрии ласточек достаточно высока. Большинство молодых особей на следующий год гнездится в колонии, где они появились на свет, или же в колониях, расположенных на небольшом

расстоянии от них (Горошко, 1993; Черничко, 2000, наши данные). Так, О. А. Горошко (1993) отмечал, что с 1988 по 1991 г. им было окольцовано 603 *R. diluta и* 912 *R. riparia*, от которых соответственно получено 23 (3,8 %) и 20 (2,1 %) возвратов колец от гнездовых особей. Из них 15 *R. diluta* и 19 *R. riparia* в последующие годы гнездились в родной колонии, 8 особей бледной ласточки переместились в другие поселения, расположенные в 3 – 28 км. Одна береговушка была отловлена в колонии, расположенной на удалении около 40 км.

При массовом кольцевании птиц в 1983-1987 г. сотрудниками кафедры охотничьего ресурсоведения и заповедного дела СФУ было получено 147 возвратов колец от более чем 39 600 окольцованных *R. riparia* и *R. diluta* (около 0,35 %). Отмечено, что 136 особей (92,5 %) повторно встречены в последующие годы в той же колонии, где они были окольцованы. Из других колоний возвраты колец получены от 4 особей (2,72 %). В 2008-2012 гг. автором также получено 13 возвратов колец от более чем 7 000 помеченных птиц (0,25 %). Все возвраты получены из тех же колоний, где птицы были окольцованы первоначально (Грязнова, Савченко, 2017).

Высокая степень филопатрии *R. riparia* и *R. diluta* может выражаться в быстром появлении новых окрасочных вариантов за счет реализации тех же геновариантов, но под влиянием несколько иных условий среды. Это происходит гораздо быстрее, чем накопление изменчивости в мтДНК. В силу «молодости» популяций, о чем говорят данные Pavlova et al. (2008), нет свидетельств начавшегося обособления в мтДНК и для определения популяционной дифференциации (если она есть) нужны маркеры, «работающие» на меньших временных промежутках (микросателлиты, AFLP).

ГЛАВА 6 МИГРАЦИИ БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК И ИХ УЧАСТИЕ В ЦИРКУЛЯЦИИ ВИРУСОВ ГРИППА А

6.1 Миграции *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири

R. riparia и *R. diluta* достаточно часто гнездятся смешанными колониями и, как отмечено нами для нескольких таких колоний, весной появляются на них одновременно. Вероятно, что эти птицы на пролете формируют смешанные стаи, что также подтвержено данными кольцевания на Чокпакском перевале (Казахстан) – наиболее узком и невысоком месте между хребтами Таласским Алатау и Каратау, образующем своеобразные ворота, в которые устремляется огромное количество мигрирующих птиц, огибающих Тянь-Шань (Гаврилов, Гисцов, 1985). М. В. Колоярцев (1989) также указывает на то, что «береговые ласточки нередко образуют совместные стаи с ласточками других видов». Для юга Центральной Сибири отмечено отсутствие единого миграционного потока, а следовательно, и крупных миграционных скоплений, таких, например, как на Куршской косе или Чокпакском перевале (Савченко, Савченко, 2014).

Весной первые ласточки появляются на Чокпакском перевале в первой-второй декадах апреля, пик пролета приходится на первую пятидневку мая. Заканчивается пролет во второй-третьей декаде мая (Гаврилов, Гисцов, 1985). Ласточек, гнездящихся в окрестностях г. Красноярска, отмечали на оз. Сорбулак в Юго-Восточном Казахстане 17 и 21 мая. Верность рассматриваемых видов миграционному пути, проходящему через Чокпакский перевал в Западном Тянь-Шане, доказана данными кольцевания, которые включают временной ряд за 25-летний период (Савченко, Савченко, 2014). В Туве появление ласточек отмечено с юго-запада, со стороны р. Тес-Хем. В Центрально-Тувинской котловине наиболее высокая концентрация мигрантов наблюдается в районе оз. Хадын, откуда птицы следуют севернее, попадая в долину Верхнего Енисея. На

пролете на оз. Хадын ласточки встречаются с 5 мая по 5 июня, на оз. Тере-Холь – со 2 по 28 мая (Савченко, 1986). В Южной Туве появление первых птиц отмечено 2 мая, в Центрально-Тувинской котловине – 2-5 мая, в предгорьях Западного Саяна – 3-6 мая. Массовый пролет в Туве идет со второй декады и до конца мая. Под Красноярском массовое появление обоих видов наблюдается в конце второй половины месяца.

При проведении визуально-инструментальных наблюдений за дневной весенней миграцией птиц на территории Ачинской лесостепи в период с 10 по 31 мая отмечено два пика пролета ласточек – 18 и 31 мая. При этом наибольшая интенсивность миграции приходилась на 4-й и 12-й ч после восхода солнца (8.00-9.00 и 16.00-17.00), что согласуется с утренним и вечерним пиками пролета у многих видов. Перемещения проходили на достаточно большой высоте (787±140,1 м) и были направлены на север (A = 350º; σ = 58,4; r = 0,481) (рисунок 6.1а). Столь большая высота пролета, вероятно, вызвана мозаичностью ландшафта, а также тем, что в указанные сроки проходит пролет более северных популяций ласточек и рассматриваемая территория преодолевается ими транзитно.

Ночные перемещения ласточек в долине р. Енисей (Сухобузимский район) в период с 14 по 27 мая наибольшей интенсивности достигали во второй декаде месяца – 17-18 мая. Пик пролета отмечен в 1-й и 5-й ч после захода солнца (21.00-22.00, 01.00-02.00). Важно отметить, что ночные перемещения птиц шли, в среднем, на высоте 125,2±23,3 м, что, возможно, связано с тяготением пролета птиц к руслу реки, что и определило их невысокое значение. Курс пролета соответствовал сезонным перемещениям и был направлен на северо-восток (A = 44º; σ = 35,6; r = 0,807) (рисунок 6.1б).

Значительные скопления ласточек, сопровождаемые трофическими и миграционными перемещениями, начинают формироваться по берегам озёр с займищами тростника с третьей декады июля по вторую декаду августа. Крупные ночёвки видов (до 35-45 тыс. особей) отмечены в зарослях

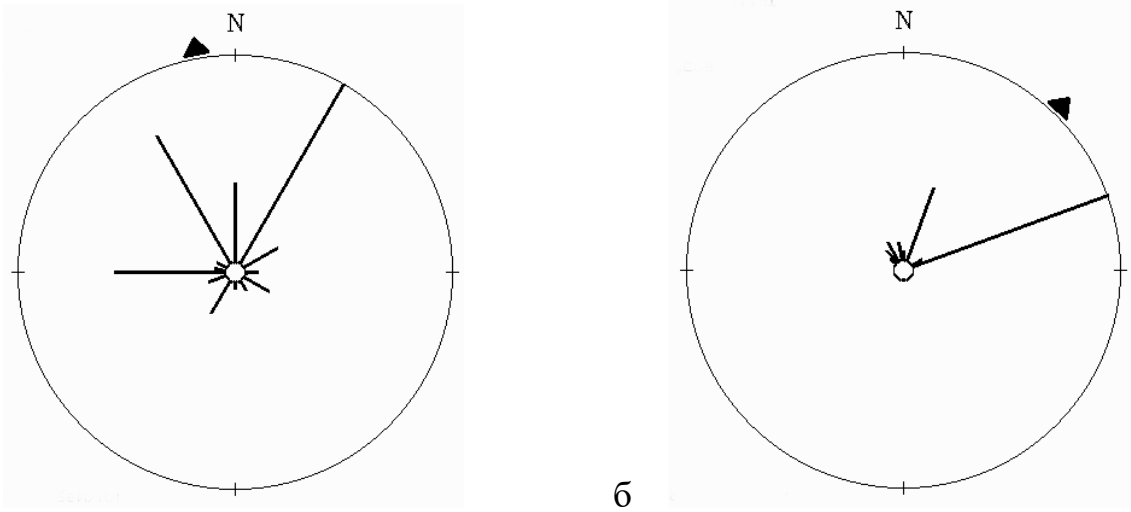


Рисунок 6.1 – Направленность весенних перемещений ласточек р. *Riparia*: а – в дневные часы; б – в ночные часы

тростника урочища «Сорокаозёрки», которое птицы, очевидно, используют в качестве промежуточной точки миграционного пути. Д. С. Люлеева (1971) для Калининградской области приводит сведения о том, что стая ласточек, устроившихся на ночевку, может достигать более 100 тыс. особей.

На оз. Хадын в Центральной Туве, где рассматриваемые виды не гнездятся, сеголетки появляются с середины июля. В конце месяца интенсивность перемещений нарастает и достигает пика во второй декаде августа (6440-20220 особей/км*ч). Как показал анализ повторно отлавливаемых птиц, транзитная миграция в это время отсутствует и высокие показатели плотности – результат подлета новых стай и трофических перемещений.

Продолжительность формирования предотлетных скоплений у птиц в различных частях исследуемого региона неодинакова. По результатам повторных отловов на широте г. Красноярска бледные ласточки после вылета из гнезд почти сразу отлетают на водоемы Казахстана, где держатся более месяца. Так, ласточка, повторно отловленная в последующие годы в гнездовой колонии в окрестностях г. Красноярска, отмечена на ночевке на оз. Сорбулак в Юго-Восточном Казахстане уже 21 июля.

В то же время в Тувинской котловине (оз. Хадын) ласточек, появившихся на ночевках в зарослях тростника в начале августа, отлавливали на этом водоеме через 7-16 и даже 23 дня. Так, например, ласточка, окольцованная 15 июля 1987 г. на ночевке на оз. Чагытай, была повторно отловлена через 23 дня на оз. Хадын, расположенном на расстоянии около 30 км. Молодая *R. diluta* с о. Татышева, окольцованная 17 июня 1983 г., была отловлена на Чокпакском перевале 12 сентября 1983 г. В предгорьях Тянь-Шаня, в Юго-Восточном Казахстане у оз. Сорбулак, по данным С. Н. Ерохова и др. (1983), ласточки в июле задерживаются в среднем на 16 дней, в августе – на 9 дней, в первую и вторую декады сентября – на 3 дня.

Данными повторного отлова установлено, что при смене колонии ласточки могут перемещатся на значительные расстояния. Например, *R. diluta*, окольцованная в колонии в пос. Усть-Абакане (21.07.1984), повторно отловлена в карьере в окрестностях пос. Терентьево (02.07.1986), расположенном в более чем 250 км по прямой от места кольцевания. Отмечено, что еще не покинувшие колонию птенцы также могут перемещаться на относительно дальние дистанции. Так, нами окольцована молодая *R. diluta*, которая через несколько дней была отловлена в другой колонии, расположенной на расстоянии 10-15 км.

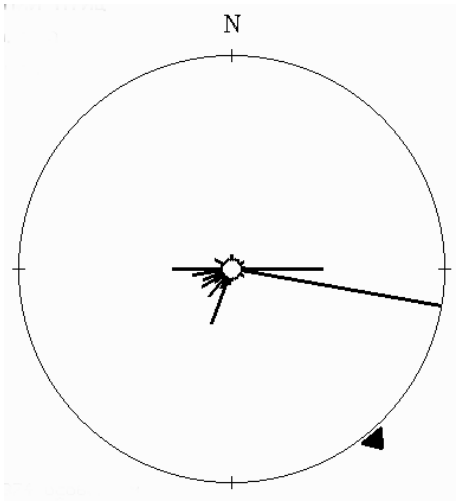
Как было указано выше, осенний отлет птиц на юге Центральной Сибири начинается уже в конце июля, интенсивный пролет на юге края приходится на первую-вторую декады августа.

По результатам визуально-инструментальных наблюдений в Чулымо-Енисейской котловине на оз. Интиколь в период с 27 июля по 20 октября пик пролета птиц во время дневных осенних перемещений приходился на 6 августа. Пик миграции отмечен в 9-й ч после восхода солнца (13.00-14.00), что, вероятно, связано в большей мере с трофическими перемещениями, так как наибольшая миграционная активность регистрируется у птиц в утренние и вечерние часы (Дольник, 1975). Наибольшая интенсивность перемещений отмечена, в среднем, на высоте 155±21,5 м, курс пролета не соответствовал

генеральному направлению и был ориентирован на юго-восток (А = 140º; σ = 66,7; r = 0,323) (рисунок 6.2а).

Наибольшей интенсивности ночной пролет ласточек в период наблюдений с 8 августа по 5 октября на оз. Толстый мыс достигал в конце первой и начале второй декады августа. Пик пролета зарегистрирован в 3-й ч после захода солнца (23.00-0.00). Ночная миграция проходила, в среднем, на высоте 207±31,1 м и была ориентирована в южном направлении (А = 190º; σ = 67,8; r = 0,300) (рисунок 6.2б).

Средняя многолетняя дата отлова на Чокпакском перевале ласточек *R. diluta* и *R. riparia*, гнездящихся в бассейне Енисея, составила 14 сентября (n = 26) (Савченко, Савченко, 2014). Так, молодая *R. diluta* с о. Татышева, окольцованная сотрудниками кафедры 17 июня 1983 г., была отловлена на Чокпакском перевале 12 сентября 1983 г.

а 

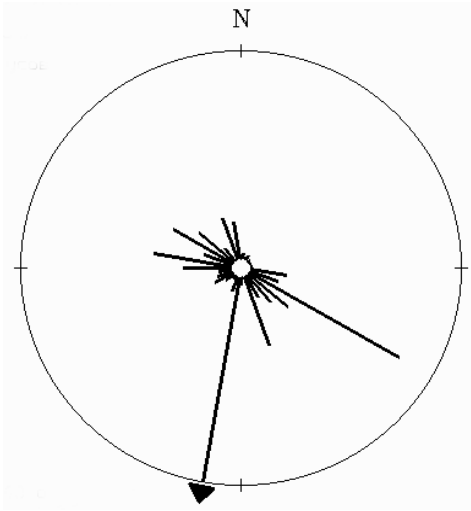
б 

Рисунок 6.2 – Направленность осенних перемещений ласточек р. *Riparia*: а – в дневные часы; б – в ночные часы

В прикладном аспекте изложенные сведения, а также дальнейшие исследования *R. riparia* и *R. diluta* в период гнездования, путей их пролета и мест концентрации весьма актуальны при осуществлении мониторинга вирусов гриппа А (ВГА) на юге Центральной Сибири, в том числе и для

оценки суммарного потока птиц, интенсивности перемещений, планирования сроков и мест забора проб, а в конечном счете, для прогнозирования вероятных путей заноса и распространения особо опасных патогенов.

6.2 Роль ласточек р. *Riparia* в циркуляции вирусов гриппа А

Птицы являются переносчиками различных опасных болезней и паразитов человека и домашних животных (Догель, 2001; Alekseev, 2001; Friend et al., 2001). В последнее время особо остро стоит проблема распространения птицами вирусов гриппа А (Orthomyxoviridae, Influenza A virus) (ВГА), способных вызывать чрезвычайные эпидемические ситуации, борьба с которыми на этапе их возникновения трудна или даже невозможна. ВГА обладают высокой степенью изменчивости генома, будучи этиологическими агентами опасных инфекционных заболеваний человека и животных, способных протекать в форме обширных эпизоотий, эпидемий и пандемий с высокой летальностью (Львов и др., 2008).

Природным резервуаром вирусов гриппа А служат водоплавающие и околоводные птицы. Они с легкостью переносят его в кишечнике и выделяют в окружающую среду посредством фекально-оральной трансмиссии (Gilbert et al., 2006; Jourdain et al., 2007). Однако последние иммунологические и вирусологические исследования показали наличие антител и РНК вируса гриппа А также у птиц других экологических групп, в том числе у мелких синантропных воробьиных (Емельянов, 2008; Савченко, Савченко, 2014).

Исследуемая территория Центральной Сибири является глобальным перекрёстком мигрирующих птиц, важным центром видообразования и грандиозным биогеографическим рубежом, играющим важную роль в изучении как самих птиц, так и патогенов, связанных с ними. Миграции птиц создают благоприятные условия для обмена возбудителями и циркуляции самого широкого спектра паразитарных инфекций. Сведения о постоянстве путей пролёта, местах остановки мигрирующих видов имеют большое

значение для понимания территориального распространения вирусных патогенов при разработке оптимальных систем противоэпизоотических и противоэпидемических мероприятий (Савченко, Савченко, 2014).

R. riparia и *R. diluta* – массовые, модельные виды, часто гнездящиеся крупными колониями, порой насчитывающими несколько тысяч птиц. Ласточки селятся по берегам водоемов или вблизи них и, таким образом, имеют высокую вероятность контакта с водоплавающими птицами. Кроме того, как было изложено выше, для выстилки лотка гнезда ласточки используют перья водоплавающих птиц, в том числе утиных.

Юг Центральной Сибири входит в область распространения обоих видов, и, как показали наши исследования, *R. diluta* здесь более многочисленна. Сведения о зимовках *R. riparia* и *R. diluta* довольно общи, требуют детализации и дальнейшего изучения.

Информация о зимовках ряда подвидов береговой и бледной ласточек вовсе отсутствуют. В целом, принято считать, что зимовки номинативного подвида *R. riparia*, гнездящегося в Евразии, в том числе, птиц Центральной Сибири, располагаются в тропической и Восточной Африке. Зимовки подвида бледной ласточки *gavrilovi*, гнездящегося на исследуемой территории, расположены в Южной Азии, но точные сведения о отсутствуют (Dickinson, 2003). Вероятно, как и зимовки номинативного подвида *R. diluta*, они располагаются в Северо-Западной и Северной Индии, Непале (Dickinson, 2003) (рисунок 6.3).

Таким образом, зимовки ласточек, гнездящихся на юге Центральной Сибири, расположены в условиях высокой плотности населения (людей, птиц) и контакта их с домашними птицами, в регионах, где на текущий момент складывается напряженная ситуация по гриппу птиц (для *R. diluta*). Весьма актуальным с этом свете становится рассмотрение роли в циркуляции ВГА изучаемых видов ласточек, населяющих исследуемый регион.

Диагноз на грипп птиц можно поставить путем выделения РНК вируса и его идентификации из образцов патматериала клоакальных смывов (полимеразная цепная реакция – ПЦР), а также путем выявления

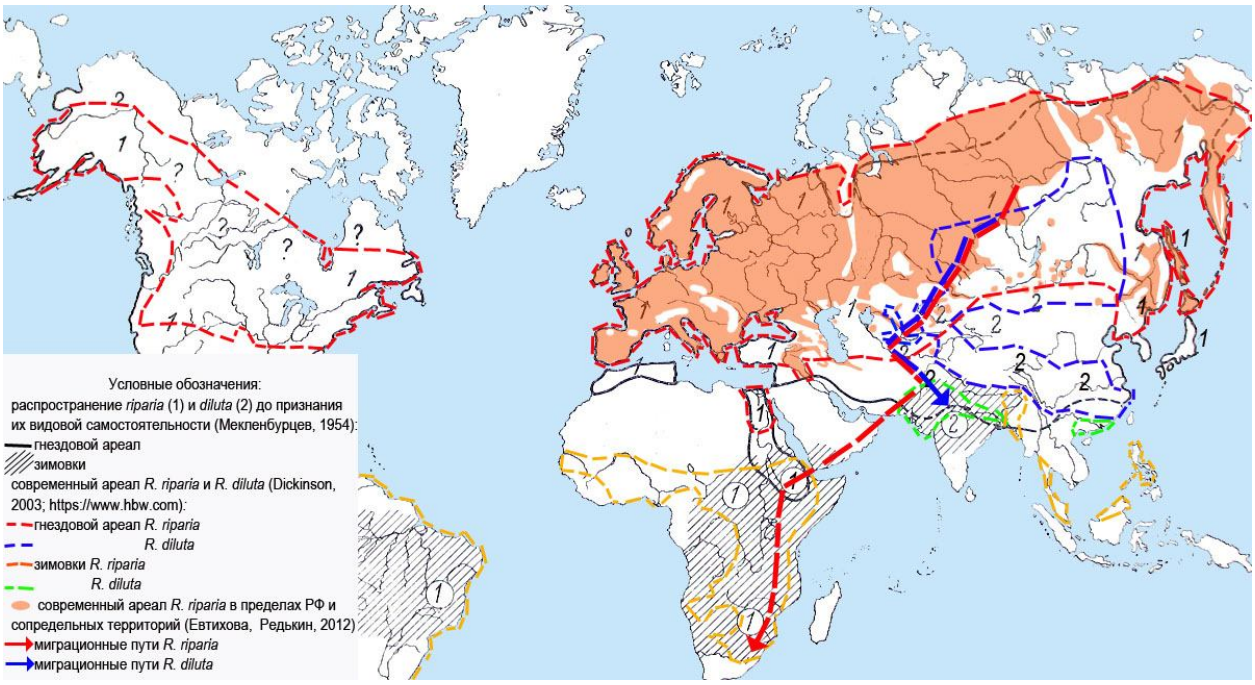


Рисунок 6.3 – Распространение и миграционные пути береговой и бледной ласточек, населяющих юг Центральной Сибири

специфических антител в сыворотке крови (реакция торможения гемагглютинации РТГА), взятой от диагностируемой птицы. Следует отметить, что, по данным международного эпизоотического бюро (МЭБ), в мире очень мало сведений о выделении вируса гриппа птиц (или антител) у птиц отряда *Passeriformes*. Между тем, воробьиные – самый многочисленный отряд, среди которых много синантропных представителей и околоводных птиц, контактирующих с водоплавающими – основными, как считается, переносчиками ВГА.

Для того чтобы оценить степень участия ласточек (р. *Riparia*) в циркуляции вирусов гриппа А, в том числе субтипа H5N1, от них были взяты пробы сыворотки крови и клоакальные смывы для исследования в РТГА и ПЦР.

По результатам работ в 2006 г., несмотря на довольно значительные объемы забора (192 и 41 пробы для анализа в РТГА и ПЦР соответственно), антитела были выделены лишь в одной пробе от *R. diluta* (титр 1 : 64). РНК вируса гриппа серотипов H5 и H7 обнаружено не было. Во время полевых исследований в 2007 г. были взяты пробы от 302 ласточек. Из них для ПЦР-исследований 160 проб, для исследования в РТГА – 142. По результатам лабораторных исследований антитела были выделены в 2 пробах от *R. diluta*, РНК вируса гриппа А серотипов H5 и H7 от мелких воробьинообразных выделено не было. В 2008 г. лабораторный анализ в ПЦР показал наличие РНК высокопатогенного вируса гриппа птиц А подтипа H5 в образцах, полученных от *R. diluta* (10 положительных проб из 139). Антител к ВГА выделено не было (взято 94 пробы для исследования в РТГА).

Таким образом, в 2006 г. были выделены антитела лишь в одной пробе сыворотки крови от *R. diluta*, а в 2007 г. – в двух. Ситуация изменилась в 2008 г.: если в ранее у ласточек были выделены только пробы, реагирующие положительно в РТГА (инфицированность изменялась от 0,52 до 1,4 % соответственно), то в 2008 г. получено 10 проб (7,2 %), в которых присутствовала РНК вируса гриппа А субтипа H5 при отсутствии антител (рисунок 6.4).

Результаты иммунологического и вирусологического анализов *R. diluta* были использованы при составлении карты зонирования территории юга Центральной Сибири по профилактике заноса и распространения гриппа птиц, переданной в Правительство Красноярского края.

Как уже было сказано, на территории исследования численно преобладает бледная ласточка, также данный вид чаще гнездится непосредственно в населенных пунктах, поэтому ему отдавалось предпочтение при заборе проб. Тем не менее, учитывая биологический индекс, вероятность контагеоза с птицами-вирусоносителями, степень участия береговой ласточки в эпизоотическом процессе соизмерима с таковой для *R. diluta*.

Важно отметить, что общей тенденцией в 2006-2008 гг. было снижение доли птиц водно-болотного комплекса, до этого подавляюще доминирующих при выделении антител и РНК вируса, и, напротив, возрастание числа положительных проб, связанных с вирусоносительством (РНК вируса) среди представителей воробьинообразных, в том числе и ласточек рода *Riparia.*

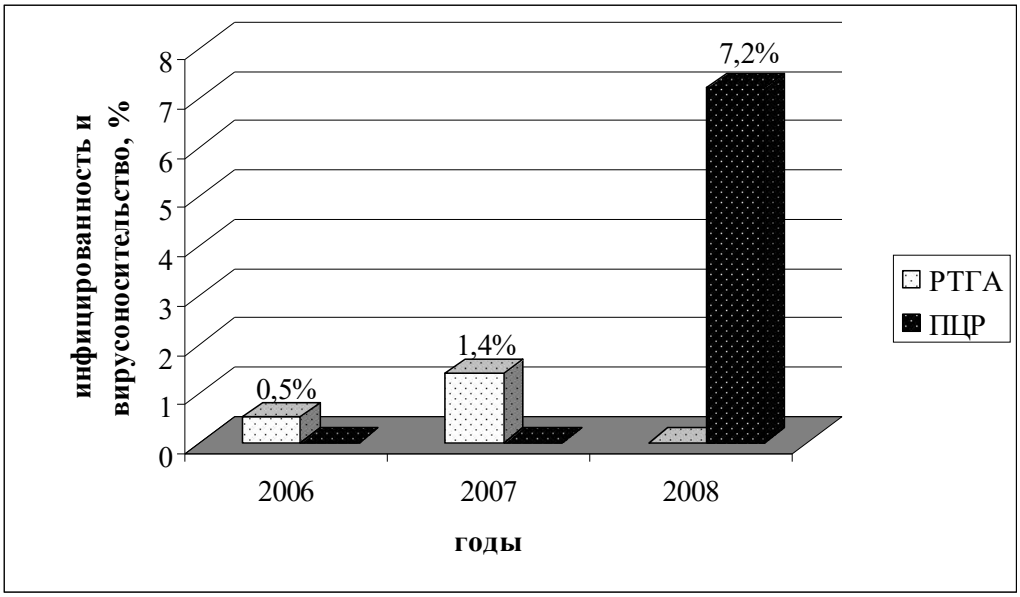


Рисунок 6.4 – Динамика выделения положительных проб у *R. diluta*

Таким образом, можно предположить, что вирус гриппа птиц находит новую нишу для перехода на другие виды, которые становятся скрытыми вирусоносителями, без проявления клинических признаков.

Наибольшую угрозу могут представлять птицы, способные образовывать крупные скопления на ограниченной территории, имеющие высокую численность и населяющие антропогенные и селитебные ландшафты, тем самым опасные с точки зрения вероятности контагеоза с домашними животными и человеком. К таким видам относятся береговая и бледная ласточки, образующие крупные гнездовые колонии, в том числе и по берегам водоёмов населенных пунктов (например на о. Татышева в г. Красноярске). Кроме того, в периоды миграций и постгнездовых кочёвок многотысячные скопления ласточек формируются по берегам водоёмов и особенно озёр в наиболее густонаселенных степной и лесостепной зонах юга

Центральной Сибири. Эти водоемы интенсивно осваиваются человеком как для животноводческих целей, так и для рекреации.

Особого внимания заслуживает тот факт, что положительные пробы получены нами от ласточек, населяющих городскую черту (о. Татышева), а также то, что многие их колонии расположены вблизи населенных пунктов. Образ жизни *R. riparia* и *R. diluta* неразрывно связан с водоемами, где высока вероятность контагеоза с утиными – основными носителями ВГА (Fouchier, 2007). Это создает опасность не только распространения, но и реассортации вируса. Кроме того, зимовки рассматриваемых видов ласточек разобщены и расположены на разных континентах с регистрируемыми очагами ВГА. Как установлено, береговая и бледная ласточки способны образовывать смешанные колонии, что легко может привести к обмену вирусными агентами.

Всё вышесказанное говорит о достаточно высокой степени вовлеченности ласточек в циркуляцию вирусов, связанных с водоплавающими и околоводными птицами. С учетом особенностей биологии (колониальность, доступность, высокая численность) они, безусловно, могут являться хорошими видами-индикаторы при осуществлении работ, связанных с профилактикой ВГА.

По результатам эпизоотологического мониторинга на юге Центральной Сибири в 2006-2011 гг. береговая и бледная ласточки уже были включены в приоритетную группу птиц, имеющих наиболее высокий биологический индекс вероятностной степени участия в эпизоотическом процессе ВГА (категория А), значение которого лишь немногим уступает индексу водоплавающих птиц (приложение 2) (Савченко, Савченко, 2014).

Заключение к главе

Несмотря на то, что места зимовок *R. riparia* и *R. diluta* разобщены, миграция их на юге Центральной Сибири проходит совместно. По данным

визуально-оптических наблюдений, ночная миграция птиц соответствовала генеральному курсу и была направлена на северо-восток в весеннее-летний и на юг в летне-осенний сезоны. Значительные скопления ласточек, сопровождаемые трофическими и миграционными перемещениями, начинают формироваться по берегам озёр с займищами тростника с третьей декады июля по вторую декаду августа. Крупные ночёвки видов до тысяч особей отмечаются в зарослях тростника на целом ряде степных водоёмов юга Центральной Сибири.

Очевидно, что такие водоёмы используются в качестве промежуточных точек миграционного пути. Например, на оз. Хадын (Центральная Тува), урочище «Сорокаозёрки» (Хакасия) рассматриваемые виды не гнездятся, сеголетки появляются на них с середины июля. В конце месяца интенсивность перемещений нарастает и достигает пика во второй декаде августа. Транзитная миграция в это время отсутствует, и высокие показатели плотности являются результатом подлета новых стай и трофических перемещений.

Продолжительность формирования предотлетных скоплений у птиц в различных частях исследуемого региона неодинакова. По результатам повторных отловов на широте г. Красноярска бледные ласточки после вылета из гнезд почти сразу отлетают на водоемы Казахстана, где держатся более месяца. В то же время в Тувинской котловине (оз. Хадын) ласточек, появившихся на ночевках в зарослях тростника в начале августа, отлавливали на этом водоеме через 7-16 и даже 23 дня.

Осенний отлет птиц на юге Центральной Сибири начинается уже в конце июля, а интенсивный пролет приходится на первую-вторую декады августа. В предгорьях Тянь-Шаня, в Юго-Восточном Казахстане у оз. Сорбулак, ласточки в июле задерживаются в среднем на 16 дней, в августе – на 9 дней, в первую и вторую декады сентября – на 3 дня.

Способность ласточек образовывать крупные скопления на ограниченной территории, населять антропогенные и селитебные ландшафты

и их высокая численность, повышают вероятность контагеоза этих птиц с домашними животными и человеком. В периоды миграций и постгнездовых кочёвок многотысячные скопления ласточек формируются во берегам водоёмов и особенно озёр, интенсивно осваиваемых человеком. Положительные пробы на ВГА выделены от ласточек, в том числе и населяющих городскую черту Красноярска. Береговая и бледная ласточки входят в приоритетную группу птиц, имеющих наиболее высокую степень вероятности участия в эпизоотическом процессе ВГА.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Береговая и бледная ласточки весьма схожи морфологически, но это сформировавшиеся виды, гибридизация между которыми, согласно недавним исследованиям, маловероятна (Pavlova et al., 2008). Хотя некоторые авторы и указывают на наличие межвидовых гибридов, документальных подтверждений этому нет. Видовая самостоятельность ласточек признана сравнительно недавно, и довольно часто исследователи рассматривают их в качестве подвидов. И если морфологические и отчасти морфометрические признаки бледной ласточки являлись предметом детальных исследований, то сведения по экологии вида в литературе крайне скудны. Обычно считается, что она весьма сходна с береговой ласточкой. Однако успешное сосуществование конгенерических видов возможно лишь при полной или частичной дифференциации их экологических ниш.

В нашей работе сделан комплексный анализ экологических особенностей береговой и бледной ласточек в зоне их симпатрии. Исследования распространения видов показали, что в настоящее время они симпатрично встречаются на значительной части юга Центральной Сибири. Доказано, что смешанные колонии видов сейчас более распространенное явление, чем считалось ранее. При этом береговая ласточка в смешанных поселениях встречается чаще, чем в моновидовых колониях.

Несмотря на широкую симпатрию, нами выявлено наличие биотопических предпочтений у этих видов в пределах зоны совместного обитания. Так, береговая ласточка более консервативна в выборе мест гнездования и населяет, за небольшим исключением, береговые обрывы естественных водоемов, несмотря на разнообразие растительности и ландшафта на всем протяжении рассматриваемой территории. В то же время бледная ласточка наряду с речными обрывами часто гнездится вдали от воды, не избегая антропогенного ландшафта, занимая стенки карьеров и оврагов. В условиях аридизации и хозяйственной трансформации природных

ландшафтов Южной Сибири такая экологическая пластичность бледной ласточки явилась причиной её численного преобладания. В настоящее время она расширяет свой ареал в северном направлении и становится доминантом в зоне травяных лесов и островных лесостепей.

Определенное преимущество в выборе лучших мест гнездования бледной ласточке даёт и её более ранний прилет в места размножения. Для неё характерны несколько большие размеры кладок и выводков, что определяет большую успешность размножения. Установлены также различия и в гнездовой биологии.

Анализ птенцового питания ласточек также выявил некоторую трофическую дифференциацию, более выраженную при совместном гнездовании видов, что определяется использованием разных трофических стаций и элементов полета (добыча корма), зависящих от остроты крыла.

Репродуктивная изоляция ласточек достигается за счет фенотипических особенностей видов и действия ряда экологических и этологических факторов, таких как дальность миграции, сроки прилета, дивергенция основных элементов акустических сигналов и некоторых элементов брачного поведения.

Таким образом, на наш взгляд, береговую и бледную ласточек можно рассматривать в качестве видов-двойников наряду с такими классическими примерами, как обыкновенная каменка – каменка-плясунья – каменка-плешанка, сибирский жулан – рыжехвостый жулан, воронок – восточный воронок и др.

Приведенные в работе данные убедительно показывают, что, несмотря на внешнее сходство, *R. riparia* и *R. diluta* имеют все генетические и биологические черты хорошо сформировавшихся видов и обладают выраженной экологической спецификой, способствующей их успешному сосуществованию в условиях широкой симпатрии.

ВЫВОДЫ

1. *Riparia riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири имеют достоверные различия по всем исследованным морфометрическим, краниометрическим и морфологическим признакам, но в экологических исследованиях предпочтительнее использовать их в комплексе.

2. Выявлены различия в биотопических, трофических, репродуктивных и сезонных аспектах жизненного цикла береговой и бледной ласточек.

3. Репродуктивная изоляция береговой и бледной ласточек в условиях совместного гнездования поддерживается за счет как элементов поведенческих реакций (дивергенции основных акустических сигналов и некоторых элементов брачного поведения), так и синергетического эффекта их экологических адаптаций.

4. Молекулярно-генетический анализ подтвердил наличие надежной репродуктивной изоляции и, как следствие, отсутствие гибридизации видов даже в смешанных колониальных поселениях.

5. Область симпатрии *R. riparia* и *R. diluta* в настоящее время охватывает значительную часть юга Центральной Сибири. Бледная ласточка не только расширяет свой ареал в северном направлении, но и становится доминантом в зоне травяных лесов и островных лесостепей. Береговая ласточка более обычна по берегам рек подтаежных и таежных лесов, где встречаются и моновидовые поселения. Бледная ласточка проявляет большую экологическую пластичность в условиях аридизации и хозяйственного освоения ландшафтов Южной Сибири.

6. Зимовки *R. riparia* и *R. diluta* разобщены и расположены на разных материках – в Африке и Евразии. В Восточном секторе Азии на текущий момент складывается довольно напряженная ситуация по вирусам гриппа А. Лабораторный анализ проб выявил наличие антител и РНК ВГА у бледных ласточек. Наличие смешанных поселений двух видов на юге

Центральной Сибири может привести к контагиозу и вовлечению береговой ласточки в эпизоотию, а в конечном счете и к распространению вируса на Африканский материк.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. – Л.: Гидрометеоиздат, 1961. – 268 с.

2. Архипов, В. Ю. Материалы по фауне птиц бассейна Олёкмы и окрестностей Олёкминска (Южная Якутия) / В. Ю. Архипов, Ф. А. Кондрашов // Рус. орнитол. журн. – 2011. – Т. 20. – Вып. 641. – С. 543-555.

3. Бабенко, В. Г. Птицы Нижнего Приамурья / В. Г. Бабенко. – М, 2000. – С. 1-724.

4. Банникова, А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А. А. Банникова // Журнал общей биологии. – М., 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278-305.

5. Баранов, А. А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения: Автореф. дис. … д-ра биол. наук: 03.00.16 / Баранов Александр Алексеевич. – Улан-Удэ, 2007. – 48 с.

6. Баранов, А. А. Алтай-Саянский экорегион – область формообразования и высокого уровня биологического разнообразия птиц / А. А. Баранов, В. Г. Бабенко // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: Межвуз. сб. науч. тр.– Красноярск: РИО КГПУ, 2008. – Вып. 2. – С. 18-43.

7. Билькевич, С. И. Птицы гор Большой Балхан и южного к ним подступа / С. И. Билькевич, Н. А. Зарудный // Изв. Туркестан. отд. РГО. – Ташкент, 1918. – Т. 14. – Вып. 1. – С. 3-71.

8. Бианки, В. Л. Материалы для авиафауны Монголии и Восточного Тибета / В. Л. Бианки. – СПб., 1907. – Т. 5. – 251 с.

9. Большаков, К. В. Лунный метод количественной оценки ночного пролета птиц (сбор, обработка и анализ данных) / К. В. Большаков //

Весенний ночной пролет птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана. – Л.,1985. – С. 14-36.

10. Большаков К. В. Явление ночной миграции птиц (полевое исследование): Дис. … д-ра биол. наук: 03.00.08 / Большаков Казимир Владимирович. – СПб., 1997. – 70 с.

11. Бородихин, И. Ф. 1970. Семейство ласточковые / И. Ф. Бородихин // Птицы Казахстана. – Алма-Ата. – Вып. 3. – С. 161-193.

12. Брицына, М. П. Схема природного районирования центральной части Красноярского края / М. П. Брицына, Н. Н. Галахов, Е. Л. Любимова и др. // Природное районирование центральной части Красноярского края и вопросы природного хозяйства. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 136-143.

13. Бутурлин, С. А. Птицы Дальнего Востока / С. А. Бутурлин // Орнитол. вестн. - 1917. – Вып. 4. – С. 73-88.

14. Вартапетов, Л. Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири / Л. Г. Вартапетов. – Новосибирск, 1984. – 242 с.

15. Васильченко, А. А. Птицы Хамар-Дабана / А. А. Васильченко. – Новосибирск, 1988. – С. 1-104.

16. Виноградова, Н. В. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: Справочник / Н. В. Виноградова, В. Д. Ефремов, В. А. Паевский. – М.: Наука, 1976. – 191 с.

17. Власенко, В. И. Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае-Саянской горной страны: Автореф. дис. … д-ра биол. наук: 03.00.16 / Власенко Вера Ивановна. – Красноярск, 2003. – 42 с.

18. Воскресенский, С. С. Геоморфология Сибири / С. С. Воскресенский. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 352 с.

19. Гавлина, Г. Б. Климат Минусинской впадины / Г. Б. Гавлина // Труды Южно-Енисейской комплексной экспедиции. – М.: Изд. АН СССР, 1954. – Вып. 3. – С. 5-71.

20. Гаврилов, Э. И. Методика сбора и обработки материалов по количественной характеристике видимых миграций птиц / Э. И. Гаврилов // Методы изучения миграций птиц. – М., 1977. – С. 96-117.

21. Гаврилов, Э. И. О *Riparia riparia dolgushini* Gavrilov et Savchenko, 1991 / Э. И. Гаврилов // Русский орнитологический журнал. – 2002. – Вып. 205. – С. 1100-1102.

22. Гаврилов, Э. И. О видовой самостоятельности бледной ласточки / Э. И. Гаврилов, А. П. Савченко // Бюл. МОИП, Отд. биол. – М., 1991. - Т. 96. – Вып. 4. – С. 34-44.

23. Гаврилов, Э. И. Сезонные перелеты птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня / Э. И. Гаврилов, А. П. Гисцов. – Алма-Ата: Наука, 1985. – С. 84-91.

24. Галахов, Н. Н. Климат зоны травяных лесов и островов лесостепи Красноярского края (краткий очерк) / Н. Н. Галахов // Природное районирование центральной части Красноярского края и некоторые вопросы пригородного хозяйства. – М., Изд-во АН СССР, 1962. – С. 5-26.

25. Гизенко, А. И. Птицы Сахалинской области / А. И. Гизенко. – М., 1955. – С. 1-328.

26. Глущенко, Ю. Н. Птицы / Ю. Н. Глущенко, Ю. Б. Шибнев, Е. А. Волковская-Курдюкова // Позвоночные животные заповедника «Ханкайский» и Приханкайской низменности. – Владивосток, 2006. – С. 77-233.

27. Горошко, О. А. О таксономическом статусе бледной (береговой?) ласточки *Riparia* (*Riparia*?) *diluta* (Sharpe et Wyatt, 1893) / О. А. Горошко // Рус. орнитол. журнал. – М., 1993. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 303-323.

28. Грищенко, В. Н. Использование биоакустических методов в фаунистических исследованиях / В. Н. Грищенко, Е. Д. Яблоновская-Грищенко // Беркут. – 2012. – Т. 21. – Вып. 1-2. – С. 183-200.

29. Гросвальд, М. Г. Восточно-Тувинский район четвертичных вулканов / М. Г. Гросвальд // Докл. АН СССР. – 1958. – Т. 1221 – № 3. – С. 14-26.

30. Грязнова, А. Н. Особенности распространения береговой (Riparia riparia Linnaeus 1758) и бледной береговой (Riparia diluta Sharpe et Wyatt 1893) ласточек (Passeriformes, Hirundinidae) в области симпатрии на юге Центральной Сибири / А. Н. Грязнова, А. П. Савченко // Зоологический журнал. – М., 2017. – Т. 96. – №. 3. – С. 312-319.

31. Дементьев, Г. П. Полный определитель птиц СССР: Воробьиные / Г. П. Дементьев. – М.; Л., 1937. – Т. 4. – С. 1-334

32. Дементьев, Г. П. Определитель птиц СССР / Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков, Е. С. Птушенко и др. – М., 1948. – 450 с.

33. Догель, В. А. Биологические особенности паразитофауны перелетных птиц / В. А. Догель // Русский орнитологический журнал. – М., 2001. – № 159. - С. 792-802.

34. Дольник, В. Р. Миграционное состояние птиц / В. Р. Дольник. – М.: Наука, 1975. – С. 6-13.

35. Доржиев, Ц. З. Сравнительная экология близкородственных видов птиц в зонах симпатрии: бассейн озера Байкал: Автореф. дис. … д-ра. биол. наук: 03.00.16 / Доржиев Цыдыпжап Заятуевич. – Улан-Удэ, 1995. – 51 с.

36. Доржиев, Ц. З. Симпатрия и сравнительная экология близких видов птиц (бассейн озера Байкал) / Ц. З. Доржиев. – Улан-Удэ, 1997. – 370 с.

37. Дядичева, Е. А. Морфо-экологический анализ органов полета трех видов вьюрковых / Е. А. Дядичева, А. Н. Цвелых // Современная орнитология. – 1990. – С. 193-198.

38. Евтихова, А. Н. Подвиды береговой ласточки *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758) фауны России и сопредельных территорий / А. Н. Евтихова, Я. А. Редькин // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21. – Вып. 816. – С. 2845-2872.

39. Екимова, Е. Ю. Значение акустической вокализации в репродуктивной изоляции видов-двойников рода Anthus в области географической симпатрии / Е. Ю. Екимова, Е. В. Екимов // Вестник ИрГСХА. – 2010. – Вып. 40. – С. 49-54.

40. Елсуков, С. В. Береговая ласточка *Riparia riparia* (L.) на Среднем Сихотэ-Алине / С. В. Елсуков // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1975. – С. 285-286.

41. Елсуков, С. В. К орнитофауне морского побережья Северного Приморья / С. В. Елсуков // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. – Владивосток, 1984. – С. 34-43.

42. Елсуков, С. В. Птицы / С. В. Елсуков // Кадастр позвоночных животных Сихотэ-Алинского заповедника и северного Приморья. Аннотированные списки видов. – Владивосток, 1999. – С. 29-74.

43. Емельянов, В. И. Информационная справка по итогам работ с целью мониторинга орнитологической обстановки в рамках мероприятий по раннему предупреждению вероятного распространения эпидемии гриппа птиц в пределах Минусинской группы районов Красноярского края и прилегающей части Республики Хакасия во второй половине апреля 2008 г. / В. И. Емельянов. – Красноярск, 2008. – С. 3.

44. Естафьев, А. А. Биология береговой ласточки *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758) на европейском Северо-Востоке России / А. А. Естафьев // Евразийское научное объединение. – 2015. – Т. 1. – № 4 (4). – С. 60-62.

45. Жуков, В. С. Бледная ласточка и болотная камышевка в Новосибирской области / В. С. Жуков, Дж. Дж. Кэрри, П. Дж. Лидер, П. Р. Кеннерли, Н. Н. Балацкий // Мат-лы к распр. птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. – Екатеринбург, 2009. – С. 53-55.

46. Зарудный, Н. А. О некоторых ласточках из Русского Туркестана / Н. А. Зарудный // Орнитол. вестн. – 1916. – № 1. – С. 25-38.

47. Звонов, Б. М. Акустическое узнавание у птиц: Автореф. дис. … д-ра. биол. наук: 03.00.08 / Звонов Борис Михайлович. - Москва, 2001. – 48 с.

48. Зимин, В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. – Л., 1988. – С. 1-184.

49. Иванов, А. И. Птицы Якутского округа / А. И. Иванов. – Л.: АН СССР, 1929. – 206 с.

50. Иваницкий, В. В. Сравнительный анализ поведения близких видов животных / В. В. Иваницкий // Русский орнитологический журнал. – 2009. – Т. 18. – Вып. 458. – С. 59-74.

51. Измайлов, И. В. Птицы Витимского плоскогорья / И. В. Измайлов. – Улан-Удэ, 1967. – С. 1-305.

52. Калягин, Ю. С. Иксодовые клещи г. Кемерово и пути их проникновения в городскую черту: опыт теоретического исследования / Ю. С. Калягин, К. С. Зубко, Г. В. Ефремова // Вестник Кемеровского государственного университета. – Кемерово, 2010. – № 2 (42). – С. 5-10.

53. Карпова, Н. В. Кулики (Charadrii) юга Средней Сибири: распространение, миграции, ресурсы: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.32 / Карпова Наталья Валерьевна. – Красноярск, 2004. – 28 с.

54. Кириллов, М. В. География Красноярского края и история развития его природы / М. В. Кирилов. – Красноярск, 1970. – 210 с.

55. Кириллов, М. В. Природа Красноярского края и его охрана / М. В. Кирилов. – Красноярск, 1983. – 96 с.

56. Кищинский, А. А. Орнитофауна северо-востока Азии: История и современное состояние / А. А. Кищинский. – М., 1988. – С. 1-288.

57. Кищинский, А. А. Птицы Корякского нагорья / А. А. Кищинский. – М., 1980. – С. 1-335.

58. Кищинский, А. А. Птицы Колымского нагорья / А. А. Кищинский. – М., 1968. – С. 1-186.

59. Кленова, А. В. Вокальные индикаторы индивидуальности и пола у птиц без внешнего полового диморфизма: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.08 / Кленова Анна Викторовна. – Москва, 2008. – 25 с.

60. Коблик, Е. А. Список птиц Российской Федерации / Е. А. Коблик, Я. А. Редькин, В. Ю. Архипов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 139-140.

61. Коблик, Е. А. Некоторые авифаунистические находки на территории Республики Тыва / Е. А. Коблик, Я. А. Редькин, Г. А. Семенов, Д. Р. Хайдаров // Труды ИСиЭЖ СО РАН. – 2011. –- Вып. 47. – С. 235-241.

62. Ковалевский, А. В. Распространение рода береговые ласточки Riparia в Кемеровской области / А. В. Ковалевский, В. Б. Ильяшенко, Е. М. Лучникова // Вестник КемГУ. – 2012. – Т. 1. – № 4 (52). – С. 8-12.

63. Колоярцев, М. В. Ласточки / М. В. Колоярцев. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1989. – 248 с.

64. Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. – М.: Наука, 1976. – С. 3-4.

65. Коляго, В. А. Два аспекта прикладной оценки климата Причулымья / В. А. Коляго // Материалы по географии Средней Сибири (Красноярский край и Тувинская АССР). – Красноярск, 1974. – С. 3-9.

66. Коробицын, И. Г. О распространении береговой и бледной ласточек на территории Омского Приобья / И. Г. Коробицын, О. Ю. Тютеньков, М. М. Щербакова и др. // Мат-лы к распространению птиц… – 2014. – Вып. 19. – С. 70-72.

67. Костин, Ю. В. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов / Ю. В. Костин // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. – Вильнюс, 1977. – Вып. 1. – С. 14-22.

68. Красная книга Еврейской автономной области / Отв. ред.: В. В. Горобейко. – Биробиджан, 2014. – С. 126-127.

69. Красная книга Забайкальского края. Животные / Ред. коллегия: Е.В. Вишняков, А.Н. Тарабарко, В.Е. Кирилюк и др. – Новосибирск: ООО «Новосибирский издательский дом», 2012. – С. 150-151.

70. Кузякин, А. П. Зоогеография СССР / А. П. Кузякин // Уч. зап. Москов. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской. – 1962. – Т. 59. – С. 3–182.

71. Курдюков, А. Б. Гнездование береговушки *Riparia riparia* в Южном Приморье / А. Б. Курдюков // Русский орнитологический журнал. – 2009. – Т. 18. – Вып. 501. – С. 1329-1331.

72. Лавров, С. Д. Птицы окрестностей Омска и их хозяйственное значение / С. Д. Лавров // Труды Сибирской сельскохозяйственной академии. – 1925. – Т. 4. – С. 83-102.

73. Лиханов, Б. Н. Природное районирование / Б. Н. Лиханов // Средняя Сибирь. – М.: Наука, 1964. – С. 327-383.

74. Лихачев, Г. В. Наблюдения над размножением мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях / Г. В. Лихачев // Бюл. МОИП. Нов. сер. Отд. биол. – Вып. 58. – № 2. – С. 23-34.

75. Львов, Д. К. Распространение высоковирулентного вируса гриппа А субтипа H5N1 на территории Северной Евразии: данные 2008 г. / Д. К. Львов, М. Ю. Щелканов, П. Г. Дерябин // Проблемы совершенствования межгосударственного взаимодействия в подготовке к пандемии гриппа: материалы междунар. науч.-практ. конф. – Новосибирск: ЦЭРИС. 2008. – С. 39-41.

76. Люлеева, Д. С. Биология гнездового периода у ласточек *Delichon urbica*, *Hirundo rustica*, *Riparia riparia* / Д. С. Люлеева // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1974. – Т. 55. – С. 101-141.

77. Люлеева, Д. С. Некоторые особенности биологии ласточек в период миграции / Д. С. Люлеева // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1970. – № 50. – С. 183-225.

78. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 598 с.

79. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

80. Малега, А. М. Mosesia riparia sp. n (Trematoda, Pleurogenidae) – паразит кишечника береговой ласточки с территории Украины / А. М. Малега // Vestnik zoologii. – 2006. – № 40 (3). – С. 263-266.

81. Малеев, В. Г. Определитель птиц Иркутской области / В. Г. Малеев, В. В. Попов. – Иркутск, 2010. – С. 1-297.

82. Мальчевский, А. С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий / А. С. Мальчевский, Ю. Б. Пукинский. – Л., 1983. – С. 300-311.

83. Мальчевский, А. С. К вопросу о степени постоянства трриториальных связей у птиц / А. С. Мальчевский // Русский орнитологический журнал. – Л., 2001. – С. 547-555.

84. Мальчевский, А. С. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц / А. С. Мальчевский, Н. П. Кадочников // Русский орнитологический журнал. – 2005. – Т. 14. – Вып. 301. – С. 907-914.

85. Мамаев, Б. М. Определитель насекомых европейской части СССР / Б. М. Мамаев, Л. Н. Медведев, Ф. Н. Правдин. – М.: Просвещение, 1976. – 304 с.

86. Маркс, Л. П. Фенология гнездования береговых и деревенских ласточек // Птицы Сибири / Л. П. Маркс // Тезисы докладов II Сибирской орнитологической конференции. – Горно-Алтайск, 1983. – С. 202-203.

87. Матюшкин, Е. Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных / Е. Н. Матюшкин // Зоол. журн. – 1976. – Т. 55. - Вып. 9. – С. 1277-1291.

88. Мекленбурцев, Р. Н. Семейство ласточковые *Hirundinidae* / Р. Н. Мекленбурцев // Птицы Советского Союза. – 1954. – Т. 6. – С. 685-752.

89. Мещеряков, Ю. А. Геоморфология СССР (Морфоструктура и морфоскульптура) / Ю. А. Мещеряков. – М.: Мысль, 1972. – 520 с.

90. Михайлов, К. Е. Гнездящиеся птицы бассейна Бикина (аннотированный список видов) / К. Е. Михайлов, Ю. Б. Шибнев, Е. А. Коблик // Рус. орнитол. журн. – 1998. – Т. 7. – Вып. 46. – С. 3-19.

91. Муравьев, И. В. Этологические и биоакустические особенности видов группы «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae) как результат репродуктивной изоляции в условиях / И. В. Муравьев, Е. А. Артемьева // Вестн. Нижегород. у-та им. Н. И. Лобаческого. – 2012. – № 2 (3). – С. 162-168.

92. Мянд, Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц / Р. Мянд. – Таллин, 1988. – 196 с.

93. Нейфельдт, И. А. Инструкция для собирания пуховых птенцов / И. А. Нейфельдт // Рус. орнитол. журн. – 2001. – Вып. 148. – С. 499-511

94. Нечаев, В. А. Обзор фауны птиц (Aves) Сахалинской области / В. А. Нечаев // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). – Владивосток, 2005. – Вып. 2. – С. 246-327.

95. Нечаев, В. А. Птицы острова Сахалин / В. А. Нечаев. – Владивосток, 1991. – С. 1-748.

96. Никольская, Л. Я. Хакасия. Экономико-географический очерк / Л. Я. Никольская. – Красноярск, 1968. – 244 с.

97. Носков, Г. А. Ловля и содержание птиц / Г. А. Носков, Т. А. Рымкевич, О. П. Смирнов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – Вып. 6. – 280 с.

98. Нумеров, А. Д. Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности / А. Д. Нумеров, С. Г. Приклонский, В. П. Иванчев // Труды Окского государственного биосферного заповедника. – М., 1995. – С. 1-167.

99. Опаев, А. С. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка»): Автореф.

дис. … канд. биол. наук: 03.00.08 / Опаев Алексей Сергеевич. – Москва, 2010. – 24 с.

100. Отрыганьев, Г. К. Инкубация / Г. К. Отрыганьев, В. А. Хмыров, Г. М. Колобов. – М.: Колос, 1964. –- С. 11-25.

101. Отчеты по НИР // Оценка орнитологической обстановки в Красноярском крае и осуществление комплекса мер, направленных на снижение ущерба и потерь от вероятного заноса птичьего гриппа: заключительный отчет / Межрегиональное научно-исследовательское подразделение ЦОМ. – Красноярск, 2007. – 181 с.

102. Павлова, Н. Р. Особенности размножения и питания береговой ласточки в Окском заповеднике / Н. Р. Павлова // Орнитология. – М., 1962. – Вып. 4. – С. 122-131.

103. Панов, Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц / Е. Н. Панов. – М., 1989. – 510 с.

104. Плавильщиков, Н. Н. Определитель насекомых: Краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России / Н. Н. Плавильщиков. – М., 1994.- 544 с.

105. Портенко, Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала / Л. А. Портенко. - М.; Л., 1937. – С. 1-240.

106. Портенко, Л. А. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. 1 / Л. А. Портенко // Тр. Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. – 1939. – Сер. Промысл. хоз-во. - Вып. 5. – С. 5-211.

107. Портенко, Л. А. Птицы СССР / Л. А. Портенко. – М., Л., 1954. – С. 1-256.

108. Прокофьев, С. М. О некоторых закономерностях весенней миграции птиц в Средней Сибири / С. М. Прокофьев // Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири. – Красноярск, 2000. – Вып. 1. – С. 158-166.

109. Рогачева, Э. В. Енисейская биогеографическая граница – основа повышенного биоразнообразия Приенисейской Сибири / Э. В. Рогачева, Е. Е. Сыроечковский // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири: Материалы межрегион. научно-практ. конф. по сохр. биол. разнообразия Приенисейской Сибири. – Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2000. – Ч. 1. – С. 3 – 4.

110. Рогачева, Э. В. Птицы Средней Сибири / Э. В. Рогачева. – М.: Наука, 1988. – 309 с.

111. Рогачева, Э. В. Фауна и население птиц енисейской северной тайги / Э.В. Рогачева, А. А. Вахрушев // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. – М.: Наука, 1983. – С. 106-167.

112. Рябицев, В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Справочник-определитель / В. К. Рябицев. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. – 608 с.

113. Рябицев, В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Справочник-определитель / В. К. Рябицев. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. – 734 с.

114. Савченко, А.П. Сезонные миграции птиц на территории Тувы: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.08 / Савченко Александр Петрович. – Киев, 1986. – 21 с.

115. Савченко, А. П. Методический комплекс по изучению миграций птиц: Метод. рекомендации / А. П. Савченко. – Красноярск, 1991. – 48 с.

116. Савченко, А. П. Миграции наземных позвоночных Центральной Сибири и проблемы экологической безопасности: Аавтореф. дис. … д-ра биол. наук: 03.00.16 / Савченко Александр Петрович. – Красноярск, 2009. – 48 с.

117. Савченко, А. П. Миграции птиц Центральной Сибири и распространение вирусов гриппа А / А. П. Савченко, П. А. Савченко. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2014. – 256 с.

118. Сергеев, Г. М. Островные лесостепи и подтайга Приенисейской

Сибири / Г. М. Сергеев. – Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1971. – 264 с.

119. Средняя Сибирь / Под ред. И. П. Герасимова. – М.: Наука, 1964. – С. 133 – 367.

120. Степанян, Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР / Л. С. Степанян. – М., 1983. – С. 1-294.

121. Степанян, Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий / Л. С. Степанян. – М., 1990. – С. 1-728.

122. Степанян, Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) / Л. С. Степанян. - М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – С. 362-364.

123. Сугробова, Н. Ю. Сравнительная биология и ранний онтогенез ласточковых птиц на севере ареала (Камское предуралье): Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.08 / Сугробова Наталия Юрьевна. – Москва,1997. – 16 с.

124. Сугробова, Н. Ю. Особенности эмбрионального развития береговой ласточки (*Riparia riparia* L.) в Камском Предуралье (север ареала) / Н. Ю. Сугробова // Научное обозрение. – 2018. – № 6. – С. 25-30.

125. Сумъяа, Д. Птицы Прихубсугулья / Д. Сумъяа, Н. Г. Скрябин. - МНР, Иркутск, 1989. – С. 1-200.

126. Сушкин, П. П. Птицы советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии / П. П. Сушкин. – Изд-во Академии наук СССР: М., 1938. – Т. 2. – С. 235-236.

127. Третьяков, Н. П. Инкубация с основами эмбриологии / Н. П. Третьяков, Г. С. Крок. – М.: Колос, 1968. – 191 с.

128. Тугаринов, А. Я. Северная Монголия и птицы этой страны / А. Я. Тугаринов // Материалы Комиссии по исследования Монгольской и Таннутувинской народных республик и Бурят-Монгольской АССР. – 1929. – Вып. 3. – 236 с.

129. Тугаринов, А. Я. Географические ландшафты Приенисейского края / А. Я. Тугаринов // Труды Среднесиб. с.-х. опыт. станции. – Красноярск,

1925. – Вып. 1. – 111 с.

130. Тугаринов, А. Я. Материалы по птицам Енисейской губернии / А. Я. Тугаринов, С. А. Бутурлин // Зап. Краснояр. подотдела Вост.-Сиб. отд. ИРГО по физ. географии. - Красноярск, 1911. – Т. 1. – Вып. 24. – С. 1-440.

131. Фесенко, Г.В. Дифференциация птиц на ближних и дальних мигрантов с учетом погодно-климатического фактора / Г. В. Фесенко // Беркут. – 2002. – Вып. 1 (11). – С. 105-111.

132. Фомин, В. Е. Каталог птиц Монгольской Народной Республики / В. Е. Фомин, А. Болд. – М., 1991. – 125 с.

133. Хертуев, В. Н. Экология береговой ласточки (Riparia riparia L.) в Западном Забайкалье / В. Н. Хертуев, А. В. Дмитриева // Вестник Бурятского госуниверситета. – 2010. – Вып. 4. – С. 179-183.

134. Хлебосолов, Е. И. Экологические факторы видообразования у птиц / Е. И. Хлебосолов. – М.: Горизонт, 1999. – 284 с.

135. Цвелых, А. Н. Причины половых различий в строении крыла у птиц со слабовыраженным половым диморфизмом в размерах на примере береговой ласточки *(Riparia riparia)* / Цвелых А. Н. // Рус. орнитол. журн. – 1992. – Т. 1. – Вып. 1. – С. 77-84.

136. Цвелых, А.Н. Форма вершины крыла и ее оценка / А.Н. Цвелых // Вестн. зоологии. – 1983. – № 6. – С. 54-58.

137. Ченг, Ц.-С. Каталог птиц КНР и их распространение. Часть вторая: отряд Воробьинообразные / Ц.-С. Ченг. – Пекин, 1958. – 591 с. (на китайском языке).

138. Черепнин, Л. М. Растительный покров южной части Красноярского края и задачи его изучения / Л. М. Черепнин // Уч. записки Красноярского пед. института. – Красноярск, 1956. – С. 5-6.

139. Черепнин, Л. М. Флора южной части Красноярского края / Л. М. Черепнин. – Красноярск, 1957. – Т. 1. – 96 с.

140. Черничко, Р. Н. Береговая ласточка на юге Украины: территориальные связи, демография, колониальность: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.08 / Черничко Раиса Николаевна. – Киев, 2000. – 20 с.

141. Черничко, Р. Н. Размещение и численность береговой ласточки на некоторых территориях степной и лесостепной зон Украины / Р. Н. Черничко, И. И. Черничко, Г. Г. Гаврись и др. // Беркут. – 1996. – Вып. 1 (5). – С. 44-52.

142. Черничко, Р. Н. Влияние погодных особенностей года на фенологию береговой ласточки на юге Украины / Р. Н. Черничко // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. - 2011. – Вып. 14. – С. 38-45.

143. Чернов, Г. А. Рельеф Алтае-Саянской горной области / Г. А. Чернов, В. В. Вдовин, Н. А. Окишев и др. – Новосибирск, 1988. – 206 с.

144. Шейнкман, В. С. Четвертичное оледенение в горах Сибири как результат взаимодействия гляциальных и мерзлотных процессов / В. С. Шейнкман // Материалы гляциологических исследований. – 2008. – № 105. – С. 51-72.

145. Шумилова, Л. В. Ботаническая география Сибири / Л. В. Шумилова. – Томск: ТТУ, 1962. – 440 с.

146. Юдин, К. А. Наблюдения над распространением и биологией птиц Красноярского края / К. А. Юдин // Тр. ЗИН АН СССР. – 1952. – Т. 9. – Вып. 4. – С. 1029-1060.

147. Яблонкевич, М. Н. Оптические наблюдения дневного высотного пролета птиц осенью 1977 года на Курской косе / М. Н. Яблонкевич, Д. Ф. Люлеева // Методы обнаружения и учета миграции птиц. – Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1981. – С. 37-45.

148. Якоби, В. Э. Морфо-экологические приспособления к скоростному полету у птиц / В. Э. Якоби // Механизмы полета и ориентации птиц. – М.: Наука, 1966. – С. 64-81.

149. Abdulali, H. On the validity of Riparia riparia indica Ticehurst and extension of range of Riparia riparia ijimae (Lönnberg) / H. Abdulali // J. Bombay Nat. Hist. Soc. – 1976. – Vol. 72(3). – P. 853-854.

150. Alekseev, A. N. Evidence of ehrlichiosis agents found in ticks (Acari: Ixodidae) collected from migratory birds / A. N. Alekseev, H. V. Dubinina, A. V. Semenov, C. V. Bolshakov // J. Med. Entomol, 2001. – Vol. 38. – №. 4. – P. 471 - 474.

151. Alves, M. A. S. Brood parasitism in the sand martin, *Riparia riparia*: evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine / M. A. S. Alves, D. M. Bryant // Animal Behaviour. – 1998. – Vol. 56. – P. 1323-1331.

152. Asbirk, S. Studies on the breeding biology of the Sand Martin *Riparia riparia* (L.) (Aves) in artificial nest sites / S. Asbirk // Vid. Medd. Dansk Naturhist. – 1976. – Vol. 139. – P. 147-177.

153. Augustin, J. No evidence of genetic benefits from extra-pair fertilizations in female sand martins (*Riparia riparia*) / J. Augustin, D. Blomqvist, T. Szep et al. // J Ornithol. – 2007. – Vol. 148. – P. 189-198.

154. Beecher, M. D. Parent-offspring recognition in bank swallows *(Riparia riparia):* II. Development and acoustic basis / M. D. Beecher, I. M. Beecher, S. Hahn // Anim. Behav. – 1981. – Vol. 29. – P. 95-101.

155. Chisamera, G. Prelimenary data on the food structure of the Sand Martin nestlings (Riparia riparia L., 1758) (Aves: Hirundinidae) in Southern Romania / G. Chisamera, T. Manole // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». – 2005. – Vol. XLVII. – P. 383-394.

156. Dement'ev, G. P. Birds of the Soviet Union / G. P. Dement'ev, N. A. Gladkov // Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations. – 1968. – Vol. 6.

157. Dickinson, E. C. Systematic notes on Asian birds. 13. A preliminary review of the Hirundinidae / E. C. Dickinson, R. W. R. J. Dekker, S. Esc et al. // Zool. Verh. Leiden. – 2001. – P. 127-145.

158. Dickinson, E. C. Systematic notes on Asian birds. 14. Types of Hirundinidae / E. C. Dickinson, R. W. R. J. Dekker, S. Esc et al. // Zool. Verh. Leiden. – 2001. – P. 145-166.

159. Dickinson, E. C. (ed). The Howard and Moore Complete Checklist of the birds of the World / E. C. Dickinson. – London, 2003. – 1039 p.

160. Drovetski, S. V. Mitochondrial phylogeny of Locustella and related genera / S. V. Drovetski, R. M. Zink, I. V. Fadeev et al. // Journal of Avian Biology. – 2004. – Vol. 35. – P. 105–110.

161. Fouchier, R. A. M. Virology of avian influenza in relation to wild birds / R. A. M. Fouchier // Journal of wildlife diseases. – 2007. – Vol. 43 (3). – P. S7-S14.

162. Friend, M. Disease emergence in birds: Challenges for the twenty-first century / M. Friend, R. McLean, J. Dein // Auk, 2001. – Vol. 118, № 2. – P. 290-303.

163. Garrison, B. A. Bank Swallow (Riparia riparia) / B. A. Garrison // The Birds of North America. – 1999. – №. 414. – P. 1-20.

164. Gilbert, M. Anatidae migration in the western Palearctic and spread of highly pathogenic avian influenza H5N1 virus [Electronic resource] / M. Gilbert, X. Xiao, J. Domenech, J. Lubroth, V. Martin, J. Slingenbergh // Emerg. Infect. Dis. – 2006. – Vol. 12. – №. 11.

165. Hackett, S. J. Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus Ramphocelus (Aves) / S. J. Hackett // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1996. – Vol. 5. – P. 368–382.

166. Hall, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // Nucl. Acids. Symp. – 1999. – Ser. 41. – P. 95-98.

167. Handbook of the birds of the World. – 2004. – Vol. 9. – P. 647-648.

168. Hartert, E. Die Vogel der palaarktischen Fauna / E. Hartert // Friedlander. – Berlin, 1910. – Bd. 1. – I-XLIX. – P. 1-832.

169. Hartert, E. Die Vögel der paläarktischen Fauna / E. Hartert, F. Steinbacher // Ergänzungsband. – Berlin, 1935. – P. 289-384.

170. Hewitt, G. M. Hybrid zones-natural laboratories for evolutionary studies / G. M. Hewitt // Trends in Ecology & Evolution. – 1988. – Vol. 3. – Issue 7. – P. 158.

171. Hewitt, G. M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation / G. M. Hewitt // Biol. J. of the Linnean Society. – 1996. – Vol. 58. – Issue 3. – P. 247–276.

172. Hoyt, D. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs / D. Hoyt // Auk. – 1979. – Vol. 96. – P. 73-77.

173. Jourdain, E. Bird migration routes and risk for pathogen dispersion into Western Mediterranean wetlands / E. Jourdain, M. Gauthier-Clerc, D. J. Bicout, P. Sabatier // Emerg. Infect. Dis. – 2007. – Vol. 13. – № 3. – P. 365-372.

174. Kuhnen, K. Zur Paarbildung der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) / K. Kuhnen // J. Orn. – 1985. – Vol. 126. – S. 1-13.

175. Kuroda, N. Check-list of Japanese birds / N. Kuroda, H. Morioka. – Tokyo, 1975.

176. La Touche, J. D. On the new species of Sand Martin from China // Bull. Brit. Ornithol. club. – 1908. – Vol. 23. – P. 17.

177. Lehmkuhl, F. The extent of Late Pleistocene glaciations in the Altai and Khangai Mountains / F. Lehmkuhl, M. Klinge, G. Stauch // Extent and chronology. – Amsterdam, 2004. – P. 243-454.

178. Linnaeus, C. Systema Naturae. Regnum Animale / C. Linnaeus. – 1758. – Vol. 1. – P. 1-192; Vol. 172. – P. 1-91.

179. Lonnberg, E. Contribution to the ornis of Sakhalin / E. Lonnberg // J. College Sci. Tmp. Univ. – Tokyo, 1908. – Vol. 23. – № 14. – P. 38.

180. Loskot, V. M. New subspecies of Pale Sand Martin, Riparia diluta (Sharpe & Whyatt), from the Altai and Middle Siberia (Aves: Hirundinidae) /

V. M. Loskot // Zoosystematica Rossica. – 2000, 2001. – Vol. 9. – № 2. – P. 461-462.

181. Loscot, V. M. Systematic notes on Asian birds. 61. New data on taxonomy and nomenclature of the Common Sand Martin Riparia riparia (Linnaeus, 1758) and the Pale Sand Martin R. diluta (Sharpe & Wyatt, 1893) / V. M. Loscot // Zool. Med. Leiden. – Vol. 80. – 2006. – P. 213-223.

182. Loskot, V. M. Systematic notes on Asian birds. 15. Nomenclatural issues concerning the common sand martin *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758) and the pale sand martin *R. diluta* (Sharpe & Wyatt, 1893), with a new synonymy / V. M. Loskot, E. C. Dickinson // Zool. Verh. Leiden. – 2001. – Vol. 335. – P. 167-174.

183. Moller, A. P. Density-dependent extra-pair copulations in the swallow Hirundo rustica / A. P. Moller // Ethology. – 1991. – Vol. 87. – Issue 3-4. – P. 316-329.

184. Morgan, J. H. A computer method for resolving mixed normal distributions / J. H. Morgan // Ringing & Migration. – 2005. – Vol. 22. – P. 145-152.

185. Pavlova, A. Pleistocene evolution of closely related sand martins *Riparia riparia* and *R. diluta* / A. Pavlova, R. M. Zink, S. Drovetski, S. Rohwer // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – Vol. 48. – P. 61-73.

186. Peters, J. L. Check-list of birds of the world / J. L. Peters. – Cambridge, Harvard University Press, 1940. – Vol. 4. – P. 1-259.

187. Peters, J. L. Check-list of birds of the world / J. L. Peters. – Massachusetts, 1960. – Vol. 9. – 506 p.

188. Petersen, A. J. The breeding cycle in the Bank Swallow / A. J. Petersen // Wilson Bull. – 1955. – Vol. 67. – P. 235-286.

189. Roselaar, C. S. Taxonomy, morphology and distribution of the Songbirds of Turkey: an atlas of biodiversity of Turkish passerine birds / C. S. Roselaar. – Haarlem, 1995. – P. 1-240.

190. Sharpe, R. B. Monograph of the Hirundinidae of family of Swallows / R. B. Sharpe, Wyatt. – London, 1893. – Vol. 1. – P. 1-63.

191. Shiirihai H. A new race of the Sand Martin Riparia riparia from Isreal / H. Shiirihai, P.R. Colston // Bull. Brit. Ornithol. Club. – 1992. – Vol. 112. – P. 129-132.

192. Sieber, O. J. Individual recognition of parental calls by bank swallow chicks (Riparia riparia) / O. J. Sieber // Anim. Behav. – 1985. – Vol. 33. – P. 107-116.

193. Stegmann, B. Zur geografischen Verbreitung der palaearktischen Formen von Riparia riparia / B. Stegmann // Докл. АН СССР. – 1925. – P. 37-40.

194. Stoner, D. Studies on the bank swallow Riparia riparia riparia (Linnaeus) in the Oneida Lake region / D. Stoner // Roosevelt Wild Life Annals. – 1936. – Vol. 4. – P. 126-233.

195. Schweizer, M. Identification of the Pale Sand Martin Riparia d. diluta in Central Asia / M. Schweizer, R. Aye // Alula. – 2007. – Vol. 4. – P. 152-158.

196. Turner, A. K. Growth of nestling Sand Martins / A. K. Turner, D. M. Bryant // Bird Study. – 1979. – Vol. 26. – No. 2. – P. 117-122.

197. Turner, A. K. Timing of laying by Swallows (Hirundo rustica) and Sand Martins (Riparia riparia) / A. K. Turner // J. Anim. Ecol. – 1982. – Vol. 51. – P. 29-46.

198. Turner, A. K. Time and energy constraints on the brood size of swallows, *Hirundo rustica,* and sand martins, *Riparia riparia* / A. K. Turner // Oecologia. – 1983. – Vol. 59. – P. 331-338.

199. Vaurie, C. Notes on some Asiatic swallows / C. Vaurie // American Museum Novitates. - 1951. – Vol. 1529. – P. 1-47.

200. Vaurie, C. The Birds of Palearctic Fauna / C. Vaurie. – London, 1959. – P. 1-762.

201. Waugh, D. R. The Diet of Sand Martins During the Breeding Season / D. R. Waugh // Bird Study. – 1979. – Vol. 26. – P. 123-128.

Приложение 1

Таблица - Состав пищевых объектов *R. riparia* и *R. diluta* на юге Центральной Сибири

	Класс	Отряд	Подотряд	Семейство	Род	Кол-во, ос.	Доля (по отрядам), %
R. riparia	**Insecta Насекомые**	**Homoptera Равнокрылые хоботные**	Aphidodea Тли			223	99,6
			Psyllodea Листоблошки			1	0,4
		Hymenoptera Перепончатокрылые	Aculeata Жалящие перепончатокрылые	Formicidae Муравьи настоящие		1	14,3
			Parasitica Паразитические перепончатокрылые	Proctotrupidae Проктотрупиды		4	57,1
			Parasitica Паразитические перепончатокрылые	Ichneumonidae Наездники		2	28,6
		Hemiptera Настоящие полужесткокрылые		Miridae Травяные клопы, слепняки		2	66,7
				Piesmatidae Пиесмы		1	33,3
		Coleoptera Жуки	Polyphaga Разноядные жуки	Anobiidae Точильщики		1	14,3
				Chrysomelidae Листоеды		1	14,3
				Staphylinidae Хищники, коротконадкрылые	Stenus	2	14,3
				Nitidulidae Блестянки		1	28,6
				Curculionidae Долгоносики, слоники		1	14,3
				Не определены		1	14,3
		Diptera Двукрылые		Muscidae Настоящие мухи		30	6,5
				Muscidae Настоящие мухи	Musca	1	0,2

				Phoridae Горбатки		3	0,7
				Empididae Толкунчики, плясуньи		7	1,5
				Rhagionidae Бекасницы		1	0,2
				Dolichopodidae Зеленушки		4	0,9
				Fungivoridae Грибные комарики, мушки		34	7,4
				Simulidae Мошки		13	2,8
				Heleidae Мокрецы		20	4,4
				Culicidae Настоящие комары		62	13,5
				Bibionidae Толстоножки		8	1,7
				Tipulidae Долгоножки	Nephrotoma Пестроножки	1	0,2
				Tipulidae Долгоножки		4	0,9
				Tendipedidae Звонцы, дергуны		148	32,2
				Itonididae Галлицы		12	2,6
				Chloropidae Злаковые мушки		2	0,4
				Drosophilidae Дрозофилы		1	0,2
				Shyrphidae Журчалки		1	0,2
				Conopidae Большеголовки		1	0,2
				Limonidae Лимонииды		1	0,2
				Не определены		105	22,9
		Ephemeroptera Поденки		Не определены		7	12,5
				Baetidae Поденки двухвостые		1	87,5
		Plecoptera Веснянки		Nemuridae	Nemura	2	40,0

				Не определены		3	60,0
	Arachnoidea Паукообразные	**Acarina Клещи**				1	50,0
		Araneae Пауки				1	50,0
R. diluta	**Insecta Насекомые**	**Homoptera Равнокрылые хоботные**	Psyllodea Листоблошки			10	1,7
			Aphidodea Тли			559	95,7
			Cicadodea Цикадовые	Jassidae Кобылочки		12	2,1
			Cicadodea Цикадовые	Cercopidae Слюнявицы		2	0,3
			Cicadodea Цикадовые			1	0,2
		Diptera Двукрылые		Muscidae Настоящие мухи		13	2,6
				Phoridae Горбатки		4	0,8
				Chloropidae Злаковые мушки		7	1,4
				Asilidae Ктыри		2	0,4
				Syrphidae Журчалки	Baccha	1	0,2
				Tendipedidae Звонцы, дергуны		164	33,3
				Simulidae Мошки		24	4,9
				Itonididae Галлицы		3	0,6
				Heleidae Мокрецы		2	0,4
				Bibionidae Толстоножки		2	0,4
				Culicidae Настоящие комары		53	10,8
				Fungivoridae Грибные комарики, мушки		6	1,2
				Не определены		211	42,9
		Hymenoptera	Parasitica Паразитические	Chalcididae Хальцидиды		5	26,3

		Перепончатокрылые	перепончатокрылые	Ichneumonidae Наездники		5	26,3
				Не определены		6	31,6
				Cynipidae Орехотворки		3	15,8
		Coleoptera Жуки	Polyphaga Разноядные жуки	Staphylinidae Хищники, коротконадкрылые		1	25,0
				Chrysomelidae Листоеды		1	25,0
				Не определены		1	25,0
				Nitidulidae Блестянки		1	25,0
		Ephemeroptera Поденки				53	100,0
		Plecoptera Веснянки				16	100,0
		Trichoptera Волосистокрылые или Ручейники				1	100,0
		Hemiptera Настоящие полужесткокрылые		Miridae Травяные клопы, слепняки		1	100,0
	Arachnoidea Паукообразные	**Araneae Пауки**				14	100,0

Приложение 2

Таблица 1 - Схема расчета биологического индекса для оценки вероятностной степени участия бледной ласточки в эпизоотическом процессе

Интегрированные параметры, суммарное значение их максимального балла	Градация параметров	Бледная ласточка
1	2	3
Приуроченность к водоемам (120)	в период миграций	35
	в период предотлетных скоплений	35
	в гнездовой период, стоячие водоемы	20
	в гнездовой период, реки	30
	в гнездовой период, стоячие солоноводные водоемы	0
Образование скоплений (110)	внегнездовые скопления до 10-50 особей	50
	внегнездовые скопления > 50 особей	30
	колониальность в гнездовой период	30
Наличие сезонных перемещений (90)	трансконтинентальные	90
	кочевки в пределах региона	0
	локальные подвижки	0
Степень контакта с человеком (110)	синантропные	80
	являющиеся биологическим ресурсом	0
Доля численности вида в примагистральных, Центральных и Южных районах края (90)		55
Численность в регионе (70)		70

Характер пребывания (60)	залетные	0
	пролетные	20
	гнездящиеся оседлые	0
	гнездящиеся перелетные	40
Связь с селитебными антропогенными ландшафтами (100)		70
Трофический биотоп и способы кормления (35)	среди древесной и кустарниковой растительности	0
	перофильные степные и полевые растительные сообщества	0
	агроландшафты	5
	литораль	0
	на водоеме	25
	пищевые объекты и места кормежки в селитебном ландшафте	5
Хищные птицы-орнитофаги или падальщики (100)		0
Уровень эвритопности (40)		30
Места рекреаций и присады (50)	дороги, ЛЭП	10
	литораль	35
	лесопарковые зоны	5
	антропогенные постройки	0
Наличие территориальных связей с очагами гриппа птиц (130)		130
Всего		900