

Научная статья
УДК 598.2 (571.16)
doi: 10.17223/19988591/57/4

**Гнездовая биология обыкновенной горихвостки
Phoenicunis phoenicurus (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири**

**Борис Дмитриевич Куранов¹, Олег Генрихович Нехорошев²,
Сергей Васильевич Килин³**

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ Kuranov@seversk.tomsknet.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

² oleg@green.tsu.ru

Аннотация. Проанализированы репродуктивные показатели обыкновенной горихвостки в подзоне подтаежных лесов на юго-востоке Западной Сибири. Материалы собраны в 1983–2019 гг. в окрестностях г. Томска (56°28'N, 84°54'E), с. Киреевск Томской обл. (56°22'N, 84°05'E) и д. Ломачевки Кемеровской обл. (56°08'N, 86°50'E). Обследовано 516 гнезд, промерено 2 734 яйца. Обнаружено, что при плотности развески гнездовой 107 шт./10 га заселенность исследуемой территории горихвосткой составила $10,3 \pm 1,4\%$, а плотность гнездования – $11,4 \pm 1,6$ пар/10 га. Установлено, что начало наиболее ранней кладки в среднем приходится на 19 мая (13 мая – 27 мая), средняя медиана начала кладки – на 29 мая (23 мая – 3 июня). Полная кладка $6,84 \pm 0,04$ яиц, объем яиц $1\,818 \pm 3$ мм³, успешность размножения в начатых кладках любой дальнейшей судьбы 54,1%, доля неразвившихся яиц 8,3%, частичный отход птенцов 5,6%. Число птенцов на успешное гнездо и попытку размножения составляет соответственно $5,83 \pm 0,07$ и $3,21 \pm 0,13$. Размер кладки на юго-востоке Западной Сибири статистически значимо (выше $p < 0,001$), чем в европейской части ареала вида ($p < 0,001$), а число птенцов на попытку размножения – меньше, что связано с более высоким уровнем хищничества.

Ключевые слова: репродуктивные показатели; влияние биотопа; влияние весенней температуры; Томская область; Кемеровская область

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Благодарности: авторы благодарят А.Д. Нумерова и И. Поркерта (J. Porkert) за помощь при написании статьи.

Для цитирования: Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 67–88. doi: 10.17223/19988591/57/4

Breeding biology of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia

Boris D. Kuranov¹, Oleg G. Nekhoroshev², Sergei V. Kilin³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ Kuranov@seversk.tomsknet.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

² oleg@green.tsu.ru

Summary. We analyzed the results of long-term studies (1983–2019) of breeding biology of the common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*) in the sub-taiga forest subzone of the south-eastern part of Western Siberia. Data were collected in the surroundings of Tomsk (56°28'N, 84°54'E, 90–100 m a.s.l.), the village Kireyevsk (Tomsk oblast, 56°22'N, 84°05'E, 90 m a.s.l.) and the village Lomachevka (Kemerovo oblast, 56°08'N, 86°50'E, 190 m a.s.l.). In total, we examined 516 nests. The study was conducted according to the guidelines of the Declaration of Helsinki, and approved by the Institutional Review Board (or Ethics Committee) of Institute of Biology of Tomsk State University (protocol code № 23 of 21.03.2022). Nest-boxes were placed in deciduous (aspen-birch and birch), mixed (pine-birch-aspen) and coniferous (pine and Siberian pine) forests. The density of nest-boxes in all types of forests was 107/10 ha. Nest-box occupation average rate was 10.3 ± 1.4 % and population average density was 11.4 ± 1.6 pairs/10 ha. Nest-box occupation rate in deciduous forests was 4.4 ± 0.5 %; in mixed – 15.3 ± 1.3 %; in coniferous – 10.4 ± 2.2 %, and population density was 4.9 ± 0.6 , 17.0 ± 1.5 and 11.6 ± 2.4 pairs/10 ha, respectively.

In spring, redstarts appear in last decade of April–first decade of May (21 April – 7 May), on average, April 28. The mean long-term date of the earliest egg laying was May 19 (13 May – 27 May); the median laying date was May 29 (23 May – 3 June). No certain long-term trend in the timing of reproduction was detected. There were no cases of two breeding cycles in the study area confirmed by ringing. However, once we observed how 8 days after the departure of fledglings a new clutch was laid in the same nest-box from which fledglings flew out.

The mean clutch size is 6.84 ± 0.04 eggs, the mean length of eggs – 18.60 ± 0.02 mm, the breadth of eggs – 13.83 ± 0.01 mm and the mean volume of eggs – 1818 ± 3 mm³ ($n = 2734$ eggs). The share (proportion) of successful nests where, at least, one young fledged is 55.0%. From 3081 eggs, 1875 chicks hatched and 1667 fledglings flew out. The success of incubation is 60.9% (hatched chicks / eggs in nests where, at least, one egg was laid), feeding (fledglings / hatched chicks) – 88.9%, breeding (fledglings / eggs in nests where at least one egg was laid) – 54.1%, reproductive success in successful nests – 86.0%. Embryonic mortality is 8.3%, partial brood mortality – 5.6% of the total number of hatched nestlings. The mean number of fledglings per successful attempt and breeding attempt are 5.83 ± 0.07 and 3.21 ± 0.13 , respectively. Predators ravaged 41.7% of nests, in which 28.3% of eggs in incomplete and completed clutches and 4.2% of nestlings were destroyed. In total, 3.3% of nests were abandoned, and losses amounted to 1.7% of eggs in incomplete and completed clutches and 1.3% of nestlings.

Reproductive success, numbers of fledglings per breeding attempt in the group of deciduous and mixed forests are significantly higher than those in coniferous forests, respectively 58.0%, 3.55 ± 0.16 and 42.8%, 2.33 ± 0.25 . This is due to higher predation in coniferous forests. Clutch size, volume of eggs and number of fledglings per successful attempt in the group of deciduous and mixed forests and coniferous forests does not significantly differ, 6.88 ± 0.05 , 1820 ± 4 mm³, 5.85 ± 0.08 and 6.69 ± 0.09 , 1813 ± 6 mm³, 5.73 ± 0.18 , respectively.

In the European part of the redstart's range, in the latitude range of 48–69° N, clutch size (first breeding cycle) varies between 6.13 – 6.86 eggs (on average, 6.51 ± 0.04 eggs) (See Table 2), which is significantly less than in Western Siberia (6.84 ± 0.04 eggs) ($p < 0.001$). The average clutch size in the European latitude range (55–60° N) close to our study area is 6.56 ± 0.05 (6.34–6.68 eggs), also significantly less compared to our data ($p < 0.001$) (See Table 2). Our calculations based on the literature data given in Table 2 showed a significant tendency of increasing the clutch size in latitude range from 48 to 69° N. The dependence of the clutch size (y) on latitude (x) is described by linear regression equation: $y = 5.73 + 0.013x$ ($R^2 = 0.24$, $p = 0.03$, $n = 20$). The egg volume in Europe varied in the limits 1 700 – 1 899 mm^3 (in average $1791 \pm 16 \text{ mm}^3$) and was not connected with latitude ($r = 0.18$, our calculations on the data are given in Table 2). The mean egg volume in Europe and Western Siberia are not significantly different.

Breeding success (fledglings / eggs in nests where, at least, one egg was laid) in Europe varies in limits 41.5 – 82.8%, fledglings per successful attempt and breeding attempt are 5.73 ± 0.08 and 4.31 ± 0.16 , respectively (our calculations on the literature data are given in Table 3). Breeding success of the redstart in Western Siberia is at the lower limit of the indicator known for Europe. The number of fledglings per attempt in Western Siberia was significantly less than that in the European part of the range ($p < 0.001$). We explain it by a higher level of predation in Western Siberia compared to most sites in the European part of the redstart's range. The number fledglings per successful attempt in Europe and Western Siberia is not significantly different.

The paper contains 4 Tables and 56 References.

Keywords: reproductive indices; biotop influence; spring temperature influence; Tomsk region; Kemerovo region

Funding: The study was performed within the framework of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Project No. FSWM-2020-0019).

Acknowledgments: We thank Alexander Numerov (Voronezh State University) and Jiří Porkert for their help in writing the paper.

For citation: Kuranov BD, Nekhoroshev OG, Kilin SV. Breeding biology of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:67-88. doi: 10.17223/19988591/57/4

Введение

Многие виды птиц-дуплогнездников служат модельными объектами для широкого спектра исследований на различных уровнях: от клеточного до биоценотического. На примере этой группы птиц получили освещение многие фундаментальные проблемы популяционной биологии, такие как топические, трофические и другие связи дуплогнездников, а также использование их в качестве биоиндикаторов естественных и антропогенных изменений в среде обитания [1].

Обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758)) имеет большой бореальный евроазиатский гнездовой ареал, который расширяется в восточном направлении с одновременным расселением вида на север в Прибайкалье и Западном Забайкалье [2]. Вид часто используют в качестве модельного объекта в популяционных исследованиях благодаря тому, что его легко привлечь на контролируемые территории развешиванием

искусственных гнездовий. Горихвостка хорошо изучена в европейской части ареала, и ряд работ посвящен анализу репродуктивных показателей вида и влиянию на них абиотических и биотических факторов. На примере вида исследовали многолетнюю динамику численности [3], тренд сроков размножения в связи с изменением климата [4], изменчивость величины кладки и яиц [5–7], успешность размножения и факторы, их определяющие [8–11].

Гнездованию горихвостки в естественном и урбанизированном ландшафтах Томской области посвящены работы С.П. Миловидова [12] и Б.Д. Куранова [13]. Данные по размножению вида в южной части Кемеровской области приводят А.С. Родимцев и Л.К. Ваничева [14]. Однако до настоящего времени отсутствуют обобщающие работы по гнездованию горихвостки на юго-востоке Западной Сибири, касающиеся анализа плотности гнездования, сроков размножения, величины кладки, оологических показателей, успешности размножения, а также сравнительного анализа размножения вида в различных местообитаниях этого региона. Не изучена связь погодных условий с репродуктивными показателями. Наше исследование, основанное на многолетних наблюдениях в Томской и Кемеровской областях, позволило в определенной степени заполнить этот пробел.

Цель данного исследования – популяционный анализ репродуктивных показателей обыкновенной горихвостки в юго-восточной части Западной Сибири, а также их сравнение с аналогичными данными по европейской части ареала вида.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 1983–2019 гг. на трех ключевых участках: в окрестностях г. Томска ($56^{\circ}28'N$, $84^{\circ}54'E$, 90–100 м над ур. м.), с. Киреевск Кожевниковского р-на Томской обл. ($56^{\circ}22'N$, $84^{\circ}05'E$, 90 м над ур. м.) и д. Ломачевки Ижморского р-на Кемеровской обл. ($56^{\circ}08'N$, $86^{\circ}50'E$, 190 м над ур. м.). Село Киреевск находится в 60 км к западу от г. Томска, д. Ломачевка – в 120 км к юго-востоку. Район исследований расположен в подтаежной подзоне лесной зоны Западной Сибири – переходном районе от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам [15]. Ломачевский участок расположен на границе подтаежных лесов и лесостепи [16].

Гнездование горихвостки в искусственных гнездовьях (ИГ) на томском участке изучено в 1986–2019 гг. (12 лет), на киреевском – 1984–2017 гг. (13 лет), на ломачевском – 1983–1996 гг. (14 лет). В окрестностях г. Томска ИГ разместили на двух участках. Первый – зрелый осиново-березовый лес с примесью сосны, пихты и ели с хорошо развитым вторым ярусом из черемухи, ивы, шиповника и караганы. Второй участок находился в зрелом припоселковом кедровнике с редким подлеском из рябины и березы. У с. Киреевск ИГ развешивали в средневозрастных сосновых, сосново-березово-осиновых, березово-осиновых насаждениях и зрелом березняке. В сосновом, смешанном и березово-осиновом лесу второй ярус состоял из редких рябин и кустов волчьей ягоды, в березовом – из редкого подроста

березы и сосны. В окрестностях д. Ломачевки наблюдения проведены в средневозрастном березово-осиново-сосновом лесу с преобладанием мелколиственных пород и относительно слабо развитым подлеском из ивы, черемухи, черной и красной смородины, шиповника и таволги.

Для привлечения горихвостки использованы дощатые ИГ двух типов: синичники с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см² и скворечники – 50 мм и 196 см² соответственно. В разные годы в окрестностях г. Томска под наблюдением было 50–165 синичников и 50–110 скворечников, близ с. Киреевск – 50–305 синичников и 30–180 скворечников, около д. Ломачевки – 90 скворечников. Гнездовья располагались в две параллельные линии. На всех площадках расстояние между соседними ИГ и между линиями составляло 30 м. В расчет включали полосу шириной 30 м вдоль линий (по 15 м с каждой стороны), а к их протяженности добавляли 30 м (по 15 м от крайних ИГ). Плотность развески составила 107 шт./10 га.

На модельных площадках ежегодно проводили абсолютный учет гнезд, прослеживали их судьбу, а также сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания. Жилым считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо. Всего обследовано 516 гнезд, промерено 2 734 яйца. Исследование проведено в соответствии с принципами положения Хельсинкской декларации Всемирной медицинской ассоциации (Declaration of Helsinki, and approved by the Institutional Review Board).

Для обследованной группировки горихвостки и группировок вида в отдельных местообитаниях на основе индивидуальных данных по каждому гнезду рассчитаны среднееголетние значения следующих показателей: эмбриональная смертность (суммарное число неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами / число яиц с известным результатом вылупления, %); успешность насиживания (число вылупившихся птенцов / число отложенных яиц, %); успешность выкармливания (число вылетевших птенцов / число вылупившихся птенцов, %); успешность размножения (число вылетевших птенцов / число отложенных яиц, %); число птенцов на попытку размножения (число вылетевших птенцов / число самок, приступивших к откладке яиц); число птенцов на успешную попытку размножения или размер выводка (число вылетевших птенцов / число самок со слетками).

Под «частичным» отходом птенцов понимали гибель отдельных птенцов выводка, не связанную с хищничеством. К успешным относили гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец.

Данные по заселенности ИГ приведены отдельно для мелколиственных, смешанных и хвойных насаждений, по остальным показателям в связи с небольшой выборкой по мелколиственным участкам сравнение проводили между объединенной группой мелколиственных и смешанных насаждений и хвойными лесами.

Объем яиц вычислен по формуле [17]:

$$V = 0,51 \cdot LB^2,$$

где L – длина яйца, B – максимальный диаметр.

Дата начала наиболее ранней кладки, медианная дата начала размножения, а также продолжительность периода начала яйцекладки за многолетний период рассчитаны как среднее арифметическое ежегодных значений. Для таких показателей, как заселенность ИГ, плотность гнездования, размер кладки, объем яиц, размер выводка, число птенцов на попытку размножения, рассчитаны среднее значение и ошибка среднего ($M \pm m_M$). Сравнение средних величин проведено по t -критерию Стьюдента. Для оценки связи даты прилета птиц, сроков размножения (даты появления первой кладки и медианы начала кладки в сезоне), размера кладки, объема яиц с весенними температурами воздуха применен линейный корреляционный анализ Пирсона. Для оценки изменения величины кладки в течение сезона в районе исследований и зависимости размера кладки от широты местности в европейской части ареала вида использован простой регрессионный анализ. Обработка первичных данных проведена с помощью пакета программ Stat Soft STATISTICA 8.0.

Результаты исследований и обсуждение

Заселенность ИГ и плотность гнездования. Для расчета естественной плотности гнездования горихвостки в районе исследований использованы данные по окрестностям г. Томска и долине р. Оби близ д. Старая Шегарка в 50 км к западу от г. Томска [12, 18–20] и неопубликованные материалы С.П. Миловидова и С.П. Гуреева из Банка данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Птиц считали на маршрутах с последующим пересчетом на 1 км^2 по дальности обнаружения [21]. Показатели, приведенные в числе особей, переведены в число пар делением на 2.

Наибольшая плотность гнездования горихвостки отмечена в смешанных лесах (в среднем 17 пар/км^2) и сосняках (14 пар/км^2), в лиственных насаждениях этих птиц гнездились меньше (9 пар/км^2). Развеска ИГ позволила значительно увеличить плотность гнездования горихвостки в районе исследований. Средняя заселенность ИГ по всем типам насаждений составила $10,3 \pm 1,4\%$, плотность гнездования – $114 \pm 16 \text{ пар/км}^2$ ($n = 24$). При этом заселенность видом ИГ и плотность гнездования в смешанных и хвойных лесах также выше, чем в мелколиственных. Средняя многолетняя заселенность видом ИГ и средняя плотность гнездования в смешанных лесах составили $15,3 \pm 1,3\%$ и $170 \pm 15 \text{ пар/км}^2$, хвойных (объединенные данные по сосняку и кедровнику) – $10,4 \pm 2,2\%$ и $116 \pm 24 \text{ пар/км}^2$, тогда как в мелколиственных лесах – $4,4 \pm 0,5\%$ и $49 \pm 6 \text{ пар/км}^2$. Заселенность ИГ горихвосткой в мелколиственном лесу на Среднем Урале также меньше, чем в средневозрастных и зрелых сосновых насаждениях – соответственно $0,4$ и $8,2\%$ [22].

Сроки размножения. В районе исследований горихвостки появляются в последней декаде апреля – первой декаде мая (21 апреля – 7 мая), в среднем 28 апреля. Дата прилета птиц отрицательно связана со средней темпера-

турой воздуха в третьей декаде апреля ($r = -0,62$, $p < 0,05$), на которую приходится подавляющая часть (86%) первых весенних встреч горихвостки.

Начало наиболее ранних кладок в разные годы отмечено с 13 по 27 мая и в среднем пришлось на 19 мая. Амплитуда колебаний даты появления первой кладки за весь период наблюдений составила 14 дней. На близкой с районом исследований широте в Приокско-Террасном заповеднике (юг Московской обл.) в условиях более стабильного климата годовые колебания данного показателя меньше – 10 дней [5]. Дата появления первой кладки в сезоне отрицательно связана со средней температурой воздуха во второй декаде мая ($r = -0,52$, $p < 0,05$), на конец которой приходится средняя многолетняя дата появления первых кладок. Самая поздняя кладка, состоящая из 5 яиц, начата горихвостками 5 июля 1986 г., а гнездование завершилось успешным вылетом 4 птенцов. Соответственно, общая потенциальная продолжительность периода начала размножения составила 53 дня. В районе исследований горихвостки в группе лиственных и смешанных насаждений начинали откладку яиц в среднем на 2 дня раньше, чем в хвойниках, что косвенно свидетельствует о более благоприятных мезоклиматических и трофических условиях на начальном этапе размножения вида в первой группе местообитаний.

Средняя многолетняя медиана начала кладки в районе работ приходится на 29 мая (23 мая – 3 июня) и отрицательно связана со средней температурой воздуха во второй и третьей декадах мая ($r = -0,52$ и $r = -0,61$, $p < 0,05$). Определенного многолетнего тренда сроков размножения в районе исследований не обнаружено, в отличие от Центральной Европы и Финляндии, где в нескольких местах появление первых кладок с 1969 по 2010 г. статистически значимо сместилось на более ранние сроки [4]. Также на юго-востоке Западной Сибири не обнаружено и многолетнего тренда сроков размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* (Pall., 1764)), начало откладки яиц у которой, как и у горихвостки, статистически значимо связано с майскими температурами [23]. Отсутствие смещения сроков размножения горихвостки и мухоловки-пеструшки на более ранние согласуется с отсутствием определенного многолетнего тренда среднемесячной майской температуры в районе исследований.

Начало размножения горихвостки в районе исследований (самая ранняя кладка и медиана) на 4 дня отстает от находящейся на сходной широте группировки вида в Окском заповеднике. Среднее многолетнее значение начала наиболее ранней кладки в заповеднике приходится на 15 мая, медианы начала откладки яиц без учета повторных и вторых кладок – на 25 мая [4]. Средняя многолетняя продолжительность периода появления новых кладок у горихвостки в районе исследования составила 31 день и мало отличалась от аналогичного показателя у птиц в Окском заповеднике – 29 дней [4].

Величина кладки. Горихвостка относится к видам, у которых часть пар способна произвести две успешные кладки за сезон. Это явление особенно характерно для центральной и южной частей ареала вида в Европе [4, 24].

Так, на разных участках Центральной Европы доля таких пар варьирует в пределах 1,3–65,4% [24], максимальный показатель (65,4%) отмечен в Чехии [11]. В России вторые выводки у горихвостки наблюдали в Крыму [25], Московской [5], Кировской [26], Воронежской [27] областях, Рязанской области и на Среднем Урале [4]. В юго-восточной части Западной Сибири вторая кладка у горихвостки после первого успешного размножения однажды отмечена в Новосибирской области [28]. Ранее мы писали, что в период 1986–2009 гг. (422 прослеженных гнезда) в г. Томске и его окрестностях у горихвостки не зафиксировано ни одного случая дициклии, подтвержденного кольцеванием [4]. Единственный случай возможного второго размножения после вылета птенцов в первом гнезде обнаружен в ломачевской группировке вида (293 прослеженных гнезда). Откладка яиц в одном из ИГ началась 26 мая 1986 г., полная кладка состояла из 7 яиц, и 6 птенцов вылетели 27 июня. Через 8 дней в этом же гнездовье 5 июля была начата новая кладка, из 5 яиц вылетели 4 птенца.

Полные кладки у горихвостки в районе работ содержали от 3 до 9 яиц. Наиболее часто встречались гнезда с 7 яйцами (табл. 1). Средняя величина кладки ($n = 422$) варьировала по годам в пределах 6,65–7,15 яиц и за многолетний период составила $6,84 \pm 0,04$ яиц. Размеры кладок в группе смешанных и мелколиственных насаждений ($6,88 \pm 0,05$, $n = 311$ кладок) и хвойниках ($6,69 \pm 0,09$, $n = 111$ кладок) значимо не различаются. Значимой связи размера кладки с майскими температурами воздуха (среднемесячной и среднедекадными) и сроками размножения (датой начала самой ранней кладки в сезоне и медианой начала откладки яиц) не обнаружено. У горихвостки в районе исследований прослеживается отрицательная связь величины кладки со сроками ее начала, однако эта связь статистически значима не во все сезоны. В 6 из 11 сезонов размножения (под наблюдением находилось от 20 до 52 гнезд, в среднем 31) линейный регрессионный анализ показал значимую связь величины кладки со сроками ее начала: каждую декаду размер кладки снижался в среднем на 0,3–0,7 яиц ($R^2 = 0,24–0,35$, $p < 0,01$). В остальные 5 сезонов статистически значимого снижения кладки в течение сезона не отмечено.

Таблица 1 [Table 1]

Размер полной кладки у обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus*
[The clutch size in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*]

Показатель [Indicator]	Число яиц в кладке [The number of eggs in a clutch]							Всего [Total]
	3	4	5	6	7	8	9	
Кладок с данным числом яиц, абс. / % [The number of clutches with a given number of eggs, n / %]	2 / 0,5	4 / 0,9	24 / 5,7	92 / 21,8	216 / 51,2	76 / 18,0	8 / 1,9	422 / 100,0

В европейской части ареала горихвостки в интервале широт 48–69°N размер кладки (первый цикл размножения) варьирует в пределах 6,13–6,86 яиц, в среднем $6,51 \pm 0,04$ (табл. 2), что значимо меньше, чем в районе

исследований ($p < 0,001$). Величина кладки горихвостки в группе смешанных и мелколиственных насаждений в районе исследований (6,88 яиц) почти не отличается от максимальной (6,86 яиц), известной для европейской части ареала вида (северная Финляндия) [29]. Ранее отмечалось, что размер кладки горихвостки (Финляндия) больше, чем у находящихся южнее, в Центральной Европе [4, 6, 29].

Таблица 2 [Table 2]

Величина кладки и объем яиц у обыкновенной горихвостки
***Phoenicunis phoenicurus* в разных точках европейской части ареала**
[The clutch size and egg volume in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*
at different points of the European part of the range]

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Величина кладки [Clutch size], $M \pm m_M$	Объем яиц, мм ³ [Egg volume, mm ³]	Источник [Source]
Финляндия [Finland]	69°N, 21°E	6,6 ± 0,09	1 774	30
Финляндия [Finland]	69°N, 27°E	6,86 ± 0,16	—	29
Финляндия [Finland]	68°N, 21°E	6,33 ± 0,12	—	31
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 32°E	6,4	—	10
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 33°E	—	1 853	32
Финляндия [Finland]	65°N, 26°E	6,67	1 835*	6
Финляндия [Finland]	65°N, 21°E	6,70 ± 0,10	—	31
Финляндия [Finland]	63°N, 21°E	6,62 ± 0,09	—	33
Финляндия [Finland]	61°N, 21°E	6,57 ± 0,15	—	Haartman, 1969: по [6]
Карелия [Karelia]	61°N, 33°E	6,41 ± 0,10	—	9
Норвегия [Norway]	60°N, 07°E	6,54 ± 0,18	—	34
Ленинградская обл. [Leningrad Region]	59–60°N, 30°E	6,34 ± 0,08	—	Объединенные данные по [35–37] [Total for [35–37]]
Кировская обл. [Kirov region]	59°N, 50°E	—	1 797*	26
Камское Предуралье [Kama Urals]	58°N, 56°E	6,62 ± 0,09	1 722*	8
Швеция [Sweden]	56°N, 13°E	—	1 749*	Rosenius, 1926– 1929: по [6]

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Величина кладки [Clutch size], $M \pm mM$	Объем яиц, mm^3 [Egg volume, mm^3]	Источник [Source]
Татарстан [Tatarstan]	56°N, 49°E	6,62	–	38
Московская обл. [Moscow region]	55°N, 37°E	6,68 ± 0,07	–	5
Рязанская обл. [Ryazan region]	55°N, 41°E	6,55 ± 0,10	1 789*	7
Мордовия [Mordovia]	54°N, 45°E	–	1 700*	39
Англия [England]	52°N, 01° W	–	1 843*	40
Голландия [Holland]	52°N, 06°E	6,27	–	Rutter, 1941 по: [6]
Воронежская обл. [Voronezh region]	52°N, 39°E	6,5 ± 0,20	1 798*	41
Воронежская обл. [Voronezh region]	52°N, 42°E	6,49 ± 0,18	–	42
Германия [Germany]	51°N, 12°E	–	1 816*	40
Германия [Germany]	51°N, 14°E	–	1 899*	40
Чехия [Czech]	50°N, 16°E	6,3 ± 0,09	–	11
Швейцария [Switzerland]	48°N, 08°E	6,13 ± 0,11	–	43
Крым [Crimea]	45°N, 34°E	–	1 714*	25

* Наши расчеты по формуле Д. Хойта [17].

* [Our calculations according to Donald Hoyt's formula [17]].

Наши расчеты по литературным данным, приведенным в табл. 2, показывают, что в диапазоне широт 48–69°N наблюдается статистически значимая тенденция увеличения размера кладки по мере продвижения на север. Зависимость среднего числа яиц в кладках (y) от широты местности (x) описывается уравнением линейной регрессии: $y = 5,73 + 0,013x$ ($R^2 = 0,24$, $p = 0,03$, $n = 20$), т.е. размер кладки увеличивается в среднем на 0,13 яйца на каждые 10° широты. Средняя величина кладки горихвостки в близком к району исследований диапазоне широт (55–60°N) составила $6,56 \pm 0,05$ (6,34–6,68) (см. табл. 2), что также значительно меньше по сравнению с нашими данными ($p < 0,001$). В южной части Кемеровской области кладки горихвосток содержат в среднем по $6,81 \pm 0,20$ яиц [14], в Байкальской Сибири – по $6,9 \pm 0,27$ [2]. Таким образом, наблюдается тенденция увеличения размера кладок у горихвостки в северной и восточной частях ареала.

Объем яиц. Длина яиц у горихвостки в районе исследований составила $18,60 \pm 0,02$ (15,70–21,30) мм, максимальный диаметр – $13,83 \pm 0,01$ (12,40–15,50) мм, объем – $1\,818 \pm 3$ (1 271–2 340) mm^3 ($n = 2\,662$ яиц). Объ-

ем яиц в группе смешанных и мелколиственных насаждений ($1\,820 \pm 4\text{ мм}^3$) и в хвойных насаждениях ($1\,813 \pm 6\text{ мм}^3$) статистически не отличается. Объединенное значение объема яиц по всем типам насаждений ($1\,818 \pm 3\text{ мм}^3$) в районе исследований выше, чем в Новосибирской области ($1\,786,5 \pm 8,6\text{ мм}^3$) [44], южной части Кемеровской области ($1\,705\text{ мм}^3$) [14] и Байкальской Сибири ($1\,800\text{ мм}^3$) [2]. Статистически значимой связи объема яиц с майскими температурами воздуха, а также сроками размножения в районе исследований не обнаружено. В северной Финляндии у горихвостки также не наблюдается значимой корреляции между сроками размножения и объемом яиц [30]. Объем яиц у горихвостки в европейской части ареала варьирует в пределах $1\,700\text{--}1\,899\text{ мм}^3$ и, по нашим расчетам, не связан с широтой местности ($r = 0,18$, $p > 0,05$, $n = 13$) (см. табл. 2). Среднее значение в Европе составило $1\,791 \pm 16\text{ мм}^3$ – это на 27 мм^3 меньше, чем в районе наших работ, но различия статистически незначимы.

Успешность и продуктивность размножения. В районе исследований у горихвостки до вылета птенцов сохранилось 55,0% гнезд с начатыми кладками. Из 3 081 яйца вылупилось 1 875 и вылетело 1 667 птенцов. Успешность насиживания составила 60,9%, выкармливания – 88,9%, размножения – 54,1%. Результативность размножения горихвостки в группе смешанных и мелколиственных насаждений примерно на 15% выше, чем в хвойных лесах. В первом биотопе из 2 291 яйца вылупилось 1 456 и вылетело 1 329 птенцов. Соответственно, успешность насиживания составила 63,6%, выкармливания – 91,3%, размножения 58,0%. В хвойных насаждениях из 790 яиц вылупилось 419 и вылетело 338 птенцов, успешность насиживания составила 53,0%, выкармливания – 80,7%, размножения – 42,8%.

К основным причинам гибели потомства у горихвостки в гнездовой период относятся гибель кладок и выводков, а также «частичный» отход потомства, включающий эмбриональную смертность и гибель части птенцов в выводке, не связанную с хищничеством. Всего за время исследований разорены 215 гнезд, что составило 41,7% от общего числа гнезд с начатыми кладками. Наибольший урон горихвостке нанес бурундук (*Tamias sibiricus* (Laxmann 1769)), который уничтожил 181 (84,2%) из всех разоренных гнезд. Регулярное использование бурундуком животной пищи на юго-востоке Западной Сибири при нехватке семенных кормов, особенно весной, отмечено Н.Г. Шубиным [45]. Этот грызун также является основным разорителем гнезд мухоловки-пеструшки в районе исследований [46]. Ласка (*Mustela nivalis* (L. 1758)) или горноста́й (*Mustela erminea* (L. 1758)) разорили 7 гнезд (3,3%), вертишейка (*Jynx torquilla* (L. 1758)) – 23 (10,7%), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* (L. 1758)) – 4 (1,9%). Всего хищниками уничтожено 28,3% яиц в неполных и завершенных кладках и 4,2% птенцов. Кроме того, вертишейкой, которая является конкурентом горихвостки за гнездовья, выброшено из ИГ 3,3% от общего числа отложенных яиц. Большой успех размножения горихвостки в смешанных и лиственных насаждениях обусловлен меньшим прессом хищничества

в этой группе лесов по сравнению с хвойниками. В хвойных лесах хищники уничтожили 40,6% яиц и 13,6% птенцов, в смешанных и лиственных лесах потери от хищников были заметно меньше (соответственно 24,1 и 1,4%). Среди хвойных насаждений наибольшие потери от хищничества отмечены в кедровнике (45,7% яиц и 15,3% птенцов). Мы связываем это с высокой численностью в данном местообитании бурундука, что характерно в целом для кедровых лесов Западной Сибири [47].

В южной части Кемеровской области хищники уничтожили 6,5% яиц горихвостки [14], что заметно меньше, чем в районе наших работ. Гнезда горихвостки в европейской части ее ареала чаще всего разоряли мелкие куньи, обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* (L. 1758)), садовая соня (*Eliomys quercinus* (L. 1766)), соня-полчок (*Glis glis* (L. 1766)), большой пестрый дятел и вертишейка [8, 10, 32, 48–50]. В Молдавии хищники уничтожили 23,7% яиц и 6,3% птенцов [48], в Воронежской области – 14,7 и 4,2% соответственно [42], в разных местах Камского Предуралья – 10,1% яиц и птенцов [8] и 16,9% яиц [51], в Мурманской области – 6,0% яиц [32]. В ряде источников указана только доля разоренных гнезд от общего числа начатых кладок. В Финляндии данный показатель варьировал в пределах 2,6–28,2% [29, 50, 52, 53], в Ленинградской области составил 12,7% [37]. В Чехии хищники уничтожили 10,4% кладок и 29,0% выводков [11]. Таким образом, в перечисленных местах европейской части ареала потери потомства от хищничества, как правило, меньше по сравнению с районом наших работ. Исключение составляют Молдавия и Чехия, где уровень отхода потомства от хищников сопоставим с нашими данными.

Оставление горихвостками гнезд с кладками и выводками в районе исследований – явление гораздо более редкое, чем случаи хищничества. За время наблюдений брошено только 17 гнезд, или 3,3% от общего числа гнезд с начатыми кладками. В 4 случаях горихвосток с незавершенными кладками вытеснили шмели, в остальных случаях причина оставления гнезд осталась неизвестной. Всего брошено 1,7% яиц и 1,3% птенцов. В южной части Кемеровской области горихвостки бросили 4,1% яиц, что несколько больше, чем в районе наших работ, а оставления выводков здесь не отмечено [14]. Оставление гнезд горихвостками в европейской части ареала вида наблюдается чаще, чем в районе исследований. Так, в Воронежской области брошено 2,2% яиц [42], в Молдавии – 11,4% [48], а оставления птенцов в этих регионах не отмечено. В Норвегии брошено 13,6% гнезд с кладками, причем в двух случаях птиц вытеснили шмели [34]. В Финляндии брошено 7,1% гнезд с кладками [29] и 6,8% с кладками и птенцами [52], в Чехии – 15,6% гнезд с кладками и 5,0% с птенцами [11], в Ленинградской области – по 2,5% гнезд с кладками и птенцами [37].

Эмбриональная смертность у горихвостки в районе исследований в гнездах с известным результатом вылупления составила 8,3% и существенно не отличается в группе смешанных и лиственных лесов и хвойниках. В южной части Кемеровской области [14] и в Байкальской Сибири [2] уровень эмбриональной смертности близок к нашим данным: 8,2 и 7,2%

соответственно. В европейской части ареала она варьирует в пределах 2,7–14,4% [8, 11, 29, 33, 42, 48, 50–52] и в среднем составляет 7,3% ($n = 9$), что мало отличается от аналогичного показателя на юго-востоке Западной Сибири и в Байкальской Сибири.

Частичная птенцовая смертность у горихвостки в районе работ составила 5,6% от общего числа вылупившихся птенцов и не отличается существенно в группе смешанных и лиственных лесов и хвойниках. В Байкальской Сибири этот показатель близок к нашим данным и составляет 6,5% [2]. В европейской части ареала вида частичная птенцовая смертность варьирует в пределах 3,5–11,2% [8, 11, 29, 33, 42, 48] и составляет в среднем 6,8% ($n = 6$), мало отличаясь от значения аналогичного показателя в районе исследований и Байкальской Сибири.

Успешность размножения в уцелевших до вылета птенцов гнездах, на которую влияет исключительно эмбриональная и частичная птенцовая смертность, в районе исследований составила 86,0%. В Европе она варьирует в пределах 81,2–92,0%, в среднем 86,7% [9, 29, 33, 34, 52–55], что почти совпадает с нашими данными.

Общая успешность размножения горихвостки в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы в районе исследований довольно низка (54,3%) в сравнении с Европой, где она варьирует в диапазоне от 41,5 до 82,8% (табл. 3). Схожий с полученным нами уровень успешности размножения вида (41,6–57,8%) зарегистрирован в Молдавии, Карелии и Воронежской области, на остальной европейской части ареала он находится в пределах 67,2–82,8%. Наиболее высок он в северной Финляндии (73,4–82,8%), где сравнительно мала доля разоренных и брошенных кладок (в сумме 9,7–12,2% от числа начатых) [29, 50, 52].

Число вылетевших из гнезда птенцов в районе исследований варьирует от 1 до 8 (табл. 4). Наиболее часто встречаются выводки из 6 слетков. Среднее число птенцов на одну попытку размножения в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы составило $3,21 \pm 0,13$ ($n = 516$), на одну успешную попытку размножения – $5,83 \pm 0,08$ ($n = 284$). Число птенцов на попытку размножения в хвойных насаждениях ($2,33 \pm 0,25$) значительно меньше ($p < 0,001$), чем в группе лиственных и смешанных насаждений ($3,55 \pm 0,16$), что, как показано выше, связано с более высоким прессом хищничества в хвойниках. Число птенцов на успешную попытку размножения в хвойных насаждениях ($5,73 \pm 0,18$) и группе лиственных и смешанных насаждений ($5,85 \pm 0,08$) статистически не отличается. Это можно объяснить тем, что размер кладки, а также частичная смертность яиц и птенцов, которые определяют значение данного показателя, в указанных группах насаждений также статистически не отличаются. Число птенцов на попытку размножения у горихвостки в Европе варьирует в пределах 3,40–5,03 (см. табл. 3) и, по нашим расчетам, составляет в среднем $4,31 \pm 0,16$ ($n = 11$), что значительно больше, чем в районе исследований ($p < 0,001$). Наблюдаемые различия мы связываем с относительно меньшим, как мы выяснили, прессом хищничества в европейской части ареала

вида по сравнению с районом наших работ. Число птенцов на успешную попытку в Европе меняется в пределах 5,47–6,13 (табл. 3) и в среднем составляет $5,73 \pm 0,08$ ($n = 10$), что меньше по сравнению с нашими данными ($5,83 \pm 0,08$), но различия статистически незначимы.

Таблица 3 [Table 3]

**Успешность и продуктивность размножения обыкновенной горихвостки
Phoenicunis phoenicurus в разных местах европейской части ареала
[Breeding success and productivity in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*
at different points of the European part of the range]**

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Успешность размножения [Breeding success], %	Количество птенцов на попытку размножения [The number of fledglings per attempt], $M \pm m_M$	Количество птенцов на успешную попытку размножения [The number of fledglings per successful attempt], $M \pm m_M$	Источник [Source]
Финляндия [Finland]	69°N, 21°E	78,8	$5,02 \pm 0,23$	$5,62 \pm 0,13$	52
Финляндия [Finland]	69°N, 27°E	73,4	5,03	$5,57 \pm 0,25$	29
Финляндия [Finland]	68°N, 30°E	82,8	–	–	50
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 32°E	68,2	4,35	–	56
Мурманская обл. [Murmansk region]	68°N, 33°E	–	3,4	–	32
Финляндия [Finland]	67°N, 25°E	–	4,49	$6,13 \pm 0,16$	53
Финляндия [Finland]	63°N, 24°E	–	–	$5,47 \pm 0,22$	33
Карелия [Karelia]	61°N, 33°E	52,5	–	5,51	9
Норвегия [Norway]	60°N, 07°E	71,0	4,64	6,02	34
Камское Предуралье [Kama Urals]	58°N, 56°E	67,2	4,45	5,9	8
Камское Предуралье [Kama Urals]	57°N, 56°E	67,8	4,00	–	51
Московская обл. [Moscow region]	55°N, 37°E	–	–	5,55	54
Воронежская обл. [Voronezh region]	52°N, 42°E	57,8	3,61	–	42

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Место исследования [Research site]	Координаты места исследования [Coordinates of the research site]	Успешность размножения [Breeding success], %	Количество птенцов на попытку размножения [The number of fledglings per attempt], M ± mM	Количество птенцов на успешную попытку размножения [The number of fledglings per successful attempt], M ± mM	Источник [Source]
Чехия [Czech]	50°N, 16°E	–	–	5,94	11
Германия [Germany]	52°N, 13°E	69,5	4,28	5,59	55
Германия [Germany]	49°N, 09°E	72,7	–	–	Holzinger, 1999 [43]
Швейцария [Switzerland]	48°N, 08°E	69,3	4,09	–	43
Молдавия [Moldavia]	47°N, 29°E	41,6	–	–	48

Таблица 4 [Table 4]

Размер выводка у обыкновенной горихвостки *Phoenicunis phoenicurus*
[The brood size in the common redstart *Phoenicunis phoenicurus*]

Показатель [Indicator]	Число птенцов в выводке [The number of fledglings in the brood]								Всего [Total]
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Выводков с данным числом птенцов, абс. / % [Broods with a given number of fledglings, n / %]	1 / 0,4	2 / 0,7	12 / 4,2	26 / 9,2	48 / 16,9	111 / 39,1	68 / 23,9	16 / 5,6	284 / 100,0

Заключение

Изучены многолетние репродуктивные показатели обыкновенной горихвостки на юго-востоке Западной Сибири, проведен сравнительный анализ размножения вида в различных местообитаниях. Показано, что заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования вида в смешанных и хвойных насаждениях выше, чем в мелколиственном лесу. Сроки размножения отрицательно связаны со средней температурой воздуха во второй и третьей декадах мая. Многолетний тренд сроков начала откладки яиц не обнаружен. В группе лиственных и смешанных лесов горихвостки начинали откладку яиц в среднем на 2 дня раньше, чем в хвойниках. Размер кладки и объем яиц у птиц в группе смешанных и мелколиственных насаждений и хвойниках статистически не отличаются. Основными причинами отхода потомства на стадии откладки и инкубации яиц являются хищничество и эмбриональная гибель, в меньшей степени – бросание кла-

док и конкуренция со стороны вертишейки, на стадии выкармливания птенцов – гибель части выводка и хищничество, в меньшей степени – бросание выводков. Потери от хищничества наиболее велики на стадии откладки и инкубации яиц. Успешность размножения и число птенцов на попытку размножения в группе смешанных и лиственных насаждений выше, чем в хвойных лесах, что обусловлено меньшим прессом хищничества в первой группе лесов по сравнению с хвойниками. Успешность размножения горихвостки в районе исследований находится у нижнего предела аналогичного показателя, известного для Европы. По сравнению с европейской частью ареала в районе исследований у горихвостки статистически значимо больше величина кладки, а число вылетевших птенцов на попытку размножения – меньше.

Список источников

1. Гаврилов В.М., Лебедева Н.В., Ильина Т.А. Международная научная конференция «Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции» // Зоологический журнал, 2015. Т. 94, № 4. С. 494–496. doi: [10.7868/S0044513415040066](https://doi.org/10.7868/S0044513415040066)
2. Доржиев Ц.З. Сравнительная экология обыкновенной *Phoenicunis phoenicurus* и сибирской *Phoenicunis aureus* горихвосток в Байкальской Сибири // Байкальский зоологический журнал. 2019. № 1 (24). С. 40–51.
3. Лихачев Г.Н. Материалы по динамике численности птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях на юге Подмосковья // Тр. Приокско-Террасного заповедника / отв. ред. Н.Ф. Реймерс. Вып. 5. М. : Лесная промышленность, 1971. С. 66–110.
4. Porkert J., Gashkov S., Haikola J., Huhta E., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., Kuranov B., Latja R., Mertens R., Numerov A., Ruttila J., Sombrutski A., Zajíc J., Belskii E., Jokimäki J., Jarvinen A. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* // Journal of Ornithology. 2014. Vol. 155, № 4. PP. 1045–1057. doi: [10.1007/s10336-014-1092-2](https://doi.org/10.1007/s10336-014-1092-2)
5. Лихачев Г.Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР // Орнитология. 1967. Вып. 7. С. 165–174.
6. Ojanen M., Orell M., Väisänen R.A. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland // Ornis Fennica. 1978. Vol. 55, № 2. PP. 60–68.
7. Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. Кладки и размеры яиц юго-востока Мещерской низменности. М. : ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников, 1995. 168 с. (Труды Окского биосферного гос. запов. Вып. 18).
8. Пантелеев М.Ф. Экология гнездовой жизни обыкновенной горихвостки в Камском Предуралье // Гнездовая жизнь птиц / отв. ред. А.М. Болотников. Пермь : Перм. гос. пед. ин-т, 1980. С. 56–60.
9. Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1988. 184 с.
10. Семенов-Тянь-Шанский О.И., Гилязов А.С. Птицы Лапландии. М. : Наука, 1991. 288 с.
11. Porkert J., Zajíc J. The breeding biology of the common redstart, *Phoenicurus phoenicurus*, in the Central European pine forest // Folia Zoologica. 2005. Vol. 54, № 1-2. PP. 111–122.
12. Миловидов С.П. К экологии обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus* L.) в южной части Томского Приобья // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири / под ред. В.Г. Лялина. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 84–92.

13. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции обыкновенной горихвостки (*Phonicurus phonicurus*) // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 299. С. 207–211.
14. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. Биология размножения птиц-дуплогнезdnиков на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629–648.
15. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А. Богоявленский Е.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
16. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1985. 320 с.
17. Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // Auk. 1979. Vol. 96, № 1. PP. 73–77.
18. Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. 288 с.
19. Торопов К.В., Бочкарева Е.Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2014. 240 с.
20. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 91–106.
21. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагового энцефалита на Алтае / под. ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
22. Бельский Е.А., Ляхов А.Г., Коровин В.А., Вурдова И.Ф. Сообщества птиц, заселяющих искусственные гнездовья, в градиенте природных и антропогенных экологических факторов на Среднем Урале // Сибирский экологический журнал. 2002. № 4. С. 417–423.
23. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, № 3. С. 321–336. doi: [10.7868/S0044513418030066](https://doi.org/10.7868/S0044513418030066)
24. Martinez N., Zingg S. Zweitbruten beim Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* in der Schweiz // Ornithologische Beobachter. 2014. Bd. 111, № 3. SS. 239–246.
25. Костин Ю.В. Птицы Крыма. М. : Наука, 1983. 240 с.
26. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 2: Воробынообразные, ч. 2. Киров : Триада плюс, 2008. 432 с.
27. Нумеров А.Д. Случай одновременного размножения обыкновенной горихвостки и горихвостки-чернушки в непосредственной близости // Байкальский зоологический журнал. 2016. № 1 (18). С. 44–46.
28. Балацкий Н.Н. Кукушка *Cuculus canorus* – гнездовой паразит обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* под Новосибирском // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 455. С. 1835–1837.
29. Veistola S., Lehtikoinen S., Eeva T., Iso-livari L. The breeding biology of the Redstart *Phoenicurus phoenicurus* in a marginal area of Finland // Bird Study. 1996. Vol. 43, № 3. PP. 351–355.
30. Järvinen A. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines // Ornis Fennica. 1991. Vol. 68, № 3. PP. 99–104.
31. Pulliainen E., Balát F., Ojanen M., Orell M. Breeding strategies of Redstarts (*Phoenicurus phoenicurus*) nesting in Finland and Czechoslovakia // Ekologia (CSSR). 1982. Vol. 1. PP. 345–352.
32. Корякина Т.Н. Гнездовая биология обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus* L.) в урболандшафте города Мончегорска (Мурманская область) // Байкальский зоологический журнал. 2016. № 1 (18). С. 18–22.
33. Järvinen A. Influence of the lake shore on the reproduction of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the redstart *Phoenicurus phoenicurus* in Finnish Lapland // Annales Zoologici Fennici. 1982. Vol. 19, № 3. PP. 171–174.
34. Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area // Nytt magasin for Zoologi. 1961. Vol. 10. PP. 5–48.

35. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 2. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 504 с.
36. Гавлюк Э.В. Материалы по экологии обыкновенной горихвостки в гнездовой период // Экология птиц в период гнездования / отв. ред. Д.О. Елисеев. Л. : ЛГПИ, 1989. С. 36–41.
37. Прокофьева И.В. Поведение обыкновенных горихвосток *Phoenicurus phoenicurus* во время гнездования // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 301. С. 915–920.
38. Артемьев Ю.Т., Попов В.А. Семейство дроздовые Turdidae // Птицы Волжско-Камского Края. Воробьиные / отв. ред. В.А. Попов. М. : Наука, 1977. С. 70–94.
39. Лысенков Е.В., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. Птицы Мордовии: оологические и нидологические материалы. Саранск : Мордов. гос. пед. ин-т, 2003. 139 с.
40. Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Leipzig. Radebeul : Neumann Verlag, 1976. Bd. 2. 460 S.
41. Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. Липецк : ЛГПИ, 1998. 120 с.
42. Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь птиц. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. 281 с.
43. Martinez N., Roth T. Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Gartenrotschwanzes *Phoenicurus phoenicurus* in der Nordwestschweiz // Ornithologische Beobachter. 2017. Bd. 114, № 3. SS. 179–200.
44. Чернышев В.М. Редкая морфа окраски скорлупы яиц у обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 624. С. 80–81.
45. Шубин Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1991. 263 с.
46. Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Гуреев С.П., Килин С.В. О гнездовании мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на юго-востоке Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2019. № 6. С. 742–756. doi: [10.1134/S1995425519060064](https://doi.org/10.1134/S1995425519060064)
47. Телегин В.И. Бурундук Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. 112 с.
48. Аверин Ю.В., Ганя И.М. Птицы Молдавии. Кишинев, 1970. Т. 1. 237 с.
49. Järvinen A. Changes in the abundance of birds in relation to small rodent density and predation rate in Finnish Lapland // Bird Study. 1990. Vol. 37, № 1. PP. 36–39
50. Pulliainen E., Jussila P., Tunkkari P. S. Variation in the laying intervals of the Pied Flycatcher and the Redstart // Ornis Fennica. 1994. Vol. 71, № 3. PP. 109–114.
51. Фуфаев А.А. Величина кладки и успех размножения у воробьиных птиц Камского Предуралья // Гнездовая жизнь птиц / отв. ред. А.М. Болотников. Пермь : Перм. гос. пед. ин-т, 1982. С. 38–47.
52. Järvinen A. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland // Annales Zoologici Fennici. 1983. Vol. 20, № 2. PP. 129–149.
53. Huhta E., Jokimäki J. Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines: the impact of fragmentation caused by forestry // Ecography. 2001. Vol. 24, № 4. PP. 431–440.
54. Лихачев Г.Н. Материалы по биологии птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника / отв. ред. П.Б. Юргенсон. М., 1961. Вып. 4. С. 82–146.
55. Menzel H. Der Gartenrotschwanz. Wittenberg 4 Lutherstadt : Ziemsen Verlag, 1984. 123 S.
56. Гилязов А.С. Влияние летних похолоданий на успешность размножения воробьиных Лапландского заповедника // Экология. 1981. № 4. С. 91–93.

References

1. Gavrillov VM, Lebedeva NV, Il'ina TA. Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya "Ptitsy-duplognezdniki kak model'nyye ob'yekty v reshenii problem populyatsionnoy

- ekologii i evolyutsii" [International Scientific Conference "Hollow-nesting birds as a model object in solving the problems of population ecology and evolution"]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2015;94(4):494-496. doi: [10.7868/S0044513415040066](https://doi.org/10.7868/S0044513415040066) In Russian
2. Dorzhiev TsZ. The comparative ecology of common redstart *Phoenicurus phoenicurus* and siberian redstart *Phoenicurus aureus* in Baikal Siberia. *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal = Baikal Zoological Journal*. 2019;1(24):40-51. In Russian
 3. Likhachev GN. Materialy po dinamike chislennosti ptits, gnezdyashchikhsya v iskusstvennykh gnezdov'yakh na yuge Podmoskov'ya [Materials on the dynamics of the number of birds nesting in artificial nests in the South Moscow suburbs]. In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny Reserve]. Vol. 5. Reymers NF, editor. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1971. pp. 66-110. In Russian
 4. Porkert J, Gashkov S, Haikola J, Huhta E, Kaisanlahti-Jokimaki M-L, Kuranov B, Latja R, Mertens R, Numerov A, Rutila J, Sombrutski A, Zajirc J, Belskii E, Jokimaki J, Jarvinen A. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Journal of Ornithology*. 2014;155(4):1045-1057. doi: [10.1007/s10336-014-1092-2](https://doi.org/10.1007/s10336-014-1092-2)
 5. Likhachev GN. O velichine kladki nekotorykh ptits v tsentre evropeyskoy chasti SSSR [The clutch size of some birds in the center of the European part of the USSR]. *Ornitologiya*. 1967;7:165-174. In Russian
 6. Ojanen M, Orell M, Väisänen RA. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis Fennica*. 1978;55(2):60-68.
 7. Numerov AD, Priklonskij SG, Ivanchev VP, Kotjukov JuV, Kashenceva TA, Markin YuM, Postel'nyh AV. Kladki i razmery jaic jugo-vostoka Meshcherskoj nizmennosti [Clutches and egg sizes of the south-east of the Meshcherskaya lowland]. In: *Trudy Okskogo biosfernogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Oka State Biosphere Reserve]. Moscow: TsNIL okhotnich'ego khozyaystva i zapovednikov Publ.; 1995; Vol. 18. 168 p. In Russian
 8. Panteleev MF. Ekologiya gnezdovoy zhizni obyknovennoy gorikhvostki v Kamskom Predural'e [Ecology of the nesting life of the common redstart in the Kama Urals]. In: *Gnezdovaya zhizn' ptits* [Nesting life of birds]. Bolotnikov AM, editor. Perm': Perm State Pedagogical Institute Publ.; 1980. pp. 56-60. In Russian
 9. Zimin VB. Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR [Ecology of passerine birds of the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
 10. Semenov-Tyan-Shanskiy OI, Gilyazov AS. Ptitsy Laplandii [Birds of Lapland]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 288 p. In Russian
 11. Porkert J, Zajic J. The breeding biology of the common redstart, *Phoenicurus phoenicurus*, in the Central European pine forest. *Folia Zoologica*. 2005;54(1-2):111-122.
 12. Milovidov SP. K ekologii obyknovennoy gorikhvostki (*Phonicurus phonicurus* L.) v yuzhnoy chasti Tomskogo Priob'ya [Ecology of the common redstart *Phonicurus phonicurus* L. in the southern part of the Tomsk Ob region]. In: *Bioproduktivnost' i biotsenoticheskie svyazi nazemnykh pozvonochnykh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri* [Bioproductivity and biocenotic connections of terrestrial vertebrates of the south-east of Western Siberia]. Lyalin VG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1989. pp. 84-92. In Russian
 13. Kuranov BD. Gnezdovaya biologiya urbanizirovannoy populyatsii obyknovennoy gorikhvostki (*Phonicurus phonicurus*) [Nest biology in urban population of *Phoenicurus phoenicurus* L.]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2007;299:207-211. In Russian
 14. Rodimtsev AS, Vanicheva LK. Breeding biology of hole-nesting birds in the south-east of Western Siberia. *The Russian Journal of Ornithology*. 2004;13(266):629-648. In Russian
 15. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy EA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ. 1985. 251 p. In Russian

16. Isachenko AG. Landshafty SSSR [Landscapes of the USSR]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1985. 320 p. In Russian
17. Hoyt DF. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk*. 1979;96(1):73-77.
18. Ravkin YuS. Ptitsy lesnoy zony Priob'ya [Birds of the forest zone of the Ob region]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 288 p. In Russian
19. Toropov KV, Bochkareva EN. Birds of subtaiga forests of West Siberia: 30-40 years later. Novosibirsk: Nauka-Centr Publ.; 2014. 240 p. In Russian
20. Milovidov SP, Nehoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):91-106. In Russian, English Summary
21. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [Method of describing forest landscape birds]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai* [The nature of encephalitis outbreaks in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 175-191. In Russian
22. Bel'skiy EA, Lyakhov AG, Korovin VA, Vurdova IF. Soobshchestva ptits, zaselyayushchikh iskusstvennye gnezdov'ya, v gradiente prirodnikh i antropogennykh ekologicheskikh faktorov na Srednem Urale Urale [Communities of birds inhabiting artificial nesting places in the gradient of natural and anthropogenous ecological factors in the Middle Ural]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;4:417-423. In Russian
23. Kuranov BD. Nesting biology of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) in the south-eastern part of its distribution area. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2018;97(3):321-336. In Russian, English Summary doi: [10.7868/s0044513418030066](https://doi.org/10.7868/s0044513418030066)
24. Martinez N, Zingg S. Zweitbruten beim Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus* in der Schweiz. *Ornithologische Beobachter*. 2014;111(3):239-246. In German, English Summary
25. Kostin YuV. Ptitsy Kryma [Birds of the Crimea]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 240 p. In Russian
26. Sotnikov VN. Ptitsy Kirovskoy oblasti i sopredel'nykh territoriy. T. 2. Vorob'inoobraznye [Birds of Kirov region and adjacent territories. Vol. 2. Sparrows. Ch. 2]. Kirov: OOO Triada plyus Publ.; 2008. 432 p. In Russian
27. Numerov AD. The case of simultaneous reproduction of common redstart and the black redstart in the immediate vicinity. *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal = Baikal Zoological Journal*. 2016;1(18):44-46. In Russian
28. Balatsky NN. The cuckoo *Cuculus canorus* - brood parasite of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* near Novosibirsk. *The Russian Journal of Ornithology*. 2008;17(455):1835-1837. In Russian
29. Veistola S, Lehtikainen S, Eeva T, Iso-Iivari L. The breeding biology of the Redstart *Phoenicurus phoenicurus* in a marginal area of Finland. *Bird Study*. 1996;43(3):351-355.
30. Järvinen A. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fennica*. 1991;68(3):99-104.
31. Pulliainen E, Balát F, Ojanen M, Orell M. Breeding strategies of Redstarts (*Phoenicurus phoenicurus*) nesting in Finland and Czechoslovakia. *Ekologia (CSSR)*. 1982;1:345-352.
32. Koryakina TN. The breeding biology of the common Redstart (*Phoenicurus phoenicurus* L.) in urbanized landscape Monchegorsk town (Murmansk region). *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal = Baikal Zoological Journal*. 2016;1(18):18-22. In Russian
33. Järvinen A. Influence of the lake shore on the reproduction of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the redstart *Phoenicurus phoenicurus* in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici*. 1982;19(3):171-174.
34. Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area. *Nytt magasin for Zoologi*. 1961;10:5-48.

35. Mal'chevskiy AS, Pukinskiy YuB. Ptitsy Leningradskoy oblasti i sopredel'nyh territoriy: Istoriya, biologiya, okhrana [Birds of Leningrad region and adjacent territories: history, biology and protection]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1983. Vol. 2. 504 p. In Russian
36. Gavlyuk EV. Materialy po ekologii obyknovennoy gorikhvostki v gnezdovoy period [Materials on the ecology of the common redstart in the breeding season]. In: *Ekologiya ptits v period gnezdovaniya* [Ecology of birds during the nesting period]. Eliseev DO, editor. Leningrad: Leningrad State Pedagogical Institute Publ.; 1989. 36-41. In Russian
37. Prokofjeva IV. Behavior of the common redstart *Phoenicurus phoenicurus* during nesting period. *The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14 (301):915-920. In Russian
38. Artem'ev YuT, Popov VA. Semeystvo drozdovye Turdidae [The Family Turdidae]. In: *Ptitsy Volzhsko-Kamskogo Kraya. Vorob'inye* [Birds of the Volga-Kama Region. Sparrows]. Popov VA, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. pp. 70-94. In Russian
39. Lysenkov EV, Lapshin AS, Spiridonov SN. Ptitsy Mordovii: oologicheskie i nidologicheskie materialy [Birds of Mordovia: oological and nidological materials]. Saransk: Mordov State Pedagogical Institute Publ.; 2003. 139 p. In Russian
40. Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Leipzig. Radebeul: Neumann Verlag Publ.; 1976. Bd. 2. 460 p. In German
41. Klimov SM, Sarychev VS, Nedosekin VYu, Abramov AV, Zemlyanuhin AI, Vengerov PD, Numerov AD, Mel'nikov MV, Sitnikov VV, Shubina YuE. Kladki i razmery yaits ptits basseyna Verkhnego Dona [Clutches and egg sizes of birds of the Upper Don basin]. Lipetsk: Lipetsk State Pedagogical Institute Publ.; 1998. 120 p. In Russian
42. Mal'chevskiy AS. Gnezdovaya zhizn' ptits [The nesting life of birds]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1959. 281 p. In Russian
43. Martinez N, Roth T. Bestandsentwicklung und Brutbiologie des Gartenrotschwanzes *Phoenicurus phoenicurus* in der Nordwestschweiz. *Ornithologische Beobachter*. 2017;114(3):179-200.
44. Chernyshev VM. Rare morpha of egg coloration in the common redstart *Phoenicurus phoenicucus*. *The Russian Journal of Ornithology*. 2011;20(624):80-81. In Russian
45. Shubin NG. Ekologiya mlekopitayushchikh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Ecology of mammals of the south-east of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1991. 263 p. In Russian
46. Kuranov BD, Nehoroshev OG, Gureev SP, Kilin SV. Nesting of the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) in the south-east of Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2019;12(6):607-620. doi: [10.1134/S1995425519060064](https://doi.org/10.1134/S1995425519060064)
47. Telegin VI. Burunduk Zapadnoy Sibiri [Chipmunk of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 112 p. In Russian
48. Averin YuV, Ganya IM. Ptitsy Moldavii [Birds of Moldova]. Averin YuV, editor. Kishinev. 1970. Vol. 1. 237 p. In Russian
49. Järvinen A. Changes in the abundance of birds in relation to small rodent density and predation rate in Finnish Lapland. *Bird Study*. 1990;37(1):36-39.
50. Pulliainen E, Jussila P, Tunkkari PS. Variation in the laying intervals of the Pied Flycatcher and the Redstart. *Ornis fennica*. 1994;71(3):109-114.
51. Fufaev AA. Velichina kladki i uspekh razmnozheniya u vorob'inykh ptits Kamskogo Predural'ya [The clutch size and the success of reproduction in passerine birds of the Kama Urals]. In: *Gnezdovaya zhizn' ptits* [Nesting life of birds]. Bolotnikov AM, editor. Perm': State Pedagogical Institute Publ.; 1982. pp. 38-47. In Russian
52. Järvinen A. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. *Annales Zoologici Fennici*. 1983;20(2):129-149.
53. Huhta E, Jokimäki J. Breeding occupancy and success of two hole-nesting passerines: the impact of fragmentation caused by forestry. *Ecography*. 2001;24(4):431-440.
54. Lihachev GN. Materialy po biologii ptits, gnezdyashchikhsya v iskusstvennykh gnezdov'yakh [Materials on biology of birds nesting in artificial nests]. In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny State Reserve]. Yurgenson PB, editor. Moscow, 1961. Vol. 4. pp. 82-146. In Russian

55. Menzel H. Der Gartenrotschwanz. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 1984. 123 p. In German
56. Gilyazov AS. Vliyanie letnikh pokholodaniy na uspešnost' razmnozheniya vorob'inykh Laplandskogo zapovednika [The influence of the summer cold snap on the breeding success of sparrows of Lapland Reserve]. *Ekologiya*. 1981;4:91-93. In Russian

Информация об авторах:

Куранов Борис Дмитриевич, д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии и экологии, в.н.с. лаборатории инженерных изысканий и технологий природопользования, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Нехорошев Олег Генрихович, н.с. лаборатории биологии и почвоведения, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, пр. Ленина, 36).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Килин Сергей Васильевич, н.с. лаборатории наземных позвоночных, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, пр. Ленина, 36).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Kuranov Boris D, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Leading Researcher, Laboratory of Engineering Surveys and Environmental Technologies, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Nekhoroshev Oleg G, Researcher, Laboratory of Biology and Soil Science, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Kilin Sergei V, Researcher, Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 10.11.2021 г.; повторно 17.03.2022 г.;
принята 29.03.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 10 November 2021; Revised 17 March 2022;
Accepted 29 March 2022; Published 20 May 2022.*