

СТРУКТУРА РАЦИОНА ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA* PALL. В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2009 г. Е. А. Бельский, Е. А. Бельская

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: belskii@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.11.2008 г.

В 2005–2007 гг. изучали структуру рациона птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. в зоне сильного загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской обл.) и на фоновой территории. Вблизи источника выбросов уменьшается разнообразие рациона, увеличивается доминирование одного из таксонов (чешуекрылые). На загрязненной территории возрастает доля нехарактерных кормовых объектов (прямокрылые, герпетобионтные беспозвоночные), что связано с деградацией лесных местообитаний, увеличивается изменчивость размеров приносимых птенцам беспозвоночных. Мухоловки-пеструшки обеспечивают птенцов необходимым количеством корма, однако его полноценность в зоне загрязнения снижена по сравнению с фоновой территорией.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, рацион, промышленное загрязнение.

Для животных пища выступает в роли одного из важнейших экологических факторов, определяющих распространение конкретных видов, их обилие и роль в биогенном круговороте вещества и энергии. Несмотря на интенсивные исследования в этой области, лишь единичные работы посвящены изменениям состава корма птиц в условиях техногенного загрязнения (Гилязова, 1999; Eeva et al., 1997, 2005). Вместе с тем загрязнение среды, воздействуя на все компоненты экосистемы, способно модифицировать структуру и продуктивность сообществ, в том числе обилие и разнообразие беспозвоночных (Катаев и др., 1983; Богачева, 1986; Воробейчик и др., 1994; Бутовский, 2001; Бельская, Зиновьев, 2007; Eeva et al., 1997; Kozlov, 1997). Вследствие этого могут трансформироваться сложившиеся трофические связи, имеющие особое значение для консументов высших уровней. Отмечаемое снижение репродуктивных показателей птиц на загрязненной территории может быть связано как с интоксикацией организма, так и с ухудшением качества корма (Eeva et al., 1997, 2005). Однако эта проблема исследована еще недостаточно. Изменение структуры рациона птиц, а также размерных характеристик собираемых птицами кормовых объектов в условиях промышленного загрязнения среды на Урале совершенно не изучено.

Цель настоящей работы — охарактеризовать таксономическую и размерную структуру рациона и оценить количество корма, поглощаемое

птенцами мухоловки-пеструшки в условиях загрязнения лесных экосистем южной тайги Среднего Урала тяжелыми металлами и диоксидом серы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проведена в 2005–2007 гг. в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного близ г. Ревды Свердловской обл. Это одно из крупнейших предприятий цветной металлургии в России — в 1989 г. объем выбросов (оксиды серы, азота, соединения фтора и полиметаллическая пыль) составлял 140.7 тыс. т/год (Воробейчик и др., 1994). В настоящее время выбросы сократились в 5 раз — в 2005 г. они составляли 27.5 тыс. т/год (О состоянии окружающей природной среды..., 2006). Однако накопленное в депонирующих природных средах количество загрязнителей продолжает оказывать высокую токсическую нагрузку на все компоненты экосистем. За более чем 60-летний период работы комбината в его окрестностях сформировалась геохимическая аномалия с повышенным (в 10–100 раз по сравнению с фоновым) содержанием в почве тяжелых металлов (Pb, Cu, Zn, Cd), As и других элементов.

В окрестностях СУМЗа выделены территории с различным уровнем загрязнения тяжелыми металлами и разной степенью деградации природных лесных экосистем (Воробейчик и др., 1994;

Бельский и др., 2005): импактная зона (сильное загрязнение, простирается до 3 км от завода), буферная (умеренное воздействие, 3–15 км) и фоновая (содержание загрязнителей в депонирующих средах в пределах регионального фона, более 15 км от завода).

В пределах лесных массивов в каждой зоне заложены постоянные площадки с искусственными гнездовьями для птиц — плотность развески 2 гнездовья на 1 га. Сбор материала проводили на участках осиново-березового леса на двух площадках в импактной зоне (1 и 1.5 км от СУМЗа, площадь 41 га и 13 га) и на одной площадке в фоновой зоне (27 км к западу от СУМЗа, 25 га). Пробы корма собраны в 35 гнездах у птенцов мухоловки-пеструшки в импактной зоне (666 кормовых объектов) и в 45 гнездах — в фоновой (940 объектов). Для сбора проб корма использовали лигатуры из лески (Кулигин, 1981), которые накладывали на шею птенцов на 30–50 мин. Перед снятием лигатур из пищевода птенцов с помощью пинцета вынимали пищевые комки, а в случае их отрывания собирали корм со дна гнезда. При этом, если комки рассыпались на отдельные объекты и идентификация индивидуальных комков была невозможна, собранный материал использовали для характеристики структуры рациона, но не для определения массы комка. Возраст птенцов составлял 6–11 дней (день вылупления принят за 0). Показано, что размеры приносимых птенцам порций корма стабилизируются начиная с 6-го дня жизни птенцов (Slagsvold, Wiebe, 2007). Таким образом, наши данные характеризуют рацион птенцов на протяжении большей части их пребывания в гнезде (вылет из гнезда происходит обычно в возрасте 15 дней).

Пищевые комки хранили индивидуально в пробирках Эппендорфа в 70%-ном этиловом спирте. В лаборатории комки выкладывали на фильтровальную бумагу в чашках Петри, осторожно разделяя объекты и распрямляя животных, если они были сложены. Беспозвоночных подсушивали на фильтровальной бумаге до видимого исчезновения жидкости с покровов, контролируя на электронных весах KERN 770 падение массы при испарении фиксатора. Массу отмечали с точностью до 0.1 мг после стабилизации показаний весов в течение 5–10 с. Массу пищевого комка рассчитывали как сумму масс составляющих его объектов.

Беспозвоночных определяли до семейства и измеряли длину тела в выпрямленном состоянии: от переднего края головы до конца надкрылий — у жуков и клопов, до конца брюшка — у имаго бабочек, мух и других насекомых с длинными крыльями, а также у пауков, личинок бабочек и пилильщиков. Измерения проводили под микроскопом МБС-10 с использованием окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм.

За частотой кормления птенцов наблюдали из укрытия в утренние часы (с 7 до 11 ч местного времени, в среднем по 3 ч в каждом гнезде), в сухую погоду. Возраст птенцов составлял 10–12 дней. Для анализа использовали только гнезда, где кормили оба родителя. Общая продолжительность наблюдений составила 28.4 ч на 10 гнездах в фоновой зоне и 31.2 ч — на 11 гнездах в импактной.

Анализ структуры рациона мухоловки-пеструшки проведен на уровне отрядов с использованием индекса Бергера-Паркера (доля максимально представленного таксона в общей выборке), отражающего величину доминирования, и индекса полидоминантности (величина, обратная индексу доминирования Симпсона), характеризующего степень таксономического разнообразия (Песенко, 1982).

Чтобы установить, как изменяется роль того или иного таксона в рационе мухоловки-пеструшки в условиях высокой токсической нагрузки по сравнению с фоновой территорией, мы использовали показатель (в дальнейшем — “индекс изменения рациона”)

$$I = (P_{ni} - P_{nb}) / (P_{ni} + P_{nb}),$$

где P_{ni} — доля (% биомассы) i -го таксона в рационе в импактной зоне, P_{nb} — доля i -го таксона в рационе в фоновой зоне. Этот показатель изменяется от -1 (таксон присутствует в рационе мухоловки в фоновой зоне, но отсутствует в импактной) до $+1$ (таксон отмечен в рационе птенцов в импактной зоне, но не отмечен в фоновой). Если доли конкретного таксона в сравниваемых зонах совпадают, индекс равен нулю. Для анализа использованы только таксоны, которые регулярно встречались в корме мухоловки-пеструшки, а также прямокрылые и моллюски.

При характеристике пищевых комков и кормовых объектов в случае нормального распределения данных использовали среднее арифметическое и доверительный интервал, при логнормальном — среднее геометрическое, при неизвестном законе распределения — медиану и межквартильный размах.

Для оценки обилия беспозвоночных в кронах деревьев (часто используемая птицами для сбора корма микростация) мы провели кошение энтомологическим сачком по нижним ветвям берез на тех же площадках, на которых проводили сбор пищевых комков. На каждой площадке в 2006 г. выполнено по 3 учета (по 50 взмахов сачком) в конце июня — в период массового выкармливания птенцов. Кроме того, в 2005–2006 гг. был проведен учет относительного обилия насекомых-филлофагов по повреждениям листьев березы пушистой *Betula alba* L. На каждой площадке случайным образом выбирали по 30 деревьев с расстоянием между ними ≥ 20 м. С южной стороны дерева на высоте 1.5–2 м срезали по одной ветви

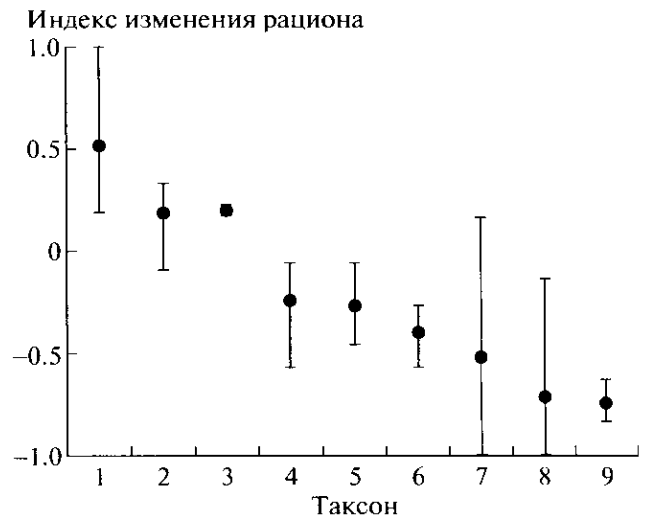
длиной 30–40 см (количество листьев составляло от 15 до 40). Ветви помещали индивидуально в полиэтиленовый пакет. Учет повреждений осуществляли в лаборатории в максимально короткие сроки после срезки ветвей. Для данной работы учитывали сплошное выедание листовой пластинки (мезофилл вместе с жилками) и скелетирование (только мезофилл), которые характерны для личинок чешуекрылых *Lepidoptera* и пилильщиков *Hymenoptera*, *Symphyla*, личинок и имаго жесткокрылых *Coleoptera*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для характеристики структуры рациона мухоловки-пеструшки на первом этапе мы использовали долю таксонов в % от общего количества кормовых объектов. Анализ показал, что основу рациона птенцов составляли несколько отрядов: пауки *Aranea* – на незагрязненной территории их доля варьировала в разные годы от 18.0 до 24.3% от общего количества кормовых объектов, чешуекрылые *Lepidoptera* – 12.9–20.8%, двукрылые *Diptera* – 8.1–24.3%, жесткокрылые *Coleoptera* – 9.4–17.6%, перепончатокрылые *Hymenoptera* – 9.7–16.0%, равнокрылые *Homoptera* – 8.3–14.6%. В импактной зоне по сравнению с фоновой может повышаться доля пауков (до 33.7%), чешуекрылых (до 25.8%) и равнокрылых (до 24.6%). Доля перепончатокрылых в рационе птенцов в импактной зоне постоянно меньше, чем в фоновой.

Структура рациона варьирует от года к году. Различия между выборками значимы как на фоновой территории (анализ по таблицам сопряженности: $\chi^2 = 84.7$, $df = 14$, $p < 0.001$), так и в импактной зоне ($\chi^2 = 129.9$, $df = 14$, $p < 0.001$), поэтому сравнение зон загрязнения проводили отдельно в каждый год исследований. Различия в структуре рациона на сравниваемых участках были значимы: в 2005 г. – $\chi^2 = 28.7$, $df = 9$, $p < 0.001$; в 2006 г. – $\chi^2 = 24.5$, $df = 7$, $p < 0.001$; в 2007 г. – $\chi^2 = 26.8$, $df = 6$, $p < 0.001$ (отряды, представленные менее чем пятью особями, при сравнении объединены).

Следует отметить, что количество особей жертв, часто используемое для характеристики структуры рациона, может не отражать роль тех или иных объектов в питании птиц. Энергия, поступающая с тем или иным компонентом корма, зависит от его массы. Даже при большом количестве мелких насекомых их роль в поступлении энергии остается незначительной. Так, в 2006 г. в корме птенцов в импактной зоне равнокрылые (среди которых преобладали тли *Aphidinea*) занимали 2-е место по количеству особей, но лишь 7–8-е – по массе. На наш взгляд, использование биомассы дает более адекватную оценку роли отдельных видов корма в рационе птиц.



Среднее и размах варьирования индекса изменения рациона ($n = 3$ года исследований).

Таксон: 1 – *Orthoptera*, 2 – *Aranea*, 3 – *Lepidoptera*, 4 – *Diptera*, 5 – *Coleoptera*, 6 – *Hymenoptera*, 7 – *Hemiptera*, 8 – *Mollusca*, 9 – *Homoptera*.

На протяжении всего периода наблюдений основу рациона птенцов мухоловки-пеструшки составляли чешуекрылые (табл. 1). Вторым по биомассе отрядом на фоновой территории выступали в разные годы жесткокрылые и двукрылые, в импактной зоне – пауки. В группу основных кормовых объектов входили также перепончатокрылые. Постоянно встречались в рационе равнокрылые, клопы, на фоновой территории также моллюски, а на загрязненной – прямокрылые. Остальные таксоны, доли которых составляли менее 1%, регистрировались в корме птенцов не каждый год.

Анализ структуры рациона птенцов мухоловки-пеструшки на уровне отрядов показал большее разнообразие, измеряемое индексом полидоминантности, на фоновой территории по сравнению с импактной (см. табл. 1). Доминирование сильнее выражено в зоне сильного загрязнения: индекс Бергера-Паркера в каждый год исследований выше, чем в фоновой зоне.

Сравнение индексов изменения рациона у разных таксонов позволило выделить 3 отряда, роль которых в рационе модельного вида возрастала в импактной зоне: прямокрылые, пауки и чешуекрылые (см. рисунок). Доля остальных отрядов в импактной зоне в среднем за три года была меньше, чем в контроле, хотя в отдельные сезоны доля двукрылых, жесткокрылых и клопов приближалась к фоновому уровню.

Средняя масса пищевых комков в импактной зоне в течение всего периода наблюдений была выше, чем в фоновой зоне, однако значимые различия отмечены только в 2006 г. (тест Манна-Уитни, $p = 0.02$), в то время как среднее количество

Таблица 1. Структура рациона птенцов мухоловки-пеструшки в двух зонах загрязнения (2005–2007 гг.), доля таксонов в % от влажной массы корма

Таксон	Зона загрязнения					
	фоновая			импактная		
	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Чешуекрылые Lepidoptera	45.5	28.2	28.0	65.7	44.3	39.7
Жесткокрылые Coleoptera	14.4	14.3	8.1	5.4	8.0	7.2
Перепончатокрылые Hymenoptera	13.0	9.1	18.8	6.4	2.5	10.8
Пауки Araneae	12.4	11.3	13.1	10.3	22.0	25.5
Двукрылые Diptera	8.1	23.6	27.4	7.2	19.0	7.5
Равнокрылые Homoptera	2.8	4.5	1.9	0.6	0.6	0.2
Клопы Hemiptera	1.3	3.7	0.1	1.8	0.6	0
Моллюски Mollusca, Pulmonata	1.1	2.6	2.2	0.8	0	0
Прямкрылые Orthoptera	0.4	1.8	0	0.9	2.6	6.2
Верблюдки Raphidioptera	0.3	0	0	0	0	0.3
Тараканы Blattoptera	0.3	0	0.2	0	0	0
Сетчатокрылые Neuroptera	0.2	0	0	+	0.4	1.0
Сенокосцы Opiliones	0.1	0.7	0	0	0	0
Сеноеды Psocoptera	0.1	0	0	0	0	0
Скорпионницы Mecoptera	0	0.2	0	0.3	0	0
Ручейники Trichoptera	0	0	0	0.6	0	1.2
Равноногие Isopoda	0	0	0	0	0	0.4
Многоножки-хилоподы Chilopoda	0	0	0.2	0	0	+
Общая биомасса, мг	15219.1	8409.4	9531.6	16081.9	8778.7	9412.8
Общее количество особей	374	278	288	291	203	172
Количество отрядов	14	11	10	12	9	12
Индекс Бергера-Паркера	0.46	0.28	0.28	0.66	0.44	0.40
Индекс полидоминантности	3.74	5.51	4.69	2.20	3.46	4.02

Примечание: (+) – менее 0.05%.

объектов в одном пищевом комке в фоновой зоне было больше, чем в импактной. Различия наблюдались во все годы исследований, но значимыми были в 2006 и 2007 гг. (табл. 2). Очевидно, большая масса комков при меньшем количестве объектов в них в импактной зоне должна быть связана с большей величиной самих особей жертв.

Анализ величины добываемых мухоловкой-пеструшкой беспозвоночных показал, что масса одного кормового объекта в импактной зоне лишь в 2007 г. значимо превышала фоновую (см. табл. 2, тест Манна-Уитни, $p < 0.01$). При близких значениях медиан на сравниваемых участках во все годы исследований в импактной зоне отмечалось увеличение амплитуды изменчивости массы кормового объекта: максимальные значения в 1.7–3.3 раза превышали таковые в фоновой зоне. Доля ($\pm SE$) крупных объектов (масса 100 мг и более) вблизи СУМЗа составила $14.5 \pm$

$\pm 0.7\%$, что значимо больше ($t = 2.8, p < 0.05$), чем на фоновой территории ($7.4 \pm 1.4\%$).

Анализ на уровне отрядов выявил значимое влияние фактора “зона загрязнения” на массу собираемых мухоловкой пауков и гусениц бабочек (табл. 3). Фактор “год” значимо влиял только на массу двукрылых. Взаимодействие обоих факторов было значимым у большинства отрядов. Масса имаго чешуекрылых не зависела ни от зоны загрязнения, ни от года. На загрязненной территории птицы добывали более тяжелых пауков и личинок чешуекрылых (2005–2007 гг.), имаго двукрылых (2006–2007 гг.), имаго жесткокрылых и перепончатокрылых (2005 г.). Напротив, собираемые птицами имаго двукрылых в 2005 г. в импактной зоне были легче, чем в фоновой. Массы имаго жесткокрылых и перепончатокрылых в 2006–2007 гг. значимо не различались в сравниваемых зонах.

Таблица 2. Характеристики пищевых комков и кормовых объектов птенцов мухоловки-пеструшки в двух зонах загрязнения

Показатель	Зона загрязнения					
	фооновая			импактная		
	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Масса пищевого комка, мг						
Среднее геометрическое (<i>n</i>)	89.6 (133)	68.6 (78)	67.2 (80)	92.6 (111)	85.4* (76)	80.7 (86)
Доверительный интервал	80.8–99.3	60.2–78.1	56.2–80.4	79.7–107.6	73.6–99.1	69.1–94.4
Min–max	17.5–371.8	10.7–206.0	3.3–234.9	13.3–500.0	18.6–680.4	14.5–499.0
Количество объектов в одном пищевом комке						
Медиана (<i>n</i>)	2 (133)	2 (78)	2 (80)	2 (112)	1 (76)*	1 (86)
Межквартильный размах	1–3	1–3	1–3	1–3	1–3	1–2
Min–max	1–9	1–10	1–11	1–8	1–18	1–15
Масса одного кормового объекта, мг						
Медиана (<i>n</i>)	25.6 (367)	23.3 (269)	24.7 (283)	24.1 (287)	20.5 (198)	35.0** (171)
Межквартильный размах	10.0–54.1	8.3–40.6	9.7–47.4	10.8–47.8	1.2–50.7	13.8–77.4
Min–max	0.7–287.7	0.4–206.0	0.2–168.0	0.7–500.0	0.7–680.4	0.4–499.0
Длина одного кормового объекта, мм						
Среднее арифметическое (<i>n</i>)	9.5 (362)	8.4 (267)	8.7 (280)	9.5 (285)	8.1 (198)	9.6*** (171)
Доверительный интервал	9.0–10.0	7.9–8.9	8.2–9.2	8.9–10.1	7.4–8.8	8.8–10.3
Min–max	2.3–29.0	1.8–22.5	1.8–23.0	1.7–33.7	2.4–30.3	2.1–27.2

Примечание. Различия между импактной и фоновой зонами в конкретный год значимы при: * $p < 0.05$ (тест Манна-Уитни), ** $p < 0.01$ (тест Манна-Уитни), *** $p < 0.05$ (F -критерий ANOVA).

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа различий массы кормовых объектов мухоловки-пеструшки между годами и зонами загрязнения (данные логарифмированы)

Факторы и их взаимодействие	Aranea (<i>df</i> = 343)		Lepidoptera				Diptera, имаго (<i>df</i> = 221)		Coleoptera, имаго (<i>df</i> = 128)	
	<i>F</i>	<i>p</i>	имаго (<i>df</i> = 85)		личинки (<i>df</i> = 185)		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
			<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>				
Год	1.34	0.26	0.15	0.86	1.49	0.23	3.48	<0.05	2.40	0.09
Зона загрязнения	30.02	<0.001	0.62	0.43	26.49	<0.001	3.09	0.08	1.49	0.22
Год × зона	8.03	<0.001	0.53	0.59	3.11	<0.05	8.04	<0.001	5.35	<0.01

Примечание. Различия с уровнем значимости $p < 0.05$ выделены жирным шрифтом.

Средняя длина кормового объекта в 2005 и 2006 гг. не различалась в обеих зонах (см. табл. 2), но в 2007 г. показатель в импактной зоне был в среднем больше, чем в фоновой (однофакторный дисперсионный анализ, $F = 4.0$, $df = 1$, 449, $p < 0.05$). Распределения длины кормовых объектов на сравниваемых участках в разные годы имеют сходную форму: модальный интервал 5.0–9.9 мм (38–43% всех объектов), на втором месте по относительной частоте интервал 10.0–14.9 мм (18–32% объектов), на третьем месте интервал 0–4.9 мм (17–20%, и лишь в 2006 г. в импактной зоне 31%). Сравнение распределений длины кормовых объ-

ектов между зонами по критерию Колмогорова-Смирнова в 2005 и 2007 гг. не выявило существенных различий, но они были значимы в 2006 г. при $p < 0.05$. Несмотря на близость средних показателей в обеих зонах, диапазон изменчивости размеров пищевых объектов в импактной зоне больше. При сходных нижних пределах длины добываемых беспозвоночных их максимальная длина в условиях загрязнения была больше, чем в контроле.

Высокая степень хитинизированности покровов, характерная для крупных беспозвоночных, а также для имаго в отличие от личинок, делает их

Таблица 4. Обилие беспозвоночных в кронах берез *Betula alba* L. в двух зонах загрязнения (кошение энтомологическим сачком, среднее количество особей на 50 взмахов \pm SE)

Таксон	Зона загрязнения			
	фоновая		импактная	
	Имаго	Личинки	Имаго	Личинки
Чешуекрылые Lepidoptera	4.3 \pm 2.8	4.3 \pm 1.2	1.3 \pm 0.3	5.3 \pm 2.8
Жесткокрылые Coleoptera	15.7 \pm 3.5	1.0 \pm 0.6	7.0 \pm 1.7*	16.7 \pm 5.9*
Перепончатокрылые Hymenoptera	24.3 \pm 9.9	0.3 \pm 0.3	53.7 \pm 11.3	0.3 \pm 0.3
Пауки Araneae	7.0 \pm 3.2	—	7.7 \pm 2.0	—
Двукрылые Diptera	48.3 \pm 8.4	0	36.7 \pm 14.3	0
Равнокрылые Homoptera	5.0 \pm 0.6	20.3 \pm 4.3	26.0 \pm 5.0*	69.3 \pm 4.9*
Клопы Hemiptera	1.7 \pm 1.2	3.0 \pm 2.1	5.0 \pm 1.2	0.7 \pm 0.3
Моллюски Mollusca, Pulmonata	0.3 \pm 0.3	—	0	—
Сетчатокрылые Neuroptera	4.7 \pm 1.8	0	0.7 \pm 0.7	0
Сенокосцы Opiliones	0.3 \pm 0.3	0	0	0
Сеноеды Psocoptera	4.3 \pm 0.3	0	3.0 \pm 0.0	0
Трипсы Thysanoptera	2.3 \pm 0.9	0	2.3 \pm 0.9	0

* Различия между импактной и фоновой зонами значимы при $p < 0.05$ (t -критерий Стьюдента).

менее пригодными для питания птенцов. Даже в пределах такой группы мягких пищевых объектов, как личинки чешуекрылых, встречаются гусеницы (семейство Nymphalidae), для которых характерно волосистое тело и крупные, обычно ветвящиеся выросты. Доля таких “неудобоваримых” объектов в 2005–2006 гг. составляла 4.8–9.5% биомассы гусениц чешуекрылых на фоновой территории и 30.3–48.0% — в импактной зоне. Доля имаго муравьев Formicidae в биомассе перепончатокрылых в среднем (\pm SE) за три года на фоновом участке была равна 22.3 \pm 13.0%, а на импактном — 39.8 \pm 8.1%. Пауки из семейства Lycosidae, обитающие на поверхности почвы и подстилки, обладают мощной головогрудью с прочным экзоскелетом. Их доля возрастала с 8.9 \pm 3.7% добываемых пауков в фоновой зоне до 40.5 \pm 10.4% в импактной. Напротив, доля мягких двукрылых из семейства Rhagionidae, охотно используемых мухоловками на фоновой территории (46.9 \pm 12.9% от общей биомассы двукрылых в корме птенцов), резко снижалась в импактной зоне (0.2 \pm 0.2%).

Среднее количество прилетов на одного птенца в час в фоновой зоне (среднее \pm SE 6.29 \pm 0.44, $n = 10$ гнезд) и в импактной (5.23 \pm 0.64, $n = 11$) значимо не различалось (критерий Стьюдента $t = 1.35$, $p > 0.05$). Некоторое уменьшение частоты прилетов в импактной зоне по сравнению с фоновой компенсируется увеличением средней массы приносимой порции корма. Количество корма, приходящееся на одного птенца в час, рассчитанное как произведение средней за три года массы пищевого комка в каждой зоне на среднюю частоту

кормления, было сопоставимо: на фоновой территории — 472.3 мг, в импактной зоне — 451.2 мг.

Значимые различия обилия беспозвоночных в кронах деревьев между зонами обнаружены только у двух отрядов (табл. 4): у жесткокрылых обилие имаго в импактной зоне по сравнению с фоновой уменьшается, а личинок — увеличивается; у равнокрылых в импактной зоне возрастает обилие как имаго, так и личинок.

Учет насекомых-филлофагов по повреждениям листьев березы пушистой показал снижение их обилия вблизи источника выбросов по сравнению с фоновой территорией. Доля (\pm SE) поврежденных листьев березы в 2005–2006 гг. в фоновой зоне превышала таковую в импактной: 2005 г. — соответственно 75.7 \pm 3.1% (везде $n = 30$ деревьев) и 17.0 \pm 2.5% (сравнение долей после ф-преобразования Фишера, $F = 13.37$, $p < 0.01$), 2006 г. — 66.1 \pm 3.8% и 30.5 \pm 3.5% ($F = 7.96$, $p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По литературным данным (Cramp, Perrins, 1993), мухоловка-пеструшка весьма пластична в выборе пищевых объектов. Места сбора корма и ее рацион зависят от типа местообитания и погодных условий. И все же для сбора корма этот вид предпочитает лиственные деревья и кустарники (Иноземцев, 1978). Для сопоставимости результатов мы проводили исследования в участках мелколиственного леса и использовали соответствующие литературные данные. Так, в мелколиственном лесу Московской области (Иноземцев,

1978) доля чешуекрылых в рационе мухоловки-пеструшки составила 21.9% от общего количества кормовых объектов, перепончатокрылых — 19.9%, жесткокрылых — 18.4%, двукрылых — 17.2%, пауков — 8.3%. В березовом лесу Ильменского заповедника (Южный Урал) основу рациона составляли (Зубцовский, 1978) чешуекрылые (35.6–50.6% от общего количества объектов и 67–72.3% от общей биомассы), пауки (20.1–34.2% и 11.4–16% соответственно), жесткокрылые (6–14.3% и 8.1–6.4% соответственно).

Наши данные согласуются с опубликованными. В районе исследований в корме птенцов мухоловки-пеструшки преобладали чешуекрылые, жесткокрылые, двукрылые, пауки и перепончатокрылые (см. табл. 1). Регулярно, но в малом количестве в корме птиц встречались равнокрылые, клопы и прямокрылые. Несмотря на небольшую долю в биомассе, на фоновой территории в корме птиц регулярно отмечались моллюски. Представители нескольких отрядов поедались случайно. Было бы неправильно относить к ним и моллюсков, которые при относительно низкой доле в рационе являются важным источником кальция, необходимого для формирования скелета птенцов. К необычным находкам следует отнести мокриц (*Isopoda*) и многоножек — обитателей лесной подстилки и верхних горизонтов почвы. Чтобы их добыть, мухоловкам приходится применять не свойственные им способы кормежки. Следует отметить, что наряду с беспозвоночными в пищевых комках в импактной зоне встречаются и комочки грязи. По-видимому, мокриц наряду с почвой мухоловки используют в качестве минеральной подкормки для птенцов в условиях дефицита моллюсков.

Нами отмечено возрастание роли чешуекрылых, пауков и прямокрылых в рационе птенцов в импактной зоне (см. рисунок). Эти данные согласуются с результатами исследований в окрестностях медно-никелевого завода в г. Хяръявалта (Финляндия), где также показано увеличение доли личинок бабочек и пилильщиков в корме мухоловки-пеструшки на загрязненной территории (Eeva et al., 2005). Однако в отличие от нашего района там в зоне сильного загрязнения наблюдали увеличение также доли жесткокрылых при снижении доли имаго чешуекрылых и пауков.

Перестройка структуры рациона мухоловки-пеструшки, по-видимому, связана с изменением обилия разных групп беспозвоночных в результате трансформации местообитаний. Техногенное загрязнение приводит к угнетению и разреживанию древостоя, увеличению площади открытых участков и улучшению освещенности (Воробейчик и др., 1994). Травяно-кустарничковый ярус разрежен и местами отсутствует, в его составе лесные виды замещаются луговыми и эксплерентами. Параллельно перестраивается структура на-

селения беспозвоночных-хортобионтов: увеличивается абсолютное и относительное обилие сосущих фитофагов (равнокрылые *Cicadinea*, клопы *Lygaeidae*), сокращается доля в сообществе грызущих фитофагов (личинки чешуекрылых, моллюски) и зоофагов (пауки, клопы *Nabiidae*) (Воробейчик и др., 1994; Нестерков, Воробейчик, 2009). Проведенные нами учеты беспозвоночных в кронах берез также показывают увеличение обилия равнокрылых в условиях загрязнения (см. табл. 4). На территории, загрязняемой выбросами СУМЗ, отмечено снижение обилия герпетобионтных беспозвоночных, при этом в сообществе возрастает доля журилиц *Carabidae* и паукообразных *Arachnida* (Бельская, Золотарев, 2004). Увеличение доли пауков в рационе птенцов связано с повышением их роли в сообществе, а также их заметности на поверхности почвы при угнетении травяного покрова (см. также Eeva et al., 1997). Возрастание доли короткоусых прямокрылых *Acrididae* в корме птенцов на загрязненной территории, по-видимому, связано с увеличением их плотности (Нестерков, Воробейчик, 2009), а также с расширением населенных ими безлесных участков. Сокращение доли моллюсков в рационе объясняется их исчезновением из сообществ почвенной мезофауны и хортобионтов импактной зоны (Воробейчик и др., 1994; Нестерков, Воробейчик, 2009). Этот эффект связан с техногенным подкислением среды, приводящим к “вымыванию” из экосистемы кальция, необходимого моллюскам для построения раковины, а также с изменением микроклимата: вероятным снижением влажности приземного воздуха вследствие угнетения травостоя.

Структура рациона птиц может дать информацию о местах и способах добывания ими корма. В окрестностях медно-никелевого завода в Хяръявалте отмечено снижение обилия двукрылых (*Heliovaara, Väisänen, 1989*) и сокращение частоты схватывания добычи в воздухе у мухоловки-пеструшки (Eeva et al., 1997). Наши данные о снижении доли двукрылых в рационе птенцов в зоне воздействия выбросов СУМЗа согласуются с приведенными выше и косвенно также свидетельствуют об уменьшении использования воздушного пространства мухоловкой в условиях загрязнения. Показано также, что мухоловки-пеструшки кормятся на поверхности почвы на загрязненной территории чаще, чем на фоновой (Eeva et al., 1997). С этим выводом согласуется отмеченное нами вблизи СУМЗа увеличение доли пауков в рационе птенцов, в первую очередь пауков-волков *Lycosidae*, а также личинок жуков-шелкунов *Elateridae* и мокриц, обитающих на поверхности и в верхних слоях почвы и лесной подстилки. Увеличение частоты использования поверхности почвы при сборе корма в условиях загрязнения связано с частичной или полной деградацией тра-

востоя и улучшением заметности герпетобионтных беспозвоночных при одновременном снижении обилия летающих насекомых по сравнению с фоновой территорией. Подобные вынужденные изменения мест и приемов сбора корма у птиц отмечены и в других районах промышленного загрязнения, в частности, в Испании у синиц в окрестностях работающей на угле теплоэлектростанции (Brotons et al., 1998).

Соотношение в рационе птиц беспозвоночных разных размеров и с разной степенью хитинизированности покровов позволяет оценить пищевую ценность корма. Использование крупных объектов энергетически выгоднее, чем мелких, но размеры потенциальной добычи ограничены способностью птенцов употреблять корм определенных размеров. Показано (Slagsvold, Wiebe, 2007), что смертность младших птенцов в разновозрастных выводках обусловлена именно их неспособностью проглатывать крупный корм, который родители приносят в расчете на старших птенцов, составляющих большинство в выводке. Отмечаемое нами увеличение доли крупных объектов в зоне загрязнения по сравнению с фоновой территорией согласуется с наблюдениями на юго-западе Финляндии, где в окрестностях медно-никелевого завода также отмечено некоторое увеличение массы приносимых мухоловками-пеструшками личинок чешуекрылых и пилильщиков по сравнению с фоновой территорией (Eeva et al., 2005). Увеличение изменчивости размеров добываемых беспозвоночных, а также доли объектов с грубыми покровами: гусениц семейства Nymphalidae, имаго муравьев, пауков-волков, одновременно со снижением доли мягких объектов позволяет предположить, что мухоловки-пеструшки в импактной зоне становятся менее разборчивыми при сборе корма.

Для оценки количества поглощаемого птенцами корма мы исследовали массу пищевого комка и частоту прилетов взрослых птиц с кормом к гнезду. Частота кормления птенцов в нашем районе близка к таковой в окрестностях медно-никелевого завода в Финляндии, где также не было выявлено значимых различий между контрольной и загрязненной территориями (соответственно 5.4 и 5.7 – по: Eeva et al., 2005), на одного птенца в час приходилось в соответствующих зонах 452 и 468 мг корма, что также близко к нашим оценкам. По-видимому, взрослые мухоловки-пеструшки в состоянии обеспечивать птенцов кормом и в деградированных участках леса.

Сравнение обилия беспозвоночных в корме и экосистеме позволяет судить об избирательности в питании птиц. Нами отмечено сокращение обилия филофагов (значительную часть которых составляют личинки чешуекрылых) по данным учета повреждений листьев березы либо отсутствие различий между участками по данным кошения

сачком в кронах. В то же время доля личинок чешуекрылых в рационе мухоловки-пеструшки возрастает в условиях загрязнения, что, по-видимому, указывает на избирательное использование птицами этого вида корма.

Таким образом, техногенное загрязнение среды способно приводить к изменению структуры пищевого рациона и характеристик кормовых объектов мухоловки-пеструшки. Эффекты загрязнения носят, по-видимому, опосредованный характер: через изменение лесных фитоценозов и связанную с этим перестройку населения беспозвоночных.

Вблизи источника выбросов уменьшается разнообразие рациона, увеличивается доминирование одного из объектов. Состав жертв в определенной мере отражает особенности биотопов: на загрязненной территории возрастает доля нехарактерных кормовых объектов (прямокрылые, герпетобионтные беспозвоночные), что связано с деградацией лесных местообитаний. В импактной зоне увеличивается изменчивость размеров приносимых птенцам беспозвоночных. В целом мухоловки-пеструшки на загрязненной территории обеспечивают птенцов необходимым количеством корма, однако его полноценность, по-видимому, снижается (например, в связи с исчезновением моллюсков и увеличением доли беспозвоночных с грубыми покровами).

Авторы благодарят Е.Л. Воробейчика за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания. Работа поддержана грантами РФФИ (№ 07-04-00075 и 08-04-91766-АФ), а также грантом Президента РФ НШ-1022.2008.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельская Е. А., Зиновьев Е. В.* Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в природных и техногенно-нарушенных лесных экосистемах на юго-западе Свердловской области // Сибир. экологич. журн. 2007. Т. 14. № 4. С. 533–543.
- Бельская Е. А., Золотарев М.П.* Реакции комплексов герпетобионтных членистоногих на воздействие выбросов Среднеуральского медеплавильного завода // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского / Ред. Круглов Н.Д. Смоленск: Изд-во Смолен. гос. ун-та, 2004. Вып. 4. С. 647–651.
- Бельский Е.А., Лугаськова Н.В., Карфидова А.А.* Репродуктивные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pall. и морфофизиологические характеристики ее птенцов в условиях техногенного загрязнения местообитаний // Экология. 2005. № 5. С. 362–369.
- Богачева И.А.* Зависимость численности насекомых-фитофагов от уровня загрязненности лесных биоценозов фтором // Техногенные элементы и животный организм: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 43–48.

- Бутовский Р.О.* Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям. М.: День серебра, 2001. 322 с.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Гилязова Е.В.* Изменение состава корма птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в зависимости от промышленного загрязнения на Кольском п-ове // Заповедное дело: Научно-метод. зап. комиссии РАН по заповедному делу / Ред. Павлов Д.С. М., 1999. Вып. 4. С. 44–48.
- Зубцовский Н.Е.* Структура населения птиц лесных биогеоценозов Ильменского заповедника и определяющие ее факторы: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 194 с.
- Иноземцев А.А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биогеоценозах. Л.: ЛГУ, 1978. 264 с.
- Катаев О.А., Голутвин Г.И., Селиховкин А.В.* Изменения в сообществах членистоногих лесных биоценозов при загрязнении атмосферы // Энтомологическое обозрение. 1983. Т. 62. № 1. С. 33–41.
- Кулигин С.Д.* Новый способ перевязывания шеи гнездовых птенцов насекомоядных птиц для прижизненного изучения их питания // Орнитология. 1981. Вып. 16. С. 174–175.
- Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л.* Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. С. 303–313.
- О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2005 г.: Гос. доклад / Правительство Свердловской обл. и др. Екатеринбург, 2006. 292 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Brotons L., Magrans M., Ferrús L., Nadal J.* Direct and indirect effects of pollution on the foraging behaviour of forest passerines during the breeding season // Can. J. Zool. 1998. V. 76. № 3. P. 556–565.
- Cramp S., Perrins C.M.* The birds of the Western Palearctic. V. 7. Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. 577 p.
- Eeva T., Lehikoinen E., Pohjalainen T.* Pollution-related variation in food supply in two hole-nesting passerines // Ecology. 1997. V. 78. № 4. P. 1120–1131.
- Eeva T., Ryöma M., Riihimöki J.* Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines // Oecologia. 2005. V. 145. P. 629–639.
- Heliövaara K., Väisänen R.* Invertebrates of young Scots pine stands near the industrialized town of Harjavalta, Finland // Silvia Fennica. 1989. V. 23. P. 13–19.
- Kozlov M.V.* Pollution impact on insect biodiversity in boreal forests: evaluation of effects and perspectives of recovery // Disturbance and Recovery in Arctic Lands: An Ecological Perspective. Crawford, R.M.M. (ed.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 213–250.
- Slagsvold T., Wiebe K.* Hatching asynchrony and early nestling mortality: the feeding constraint hypothesis // Animal Behaviour. 2007. V. 73. P. 691–700.