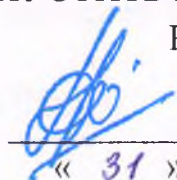


Министерство образования и науки Российской Федерации
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)
Институт Биологии, экологии, сельского и лесного хозяйства
(Биологический Институт)
Кафедра Зоологии позвоночных и экологии

ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ В ГЭК

 Руководитель ООП
д-р биол. наук
Д. С. Воробьев
« 31 » мая 2017 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
БЕРЕГОВОЙ И БЛЕДНОЙ ЛАСТОЧЕК РОДА *RIPARIA* ЮГА ЗАПАДНОЙ
СИБИРИ

по основной образовательной программе подготовки магистров
направление подготовки 06.04.01 - Биология
Щербакова Мария Михайловна

Научный руководитель ВКР
канд. биол. наук, доцент
 И. Г. Коробицын
подпись

« 29 » мая 2017 г.

Автор работы
студент группы №_01116_

 М. М. Щербакова
Подпись

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
1 Физико-географический очерк	5
2 Материалы и методы	15
3 Литературный обзор	25
4 Распространение ласточек на территории юга Западной Сибири	34
5 Морфологические особенности ласточек рода <i>Riparia</i>	38
6 Особенности биологии	48
7 Генетическое разнообразие ласточек рода <i>Riparia</i> на юго-востоке Западной Сибири	56
Выводы	63
Список использованной литературы	65

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия в систематике практически всех таксономических групп преобладают тенденции «видодробительства», приводящие к появлению новых видов [Абрамсон, 2009]. Так, среди птиц пересмотр коснулся двух видов трясогузок: желтой и желтоголовой [Pavlova et al., 2003].

Сходным образом, в конце XX в. на основе морфологических и экологических особенностей одному из подвидов береговой ласточки *Riparia riparia diluta* ряд авторов предложили присвоить статус самостоятельного вида – бледная ласточка *R. diluta* [Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993]. Достоверность различий данных видов подтверждена и на молекулярно-генетическом уровне [Pavlova et al., 2008]. Однако в настоящее время недостаточно сведений относительно биологических особенностей двух близкородственных видов. Также сложность вызывает вопрос о территориальном распространении двух видов, так как на значительной территории они обитают симпатрично. Несмотря на это, *R. riparia* и *R. diluta*, обитающие в Сибири, имеют разные места зимовок. Береговая ласточка летит в Африку, а бледная – в южную и юго-восточную Азию [Евтихова, Савченко, 2012].

В целом интерес к биологии этих видов связан с вопросами изучения конкуренции и явления колониальности, а также понимания процессов микроэволюции.

Целью данной работы является поиск особенностей биологии двух видов ласточек, подтверждающих их дифференциацию.

Задачи исследования:

1. Уточнить распространение видов на территории юга Западной Сибири;
2. Изучить морфологические особенности двух видов;

3. Оценить фенологические характеристики жизненного цикла ласточек;
4. Сравнить репродуктивные показатели двух видов;
5. Выявить закономерности расположения гнезд двух видов в структуре смешанной колонии и оценить их соотношение;
6. Провести анализ генетического разнообразия ласточек на юго-востоке Западной Сибири.

Автор выражает благодарность за помощь в сборе материала и написании работы: научному руководителю И. Г. Коробицыну, а также научному сотруднику лаборатории мониторинга биоразнообразия О. Ю. Тютенькову. Также выражает признательность сотрудникам Зоологического музея ТГУ С. С. Москвитину, К. М. Комарову и С. И. Гашкову за предоставленную возможность работы с коллекциями тушек. Отдельное спасибо с.н.с. лаборатории Мониторинга биоразнообразия Е. В. Кохонову за проведенные в окрестности с. Киреевск учеты и измерения ласточек, а также собранный материал на Оби (Кожевниковский район Томской области) и сотруднику КемГУ к.б.н. А. В. Ковалевскому за образцы для генетического анализа по Кемеровской области. Автор благодарит зав. кафедрой зоологии позвоночных и экологии и зав. лаборатории мониторинга биоразнообразия д.б.н., профессора Н. С. Москвитину за общее руководство темой по изучению биоразнообразия животных Сибири.

1 Физико-географический очерк района исследования

Географическое положение. Исследования проводились на юго-востоке лесной зоны Западной Сибири в бассейне р. Оби, ограниченном административными границами Томской области (Томское Приобье). Южная и северная границы территории определяются координатами 55,7° и 61,0° с.ш., западная и восточная – 75,0° и 89,4° в.д. Расстояние между крайними южной и северной точками составляет около 600 км. На севере исследуемая территория граничит с Тюменской, на западе – с Омской, на юге – с Новосибирской и Кемеровской областями, на востоке – с Красноярским краем [Иоганзен, 1971].

Рельеф исследуемой территории отличается исключительной равнинностью. Только юго-восточная часть Томского Приобья, куда заходят отроги Кузнецкого Алатау, достигает высоты 258 м над уровнем моря. От этой, наиболее высокой части, равнина наклонена на северо-запад. В этом же направлении течет и р. Обь, которая делит Томское Приобье на две почти равные половины: более возвышенное правобережье с отметками до 193 м и левобережье – до 166 м, где расположена северная часть (2,3 млн. га) крупнейшего в мире Васюганского болота [Земцов А. А., 1988; Евсеева, 2001].

В настоящее время рельеф преобразуется под влиянием экзогенных геоморфологических процессов, новейших и современных тектонических движений, а также деятельности человека [Земцов А. А., 1988].

Гидрография. Общая площадь открытых водоемов – рек и озер – Томского Приобья составляет 7803 км², то есть 2,5 % от всей территории [Евсеева, 2001].

Озера по территории распределены неравномерно, наибольшее их количество сосредоточено в пределах Обь-Иртышского междуречья и в северной части Томского Приобья. В пределах речных долин расположено огромное количество (более 29 тысяч, суммарная площадь зеркала

приблизительно равна 1560 кв. км) пойменных озер. Еще более многочисленны (83,6 тысячи, суммарная площадь зеркала около 2900 кв. км) и разнообразны озера, находящиеся вне речных долин, на водоразделах [Сурунов, Земцов, 1990].

Болота распространены по территории неравномерно. Так, междуречье Обь – Пайдугина – Кеть заболочено на 52 %, Обь – Васюган – на 38 %, а Тым – Пайдугина – только на 22 % [Березина, Лисс, 1977]. Заболоченность Обь-Иртышского водораздела в верховьях рр. Икса, Бакчар, достигает 80–100 % [Земцов В. А., 1988].

Основной водной артерией исследуемого района является река Обь. Выделяют Верхнюю Обь (от слияния рек Бии и Катунь до устья реки Томи), Среднюю (между устьями Томи и Иртыша) и Нижнюю (от устья Иртыша до впадения в Обскую губу). В пределах исследуемой территории лежит нижний отрезок Верхней Оби и верхняя часть Средней Оби общей протяженностью с юга на север 1169 км. Долина Верхней Оби выражена более отчетливо, русло реки спрямленное, ширина поймы на этом участке составляет 3–9, а долины – 25 км. Ниже впадения р. Томи Обь течет в лесисто-болотистых берегах таежной зоны. По мере продвижения к северу река за счет влияния притоков делается более мощной, долина ее становится широкой, плоской, пойма расширяется до 20-30 км, русло дробится, образуя сложную сеть рукавов, а коренные берега удаляются на значительное расстояние. Расчлененность на острова возрастает от юга к северу в связи с увеличением ширины поймы. На различных отрезках р. Оби пойма простирается по правобережью – в Кожевниковском районе Томской области, по левобережью – в Шегарском и Кривошеинском или же по обоим берегам Оби – далее к северу [Иоганзен, 1968; Ресурсы поверхностных..., 1972].

Река Обь на участке от г. Новосибирска до устья Иртыша принимает притоки равномерно как слева, так и справа. Главными из них на территории Томского Приобья, начиная с юга, являются реки Томь (839 км), Шегарка

(218), Чулым (1733), Чая (341), Кеть (1360), Парабель (470), Васюган (1120), Тым (1000). Кроме того, Обь принимает еще около 90 менее значительных притоков первого порядка – реки Шудельку, Пайдугину, Пиковский Еган, Вартовскую, Назинскую, Ильяк, Ларь-Еган и другие общим протяжением до 3000 км. Кроме того, имеется много небольших речек и ручьев [Иоганзен, 1971].

Река Томь, в нижнем течении которой проводили исследования, начинается в горах западного склона Абаканского хребта и Кузнецкого Алатау, несет свои воды через лесостепи Кузбасса и в пределах Томской области вступает в таежную зону. Впадает в р. Обь справа на 2677-м км от устья, площадь ее водосбора 62000 км^2 , длина 827 км. Томь, в отличие от прочих притоков Оби на исследуемой территории, характеризуется чертами горной реки: быстрым весенним подъемом воды, наличием летом выраженных дождевых паводков; преобладающим грунтом русла является галька и крупнозернистый песок. С выходом на Западно-Сибирскую равнину Томь становится равнинной многоводной рекой, образуя сеть водотоков и островов. Местами ширина ее поймы достигает 7–8 км [Ресурсы поверхностных..., 1972; Земцов В. А., 1988].

Помимо выше описанных рек исследования проводили на р. Чулым и р. Васюган.

Река Чулым, самый большой приток р. Оби по площади водосбора ($134\,000 \text{ км}^2$), впадает в нее справа на 2542-км, длиной 1799 км. Река берет начало в горах Кузнецкого Алатау. Так же, как и р. Томь, в верховьях примерно до г. Ачинска носит горный характер и течет среди возвышенных берегов в устойчивом русле, сложенным гравием и галькой. На участке от г. Ачинска до пос. Тегульдета река носит черты перехода от гор к равнине. На Томскую область приходятся равнинные участки в среднем течении [Ресурсы поверхностных..., 1972; Земцов В. А., 1988].

Река Васюган является левым притоком р. Оби, впадает в нее на 2169-м км от устья. Длина реки 1082, площадь водосбора 61800 км^2 . Васюган берет

начало в болотах Обско-Иртышского водораздела, имеет равнинный характер, очень извилистый, бассейн сильно заболочен [Ресурсы поверхностных..., 1972].

На реках исследуемой территории выделяются три гидрологических сезона: весеннее (или весенне-летнее) половодье, летне-осенний период и зимнюю межень [Земцов В. А., 1988].

Наибольшее значение на гнездование ласточек оказывает весеннее половодье. Так как в этот период может произойти подмывание и обрушение обрывистых берегов с норами ласточек, которые они позднее начинают рыть заново. Вместе с этим происходит и вымывание клещей, паразитирующих на ласточках и других представителей беспозвоночных из нор во время затопления данной территории.

Климат исследуемой территории характеризуется как переходный от умеренно-континентального Русской равнины к резко-континентальному Восточной Сибири [Евсеева, 2001]. Во многом он определяется географическим положением исследуемой территории к востоку от Уральских гор, на юго-востоке Западно-Сибирской равнины.

Значительная протяженность Томского Приобья с севера на юг обуславливает различное поступление солнечной энергии на его территории и продолжительность солнечного сияния. Количество суммарной солнечной радиации за год составляет на севере Томского Приобья (Александрово) – 80–83 ккал/см²; в центральной части (Колпашево) – 87 ккал/см²; на юге (Томск) – 90–93 ккал/см². Разница в наступлении природных фенологических процессов между южной и северной частями Томского Приобья составляет около 1–2 недель [Иоганзен, 1971; Рутковская, 1984; Евсеева, 2001]. Одна из причин значительной изменчивости погоды по дням и по сезонам – ее положение в центре Евразии, где сказывается влияние на климат, как континента, так и океана. Изменчивость погоды обусловлена также открытостью Западно-Сибирской равнины с севера и юга, что способствует проникновению воздушных масс как с Арктики, так и из Средней Азии. Основными

циркуляционными механизмами, определяющими перемещения воздушных масс, являются циклоны и антициклоны, а вихревые движения воздуха в них приводят к меридиональным переносам воздушных масс, межширотному обмену теплом и влагой [Трифенова, 1988]. Увлажнение территории в большой степени зависит от влаги, приносимой с Атлантики. Годовое количество осадков изменяется в среднем от 400 до 570 мм. На территории преобладают ветры южных и юго-западных направлений.

После зимы, которая в умеренных широтах достаточно сурова, отмечается интенсивный прирост солнечной радиации от февраля к марту и от марта к апрелю. Весна начинается во время устойчивого перехода среднесуточных температур через -5°C . В южных районах эта дата приходится на конец марта, в среднем за многолетний период у Томска – 30 марта; на севере Томского Приобья – начало апреля [Рутковская, 1984]. Южные и центральные районы Томского Приобья разделяются изотермой апреля $-0,5^{\circ}\text{C}$ и мая $+7,5^{\circ}\text{C}$, что сказывается на ходе развития весны в его южной и северной части [Западная Сибирь, 1963].

Лето начинается с периода, когда среднесуточная температура становится не ниже $+10^{\circ}\text{C}$. На юге Томского Приобья (Томск) эта дата приходится в среднем на 21 мая, в северной части (Александрово) – 31 мая. Средняя температура воздуха самого теплого летнего месяца июля на всей территории составляет $16,8\text{--}18,2^{\circ}\text{C}$. Продолжительность лета около 115 дней на юге и около 95 – на севере [Трифенова, 1988].

Осень начинается с устойчивым понижением суточной температуры ниже $+10^{\circ}\text{C}$, которое происходит на севере и северо-востоке территории 2–8 сентября, а на юге – 6–12 сентября, хотя первые заморозки отмечаются уже в августе. От августа к сентябрю уменьшается высота солнца над горизонтом, сокращается продолжительность дня и уменьшается поступление солнечной радиации.

Переход среднесуточных температур через -5°C является признаком наступления зимы. На юге она начинается в среднем в начале ноября, на севере – в конце октября [Иоганзен, 1971].

Почвы. Почвенный покров Томского Приобья довольно разнообразен, характеризуется высокой степенью мозаичности в зависимости от рельефа местности, геоморфологических условий и растительности [Герасько, Пашнева, 1980]. Равнинность территории, преобладание рыхлых поверхностных отложений, континентальность климата и высокая заболоченность обусловили формирование своеобразного почвенного покрова исследуемого района, характерными чертами которого являются:

- 1) доминирование дернового, подзолообразовательного и болотного почвообразовательных процессов;
- 2) резкая контрастность почвенного покрова на приречных дренированных участках и сильно заболоченных междуречьях;
- 3) постепенное качественное изменение его с севера на юг [Хромых, 1988].

Распространены следующие основные типы почв: подзолистые, подзолисто-болотные, серые лесные глеевые, серые лесные, черноземы, черноземно-глеевые, болотные и пойменные [Иоганзен, 1971].

В поймах рек преобладает пойменный, дерновый и болотный почвообразовательный процессы. Пойменный процесс характеризуется периодическим затоплением почвы и отложением на ее поверхности свежего наилка [Хромых, 1988]. Берега затопляются ежегодно. Таким образом, почвы регулярно обновляются за счет отложения наилка из глинистых, песчаных, пылеватых частиц и органических остатков, сносимых талыми водами с надпойменных террас и берегов. На поймах рек выделяются аллювиальные дерновые, дерново-слоистые, дерново-глеевые, болотные почвы [Евсеева, 2001].

Растительность. Растительность отличается большей пестротой на юге Томского Приобья, где условия рельефа и почвенного покрова более

разнообразны. При продвижении с юга на север состав растительности приобретает более однородный характер. В растительном покрове преобладает развитие лесов, которые покрывают свыше 60 % территории Томского Приобья [Хромых, 1988].

Вследствие того, что Томское Приобье протянулось с севера на юг почти на 5°, общее количество солнечного тепла нарастает с севера на юг, что сказывается также на увлажнении и почвообразовании. При продвижении к югу в растительном покрове кедр вытесняется более теплолюбивыми пихтой и елью, все большие площади занимают лиственные леса. Все Томское Приобье находится в зоне тайги, которая представлена на его территории тремя подзонами: средняя тайга, южная тайга и подзона подтаежных лесов или подтайга [Шумилова, 1962; Западная Сибирь, 1963].

В поймах рек наиболее развиты кустарниковые, луговые и водные фитоценозы. Среди древесных пород преобладают древовидные формы ивы. Луговая растительность занимает около 4% всей площади Томского Приобья. Луга подразделяются на пойменные (заливные) и суходольные (материковые). Суходольные наиболее развиты на юге и приурочены здесь к нераспаханным колючным лесам междуречий, к склонам, днищам балок. Среди пойменных лугов выделяют настоящие: кратко- и среднепоемные и заболоченные или долгопоемные [Шепелева, 1991].

В низовьях Томи, относящейся к южной части территории, ведущее положение занимают овсяницевые, лисохвостные, ежовые и полидоминантные разнотравно-злаковые луга. Среди мелколиственных лесов наиболее распространены кустарниково-разнотравные, березовые и осиновые древостои. Наименее заливаемые прирусловые гривы заняты смешанными и темно-хвойными травяными лесами. Пойма Томи на большем своем пространстве свободна от древесной растительности, которая группируется ближе к воде у озер и речек-проток [Рожанец, Рожанец-Кучеровская, 1928]. В целом в средних и верхних течениях рек основные площади пойм заняты

мелколиственными, смешанными и темнохвойными лесами, в нижних – развиты луга.

Животный мир. На территории области обитает более 16 тысяч видов беспозвоночных животных – насекомых, паукообразных и т.д. (точных данных по большинству классов и отрядов нет), 32 вида рыб [Гундризер, Юракова, 1991], 6 видов земноводных, 4 вида пресмыкающихся, более 300 видов птиц, включая гнездящихся, зимующих, оседло-кочевых и случайно залетных, и 64 вида млекопитающих [Москвитина и др., 2006].

Бедный видовой состав батрахо- и герпетофауны объясняется суровыми природными условиями Томского Приобья, расположенного практически полностью в таежной зоне. Это сказывается и на фауне птиц и млекопитающих, имеющей преимущественно характерный лесной облик. Среди птиц преобладают виды, связанные в своей жизнедеятельности с таежными лесами, - глухарь, рябчик, кедровка, сойка, кукушка, дятлы (желна, большой пестрый, трехпалый), филин, длиннохвостая неясыть, ястребиная сова, сычи (мохноногий и воробьиный), тетеревиный, некоторые виды мелких воробьиных птиц (пищуха, поползень, зеленая пеночка, таежный сверчок и др.) – и водно-болотными системами (гусеобразные, кулики, чайки, пастушковые). Велика доля лесных видов и в населении млекопитающих Томского Приобья: медведь, рысь, россомаха, соболь, лось, белка, бурндук, летяга, северный кожанок, многие виды мышевидных грызунов и насекомоядных. Обилие озер, рек и болот способствовало формированию интразонального водно-болотного териокомплекса, в состав которого входят водяная кутора, водяная полевка, ондатра, полевка-экономка, американская норка. Пойма Оби служит своеобразным «коридором» для продвижения северных видов животных на юг, а южных видов – в северные районы [Москвитина, Сучкова, 2009].

Можно выделить несколько десятков животных, влияющих на гнездование ласточек. Среди хищников, охотившихся на ласточек, в первую очередь, следует отметить чеглока [T. Szepe, 1992; R. Probst et al., 2011]. Также

к ним относятся коршун и ворона. К животным, которые охотятся путем проникновения в нору или ее разрушения, относятся: горностай, ласка, бродячие собаки [Колоярцев, 1989]. Последние, вероятно, послужили причиной разрушения гнезд в одной из частей колонии на Сенной Курье (Рисунок 1)



Рисунок 1 – Разрушенные гнезда ласточек в колонии на Сенной Курье

Норы береговых ласточек могут занимать другие воробьиные птицы: воробьи, большая синица, трясогузки, которые иногда гнездятся или ночуют в них [Колоярцев, 1989].

Хозяйственная деятельность в большей степени развита в южной части исследуемой территории, где проживает около 80 % населения Томской области [Райская, Юрков, 1988], что объясняется расположением здесь областного центра, историческими особенностями заселения, лучшими для хозяйственного развития природными и социально-экономическими условиями.

Большая часть сельскохозяйственных угодий Томского Приобья, составляющих около 4,4 % всей его площади, приходится на южные районы, где освоенность земель сельским хозяйством составляет от 18 до 45 %, тогда

как в северных районах – менее 1% [Евсеева, 2001]. При этом в южных районах среди сельскохозяйственных земель преобладает пашня (посевы зерновых и кормовых культур) – до 50–70 %, а в северных – сенокосы и пастбища.

Широко на исследуемой территории развито лесопользование, поскольку залесенность ее составляет более 60 %. В Томском Приобье она увеличивается к северу. Лесопользование ведет к заболачиванию вырубленных площадей, что увеличивает общую обводненность территории.

Северные районы менее освоены сельским хозяйством, и деятельность человека в основном представлена рыбалкой и охотой [Экологический..., 2004].

В левобережье Оби как на юге, так и на севере исследуемой территории широко развит нефтегазодобывающий комплекс. Это способствует развитию транспортной сети и посещению человеком самых удаленных районов области. Вместе с тем, значительная часть территории еще остается труднодоступной и мало изученной.

2 Материалы и методы

В основу данной работы положены материалы, собранные в период с 2013 по 2016 годы на реке Томи, где обследовано четыре колонии (Рисунок 2). Ежегодно учеты проводили на наиболее крупной колонии (6020 норок), расположенной на левом берегу р. Томи – напротив южной части города Томска в окрестности водоема Сенная Курья. Вторая и третья колония (153 и 1200 нор соответственно) располагались на обрывистых берегах протоки р. Томи в окрестности с. Калтай. Удаленность между ними около 2 км, а от города они располагались в 20 км выше по течению. Четвертая колония, состоявшая из нескольких десятков нор, располагалась на р. Томи в окрестности с. Вершинино на правом берегу, примерно в 30 км выше по течению от Томска.



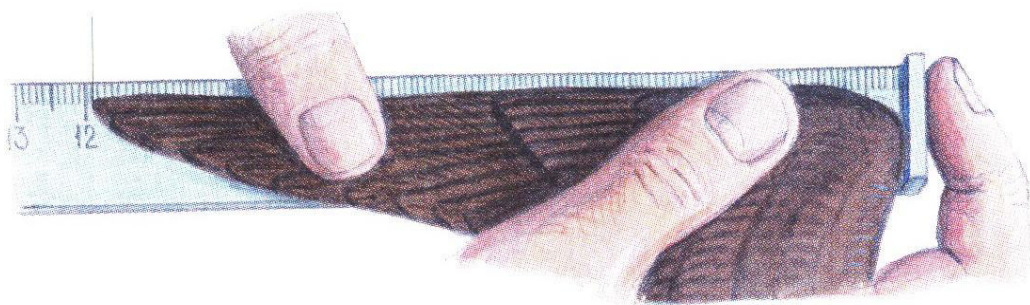
Рисунок 2 – Схема расположения колоний ласточек на р. Томи

Пятая из обследованных колоний находилась на р. Оби на юге области в окр. с. Киреевск, примерно на широте г. Томска (насчитывала несколько сотен гнезд). Шестая колония, численностью в несколько сотен гнезд, обследована на севере области – в Каргасокском районе на р. Васюган – левом притоке Оби в окр. д. Большая Грива. Ее удаленность от Томска составляла 400 км на северо-запад по прямой. Седьмая из обследованных колоний расположена в окр. с. Минаевка Асиновского района на р. Чулым.

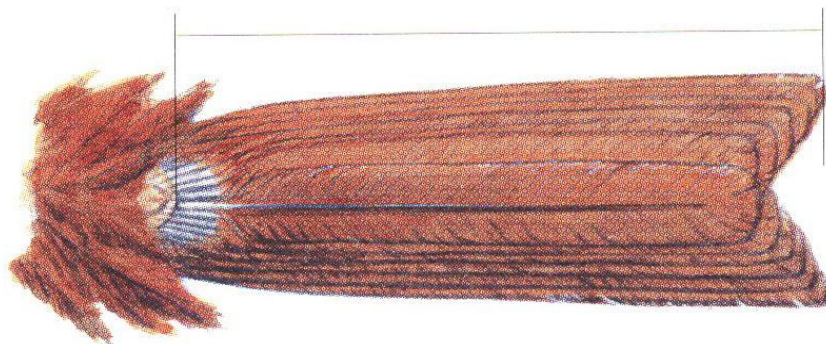
Для установления видовой принадлежности птиц отлавливали паутинными сетями, установленными перед норами ласточек, с последующим кольцеванием. Учеты и отлов проводили с периодичностью раз в пятидневку в июне–августе. Всего на р. Томи отловлено 835 ласточек, из которых 632 взрослых особи, на р. Васюган 21 птица, из них 12 взрослых, а также 100 взрослых птиц на р. Оби (окр. с. Киреевск). На р. Чулым 22 ласточки (11 взрослых). Также осмотрена коллекция зоологического музея Томского государственного университета (124 экземпляра).

Для сравнения двух видов взяли следующие морфометрические параметры: длина крыла, хвоста, цевки, клюва (полная и от ноздри), а также высота клюва (Рисунок 3). Крыло измерялось линейкой при максимальном выпрямлении по плоскости. Длина хвоста измерялась от основания центральной пары до конца крайних рулевых перьев. Остальные промеры выполнялись штангенциркулем. Длина клюва измерялась от переднего края ноздри до конца клюва (длина клюва от ноздри) и по коньку клюва от заднего края рамфотеки (полная длина клюва). Высота клюва измерялась на уровне переднего края ноздрей. Промеры цевки проводились от интертарзального сустава до основания среднего пальца [Ковалевский и др., 2012; Евтихова, Редькин, 2012].

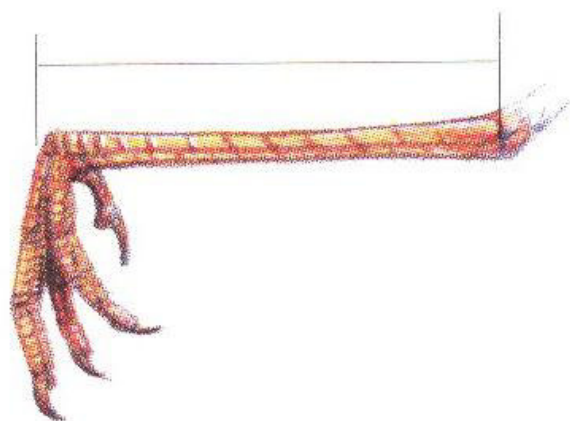
Обработку размерных параметров проводили в программах Statistica 8.0 и MS Excel с использованием статистических процедур.



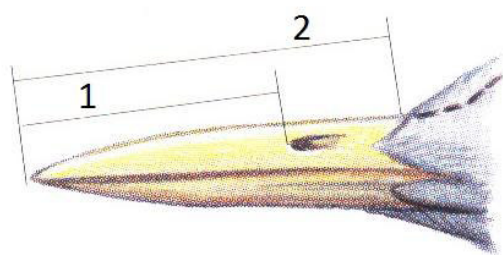
А.



Б.



В.



Г.

Рисунок 3 – Стандартные промеры частей тела птиц: А – длина крыла; Б – длина хвоста; В – длина цевки; Г.1. – длина клюва от ноздри; Г.2. – полная длина клюва [по Рябицеву, 2001].

Для точной видовой идентификации видов кроме размеров обращали внимание: на окрас оперения верха тела и грудной перевязи; выраженность границ грудной перевязи, кроющих уха и горла (горло у *R. riparia* чисто белое, у *R. diluta* – с сероватым оттенком). Важными признаками, имеющими значение в видовой идентификации, по мнению ряда авторов [О. А. Горошко, В. М. Лоскот, А. Н. Евтихова, А. П. Савченко] являются оперенность цевки (полностью оперенная у *R. diluta* и представленная у *R. riparia* пучком перьев у основания заднего пальца); цвет лап; окрас редуцированного первого махового пера (у береговой практически не отличается от остальных маховых, а у бледной ласточки – светлое и хорошо контрастирует с ними). Нами также учитывались и проверялись эти признаки. Для подтверждения фактов различий сделаны фотографии (Рисунки 4 и 5).



Рисунок 4 – *R. diluta*



Рисунок 5 – *R. riparia*

Для оценки гнездовой численности проводили учет норок ласточек путем тотального обследования колоний с выделением жилых и нежилых гнезд. Жилыми являлись норы со следами жизнедеятельности в них, а также отсутствием паутины, мха и другой растительности внутри.

Для выявления фенологических стадий размножения и оценки плодовитости использовали видеоскоп ZVE 150SD. Плодовитость оценивали

по количеству яиц в кладке, а в ряде случаев – по количеству птенцов. На участке Сенная Курья анализ проводили на основе данных по 135 норам береговой ласточки и 236 – бледной. В колонии в окрестности Калтая оценено более 400 нор обоих видов.

С целью выявления начала откладки в колонии в конце мая – первой половине июня гнезда проверялись на предмет наличия яиц. В случае неполной, еще формирующейся кладки, дату начала определяли путем обратного отсчета дней, исходя из того, что у ласточки яйцекладка моноциклическая (одно яйцо за сутки) [Маркс, 1986]. Если же кладка к моменту осмотра полностью сформировалась (т.е. в последующие дни количество яиц не увеличивалось), то определить точную дату начала откладки не представлялось возможным. В таких случаях дату появления первого яйца в гнезде определяли также путем обратного отсчета от даты вылупления, зная, что насиживание длится в среднем 14–15 дней (по некоторым данным от 12 до 21 дня) [Колоярцев, 1989; Рябицев, 2014]. Однако когда птенцы уже появились, этот способ уже не подходил. Поэтому, опираясь на известные работы по динамике развития птенцов [Turner, Bryant, 1979; Колоярцев, 1989; Прокофьева, 2006] выделили 6 возрастных стадий. Таким образом, 1. Голые птенцы (1–3 дня) – только вылупились; 2. Полуголые (4–6 дней) – у птенцов появляются пеньки перьев, кожа просвечивает; 3. Частично оперенные (7–9) – кисточки раскрываются на треть; 4. Полуоперенные (10–12) – перья сформированы на половину; 5. Почти летные (13–15) – покрыты перьями, находятся перед вылетом; 6. Летные (16–20 дней) – вылетают из гнезда. Путем оценки возраста птенца и обратного отсчета дней от его постэмбрионального и эмбрионального развития, выявляли примерную дату начала откладки.

Для выявления локального распределения видов в смешанной колонии проводили маркирование гнезд цветными метками, согласно гнездящемуся в нем виду. Норы, занимаемые береговыми ласточками, отмечали стикерами оранжевого цвета с нанесенным на него номером, который различали

дистанционно с помощью бинокля, что позволяло быстро находить индивидуальные гнезда (Рисунок 6). Подобный способ оказался удачным для маркировки гнезд в исследовании по изучению колониальности береговой ласточки в США [Hoogland, Sherman, 1976]. Вид определяли путем визуального наблюдения за ласточками, посещающими конкретные норы. Полученные данные заносили на распечатанные схемы-фотографии контрольного участка. Гнезда с береговыми ласточками на фотографиях отмечали зеленым, с бледными – оранжевым цветом. На Сенной Курье под наблюдением находилось 757 нор, в Калтае – более 400 гнезд.



Рисунок 6 – Гнезда *R. riparia*, отмеченные стикерами

Для поиска новых колоний ласточек и уточнения распространения видов в южной части Томской области проводили тотальное обследование р. Томи на участке от Сенной Курьи до д. Батурино. На лодке с мотором на невысокой скорости обследовали участок протяженностью около 30 км. Все найденные колонии наносили на схему с определением координат.

Для генетического анализа использовали 139 проб ласточек, собранных в разных колониях. Из них *R. diluta* принадлежали 70 образцов и *R. riparia* – 69 (Таблица 1).

Таблица 1 – Образцы для генетического анализа

Вид	Место сбора	Количество образцов	Обозначение образцов в данной работе
<i>R. diluta</i> (n=70)	Вершинино VR	5	D52VR, D53VR, D54VR, D55VR, D56VR
	Калтай КТ	19	D16KT, D17KT, D18KT, D19KT, D20KT, D21KT, D22KT, D23KT, D30KT, D31KT, D32KT, D33KT, D35KT, D36KT, D37KT, D38KT, D39KT, D58KT, D60KT,
	Кемерово КМ	7	D117KM, D124KM, D125KM, D133KM, D134KM, D135KM, D136KM
	Киреевск КК	16	D138KK, D141KK, D142KK, D143KK, D144KK, D145KK, D146KK, D147KK, D148KK, D149KK, D150KK, D151KK, D153KK, D155KK, D156KK, D157KK
	Сенная Курья КР	23	D1KR, D2KR, D3KR, D4KR, D5KR, D6KR, D7KR, D8KR, D9KR, D11KR, D12KR, D14KR, D15KR, D24KR, D27KR, D28KR, D29KR, D41KR, D43KR, D44KR, D63KR, D64KR, D65KR
<i>R. riparia</i> (n=69)	Васюган VS	21	R67VS, R68VS, R69VS, R70VS, R71VS, R72VS, R73VS, R74VS, R75VS, R76VS, R77VS, R78VS, R79VS, R80VS, R81VS, R82VS, R83VS, R84VS, R85VS, R86VS, R87VS
	Калтай КТ	4	R34KT, R59KT, R89KT, R90KT
	Кемерово КМ	13	R118KM, R119KM, R120KM, R121KM, R122KM, R123KM, R126KM, R127KM, R128KM, R129KM, R130KM, R131KM, R132KM
	Сенная Курья КР	9	R10KR, R25KR, R26KR, R46KR, R47KR, R66KR, R91KR, R92KR, R93KR
	Минаевка МН	22	R95MN, R96MN, R97MN, R98MN, R99MN, R100MN, R101MN, R102MN, R103MN, R104MN, R105MN, R106MN, R107MN, R108MN, R109MN, R110MN, R111MN, R112MN, R113MN, R114MN, R115MN, R116MN

Выделение ДНК из разных тканей (мышцы, перья, кровь) проводили набором для выделения нуклеиновых кислот из тканей животных Qiagen (США) согласно протоколу производителя. Условия ПЦР взяты из работы Zink с соавторами [2006]. Для амплификации митохондриального гена НАДН-дегидрогеназы субъединицы II (ND2) (1041 пн) использовали праймеры: metL (5'-AAGCTATCGGGCCCATAACCCG-3') и ASN (5'-GATCRAGGCCCATCTGTCTAG-3'). Условия реакции: начальная денатурация 2,5 минуты – 95 °С, далее 40 циклов: денатурация 94 °С – 30 секунд, отжиг 56 °С – 30 секунд, элонгация 72 °С – 1 минута, и заключительная стадия синтеза – 10 минут при 72 °С. Для проверки возможной гибридизации двух видов секвенировали интрон ядерного гена

MUSK I3 (609 пн). Использовали следующие праймеры: MUSK-I3F (5'-СТТССАТГСАСТАСААТГГГГААА-3') и MUSK-I3R (5'-СТСТГААСАТТГТГГАТСТТАА-3'). Цикл ПЦР: 5 минут денатурация при 95 °C, затем пять циклов 20 секунд при 95 °C, 20 с – 58 °C и 75 с – 72 °C, далее пять циклов 20 с – 95 °C, 20 с – 56 °C и 75 с – 72 °C, по пять циклов 20 с – 95 °C, 20 с – 54 °C и 75 с – 72 °C, затем по 20 циклов 20 с – 95 °C, 20 с – 52 °C и 75 с – 72 °C и заканчивается цикл 3 мин при 72 °C. Всего проверено 5 особей ласточек, имевших промежуточные морфологические признаки двух видов.

Очистку ПЦР продукта проводили либо с помощью набора GenJet PCR Purification Kit (Thermo Scientific), либо ферментами (экзонуклеаза I и щелочная фосфатаза FastAPTM, Fermentas), согласно прилагаемой инструкции. В большинстве случаев, при наличии неспецифичного ПЦР-продукта и сложности подбора реакции по его уменьшению, искомым фрагмент вырезали из геля с последующей очисткой с помощью набора Gel extraction Kit (Thermo Scientific). Для секвенирования последовательности гена ND2 использовали пару праймеров L5215 5'-ТАТССГГСССАТАССССГААААТ-3' [Hackett, 1996] и H1064 5'-СТТТГААГГССТТССГГТТТА-3' [Drovetski et al., 2004]. Определение нуклеотидных последовательностей проведено на автоматическом секвенаторе ABI на базе НПЦ «Синтол», г. Москва, а также на базе НИИ Медицинской генетики (г. Томск).

Полученные нуклеотидные последовательности выравнивали в программе BioEdit 5.0.9. Наши данные сравнивали с последовательностями, полученными исследователями [Pavlova et al. 2008] для других географических областей. Для этого позаимствовали ряд последовательностей гена ND2 ласточек обоих видов из международной базы GenBank (Таблица 2).

Таблица 2 – Образцы из GenBank, используемые в работе

Вид	Локалитет	Количество образцов	Обозначение образца в GenBank (в данной работе)
<i>R. riparia</i>	Австрия	1	EF017016.1 (R1AUS)
	Россия, Москва	2	EF016940.1 (R1MOS), EF016939.1 (R2MOS)
	Россия, Мезень (Архангельск. область)	10	EF016962.1 (R1MEZ), EF016961.1 (R2MEZ), EF016960.1 (R3MEZ), EF016959.1 (R4MEZ), EF016958.1 (R5MEZ), EF016957.1 (R6MEZ), EF016956.1 (R7MEZ), EF016955.1 (R8MEZ), EF016954.1 (R9MEZ), EF016953.1 (R10MEZ)
	Россия, Астрахань	3	EF016989.1 (R1AST), EF016974.1 (R2AST), EF016973.1 (R3AST)
	Россия, Вятка	4	EF017012.1 (R1VYA), EF017011.1 (R2VYA), EF017010.1 (R3VYA), EF016998.1 (R4VYA)
	Россия, Екатеринбург	1	EF016938.1 (R1YEK)
	Россия, Ямал	4	EF016994.1 (R1YAM), EF016993.1 (R2YAM), EF016992.1 (R3YAM), EF016979.1 (R4YAM)
	Россия, Ноябрьск	6	EF016988.1 (R1NOY), EF016987.1 (R2NOY), EF016986.1 (R3NOY), EF016985.1 (R4NOY), EF016984.1 (R5NOY), EF016983.1 (R6NOY)
	Казахстан, Алматы	1	EF016996.1 (R1ALM)
	Россия, Бурятия	10	EF017002.1 (R1BUR), EF017001.1 (R2BUR), EF016999.1 (R3BUR), EF016947.1 (R4BUR), EF016946.1 (R5BUR), EF016935.1 (R6BUR), EF016934.1 (R7BUR), EF016933.1 (R8BUR), EF016932.1 (R9BUR), EF016931.1 (R10BUR)
	Россия, Даурия	12	EU156350.1 (R1DAU), EU156349.1 (R2DAU), EU156348.1 (R3DAU), EU156347.1 (R4DAU), EU156346.1 (R5DAU), EU156345.1 (R6DAU), EU156344.1 (R7DAU), EU156343.1 (R8DAU), EU156342.1 (R9DAU), EU156341.1 (R10DAU), EU156340.1 (R11DAU), EU156339.1 (R12DAU)
	Монголия, Дорнод	2	EF016997.1 (R1MON), EF016982.1 (R2MON)
	Россия, Приморье	7	EF017009.1 (R1PRI), EF017008.1 (R2PRI), EF017007.1 (R3PRI), EF016944.1 (R4PRI), EF016943.1 (R5PRI), EF016942.1 (R6PRI), EF016941.1 (R7PRI)
	Россия, Сахалин	7	EF017006.1 (R1SAK), EF017005.1 (R2SAK), EF017004.1 (R3SAK), EF016976.1 (R4SAK), EF016975.1 (R5SAK), EF016937.1 (R6SAK), EF016936.1 (R7SAK)
<i>R. diluta</i>	Россия, Тыва	15	EF016980.1 (D1TYV), EF016972.1 (D2TYV), EF016971.1 (D3TYV), EF016970.1 (D4TYV), EF016969.1 (D5TYV), EF016968.1 (D6TYV), EF016967.1 (D7TYV), EF016966.1 (D8TYV), EF016965.1 (D9TYV), EF016964.1 (D10TYV), EF016952.1 (D11TYV), EF016951.1 (D12TYV), EF016950.1 (D13TYV), EF016949.1 (D14TYV), EF016948.1 (D15TYV)
	Россия, Иркутск	15	EF017014.1 (D1IRK), EF017013.1 (D2IRK), EF017003.1 (D3IRK), EF016991.1 (D4IRK), EF016990.1 (D5IRK), EF016978.1 (D6IRK), EF016977.1 (D7IRK), EF016945.1 (D8IRK), EF016930.1 (D9IRK), EF016929.1 (D10IRK), EF016928.1 (D11IRK), EF016927.1 (D12IRK), EF016926.1 (D13IRK), EF016925.1 (D14IRK), EF016924.1 (D15IRK)
	Россия, Бурятия	1	EF017000.1 (D1BUR)
	Монголия, Дорнод	2	EF016995.1 (D1MON), EF016981.1 (D2MON)

Для построения филогенетических деревьев использовали программу MEGA 5.0. по алгоритму Maximum Parsimony (MP) с бутстрэп поддержкой в 500 реплик. Использовали эволюционную модель Tamura-Nei с учетом гамма дистанций (+G). Для сравнения деревья строили также методами присоединения соседа – Neighbor-joining (NJ) и максимального правдоподобия – Maximum Likelihood (ML). При использовании последних методов топология между индивидами менялась не существенно. В узлах дерева, имеющих высокую бутстрэп поддержку, то есть показывающих достоверные различия или близость между индивидами в кластерах, эта поддержка сохранялась независимо от алгоритма построения дерева. Таким образом, мы отдали предпочтение построению дерева с помощью метода максимальной парсимонии (экономии) – MP. В качестве аутгруппы взяли деревенскую ласточку *Hirundo rustica* (последовательность из GenBank DQ176567.1). Сети гаплотипов строили в программе NetWork 5.0., для оценки нуклеотидного и гаплотипического разнообразия использовали программу Arlequin 3.5.1.2.

3 Литературный обзор

В конце XX в. на основе морфологических и экологических особенностей подвиду *Riparia riparia diluta* ряд авторов предложили присвоить статус самостоятельного вида [Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993]. Сейчас бледная *R. diluta* Sharpe et Wyatt, 1893 и береговая *R. riparia* L., 1758 ласточки являются самостоятельными видами.

В настоящее время у береговой ласточки выделяют 10 подвидов: *R. r. riparia* Linnaeus, 1758, *R. r. innominata* Zarudny, 1916, *R. r. ijimae* Lonnberg, 1908, *R. r. shelleyi* Sharpe, 1885, *R. r. eilata* Shirihai & Colston, 1992, *R. r. taczanowskii* Stegmann, 1925, *R. r. kolymensis* Buturlin, 1917, *R. r. sibirica* Evtikhova et Redkin, 2012, *R. r. goroshkoi* Evtikhova et Redkin, 2012, *R. r. macrorhyncha* Evtikhova et Redkin, 2012 [Евтихова, Редькин, 2012; Евтихова, Савченко, 2014]. Распространение подвидов береговой ласточки в северной Палеарктике показано на рисунке (Рисунок 7).

В Сибири известно 6 подвидов береговой ласточки, отличающихся оттенками окраски верха, особенностями полосы на груди, средними размерами тела, крыла, клюва, оперенностью цевки. По единичной особи определение подвида недостоверно. 1) *R. r. riparia* – относительно светлые, верх и полоска на груди коричневато-оливковые, полоска на груди с выраженным сужением посередине; европейский подвид, на восток – до западных подножий Урала и р. Урал в Оренбуржье, в Сибири могут встречаться залетные птицы. 2) *R. r. sibirica* – более темные, верх коричневато-бурый, полоска на груди с сужением посередине; большая часть Сибири, на запад – до Уральского хребта и востока Оренбуржья, на юг – до С. Казахстана, предгорий Алтая и Саян, на восток – до Лены. 3) *R. r. macrorhyncha* – окраской похожи на *sibirica*, отличаются от других подвидов заметно более крупным клювом; юг Тувы и соседние районы Монголии. 4) *R. r. kolymensis* – более темные и серые, чем *sibirica*, наиболее темные и тонкоклювые из всех; север Сибири к востоку от Верхоянского хребта. 5) *R.*

r. goroshkoi – мельче и светлее предыдущих подвигов, полоска на груди широкая, без резкого сужения посередине; юг Забайкалья. 6) *R. r. taczanowskii* – самые мелкие и светлые, полоска на груди широкая; Приамурье, в пределы региона заходит только крайняя западная часть ареала подвида [Рябицев, 2014].



Рисунок 7 – Распространение подвигов береговой ласточки *Riparia riparia* в северной Палерктике [Евтихова, Редькин, 2012]

Примечание – 1 – *R. r. riparia*; 2 – *R. r. sibirica*; 3 – *R. r. kolymensis*; 4 – *R. r. ijimae*; 5 – *R. r. taczanowskii*; 6 – *R. r. goroshkoi*; 7 – *R. r. macrorhyncha*; 8 – *R. r. innominata*.

В свою очередь, для бледной ласточки известны следующие подвиды: *R. d. gavrilovi* Loskot, 2001, *R. d. transbaykalica* Goroshko, 1993, *R. d. diluta* Sharpe et Wyatt, 1893, *R. d. indica* Ticehurst, 1916, *R. d. fohkienensis* La Touche, 1908, *R. d. tibetana* Stegmann, 1925 [Евтихова, Савченко, 2014].

1) *R. d. diluta* – спина с желтоватым оттенком, темя и лоб серые, горло с грязным желтовато-рыжеватым налетом, кроющие уха серые; Казахстан. 2) *R. d. transbaykalica* – более длинный, широкий и мощный клюв в отличие от *diluta*, более темная окраска спины, темя и лоб коричневые, горло более светлое, кроющие перья уха более коричневые, размеры тела крупнее в отличие от *diluta*; Забайкалье. 3) *R. d. gavrilovi* – относительно темная окраска с преобладанием серых тонов, крупные размеры; Средняя Сибирь. 4) *R. d. tibetana* – отличаются крупными размерами тела в сравнении с *diluta* и *transbaykalica*, менее широкий клюв в основании и несколько более темный грудной пояс, чем у забайкальской формы; юго-запад Китая. 5) *R. d. indica* – похожа на *diluta*, но меньшего размера, почти без хвостовой вырезки; Пакистан, Индия, северо-восток Афганистана. 6) *R. d. fohkienensis* – по окраске спины и хвостовой вырезке схожа с *diluta*, но имеет хорошо развитую грудную перевязь; центральная и восточная часть Китая [Горошко, 1993; Scheweizer, Aye, 2007; Коблик и др., 2006; Евтихова, Савченко, 2014].

Согласно приведенным данным, на территории Западной Сибири обитает лишь один подви́д береговой ласточки – *R. r. sibirica*. Что касается бледной ласточки, то в Сибири встречается также лишь один подви́д – *R. d. gavrilovi*.

Распространение ласточек рода *Riparia* в Палеарктике в гнездовой период в действительности не является сплошным, как долгое время было принято считать и отображать на картах ареалов. В некоторых районах полностью отсутствуют на гнездовании оба вида береговушек, на некоторых, местами обширных, пространствах гнездится только *R. diluta* и полностью отсутствует *R. riparia*. Так, гнездовые популяции обоих видов 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 Л.А. Портенко [1937] не отмечает *R. riparia* на гнездовании в горно-лесной зоне, подчёркивая при этом, что западнее и восточнее вид вполне обычен на

гнездовании и встречается по многим рекам, но совершенно отсутствует в горных местностях. В горах Алтая береговушка, по-видимому, полностью замещена *R. diluta* [Горошко, 1993; колл. Зоологического института РАН (ЗИН)], зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ)). В Туве *R. riparia* полностью отсутствует на большей части территории и обнаружена на гнездовании только в двух точках на крайнем юге республики [Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993; Коблик и др., 2011; Евтихова, Редькин, 2012]. В Восточной Сибири береговушки обоих видов 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, оба вида береговушек отсутствуют в высокогорной части Восточного Саяна, в горах, охватывающих северную оконечность Байкала, на Хамар-Дабане, в Ангара-Патомском нагорье [Васильченко, 1987; Малеев, Попов 2010]. При этом в Прибайкалье к северо-западу от Хамар-Дабана и западного берега Байкала гнездится только *R. diluta* [Горошко, 1993; колл. ЗИН, ЗММУ]. На Витимском плоскогорье [Измайлов, 1967] ласточки рода *Riparia* крайне редки (фактически известна только одна колония). В бассейне Лены и её притоков выше района Якутска, а также в юго-восточных районах Якутии *R. riparia* на гнездовании пока нигде не обнаружена. Размножающейся здесь найдена только *R. diluta* [ЗММУ; Архипов, Кондрашов, 2011]. Именно к этому виду принадлежит и упомянутый С. А. Бутурлиным [1917] экземпляр *R. r. ijimae* из Олёкминска. В области Колымского нагорья А. А. Кищинский [1968] отмечает этот вид только на пролёте. Нет сведений о размножении каких-либо береговых ласточек и из области Станового хребта. В Приморье вид размножается только в низовьях рек у побережья Татарского пролива [Елсуков 1975, 1984, 1999] и очень спорадично – на крайнем юге близ Владивостока и в Хасанском районе, а также на Приханкайской низменности [колл. ЗИН, ЗММУ, Государственного Дарвиновского музея (ГДМ);

Глущенко и др., 2006; Курдюков, 2009]. Севернее береговушка найдена уже только в пределах Хабаровского края в низовьях реки Бикин [Михайлов и др., 1998]. При этом вид совершенно отсутствует в Сихотэ-Алине. Для северо-восточного Китая есть сведения, что *R. riparia* отсутствует в области Большого Хингана. В Монголии оба вида распространены весьма неравномерно [Тугаринов, 1929; Сумъяа, Скрябин, 1989; Фомин, Болд, 1991], причём *R. riparia* более спорадична [Горошко, 1993], а точки находок, подтверждённые коллекционным материалом (ЗИН, ЗММУ), крайне малочисленны и условно могут быть разделены на две группы. Западная включает местонахождения в Котловине Больших Озёр, Дархатской котловине и на Хубсугуле, а также на смежных территориях южной Тувы. Восточная группа, к которой также прилегают места гнездования вида в Забайкалье, объединяет точки находок в бассейне Селенги и равнинных районах Восточной Монголии [Евтихова, Редькин, 2012]. Бледная ласточка *R. diluta* – характерный гнездящийся вид южных, юго-восточных и восточных районов Казахстана [Березовиков, 2012]. Найдена бледная ласточка и в Новосибирской области в смешанных колониях с береговушкой [Жуков и др., 2009]. Для Кемеровской области показано, что как в 80-е годы XX века, так и в настоящее время на территории совместно обитают береговая и бледная ласточка [Ковалевский и др., 2012]. На рисунке показано распространение ласточек обоих видов (Рисунок 8).

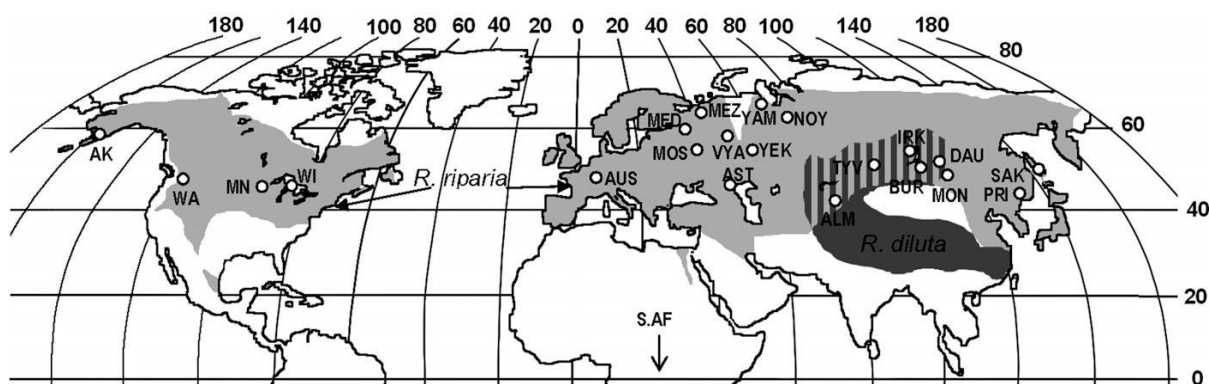


Рисунок 8 – Распространение ласточек *R. riparia* и *R. diluta* [Pavlova et al., 2008]. Примечание – Распространение *R. riparia* – светло-серый цвет; *R. diluta* – темно-серый.

Береговая и бледная ласточки являются типичными колониально-гнездящимися птицами.

Колония – относительно плотное, пространственно обособленное поселение животных [Харитонов, 2011]. Другими словами, колонией называют такой тип гнездового поселения, где расстояние между гнездами невелико и сравнимо с размером самих гнезд (концентрированное гнездовое поселение птиц) [Зубакин и др., 1983].

Колониальный образ жизни имеет свои минусы и плюсы. Так, характерными недостатками в колонии является конкуренция за места гнездования, гнездостроительный материал, партнеров. Также характерна повышенная передача эктопаразитов между членами группы. В свою очередь, колониальный образ жизни имеет выгоду по сравнению с одиночным гнездованием в защите от хищников. Они реже нападают на группу, чем на одиночную особь. При приближении хищника, ласточки совместно начинают издавать громкие крики, тем самым, предупреждают остальных об опасности. Также достоинством колониального образа жизни является социальность при добыче корма, так как поиск насекомых в группе производить проще и быстрее, чем в одиночку [Hoogland, Sherman, 1976; Brown, Hoogland, 1986].

Ласточки поселяются колониями, иногда – многотысячными, где норка от норки отстоит всего на 20–50 см [Рябицев, 2001]. Наименьшая дистанция между соседними норами – от 2 до 5 см [Колоярцев, 1989]. Известны случаи когда в одном общем туннеле располагались последовательно 2 гнезда [Ghent, 2001].

Чаще бывают колонии из нескольких десятков или нескольких сотен гнезд. Местами есть гигантские поселения из тысяч норок. И относительно редко, обычно у границ ареала, селятся небольшими группами или вовсе одиночными парами [Рябицев, 2001].

Биология береговой и бледной ласточек крайне схожа. Гнезда устраивают в норах, которые самостоятельно выкапывают в обрывах по

берегам рек и озер, а также в песчаных и глиняных карьерах. Обрывы могут иметь естественное происхождение, например, возникшие в результате проливных дождей, а также антропогенное, то есть вследствие хозяйственной деятельности человека – заброшенные котлованы под строительство домов, стенки траншей, временные раскопки, обрывы на откосах дорог. Наиболее часто гнездятся по берегам, подмываемым реками, но нередко – далеко от воды, в стенах песчаных карьеров и даже в небольших ямах с хотя бы невысокими, но крутыми стенками. При возможности выбора птицы предпочитают самые верхние слои грунта [Колоярцев, 1989; Горошко, 1993; Миловидов, Нехорошев, 2002; Хертуев, Дмитриева, 2010; Рябицев, 2014]. Известны случаи, когда в качестве мест гнездования ласточки используют искусственные структуры [Etxezarreta, Arizaga, 2014].

Береговые ласточки – наиболее эвритопные птицы, занимают различные природные и антропогенные ландшафты. При этом они стараются выбирать места, где есть открытые пространства вдоль берегов, и которые удобны для гнездования. В Забайкалье основным отличием гнездовой биологии береговой и бледной ласточек является то, что бледная может селиться в сухой степи (в оврагах и карьерах), а береговая – только в обрывах рек (в том числе и таежных) [Горошко, 1993].

Роят норку самец и самка, пользуясь клювом и лапками. Они охотно занимают старые гнезда, только немного углубляют их [Рябицев, 2014]. Однако, в статье Holmes с соавторами [1987] показано, что норку роют самцы, так как они прилетают несколько раньше самок. Также известно, что более взрослые ласточки возвращаются в колонию раньше молодых птиц [Jones, 1987].

Глубина норки зависит от плотности грунта и составляет от 0,2 до 1,5 м, чаще – 0,5–1 м. Диаметр хода 4–6 см, форма хода овальная, немного приплюснутая сверху. В мягком песчаном грунте стенки осыпаются и ход становится шире. В конце норки расширение – гнездовая камера с довольно

неаккуратной выстилкой из травы и крупных перьев [Рябицев, 2014]. Береговушки, занявшие старую нору, очищают коридор от обвалившегося грунта, убирают остатки прошлогоднего гнезда, обычно более или менее углубляют нору и сооружают новую гнездовую камеру; они быстрее справляются со своей работой, чем птицы, строящие новую нору [Колоярцев, 1989]. Физические характеристики гнезда (туннельная глубина, ширина и высота входного отверстия, наклон туннеля и др.) часто коррелируют с размерами частиц почвы. Один из важнейших факторов, а именно глубина норы, увеличивается, если пропорция мелких частиц (< 900 нм) в почве увеличилась [Heneberg, 2003].

Питаются ласточки исключительно насекомыми, ловят их в воздухе, чаще всего – у воды или над водой. Но могут собирать насекомых с воды, растений, земли, схватывая их на лету или присаживаясь. При похолоданиях или затяжных дождях, когда насекомые не летают, ласточки отсиживаются в норках, могут собираться по несколько птиц, прижиматься друг к другу, впадать в оцепенение с понижением температуры тела [Рябицев, 2014].

Осенний отлет начинается в конце июля, заканчивается в сентябре. Летят рыхлыми группами и стаями, нередко большими, из тысяч птиц. Места зимовки у береговушек находятся в Центральной Африке, а у бледных ласточек – в Юго-восточной Азии [Савченко и др., 2011].

В целом, как показывают публикации, интерес к этой группе ласточек, как одному из удобных объектов изучения, достаточно высок, и информация об их биологии постепенно накапливается. Так, изучение морфологических особенностей ласточек рассмотрено в работах: Г. П. Дементьева [1954], М. В. Колоярцева [1989], Э. И. Гаврилова, А. П. Савченко [1991], О. А. Горошко [1993], А. В. Ковалевского с соавторами [2012], В. К. Рябицева [2014], А. Н. Евтиховой, А. П. Савченко [2014] и других.

Гнездовой период, его фенологические характеристики описаны в работах: Г. П. Дементьева [1954], Л. П. Маркс [1986], М. В. Колоярцева

[1989], В. Н. Хертуева, А. В. Дмитриевой [2010], А. Н. Евтиховой, А. П. Савченко [2012], В. К. Рябицева [2014].

Вопросы колониальности рассмотрены в работах: J. Hoogland, P. Sherman [1976], Ch. Brown, J. Hoogland [1986], G. Jones [1987] и др.

Генетические особенности двух видов ласточек рассмотрены в работе А. Павловой [Pavlova et al., 2008].

Вместе с тем, на территории Томского Приобья вопросом совместного обитания двух видов практически никто не интересовался, поэтому поставленные в настоящей работе задачи актуальны и имеют важное теоретическое и практическое значение.

4 Распространение ласточек на территории юга Западной Сибири

До настоящего времени только береговая ласточка *R. riparia* упоминалась как гнездящийся вид на территории Томской области из ласточек рода *Riparia*. Отсутствие информации о бледной ласточке *R. diluta* стало поводом для выяснения ее распространения на данной территории, так как находки этой ласточки описаны южнее – в соседних Новосибирской и Кемеровской областях [Балацкий, 2006, Жуков и др., 2009; Ковалевский и др., 2012]. В Новосибирской области смешанная колония на р. Иня, насчитывала около 60 пар, с преобладанием бледной – 66,7 % [Жуков и др., 2009]. Для Кемеровской области выяснено, что *R. diluta* распространена по всему среднему течению р. Томи, а *R. riparia* достоверно отмечена только в одной колонии. В целом распространение обоих видов в Кемеровской области остается не уточненным, но предположительно на северо-западе области преобладает *R. riparia*, на юго-востоке – *R. diluta* [Ковалевский и др., 2012].

Смешанные колонии этих видов характерны и для Центральной Сибири. При этом, отдельные колонии бледной ласточки чаще расположены вдали от водоемов (например, на склонах карьеров), тогда как береговушки преимущественно гнездятся на речных обрывах [Евтихова, Савченко, 2012]. В Забайкалье О. А. Горошко [1993] отмечал гнездование этих видов только в отдельных колониях.

В результате обследования 7 колоний ласточек на территории Томского Приобья нами выяснено, что во всех колониях на юге области бледная ласточка существенно преобладает над береговой по численности. Доля ее в ряде относительно небольших колоний составляла 100 %, на Оби в окрестности с. Киреевск – доля бледной ласточки 98 %, в крупных колониях на Томи её доля составляла на Сенной Курье в разные годы от 82,5 до 94,4 %, а в окрестности с. Калтай – 80,8 %.

По всей вероятности, северная граница распространения бледной ласточки проходит немного севернее Томска. Это подтверждается тем, что в Кривошеинском и Чаинском районах (150-200 км от г. Томска), не говоря уже о Каргасокском районе (Рисунок 9) бледная ласточка на гнездовании не обнаружена.

Проведя анализ ласточек из коллекции зоологического музея ТГУ (1934–1981 гг.), нами выявлено, что все птицы из Асиновского, Каргасокского, Кожевниковского, Кривошеинского, Первомайского районов Томской области принадлежали к *R. riparia*. Ласточки из Томского района относились к двум видам со следующим соотношением: 75 % птиц – береговые, 25 % – бледные. При этом присутствие бледных ласточек, видимо, отмечалось достаточно давно: так ранние находки датировались 1949 годом.

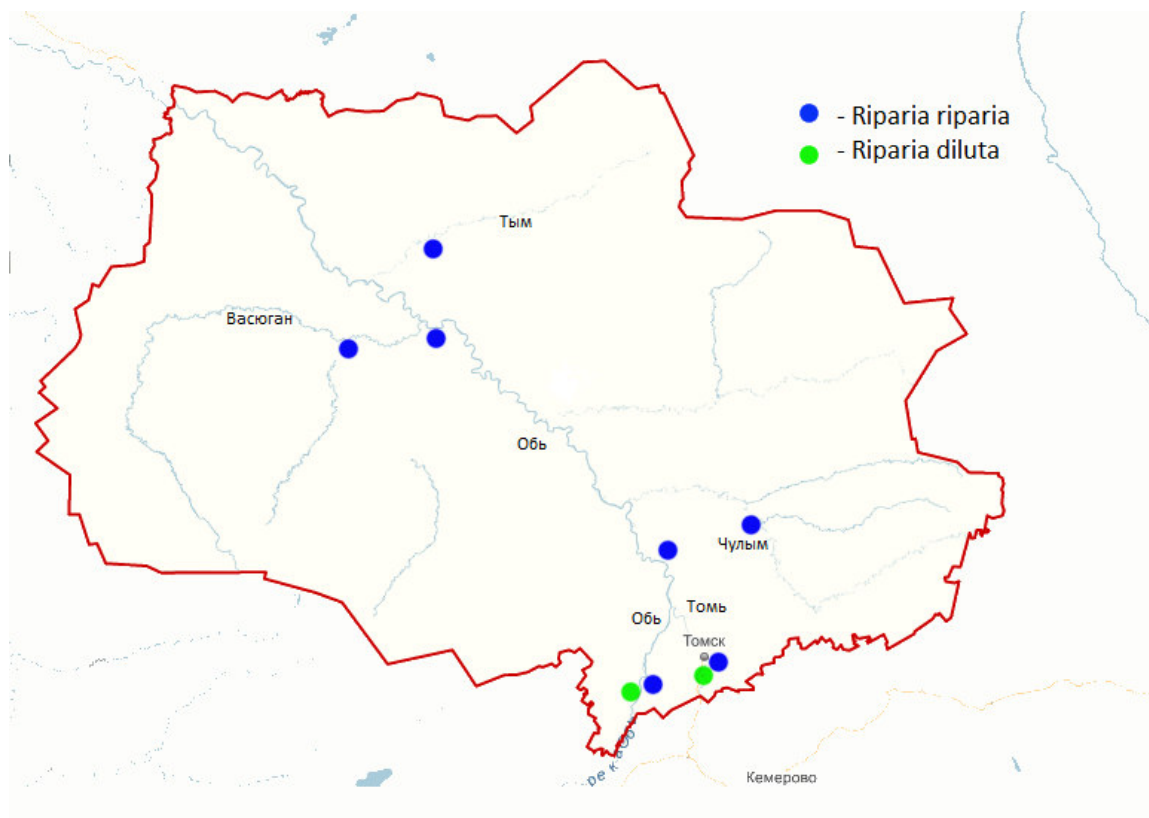


Рисунок 9 – Распространение ласточек рода *Riparia* на территории Томского Приобья (на основании современных данных и коллекций зоомузея ТГУ)

Также нами исследована территория юга Томской области с целью обнаружения колоний ласточек. Так во время обследования р. Томи на участке от Сенной Курьи до д. Батурино обнаружено 6 ранее не изученных колоний ласточек. Они указаны на ниже приведенной карте (Рисунок 10).



Рисунок 10 – Схема расположения колоний ласточек на р. Томи:

Примечание – ● – ранее известные колонии, ● – обнаруженные

Таким образом, в настоящее время на территории Томского Приобья достаточно четко прослеживается приуроченность бледной ласточки к южным районам и береговушки – к северным (Рисунок 9), однако остаются не полностью ясными вопросы о границе распространения бледной ласточки и соотношении видов на других крупных притоках Оби, расположенных между севером и югом – Чае, Кети, Чулыме и в среднем течении Оби в центральной части области.

5 Морфологические особенности ласточек рода *Riparia*

R. riparia и *R. diluta* в течение длительного времени рассматривались как один вид. Береговая и бледная ласточки несколько схожи, однако имеются показатели, явно указывающие на различие двух близкородственных видов.

Береговая ласточка меньше воробья. Окраска верха темно-бурая, снизу – белая, с бурой поперечной полосой на груди. Горло чисто-белое. Редуцированное первое маховое перо темное и практически не отличается от остальных маховых. Оперенность цевки представлена у *R. riparia* пучком перьев у основания заднего пальца. Вырезка хвоста неглубокая. Ноги у большинства птиц *R. riparia* имеют светловато-бурую окраску. Издалека можно спутать с городской ласточкой, отличается от нее полностью темной спиной и темной полоской на груди. Самец и самка внешне не различаются, сезонных различий в окраске нет. Молодые похожи на взрослых, но имеют на темном верхе чешуйчатый рисунок, образованный охристыми каемками на перьях, полоса на груди шире, чем у взрослых.

Бледная ласточка очень похожа на береговушку, светлее и немного меньше. Наиболее заметные отличия: перевязь на груди бледная, без четких границ, нижняя граница маски также нечеткая. Горло у *R. diluta* – с сероватым оттенком. Редуцированное первое маховое перо у бледной ласточки – светлое и хорошо контрастирует с остальными. Ноги темно-серой окраски. Цевка полностью оперенная [Горошко, 1993; Евтихова, Савченко, 2014; Рябицев, 2014]. Молодые особи слабо отличаются от взрослых. Перья надхвостья, задней части спины, плечевых и верхних кроющих крыла с рыжеватыми каемками. У некоторых экземпляров подобные каемки имеются на всех перьях спины. Молодые птицы бледной ласточки практически неотличимы от молодых береговушек [Рябицев, 2014].

Считается, что окрас оперения и контрастность его отдельных участков являются наиболее значимыми для диагностики форм *R. riparia* и *R. diluta*.

О. А. Горошко [1993] предложены такие дополнительные характеристики (в порядке убывания диагностической важности), как грудная перевязь, выраженность границ между кроющими уха и горла, окрас кроющих уха, окрас редуцированного первостепенного махового, а также глубину вырезки хвоста и степень оперенности цевки (Таблица 3).

Таблица 3 – Диагностические признаки береговой и бледной ласточек [Горошко, 1993]

Признак	<i>R. riparia</i>	<i>R. diluta</i>
Грудная перевязь	Четкая	Размытая
Выраженность границы между кроющими уха и горла	Граница четкая	Граница размытая
Окраска кроющих уха	Незначительно светлее темени, значительно темнее горла, с буроватым оттенком	Заметно светлее темени, незначительно темнее горла, с серым оттенком
Окраска редуцированного первостепенного махового	Темное. Контраст между ним и наружным опахалом второго первостепенного махового отсутствует либо незначительный	Светлое. Контраст между ним и наружным опахалом второго первостепенного махового хорошо заметен
Глубина вырезки хвоста	Обычно более 7 мм	Обычно менее 7 мм
Степень оперенности цевки	Обычно небольшой пучок перьев	Обычно оперена вся цевка или ее большая часть

В. Лоскот [2006] указывал на то, что наиболее значимыми для дифференциации *R. riparia* и *R. diluta* является сочетание следующих признаков: окрас оперения верха тела и грудной перевязи, выраженность границ грудной перевязи и оперенность цевки, отмечая, что последний является одной из наиболее важных и наименее подверженных изменчивости диагностических характеристик. По мнению А. Н. Евтиховой и А. П. Савченко [2014] самым надежным признаком, позволяющим

диагностировать принадлежность особей к *R. riparia* или *R. diluta*, является выраженность границ грудной перевязи, кроющих уха и горла. Все признаки можно рассматривать в комплексе, но контрастность границ грудной перевязи более надежна для диагностики [Евтихова, Савченко, 2014]. Внешний вид ласточек представлен на рисунке 11 (Рисунок 11).

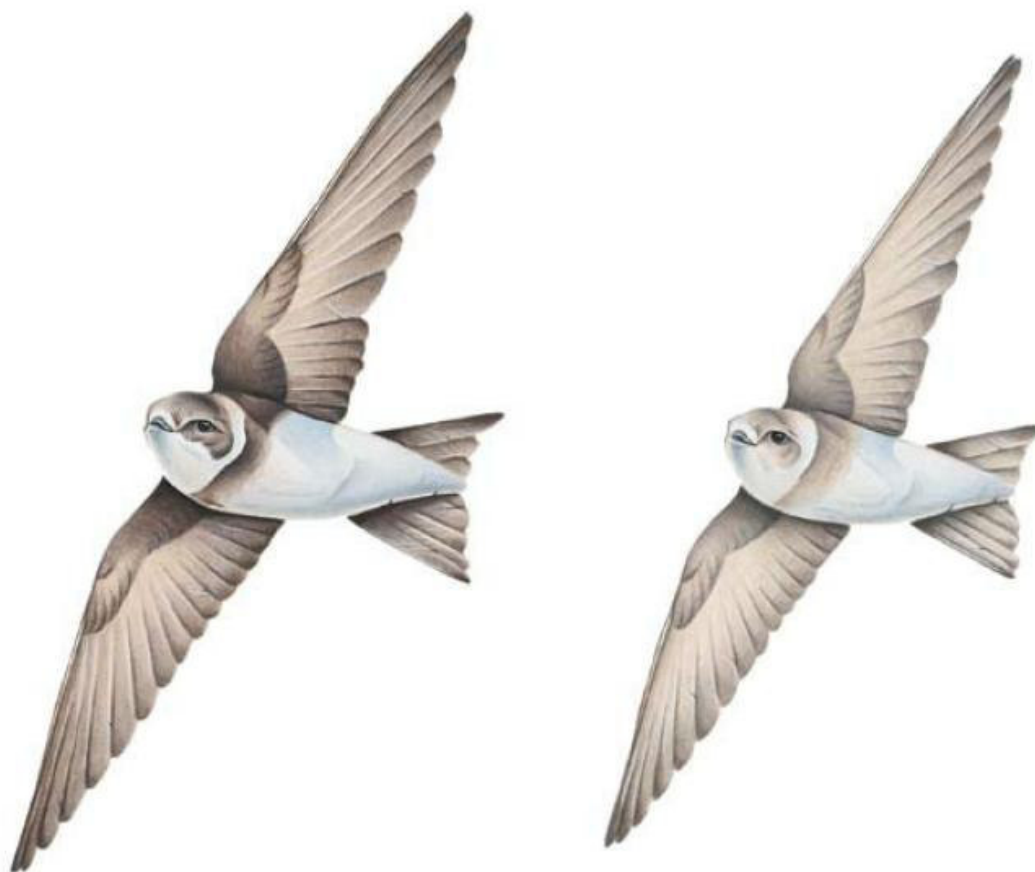


Рисунок 11 – Внешний вид береговой (слева) и бледной (справа) ласточек [из Schweizer, Aye, 2007]

В ниже приведенной таблице (Таблица 4) отражены морфологические показатели двух видов ласточек по данным отловов на р. Томи в период с 2013 по 2016 гг.

Таблица 4 – Морфометрические показатели ласточек рода *Riparia* (р. Томь, 2013–2016 гг.)

Вид	<i>R. riparia</i> (N=100)			<i>R. diluta</i> (N=431)		
Показатель	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее
Длина крыла, мм	100	115	108,69±0,28	96	108	102,42±0,11
Длина хвоста, мм	46	65	54,13±0,25	44	56	50,15±0,08
Цевка, мм	9	12,5	10,37±0,05	8,2	12	10,08±0,02
Клюв (длина от ноздри), мм	4	5,3	4,66±0,02	3,8	5,4	4,37±0,01
Клюв (полная длина), мм	4,8	7,2	5,98±0,04	4,5	7,3	5,81±0,01
Высота клюва, мм	2	2,95	2,45±0,02	1,6	3,2	2,32±0,01

Различия двух видов ласточек, отловленных на р. Томь в 2013–2016 гг. по морфологическим показателям длины крыла и хвоста представлены на рисунке (Рисунок 12); для показателей длины цевки, длины и высоты клюва на рисунке (Рисунок 13). Различия достоверны ($P < 0,005$).

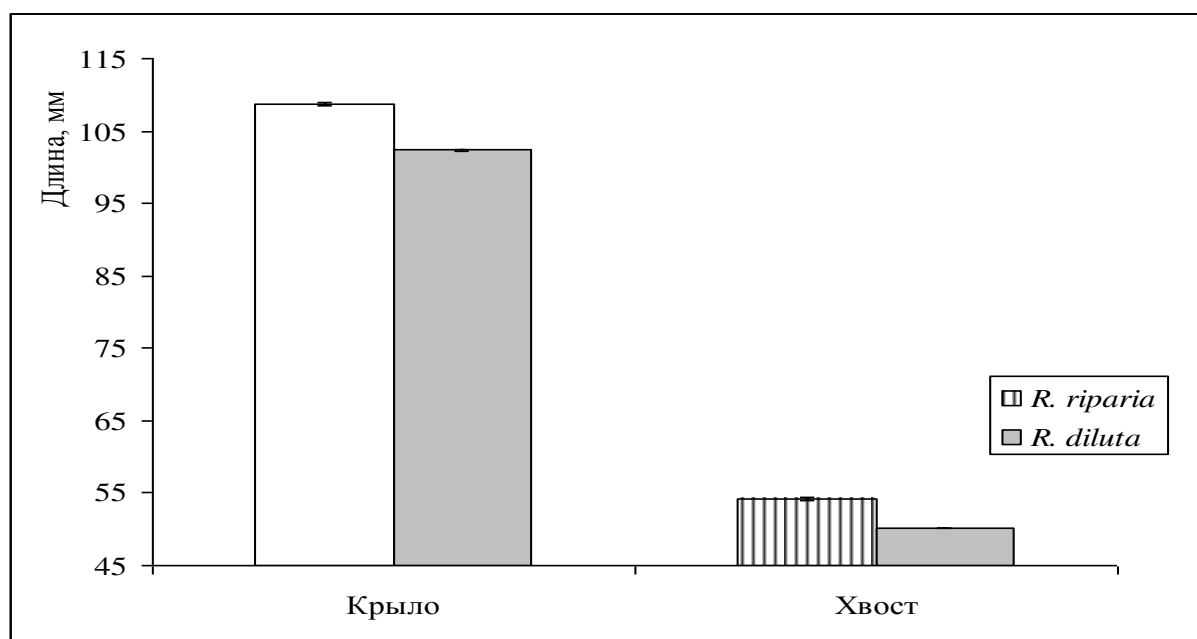


Рисунок 12 – Показатели длины крыла и хвоста ласточек *R. diluta* (n=431) и *R. riparia* (n=100) (р. Томь, 2013–2016 гг.)

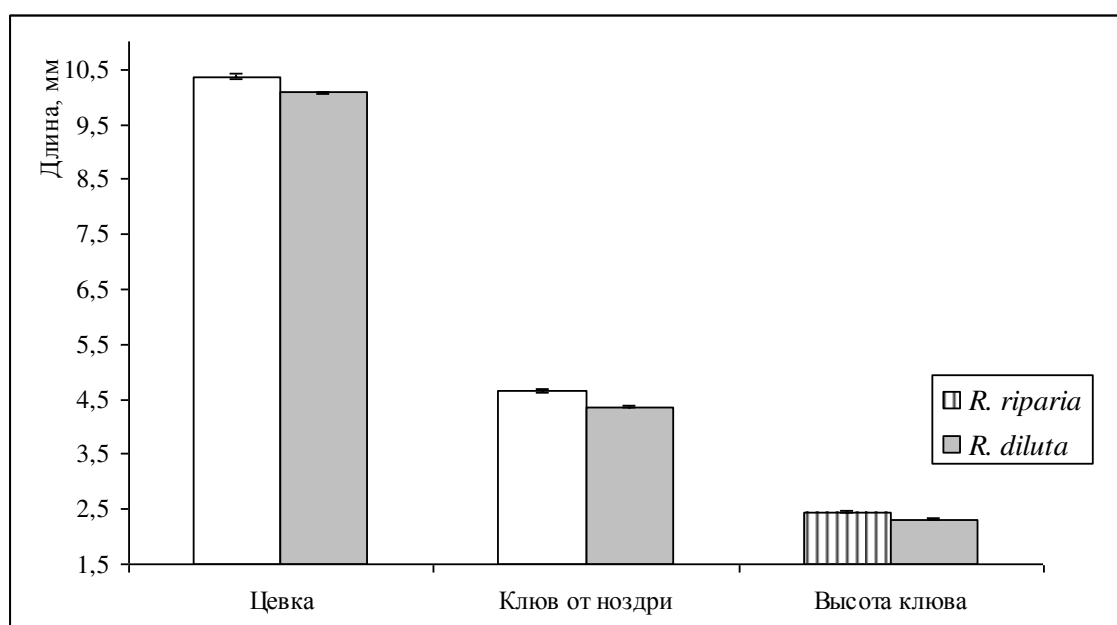


Рисунок 13 – Показатели длины цевки, клюва от ноздри и высоты клюва ласточек *R. diluta* (n=431) и *R. riparia* (n=100) (р. Томь, 2013–2016 гг.)

По размерным показателям длины крыла *R. diluta* и *R. riparia* хорошо различимы, однако имеются и зоны перекрывания (Рисунок 14). Также было показано, что размерные характеристики *R. riparia* с территории Томской области из коллекции зоологического музея ТГУ (по длине крыла) имеют значительное сходство со взрослыми птицами этого вида, измеренными в

период 2013–2014 гг. (Рисунок ...). Аналогичное совпадение отмечено и в размерах *R. diluta* из музейных образцов с современными данными.

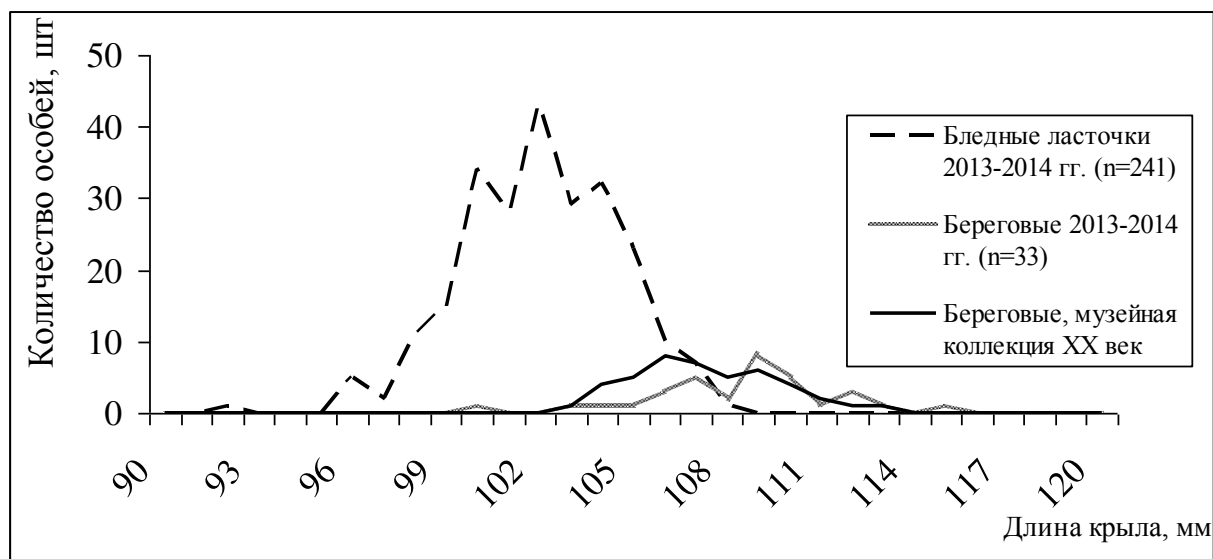


Рисунок 14 – Распределение взрослых ласточек по длине крыла

У обеих форм ласточек половой диморфизм выражен слабо [Гаврилов, Савченко, 1991]. Нами также проведено сравнение размеров для *R. diluta* (Рисунок 15, 16) и *R. riparia* (Рисунок 17, 18), отловленных в 2013–2016 гг. на р. Томь, по полу. Полученные результаты подтверждают отсутствие полового диморфизма.

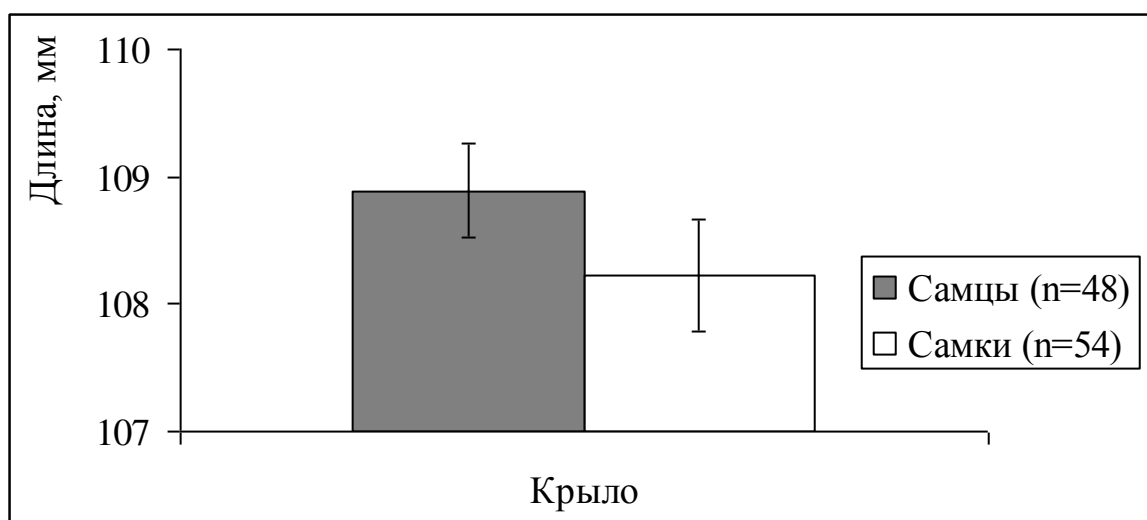


Рисунок 15 – Показатели длины крыла ласточек *R. riparia* в зависимости от пола

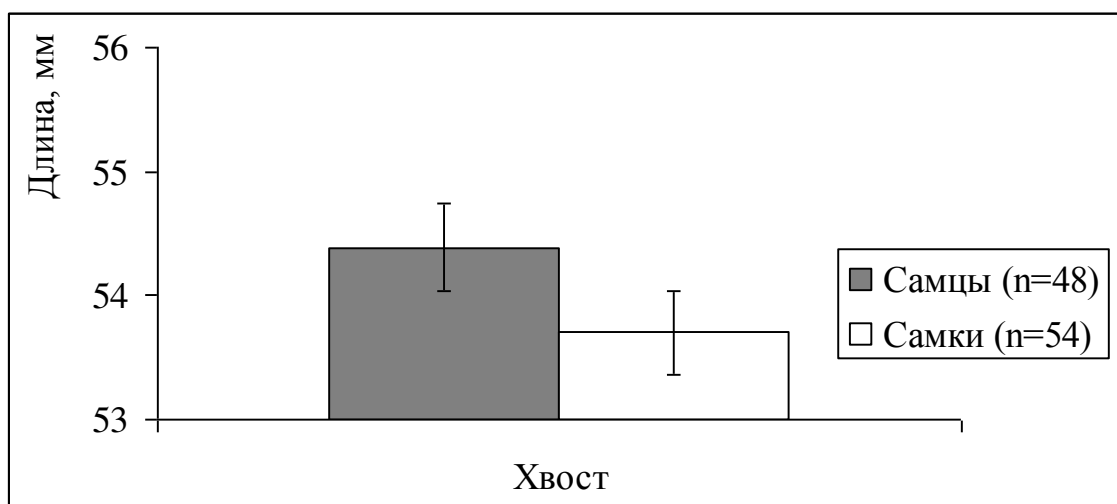


Рисунок 16 – Показатели длины хвоста ласточек *R. riparia* в зависимости от пола

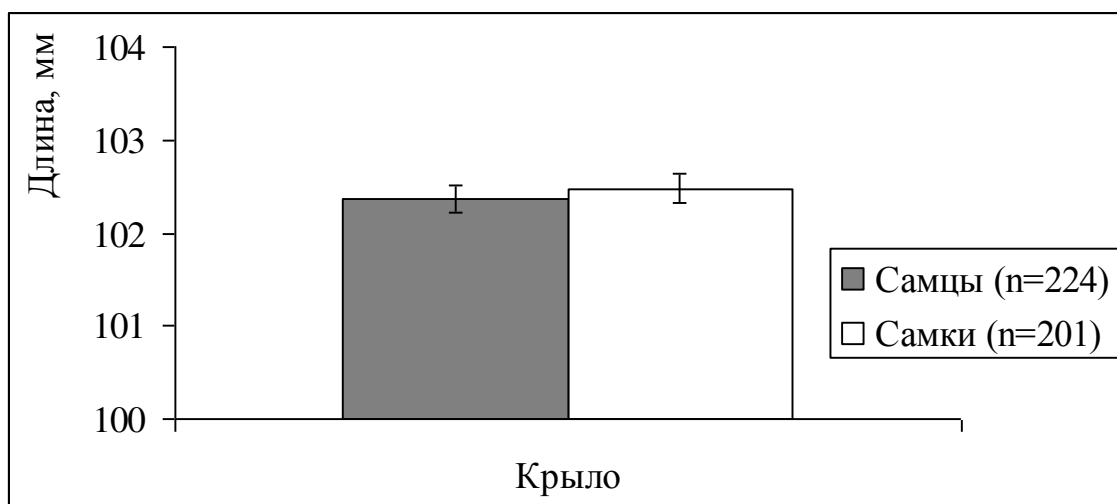


Рисунок 17 – Показатели длины крыла ласточек *R. diluta* в зависимости от пола

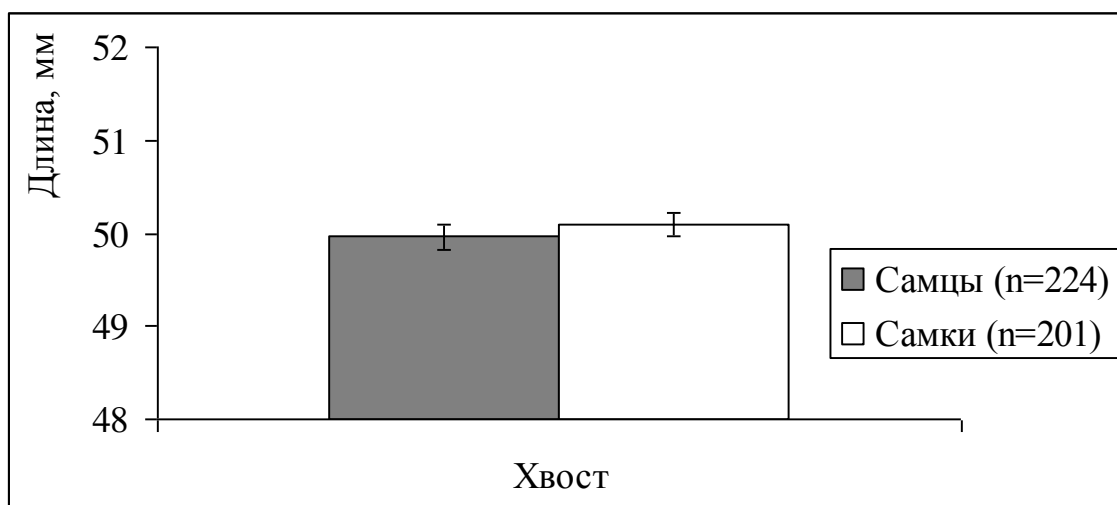


Рисунок 18 – Показатели длины хвоста ласточек *R. diluta* в зависимости от пола

При сравнении размерных характеристик береговых ласточек из разных колоний Томского Приобья отличий не выявлено (Таблица 5).

Таблица 5 – Морфологические показатели береговых ласточек с колоний Томского Приобья, 2013–2016 гг.

Место Показатель	р. Томь (n=100)	р. Васюган (n=12)	р. Чулым (n=11)
Длина крыла, мм	108,69±0,28	108,7±0,8	107,8±1,0
Длина хвоста, мм	54,125±0,25	54,46±0,7	53,59±0,66
Цевка, мм	10,37±0,05	10,075±0,09	10,22±0,11
Клюв (длина от ноздри), мм	4,66±0,02	4,84±0,06	4,83±0,05
Клюв (полная длина), мм	5,99±0,04	5,9±0,12	6,24±0,1
Высота клюва, мм	2,45±0,02	2,35±0,04	2,5±0,04

Также ласточек Томского Приобья сравнили с ласточками с других территорий (Таблица 6). Показано, что птицы с Томского Приобья близки к ласточкам южнее расположенной Кемеровской области, хотя между собой береговушки Томи двух областей отличаются по средним показателям – к северу размеры несколько увеличиваются. Это справедливо и для бледной ласточки – в нижнем течении Томи она крупнее, чем в верхнем. Возможно, большая длина крыла у ласточек с Томского Приобья по сравнению с ласточками Кемеровской области связана с протяженностью пути миграции. Так, согласно данным Valvo с соавт. [1988], чем больше расстояние между местом зимовки и гнездования, тем длиннее крыло у птицы.

Интересные результаты дали сравнение ласточек обоих видов по длине крыла из Томской области и Красноярского Края. Согласно современным представлениям [Евтихова, Редькин, 2012] эти территории населяют одни и те же подвиды соответствующих видов, то есть *R. r. sibirica* и *R. d. gavrilovi*. Однако в Красноярском Крае, а также в Тыве ласточки обоих видов заметно

крупнее (Таблица 6). Такие же отличия в размерах служили основой для выделения подвида *R. r. goroshkoi* из *R. r. taczanowskii* [Евтихова, Редькин, 2012]. Возможно, что особи береговушки, населяющие Западную Сибирь находятся морфологически ближе к европейскому подвиду береговушки *R. r. riparia*, хотя не исключено обычное проявление клинальной изменчивости внутри подвида *R. r. sibirica*.

Таблица 6 – Размеры крыла береговой и бледной ласточек с разных территорий, соответствующих разным подвидам

Место	Подвид	L крыла, мм	N
р. Томь (Томская область)	<i>R. r. sibirica</i>	108,69±0,28	100
р. Томь (Кемеровская область)	<i>R. r. sibirica</i>	107,1±0,2	364
р. Васюган (д. Большая грива)	<i>R. r. sibirica</i>	108,7±0,8	12
р. Чулым (д. Минаевка)	<i>R. r. sibirica</i>	107,8±1,0	11
р. Енисей Красноярский край (юг Центальной Сибири)	<i>R. r. sibirica</i>	110,8±0,2	113
Юго-Восточная Тува (оз. Тере-Холь)	<i>R. r. macrorhyncha</i>	112,7±1,2	7
Юго-Восточный Казахстан (оз Сорбулак)	<i>R. r. innominata</i>	108,8±0,2	106
р. Томь (Томская область)	<i>R. d. gavrilovi</i>	102,42±0,11	431
р. Томь (Кемеровская область)	<i>R. d. gavrilovi</i>	101,7±0,1	431
р. Енисей Красноярский край (юг Центральной Сибири)	<i>R. d. gavrilovi</i>	104,2±0,1	319
Хакасия (г. Абакан)	<i>R. d. gavrilovi</i>	106,0±0,3	45
Центральная Тыва	<i>R. d. gavrilovi</i>	105,1±0,4	45
Юго-Восточный Казахстан (оз. Сорбулак)	<i>R. d. gavrilovi</i>	103,5±0,2	47

Примечание – использованы наши данные по Томской области, Ковалевский, 2012 – по Кемеровской; Гаврилов, Савченко, 1991 – по Казахстану, Тыве, Хакасии; Евтихова, Савченко, 2016 – по Центральной Сибири

Таким образом, показано, что имеются четкие достоверные различия в размерах частей тела двух видов ласточек. Несмотря на имеющуюся зону перекрывания размеров, в совокупности с окрасочными признаками, виды различаются практически безошибочно.

Подтверждено отсутствие половых различий у обоих видов ласточек.

Размеры у обоих видов ласточек, населяющих Томское Приобье в течение последних десятилетий не претерпели изменений.

Выявлено, что размеры береговых ласточек, обитающих в колониях на реках Томь, Чулым и Васюган не отличаются.

Отмечено, что длина крыла *R. riparia* и *R. diluta* в Томской области крупнее, чем у этих видов, населяющих среднее течение Томи (Кемеровская область). Данные о размере крыла береговушек из Томской области и Красноярского края (более высокие параметры у последних) указывают либо на наличие клинальной изменчивости внутри подвида *R. r. sibirica*, либо о необходимости пересмотра подвидовой структуры ласточек, населяющих Западную Сибирь.

6 Особенности биологии

Береговая и бледная ласточки относятся к типичным колониально-гнездящимся птицам. Ввиду недавнего эволюционного разделения их биология имеет много общего. Именно поэтому высок интерес к поиску отличий в разных аспектах их жизнедеятельности, тем более, когда в южной части Томского Приобья эти виды гнездятся совместно в одних колониях.

Для обоих видов нами отмечены несовпадения в фенологии прилета. Так, прилет в районе г. Томска бледной ласточки в местах смешанных поселений происходит несколько раньше, чем береговушки и зарегистрирован в 2013 г. – 3 мая, а в 2014 г. – 12 мая. Повторное проведение отловов 16 мая 2014 г. показало, что береговая ласточка на тот момент еще не появилась, что говорит о задержке ее прилета примерно на неделю. Последнее может быть связано с различиями в местах зимовки этих видов.

Сходное запаздывание в датах прилета отмечалось у береговой ласточки и другими авторами [Евтихова, Савченко, 2012]. Появление ласточек в 2013 и 2014 гг. отмечено несколько раньше, чем указывалось для данной территории – в среднем 18 мая [Гынгазов, Миловидов, 1977]. С учетом данных за конец XX–начало XXI в. средняя дата прилета береговых ласточек сдвинулась на более ранние сроки – 10–11 мая (Таблица 7).

Для изучения структуры смешанной колонии ласточек в окрестности Сенной Курьи, нами выбран контрольный участок наблюдения длиной около 50 м. Он представлял собой типичный для всей колонии фрагмент с довольно высокой плотностью заселения, левее и правее которого находились участки с обрушившимся берегом, не занятым норами. Начальным местом заселения колонии являлся, видимо, левый край участка, от которого оно продолжилось в направлении слева направо. Так, при первоначальном подсчете 25 мая 2016 г. количество гнезд составляло 220 штук. Через неделю, 1 июня, число нор возросло и составило уже 570. При итоговом подсчете через несколько дней число гнезд оказалось равным 745.

Таблица 7 – Даты прилета береговых ласточек на юге Томского Приобья

Место	Год	Дата появления
д. Поздняково, Шегарский р-н	1972 [*]	14 мая
г. Томск	1973 ^{**}	18 мая
	1974 ^{**}	16 мая
	1975 ^{**}	18 мая
д. Поздняково, Шегарский р-н	1975 [*]	18 мая
г. Томск	1998 ¹	12 мая
	1999 ¹	19 мая
д. Еловка, Кожевниковский р-н	2002 ³	12 мая
г. Томск	2004 ²	10 мая
	2005 ¹	8 мая
	2006 ¹	10 мая
	2009 ⁴	17 мая
	2010 ⁴	10 мая
г. Юрга, Кемеровская обл.	2011 ³	14 мая
г. Томск	2011 ⁴	16 мая
	2013 ⁴	3 мая
	2014 ⁴	12 мая
	2016	6 мая
	2017	5 мая

Примечание: * – Москвитин, Баяндин, 1983; ** – Дубовик, Миловидов, Стрелков, 1977; ¹ – данные визуальных наблюдений С.С. Москвитина; ² – Е.Б. Мурзаханова; ³ – О.Ю. Тютенькова; ⁴ – И.Г. Коробицына, О.Ю. Тютенькова.

На данном участке по численности преобладала бледная ласточка. Ей принадлежали 489 нор, что составило 65,6 %. Таким образом, 256 гнезд (34,4 %) занимала береговая ласточка. Общая схема гнезд ласточек обоих видов представлена на рисунке (Рисунок 19А). Нужно отметить, что такое соотношение не всегда отражает реальную численность этих видов на данной территории. Так береговых ласточек на соседних участках колонии

наблюдалось меньше. Также в прошлые годы доля *R. riparia* составляла максимально 18,9 %.

В структуре колонии прослеживались довольно четкая тенденция в расположении гнезд двух видов обособленно друг от друга. При этом их гнезда располагались либо вообще в моновидовых сегментах, либо совместно, но с разделением по ярусам. Верхний, как правило, занимала бледная ласточка. Такое размещение связано с тем, что *R. diluta* прилетает, примерно, на неделю раньше и, как правило, занимает прошлогодние норки. Обычно они располагаются в верхнем горизонте, так как нижний наиболее часто подвержен подмыванию половодьем. Прилетевшая позднее *R. riparia* занимает оставшиеся участки, чаще всего расположенные в нижнем ярусе, либо вовсе обособленно от бледной ласточки. В редких случаях (3,4 %) гнезда одного вида располагались внутри группировки другого.

По плотности отмечены как менее, так и более заселенные сегменты на исследуемом участке. Большая плотность, вероятнее, определяется несколькими причинами. Во-первых, она может быть выше на участках, где сохранились норы, выкопанные в прошлые годы. Они, вероятно, являются стимулом к заселению и дальнейшему развитию колонии. Во-вторых, возможно, связано со структурой грунта, благоприятной для рытья. Однако такая связь наблюдается не всегда. В ряде случаев места с одинаковыми условиями могут быть заселены как плотно, так и разреженно. Отмечено, что участки с большей плотностью заселены двумя видами совместно, тогда как на разреженных, как правило, размещались гнезда лишь одного вида.

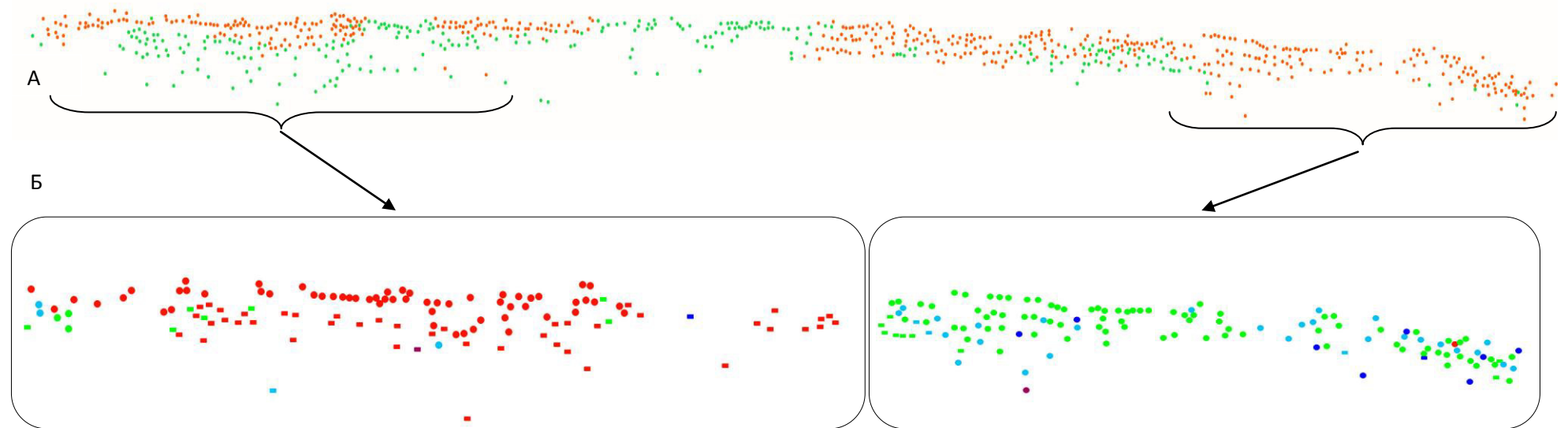


Рисунок 19 – Структура смешанной колонии ласточек в окрестности Сенной Курьи (А) и фенология откладки яиц (Б).

Примечание А: зеленый цвет – норы *R. riparia*; оранжевый – норы *R. diluta*.

Примечание Б: ● – бледные ласточки; ■ – береговые ласточки;

■ – 6–10 июня; ■ – 11–15 июня; ■ – 16–20 июня; ■ – 21–25 июня; ■ – 26–30 июня.

Оценка заселенности норок на Сенной Курье показала, что из выборки в 542 норы, 52 (9,6 %) оказались нежилыми. На территории Калтая из 153 нор – 23 (15,0 %) нежилых.

Выявленные отличия в прилете *R. riparia* и *R. diluta* не оказывали влияния на начало размножения, которое у видов отмечалось в одно время. В фенологии размножения выявлена растянутость начала откладки яиц по срокам: с начала до конца июня. При этом обнаружено, что более раннее начало откладки яиц на контрольном участке наблюдалось в левой части колонии (в I декаду июня), тогда как в правой части оно смещено на II декаду. Это соответствовало направлению заселения колонии. При этом, оба вида присутствовали как в левой, так и в правой группе, в каждой из которых откладка яиц проходила в целом синхронно (Рисунок 19Б). Однако при рассмотрении откладки яиц двух видов по пятидневкам на всем участке в целом, выявлены различия: у береговушки в большей части гнезд откладка наблюдалась во вторую пятидневку июня, тогда как у бледной – в третью (Рисунок 20).

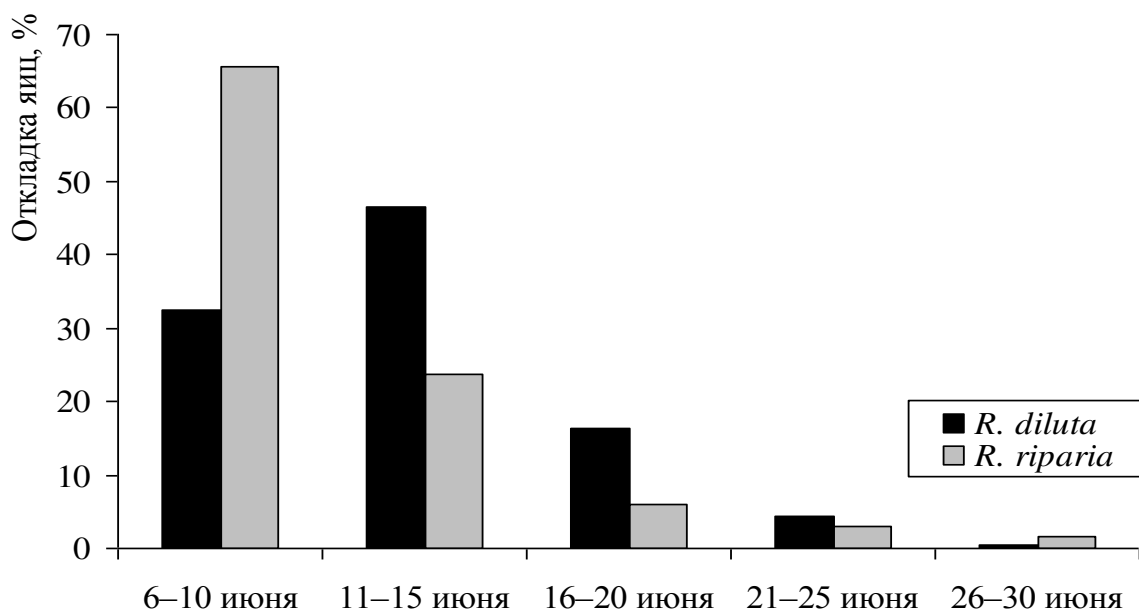


Рисунок 20 – Откладка яиц двух видов ласточек по пятидневкам

Также у обоих видов отмечены немногочисленные гнезда с поздней откладкой – в III декаду (9 – *R. diluta* и 3 – *R. riparia*). В 75 % случаев они располагались на периферии ключевого участка и в 83,3 % случаев – в правой части колонии. Возможно, поздние кладки являлись повторными из-за неудачной первой попытки гнездования, либо в целом связаны с поздними сроками строительства гнезда.

Плодовитость у двух видов не отличалась и составляла $4,04 \pm 0,08$ у береговой ($n=45$), и $4,0 \pm 0,08$ – у бледной ($n=53$). Также не выявлено различий в плодовитости ласточек в зависимости от сроков гнездования. Для бледной ласточки, в группе, гнездящейся раньше, плодовитость составляла $3,87 \pm 0,29$ ($n=8$), а приступившей к откладке на декаду позднее – $3,86 \pm 0,09$ ($n=29$). Для береговой картина аналогична: $4,06 \pm 0,18$ ($n=15$) и $3,83 \pm 0,16$ ($n=6$), соответственно. Также не выявлено отличий в плодовитости двух видов в окрестности пос. Калтай: для береговой ласточки ($n=18$) плодовитость равна $4 \pm 0,11$, для бледной ($n=29$) – $4,17 \pm 0,11$.

Вылет молодых птиц отмечали в третьей декаде июля. В 2013 году на территории Сенной Курьи вылеты первых птенцов отмечены 25 июля, в 2014 – 28 июля. В Калтае немного ранее – в период с 20 по 23 июля. Согласно данным из музейной коллекции, молодые птицы в окр. г. Томска в 1936 г. отмечены 25 июля, что в целом согласуется с нашими современными наблюдениями. В других районах Томской области, в том числе и севернее широты Томска, судя по данным коллекции зоомузея ТГУ, летающих птенцов отлавливали и в более ранние сроки: Асиновский район – 20 июля (1948 г.), Желтый Яр на р. Васюган – 12 июля (1965 г.), Кривошеинский район – 5 июля (1980 г.). Согласно нашим данным 2014 г. на р. Васюган молодые летающие птицы также встречаются раньше (16 июля), чем у г. Томска. Возможно, это связано с особенностями паводкового режима и условий гнездования в конкретных местообитаниях, когда птицы могли приступить к гнездованию на юге позднее из-за обрушения колоний в

результате подмыва берегов, а на Васюгане колония располагалась на высоком обрыве, не подверженном затоплению.

Покидание колоний ласточками наблюдали в конце августа–начале сентября.

В целом, фенологические показатели для ласточек, обитающих вблизи г. Томска за период 2013–2016 гг. отмечены в ниже приведенной таблице (Таблица 8).

Таблица 8 – Фенологические характеристики ласточек в окрестностях г. Томска в 2013–2016 годы

Характеристика жизненного цикла	Даты
Прилет	I–II декады мая
Откладка яиц	I декада июня – начало июля
Вылет птенцов	III декада июля
Отлет	Конец августа – начало сентября

Таким образом, в ходе проведенных работ выявлены основные фенологические фазы жизненного цикла ласточек. В целом, они соответствуют известным для данной территории в литературе [Гынгазов, Миловидов, 1977], однако отмечено, что даты прилета стали наблюдаться в более ранние сроки.

Выявлено, что бледная ласточка прилетает примерно на неделю раньше береговой. При этом время начала размножения у этих видов не отличалось. При имеющейся растянутости откладки, отмечена синхронность размножения обоих видов на отдельных участках смешанной колонии.

Плодовитость (яиц/птенцов на гнездо) у двух видов на Сенной Курье не отличалась и составляла $4,04 \pm 0,08$ у береговой ($n=45$), и $4,0 \pm 0,08$ – у бледной ($n=53$). Также не выявлено различий в плодовитости ласточек в зависимости от сроков гнездования. Для бледной ласточки, гнездящейся

раньше плодовитость составляла $3,87 \pm 0,29$, а приступившей к откладке на декаду позднее – $3,86 \pm 0,09$. Для береговой картина аналогична: $4,06 \pm 0,18$ и $3,83 \pm 0,16$, соответственно. У ласточек, гнездящихся в Калтае, плодовитость также не отличалась: для береговой ласточки ($n=18$) – $4 \pm 0,11$, для бледной ($n=29$) – $4,17 \pm 0,11$.

В расположении гнезд двух видов в структуре смешанной колонии на Сенной Курье выявлены четкие различия. Вероятно, вследствие более раннего прилета, бледная ласточка занимала верхний горизонт обрывов, а береговая гнездилась в оставшемся свободном нижнем ярусе.

7 Генетическое разнообразие ласточек рода *Riparia* на юго-востоке Западной Сибири

Ранее А. Павловой с соавторами [2008] показаны генетические различия между береговой и бледной ласточками. Нами предпринята попытка выявить разнообразие этих видов на территории юга Западной Сибири и определить их место в генетической структуре ласточек рода *Riparia*. Данный анализ представляет интерес, т. к. птицы с юга Западной Сибири ранее не включались в анализ генетического разнообразия ласточек на территории Евразии. Таким образом к имеющимся в GenBank 103 последовательностям митохондриального гена ND2 ласточек нами добавлены 139 последовательностей из 5 различных участков юга Западной Сибири.

По нашим данным и последовательностям из GenBank для полного фрагмента митохондриальной ДНК гена ND2 (1041 пн) у 242 особей двух видов ласточек выявлено 87 гаплотипов. Генетическая дистанция между видами (p-дистанция) составила 6,3 %, что выше выявленной другими авторами для данных видов ранее – 5,3 % [Pavlova et al., 2008].

Дерево, построенное методом МР, с включенными в него образцами из GenBank, показало, что виды *R. riparia* и *R. diluta* действительно образуют самостоятельные клады с высоким уровнем бутстрэп поддержки в 99 % (Рисунок 21). Проведенная проверка нескольких индивидов, имеющих промежуточные морфологические признаки двух видов (сравнение мтДНК и яДНК) не выявила гибридизации.

В группе *R. diluta* с высоким уровнем бутстрэп поддержки обособливаются особи из Монголии (Рисунок 21), что отмечали и другие исследователи [Pavlova et al., 2008] и, видимо, соответствует специфике подвидов, населяющих эту территорию. Также, среди индивидов бледной ласточки выделяется и ряд других клад, объединяющих близкие гаплотипы. В целом, особи бледной ласточки с территории юга Томской области по гену ND2 оказались близки особям из Бурятии, Иркутской области и Тывы.

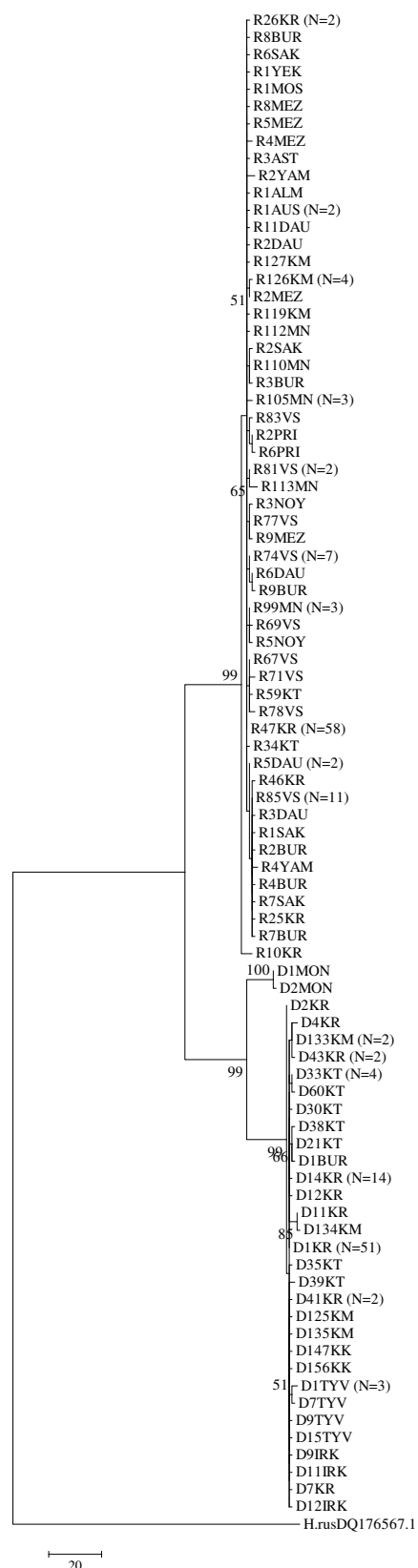


Рисунок 21 – Филогенетическое дерево гаплотипов двух видов ласточек рода *Riparia* по мт. гену ND2 с территории Евразии (метод МР) (в скобках указано количество индивидов с данным гаплотипом, в качестве внешней группы взята *Hirundo rustica*)

Береговые ласточки юга Западной Сибири по гену ND2 оказались близки как к особям Восточной Сибири и севера Западной, так и индивидам Европы, Монголии и некоторым особям Дальнего Востока.

Анализ генетической структуры двух видов по сети гаплотипов показывает их значительную генетическую дифференциацию, разделение в 53 мутации, по гену ND2 мтДНК (Рисунок 22).

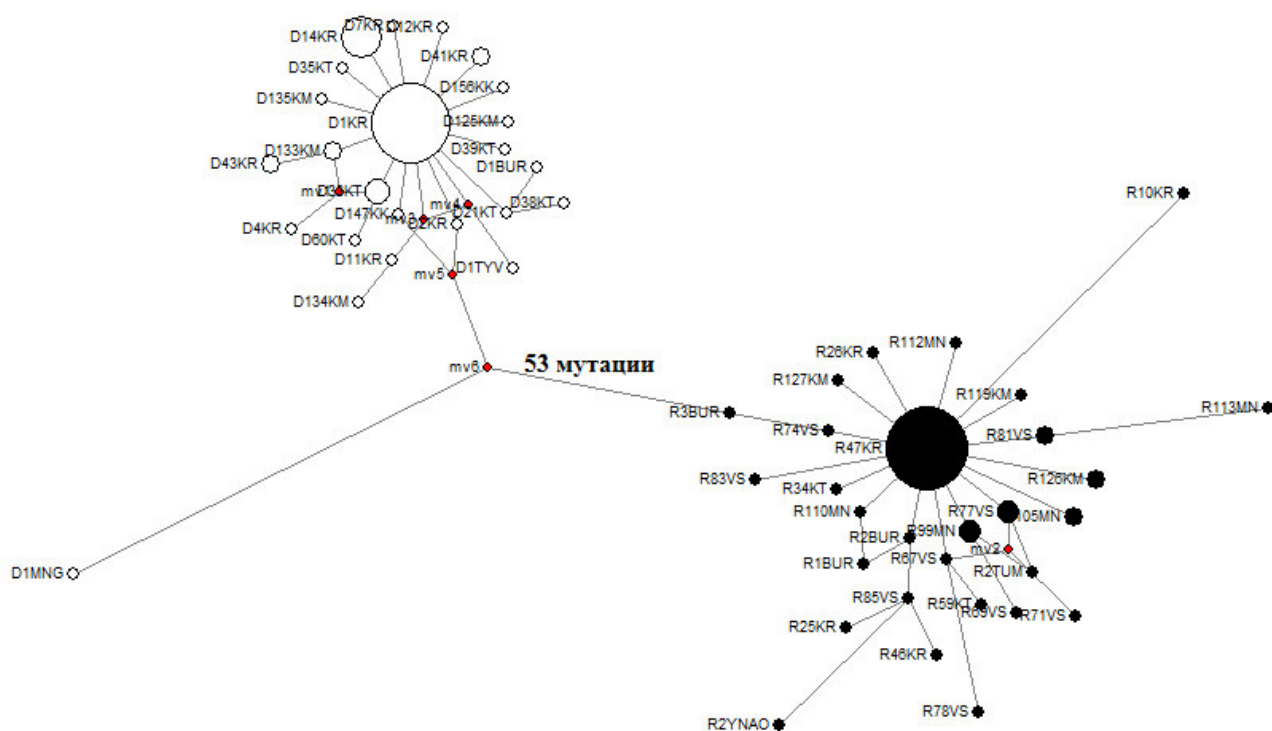


Рисунок 22 – Медианная сеть гаплотипов *R. riparia* (черным) и *R. diluta* на территории Евразии по гену ND2 мтДНК (наши данные и GenBank).

Внутривидовая генетическая структура бледной ласточки достаточно однородна (Рисунок 23). У 103 особей *R. diluta* с разных территорий выявлено 32 гаплотипа, из которых 25 оригинальных. Наиболее часто встречающийся гаплотип характерен для 51 особи, среди которых подавляющее большинство ласточек Западной Сибири, отловленных на р. Томь, р. Обь (Томская область), а также одна особь из Кемеровской области. К этому же гаплотипу принадлежали особи Центральной Сибири, 10 из Иркутской области и 7 из Тывы. Другой гаплотип включал в себя 14 индивидов: особей с р. Томь (Кемерово и Томск), р. Обь (Киреевск) и по две

особи из Иркутской области и Тывы. Еще 4 гаплотипа включали в себя от 2 до 4 особей, также в сочетании Кемерово, Томск, Киреевск. Один включал индивидов только из Тывы. Оригинальные гаплотипы отличались от центрального на 1–2, максимум 4 мутации. Лишь две особи из Монголии выделялись от общей группы *R. diluta* на 26 и 27 мутаций, предположительно, принадлежавшие подвиду *R. diluta transbaykalica*.

Рисунок 23 – Медианная сеть гаплотипов *R. diluta* на территории Евразии на основе гена ND2 мтДНК.

В целом генетическое разнообразие *R. riparia* (Рисунок 24, Таблица 9) несколько выше, чем у бледной ласточки, что отмечалось и другими исследователями ранее [Pavlova et al., 2008]. Также, наличие большего числа подвидов подразумевает и более высокое генетическое разнообразие, однако, в отличие от бледной ласточки, у береговушки не отмечалось выделения клад, подобных монгольской особи *R. diluta*. Всего у 139 особей выделено 55 гаплотипов, 10 из которых являлись общими для нескольких особей, а 45 –

оригинальными. Самый распространенный гаплотип характерен для 58 индивидов, среди которых преобладают сибирские экземпляры, а также особи из Европы, Восточной Сибири, Монголии и Дальнего Востока. Большинство других гаплотипов, включая оригинальные, отличались от центрального незначительно, лишь некоторые на 4–6 мутаций. При этом можно говорить о единой кладе всех береговушек без выделения отдельных групп.

Рисунок 24 – Медианная сеть гаплотипов *R. riparia* на территории Евразии на основе гена ND2 мтДНК

Таблица 9 – Гаплотипическое (Н) и нуклеотидное (π) разнообразие ласточек рода *Riparia* с территории Евразии

Вид	Место	Количество образцов	Количество гаплотипов	Н	π
<i>R. riparia</i>	Восточная Сибирь	22	15	0,952±0,029	0,0025±0,0015
	Дальний Восток	14	8	0,824±0,098	0,0023±0,0015
	Европа	21	13	0,886±0,060	0,0015±0,0010
	Западная Сибирь	80	30	0,698±0,059	0,0016±0,0010
	Вся территория (включая Монголию)	139	56	0,818±0,033	0,0019±0,0012
<i>R. diluta</i>	Восточная Сибирь	31	10	0,688±0,087	0,0013±0,0009
	Западная Сибирь	70	22	0,745±0,052	0,0012±0,0009
	Вся территория (включая Монголию)	103	34	0,738±0,045	0,0022±0,0014

Показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия ласточек двух видов в целом близки, однако при их сравнении у особей с разных точек территории Евразии выявлено, что у западно-сибирских береговушек ниже, чем у группировок Восточной Сибири, Дальнего Востока и Европы, а π -разнообразие сопоставимо с европейскими, но ниже, чем у восточно-сибирских и дальневосточных птиц. Это может быть связано, вероятно, с тем, что каждая из выборок (Восточная Сибирь и Дальний Восток) может включать особей, принадлежащих разным подвидам, населяющим данные территории, тогда как группировки птиц Западной Сибири и Европы представлены каждая своим подвидом. Еще одной причиной более низкого разнообразия западно-сибирской группировки береговушки может являться принадлежность птиц к близкородственным особям, поскольку значительное количество образцов собрано в относительно близко расположенных территориально колониях. Вместе с тем, с учетом незначительного уровня статистической поддержки, можно говорить о примерно равном разнообразии группировок.

Различий между показателями разнообразия бледных ласточек из Западной и Восточной Сибири не выявлено. Прослеживается тенденция меньшего разнообразия бледной ласточки по сравнению с береговой, хотя и не значимая статистически.

В целом полученные результаты указывают на отсутствие четкой внутривидовой генетической дифференциации у береговой и бледной ласточек по гену ND2 мтДНК, не позволяющей маркировать подвиды, за исключением особей *R. diluta* из Монголии, возможно являющихся подвидом *R. d. transbaykalica*.

ВЫВОДЫ

1) На территории юга Западной Сибири достаточно четко прослеживается приуроченность бледной ласточки к южным районам, где доля ее в колониях составляла 80–100 %, а береговушки – к северным.

2) Подтверждено наличие четких достоверных различий в размерах частей тела береговой и бледной ласточек: длина крыла ($108,69 \pm 0,28$ и $102,42 \pm 0,11$, соответственно), длина хвоста ($54,13 \pm 0,25$ и $50,15 \pm 0,08$) и других частей тела ($P < 0,005$). Отмечено, что длина крыла у ласточек в Томской области больше, чем у особей Кемеровской обл., но меньше, чем у птиц этих же видов Красноярского края, что, возможно, является отражением протяженности миграционных путей для данных гнездовых группировок.

3) Выявлено, что бледная ласточка прилетает примерно на неделю раньше береговой. При этом время начала размножения у этих видов не отличалось. При имеющейся растянутости откладки, отмечена синхронность размножения обоих видов на отдельных участках смешанной колонии.

4) Плодовитость у двух видов не отличалась и составляла на Сенной Курье $4,04 \pm 0,08$ у береговой ($n=45$), и $4,0 \pm 0,08$ – у бледной ($n=53$). В другой колонии (с. Калтай) плодовитость также не отличалась: у береговой ласточки ($n=18$) – $4 \pm 0,11$, бледной ($n=29$) – $4,17 \pm 0,11$. Также не выявлено различий в плодовитости ласточек в зависимости от сроков гнездования.

5) В расположении гнезд двух видов в структуре смешанной колонии на Сенной Курье выявлены четкие различия. Вероятно, вследствие более раннего прилета, бледная ласточка занимала верхний горизонт обрывов, а береговая гнездилась в оставшемся свободном нижнем ярусе.

6) Анализ генетической структуры двух видов показывает их значительную генетическую дифференциацию, разделение в 53 мутации по гену ND2 мтДНК. Дивергенция между видами 6,3 %. По внутривидовому генетическому разнообразию бледные ласточки из Томской области оказались близки особям из Бурятии, Иркутской области и Тывы. При этом

от всей группы *R. diluta* обособливаются особи из Монголии. Береговые ласточки юга Западной Сибири по гену ND2 оказались близки как к особям Восточной Сибири и севера Западной, так и индивидам Европы, Монголии и некоторым особям Дальнего Востока.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Абрамсон Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313, № 51. – С. 185–198.
- 2 Архипов В. Ю. Материалы по фауне птиц бассейна Олёкмы и окрестностей Олёкминска (Южная Якутия) / В. Ю. Архипов, Ф. А. Кондрашов // Русский орнитологический журнал. – 2011. – Вып. 20 (641). – С. 101–105.
- 3 Балацкий Н. Н. Таксономический список птиц Новосибирской области // Русский орнитологический журнал – 2006. – Вып. 15 (324). – С. 643–664.
- 4 Березина Н. А. Характеристика торфяной залежи и растительного покрова болот // Природные условия центральной части Западно-Сибирской равнины / Н. А. Березина, О. Л. Лисс. – М, 1977. – С. 110–138.
- 5 Березовиков Н. Н. Описание колонии бледной ласточки *Riparia diluta* на южном побережье озера Алаколь // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21, вып. 793. – С. 2200–2205.
- 6 Бледная ласточка и болотная камышевка в Новосибирской области / В. С. Жуков [и др.] // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. – Екатеринбург. – 2009. – Вып. 14. – С. 53–55.
- 7 Бородихин И. Ф. Семейство ласточковые // Птицы Казахстана. – Алма-Ата, 1970. – С. 161–193.
- 8 Бутурлин С. А. Птицы Дальнего Востока // Орнитологический вестник – 1917. – Вып. 4. – С. 73–88.
- 9 Васильченко А. А. Птицы Хамар-Дабана / А. А. Васильченко. – Новосибирск : Наука, 1987. – 103 с.
- 10 Гаврилов Э. И. О видовой самостоятельности бледной ласточки бледной ласточки (*Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893) / Э. И. Гаврилов, А. П.

Савченко // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отделение биологии. – 1991. – Т. 96, вып. 4 – С. 34–44.

11 Герасько Л. И. Почвы Томского Приобья // Генезис и свойства почв Томского Приобья / Л. И. Герасько, Г. Е. Пашнева. – Томск : Изд-во ТГУ, 1980. – С. 32–83.

12 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.

13 Горошко О. А. О таксономическом статусе бледной (береговой) ласточки // Русский орнитологический журнал. – 1993. – Т. 2, вып. 3. – С. 303–323.

14 Гундризер А. Н. Рыбные ресурсы // Природные ресурсы Томской области / А. Н. Гундризер, Т. В. Юракова. – Новосибирск : Наука, 1991. – С. 153–165.

15 Гынгазов А. М. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины / А. М. Гынгазов, С. П. Миловидов. – Томск : Изд-во ТГУ, 1977. – 352 с.

16 Дементьев Г. П. Птицы Советского союза : в 6 т. / Г. П. Дементьев, Н. А. Гладков. – М. : Советская наука, 1954. – Т. 1 – 652 с.

17 Дубовик А. Д. Фенология весеннего прилета птиц в Томской области / А. Д. Дубовик, С. П. Миловидов, В. Е. Стрелков // Миграции птиц в Азии. – Новосибирск, 1977. – С. 108–114.

18 Евсеева Н. С. География Томской области (Природные условия и ресурсы) / Н. С. Евсеева. – Томск : Изд-во ТГУ, 2001. – 223 с.

19 Евтихова А. Н. Диагностические признаки береговой *Riparia riparia* L., 1758 и бледной *Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893 ласточек / А. Н. Евтихова, А. П. Савченко // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 3. – С. 94–99.

20 Евтихова А. Н. К биологии береговой (*Riparia riparia* L., 1758) и бледной (*Riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893) ласточек островных лесостепей

Центральной Сибири / А. Н. Евтихова, А. П. Савченко // Вестник КрасГАУ. – 2012. – № 10. – С. 101–105.

21 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, экспресс-выпуск № 816. – С. 2845–2872.

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

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

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

25 Западная Сибирь / под ред. Г. Д. Рихтера. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 489 с.

26 Земцов А. А. Рельеф // География Томской области. – Томск, 1988. – С. 5–21.

27 Земцов В. А. Воды // География Томской области. – Томск, 1988. – С. 76–96.

28 Зубакин В. А. Об унификации терминов и основных направлениях дальнейшего изучения колониальности у птиц / В. А. Зубакин, Ю. К. Рощевский, Г. И. Ходков // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. – Куйбышев: Куйбышевский гос. Ун-т. – 1983. – С. 4–7.

29 Измайлов И. В. Птицы Витимского плоскогорья / И. В. Измайлов. – Улан-Удэ : Бурятское книжное изд-во, 1967. – 305 с.

30 Иоганзен Б. Г. Пойма Оби / Б. Г. Иоганзен, Н. Ф. Тюменцев. – Новосибирск : Зап-Сиб. кн. изд-во, 1968. – 160 с.

- 31 Иоганзен Б. Г. Природа Томской области / Б. Г. Иоганзен. – Новосибирск, 1971. – 176 с.
- 32 Кищинский А. А. Орнитофауна северо-востока Азии: История и современное состояние / А. А. Кищинский. – М. : Наука, 1988. – 288 с.
- 33 Кищинский А. А. Птицы Колымского нагорья / А. А. Кищинский. – М. : Наука, 1968. – 190 с.
- 34 Кищинский А. А. Птицы Корякского нагорья / А. А. Кищинский. – М. : Наука, 1980. – 334 с.
- 35 Коблик Е. А. Список птиц Российской Федерации / Е. А. Коблик, Я. А. Редькин, В. Ю. Архипов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 256 с.
- 36 Ковалевский А. В. Распространение рода Береговые ласточки *Riparia* в Кемеровской области / А. В. Ковалевский, В. Б. Ильященко, Е. М. Лучникова // Вестник КемГУ. – 2012. – Т. 1, вып. 4. – С. 8–12.
- 37 Колоярцев М. В. Ласточки / М. В. Колоярцев. – Л. : ЛГУ, 1989. – 249 с.
- 38 Курдюков А. Б. Гнездование береговушки *Riparia riparia* в южном Приморье // Русский орнитологический журнал. – Вып. 18 (501). – 2009. – С. 1329–1331.
- 39 К обследованию предлагаемых заповедных территорий низовья р. Бикин (север Приморского края) / К. Е. Михайлов [и др.] // Русский орнитологический журнал. – 1998. – Вып. 7 (48). – С. 10–12.
- 40 Малеев В. Г. Определитель птиц Иркутской области / В. Г. Малеев, В. В. Попов; под редакцией В. Г. Малеева. – Иркутск : Изд-во "Время странствий", 2010. – 300 с.
- 41 Маркс Л. П. Морфологическая характеристика кладок береговой ласточки // Гнездовая жизнь птиц: Межвузовский сборник научных трудов. – 1986. – С. 52–57.

42 Миловидов С. П. Справочник-определитель птиц Томской области / С. П. Миловидов, О. Г. Нехорошев ; под ред. А. М. Адама. – Томск : Изд-во Том. ун-та, 2002. – 168 с.

43 Москвитин С. С. Общая характеристика видимого пролета птиц в пойме средней Оби / С. С. Москвитин, О. В. Баяндин // Экология наземных позвоночных Сибири. – Томск, 1983. – С. 85–104.

44 Москвитина Н. С. Биоразнообразие наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири и некоторые аспекты его состояния / Н. С. Москвитина, С. С. Москвитин, В. Н. Куранова // Актуальные проблемы экологии и природопользования Сибири в глобальном контексте. Сборник статей : в 2 ч. – Томск. – 2006. – Ч. 1. – С. 98–109.

45 Москвитина Н. С. Биоразнообразие Томского Приобья. Млекопитающие / Н. С. Москвитина, Н. Г. Сучкова. – Томск : Томский государственный университет, 2009. – 302 с.

46 Некоторые авифаунистические находки на территории Республики Тыва / Е. А. Коблик [и др.] // Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. – 2011. – вып. 47. – С. 235–241.

47 Портенко Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала / Л. А. Портенко. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1937. – 240 с.

48 Прокофьева И. В. Рост и развитие птенцов большой синицы *Parus major* (по наблюдениям в Савальском лесу)/ Русский орнитологический журнал. – 2006. – Том 15, Экспресс-выпуск 331. – С. 897–900.

49 Райская Н. Н. Население и экономика // География Томской области / Н. Н. Райская, П. М. Юрков. – Томск, 1988. – С. 175–241.

50 Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 15. Алтай и Западная Сибирь. – Вып. 2. –Л. : Гидрометеиздат, 1972. – 408 с.

51 Рогачева Э. В. Птицы Средней Сибири: Распространение, численность, Зоогеография / Э. В. Рогачева. – М. : Наука, 1988. – 309 с.

52 Рожанец М. И. Почвы и растительность окрестностей города Томска

/ М. И. Рожанец, С. Е. Рожанец-Кучеровская // Известия ТГУ. – 1928. – Т. 81. – С. 313–405.

53 Рутковская Н. В. География Томской области (Сезонно-агроклиматические ресурсы). – Томск : Изд-во ТГУ, 1984. – 159 с.

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

55 Рябицев В. К. Птицы Сибири: справочник-определитель: в 2 т. / В. К. Рябицев. – Москва; Екатеринбург : Кабинетный ученый, 2014. – Т. 1. – 438 с.

56 Рябицев В. К. Птицы Сибири: справочник-определитель: в 2 т. / В. К. Рябицев. – Москва; Екатеринбург : Кабинетный ученый, 2014. – Т. 2. – 452 с.

57 Савченко А. П. О формировании миграционных путей птиц Центральной Сибири / А. П. Савченко, Н. В. Карпова, А. Н. Евтихова // Вестник КрасГАУ. – 2011. – вып. 10. – С. 11–118.

58 Сумъяа Д. Птицы Прихубсугуля / Д. Сумъяа, Н. Г. Скрябин. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1989. – 200 с.

59 Сурунов Н. Ф. Озера Томской области и генезис их котловин // Человек и вода / Н. Ф. Сурунов, А. А. Земцов. – Томск, 1990. – С. 59–61.

60 Трифонова Л. И. Климат // География Томской области. – Томск, 1988. – С. 42–76.

61 Тугаринов А. Я. Северная Монголия и птицы этой страны / А. Я. Тугаринов // Материалы комиссии по исследованию Монгольской и Тану-Тувинской народных республик и Бурят-Монгольской АССР. – 1929. – Вып 3. – 236 с.

62 Фомин В. Е. Каталог птиц Монгольской Народной республики / В. Е. Фомин, А. Болд. – М. : Наука, 1991. – 125 с.

63 Харитонов С. П. Пространственно-этологическая структура колоний околотовных птиц // Зоологический журнал. – 2011. – Том 90, № 7. – С. 846–860.

64 Хертуев В. Н. Экология береговой ласточки (*Riparia riparia* L.) в Западном Забайкалье / В. Н. Хертуев, А. В. Дмитриева // Вестник Бурятского государственного университета. – 2012. – Вып. 4. – С. 179–183.

65 Хромых В. С. Почвы // География Томской области. – Томск, 1988. – С. 96–112.

66 Шепелева Л. Ф. Естественные сенокосы и пастбища, их состояние и пути улучшения // Природные ресурсы Томской области. – Новосибирск, 1991. – С. 56–67.

67 Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. – Томск : Изд-во Томск. ун-та, 1962. – 440 с.

68 Экологический мониторинг: Состояние окружающей среды Томской области в 2003 году. // Под ред. А. М. Адама. / – Томск : Дельтаплан, 2004. – 204 с.

69 Aerial hunting techniques and predation success of Hobbies *Falco subbuteo* on Sand Martin *Riparia riparia* at breeding colonies / R. Probst [et al.] // Ardea. – 2011. – 99 (1). – P. 9–16.

70 Barn swallows before barns: population histories and intercontinental colonization / R. M. Zink [et al.] // Proc. R. Soc. Lond. B Bio. – 2006. – Vol. 273. – P. 1245–1251.

71 Brown C. R. Risk in mobbing for solitary and colonial swallows / C. R. Brown, J. L. Hoogland // Animal Behaviour. – 1986. – Vol. 34, No. 5. – P. 1319–1323.

72 Complex biogeographic history of a Holarctic passerine / S. V. Drovetski [et al.] // Proc. R. Soc. Lond. B Bio. – 2004. – Vol. 271. – P. 545–551.

73 Etxezarreta J. Characteristics of Sand Martin *Riparia riparia* colonies in artificial river walls / J. Etxezarreta, J. Arizaga // Ardeola. – 2014. – Vol. 61, No. 1. – P. 127–134.

74 Ghent A. W. Regular spatial patterns of Bank Swallow (*Riparia riparia*) tunnel entrances / The American midland naturalist. – 2001. – Vol. 146, No. 2. – P. 414–423.

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

76 Heneberg P. Soil particle composition affects the physical characteristics of Sand Martin *Riparia riparia* holes // *Ibis*. – 2003. – № 145. – P. 392–399.

77 Holmes P. R. A study of the return rate and dispersal of Sand Martins *Riparia riparia* at a single colony / P. R. Holmes , S. E. Christmas, A. J. Parr // *Bird Study*. – 1987. – Vol. 34, No. 1. – P. 12–19.

78 Hoogland J. L. Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality / J. L. Hoogland, P. W. Sherman // *Ecological monographs*. – 1976. – Vol. 46, No. 1. – P. 33–58.

79 Jones G. Colonization patterns in Sand Martins *Riparia riparia* // *Bird Study*. – 1987. – Vol. 34, No. 1. – P. 20–25.

80 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) // *Zool. Med. Leiden*. – 2006. – Vol. 80. – P. 213–223.

81 Phylogeographic payyerns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history / A. Pavlova [et al.] // *The Auk*. – 2003. – Vol. 120 (3). – P. 744–758.

82 Pleistocene evolution of closely related sand martins *Riparia riparia* and *R. diluta* / A. Pavlova [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2008. – Vol. 48. – P. 61–73.

83 Schweizer M. Identification of the Pale Sand Martin *Riparia diluta* in Central Asia / M. Schweizer, R. Aye // *Alula*. – 2007. – № 4. – P. 152–158.

84 Szep T. The treat to Bank Swallow from Hobby at a large colony / T. Szep, Z. Barta // *The Condor*. – 1992. – Vol. 94, No. 4. – P. 1022–1025.

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

86 Valvo F. Lo Relationships among wing length, wing shape and migration in Blackcap *Sylvia atricapilla* populations / F. Lo Valvo, G. Lo Verde, M. Lo Valvo // Ringing & Migration. – 1988. – Vol. 9, No. 1. – P. 51–54.

Поиск заимствований в научных текстах^β
[\(/index.php/ru/\)](/index.php/ru/) [\(/index.php/en/\)](/index.php/en/)

Введите текст:

...или загрузите файл:

Файл не выбран...

Выбрать файл...

Укажите год публикации:

2017 ▼

Выберите коллекции

Все

Рефераты

Авторефераты

Иностранные конференции

PubMed

Википедия

Российские конференции

Иностранные журналы

Российские журналы

Энциклопедии

Англоязычная википедия

Анализировать

 Проверить по расширенному списку коллекций системы Руконтекст (<http://text.rucont.ru/like>)

Обработан файл:

Магистерская.doc.

Год публикации: 2017.

Оценка оригинальности документа - 91.28%

Процент условно корректных заимствований - 0.0%

Процент некорректных заимствований - 8.72%

Просмотр заимствований в документе

Время выполнения: 65 с.

Документы из базы

Источники заимствования

 В списке литературы
 Источники
 Заимствования

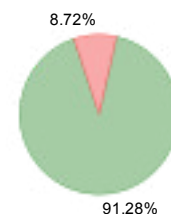
1. Подвиды береговой ласточки *riparia riparia* (Linnaeus, 1758) фауны России и сопредельных территорий (<http://cyberleninka.ru/article/n/podvidy-beregovoy-lastochki-riparia-riparia-linnaeus-1758-fauny-rossii-i-sopredelnyh-territoriy>)

Авторы: Евтихова Анастасия Николаевна, Редькин Ярослав Андреевич.

Год публикации: 2012. Тип публикации: статья научного журнала.

<http://cyberleninka.ru/article/n/podvidy-beregovoy-lastochki-riparia-riparia-linnaeus-1758-fauny-rossii-i-sopredelnyh-territoriy> (<http://cyberleninka.ru/article/n/podvidy-beregovoy-lastochki-riparia-riparia-linnaeus-1758-fauny-rossii-i-sopredelnyh-territoriy>)

Показать заимствования (27)



5.48%

2. Диагностические признаки береговой *riparia riparia* L. , 1758 и бледной *riparia diluta* Sharpe et Wyatt, 1893 ласточек (<http://cyberleninka.ru/article/n/diagnosticheskie-priznaki-beregovoy-riparia-riparia-l-1758-i-blednoy-riparia-diluta-sharpe-et-wyatt-1893-lastocek>)

Авторы: Евтихова А. Н., Савченко А. П..

Год публикации: 2014. Тип публикации: статья научного журнала.

<http://cyberleninka.ru/article/n/diagnosticheskie-priznaki-beregovoy-riparia-riparia-l-1758-i-blednoy-riparia-diluta-sharpe-et-wyatt-1893-lastocek>

(<http://cyberleninka.ru/article/n/diagnosticheskie-priznaki-beregovoy-riparia-riparia-l-1758-i-blednoy-riparia-diluta-sharpe-et-wyatt-1893-lastocek>)

Показать заимствования (11)

2.91%

3. Распространение рода береговые ласточки *riparia* в Кемеровской области (<http://cyberleninka.ru/article/n/rasprostranenie-roda-beregovye-lastochki-riparia-v-keмеровskoy-oblasti>)

Авторы: Ковалевский Александр Викторович, Ильяшенко Вадим Борисович, Лучникова Екатерина Михайловна.

Год публикации: 2012. Тип публикации: статья научного журнала.

<http://cyberleninka.ru/article/n/rasprostranenie-roda-beregovye-lastochki-riparia-v-keмеровskoy-oblasti> (<http://cyberleninka.ru/article/n/rasprostranenie-roda-beregovye-lastochki-riparia-v-keмеровskoy-oblasti>)

Показать заимствования (6)

0.95%

Дополнительно

Общеизвестные фрагменты

[Значимые оригинальные фрагменты](#)

Библиографические ссылки

[Искать в Интернете](#)