

На правах рукописи

ХОХЛОВА Татьяна Юрьевна

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ СЕВЕРА
ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ПТИЦ
С ПОЛИЦИКЛИЧНЫМ РАЗМНОЖЕНИЕМ
(НА ПРИМЕРЕ ДРОЗДОВ РОДА *TURDUS*)

03.02.04 – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора
биологических наук

Санкт-Петербург – 2011

Работа выполнена в лаборатории зоологии Учреждения Российской академии наук Институте биологии Карельского научного центра РАН

Научный консультант:

доктор биологических наук,
В.А. Паевский

Официальные оппоненты:

член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор
Э.В. Ивантер
доктор биологических наук
Л.В. Соколов
доктор биологических наук
В.М. Гаврилов

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский государственный Университет,
кафедра зоологии позвоночных

Защита состоится «5» октября 2011 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Учреждении Российской академии наук Зоологическом институте РАН, по адресу: 199034 г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.
Факс (812)328-2941.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «____» _____ 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, доктор биологических наук

В.Г. Сиделева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В связи с прогрессирующей нестабильностью природных систем разного уровня в последние десятилетия все большую актуальность приобретают исследования природных механизмов их устойчивого поддержания. К числу явлений, вносящих вклад в дестабилизацию природных сообществ, относят и нарастающую интенсивность изменений границ ареалов птиц, которую связывают с глобальным потеплением климата и антропогенными нарушениями ландшафтов (Nowak, 1971; Burton, 1995; Tomas, Lehton, 1999; McCardy, 2001; Соколов и др., 2001, Соколов, 2006, 2007; Newton, 2004; Паевский 2004, 2008; Leech, Crick, 2007 и др.). Эти процессы протекают и на северо-западе России, включая Карелию, орнитофауна которой наполовину состоит из видов, находящихся у границ распространения (Зимин, Ивантер, 1986; Зимин, 1988; Зимин и др., 1993; Hokhlova, Artemyev, 2003; Яковлева, 2006 и др.). Из-за тотальной замены коренных лесов вторичными древостоями разнообразие и удельный вес выходцев из южных широт здесь неуклонно растет, что в сочетании с сокращением численности аборигенных видов ведет к росту нестабильности местных орнитосообществ. Лишь некоторым «южанам» удастся быстро закрепиться в регионе и продолжить экспансию. Среди них особый интерес представляют виды с полициклическим размножением, которым недостаточно одного гнездового цикла для поддержания популяций, что ставит их в большую зависимость от межгодовых колебаний продолжительности благоприятного периода. Периферийные популяции таких видов могут служить оптимальной моделью для изучения формирования адаптаций к северным условиям. Другой путь, позволяющий расширить представление о микроэволюционных процессах, - сравнение близкородственных видов разного происхождения по комплексу популяционных параметров в местах совместного обитания. Однако работ, где данная цель поставлена изначально, а сбор материала осуществлен по единой схеме до сих пор немного (Степанян, 1983). Обусловлено это тем, что подобные исследования отличаются сложностью осуществления из-за большой трудоемкости и продол-

жительности, поскольку базируются на многолетнем мониторинге с применением индивидуального мечения модельных видов.

Цель данного исследования - оценка возможных направлений адаптации полициклических птиц к условиям севера на основе сравнительного анализа комплекса показателей, характеризующих популяции трех экологически близких дроздов рода *Turdus*, в разной степени приспособленных к условиям Карелии: белобровика (*T. iliacus* L.) – представителя фауны северных широт, граница ареала которого выходит в тундровую зону, певчего дрозда (*T. philomelos* C.L. Brehm) – обитателя лесной зоны, и черного дрозда (*T. merula* L.), пришедшего на север из зоны европейских широколиственных лесов, гнездящегося в Карелии с середины 1970-х годов.

Основные задачи исследования:

1. Детальное изучение комплекса параметров, характеризующих популяции трех видов дроздов в таежных лесах северо-запада России (биотопическое распределение, динамика численности, демография, биология гнездования, смена оперения, территориальное поведение).

2. Сравнительный анализ основных популяционных характеристик трех видов дроздов, включая: уровень численности и структуру популяции (пространственная, возрастная, доля птиц местного происхождения); сроки и особенности динамики сезонных явлений годового цикла (миграции, репродукция, линька); репродуктивные показатели (величина кладки, выводка, число циклов, успешность размножения); послебрачная и постювенальная линька (ход, возраст, полнота, особенности у разных возрастных групп); гнездостроительное и территориальное поведение.

3. Анализ основных популяционных параметров черного дрозда в период экспансии и формирования периферийной популяции.

4. Выявление особенностей и тенденций общих и различных для трех видов.

5. Выявление видовых отличий, обусловленных разным уровнем адаптации к условиям региона, которые дают преимущества северным видам, и препятствуют расселению видов южного происхождения.

6. Оценка возможных направлений адаптации полициклических птиц к условиям севера.

Научная новизна работы. В процессе исследований выявлены основные закономерности существования популяций полициклических дроздов рода *Turdus* разного происхождения в условиях северных широт. Рассмотрены особенности влияния эндогенных и экзогенных факторов на их популяционную динамику. Представлены механизмы устойчивого существования местных популяций северных видов и формирования периферийных популяций его южных представителей. Впервые на примере трех широко распространенных видов рода *Turdus* проведен сравнительный анализ всего комплекса основных параметров, характеризующих популяции генетически и экологически близких полициклических видов, в разной степени приспособленных к жизни в высоких широтах. На примере черного дрозда впервые проанализированы данные по динамике численности и популяционных показателей южного вида в период формирования периферийной северо-восточной популяции. В ходе работ, продолжавшихся свыше 30 лет, уточнены многие конкретные вопросы биологии данных видов в условиях северной тайги, охарактеризованы особенности их реакции на колебания внешних факторов, возрастные и половые различия репродуктивного потенциала, сроков замены пера, возвращаемости птиц на места гнездования и рождения и пр. Впервые подробно описан ход их постювенальной линьки и разработаны видовые схемы для периодизации данного процесса. Проанализирована эффективность использования разных методов отлова дроздов у гнезд для маркирования местного населения каждого вида, отработаны приемы для ее повышения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы дополняют представления о путях адаптации видов к меняющимся условиям среды, дают возможность понять ход и характер микроэволюционных процессов у полициклических птиц, чем вносят определенный вклад в современные эволюционные представления. Наличие массива данных, собранных в единой системе, позволило также проверить ряд гипотез и отсле-

дить специфику проявления известных закономерностей у полициклических видов в условиях севера. Так, установлено, что связь величины кладки с гнездовой плотностью населения (Лэк, 1957; Klomp, 1970; Паевский, 1985 и др.) у данных видов обусловлена колебаниями по годам и биотопам соотношения птиц разных возрастных групп с разной плодовитостью. Показано, что у полициклических видов закономерное увеличение кладки по направлению к северу (Hornkins, 1938; Cody, 1966; Зимин, 1988 и др.) не компенсирует потерь, вызванных сокращением числа возможных гнездовых циклов. Подтверждено, что подъемы численности птиц обеспечиваются за счет годовалых особей, а экспансия на новые территории связана с пролонгацией их весенней миграции (Паевский, 2004). Результаты исследования могут служить базой для сравнительного анализа основных параметров их биологии в пределах ареалов, использоваться при подготовке учебных пособий по специальностям «зоология», «орнитология», «экология», «зоогеография». Частично они уже вошли в различные сводки, включая европейские (Мальчевский, Пукинский, 1983: Handbuch..., 1988; Зимин и др., 1993 и др.), в монографии, посвященные проблемам сохранения биоразнообразия и различным аспектам биологии и экологии птиц (Зимин, 1988; Рымкевич и др., 1990; Рыжановский, 1997; Паевский, 2008 и др.), использованы при подготовке лекций. Разработанные схемы постювенальной линьки (Хохлова, Яковлева, 1991; Khokhlova, 2009, 2010) применяются при прижизненном описании птиц, а отдельные приемы, повышающие эффективность отловов дроздов (Хохлова, 2009), - при работе с другими дендрофильными видами.

Положения, выносимые на защиту:

1. В условиях севера три вида дроздов демонстрируют большое сходство в гнездовой биологии и экологии: по базовым параметрам их популяции имеют больше сходства между собой, чем с южными оседлыми популяциями своих видов. Вместе с тем, каждый из них занимает обособленную экологическую нишу в рамках общего спектра используемых ресурсов за счет выраженных биотопических, кормовых и гнездостроительных предпочтений, что позволяет избежать межвидовой конкуренции даже при от-

носительно высокой плотности населения.

2. Видовые различия, связанные с разным уровнем адаптации к условиям севера, проявляются, прежде всего, в генетически закрепленных особенностях смены оперения и разной степени привязанности к гнездовой территории. У северного белобровика линька проходит в ранние сроки, предельно разобщена с миграцией и частично совмещена с гнездованием. У южного жестко территориального черного дрозда линька поздняя; она разделена с репродукцией и широко перекрывается с осенней миграцией. У певчего дрозда показатели имеют промежуточные значения. Адаптивную значимость сроков линьки подтверждает их медленное смещение у черного дрозда на более ранний период.

3. Ранние сроки линьки обеспечивают основное преимущество в условиях региона: они позволяют не только перенести ее на более благоприятный период, но и избежать совмещения со следующим энергетически затратным процессом - миграцией, протекающей на фоне быстрого ухудшения погодных и кормовых условий. Предельно ранние сроки линьки северного вида дополняет «адаптивная корректировка» других показателей, благодаря которой они могут быстрее завершать репродукцию без снижения общей продуктивности популяции. Важную роль в этом играет высокая пластичность гнездостроительного и территориального поведения северного вида, его способность быстро и адекватно реагировать на колебания факторов среды.

4. Периферийная популяция черных дроздов формировалась за счет особей, пришедших сюда в разные десятилетия из разных частей основного ареала. Она отличается низкими показателями плодовитости и устойчивости и в значительной мере поддерживается благодаря массовому подлету и размножению в годы с ранней весной первогодков, которые затем ежегодно возвращаются сюда на гнездование. Экспансии вида способствует повышение весенних температур в регионе с середины XX в. Тормозить продвижение на север могут поздние сроки смены оперения в сочетании с жестко территориальным поведением, которые приводят к широкому со-

вмещению их линьки с миграцией при крайне неблагоприятной погодной и кормовой обстановке.

Апробация работы. Основные положения диссертации и результаты исследований представлялись и обсуждались на следующих конференциях и совещаниях: I съезд ВОО и IX всесоюзная орнитологическая конференция (Ленинград, 1986); XI Всероссийская и международная орнитологическая конференция (Казань, 2001); IX, XI и XII прибалтийские орнитологические конференции (Вильнюс, 1976; Таллин, 1983; Вильнюс, 1988); Международная орнитологическая конференция, посвященная 100-летию орнитологических исследований на Куршской косе (Рыбачий, 2001); Международные конференции «Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии» (Петрозаводск, 2000), Биоразнообразие Европейского Севера (Петрозаводск, 2001); Международная конференция и выездная научная сессия отделения Общей биологии РАН «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999); Международная конференция, посвященная 50-летию Института биологии КарНЦ РАН «Наземные и водные экосистемы северной Европы: управление и охрана (Петрозаводск, 2003); Международный симпозиум «Роль девственной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды (Петрозаводск, 1998); VII, IX, X и XI Всесоюзный симпозиум «Биологические проблемы Севера» (Петрозаводск, 1976; Сыктывкар, 1981; Магадан, 1983; Якутск, 1986); Всероссийские совещания «Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость» (Петрозаводск, 1993), «Динамика численности птиц в наземных ландшафтах» (Москва, 2007); Всероссийская конференция «Культурное и природное наследие России» (Москва, 1993); Юбилейная научная конференция «50 лет КарНЦ РАН» (Петрозаводск, 1996); Научно-практическая конференция, посвященная 25-летию Государственного природного заповедника «Пинежский» (п. Пинега, 1999); Научно-практический семинар «10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника "Киж"» (Петрозаводск, 2005); Российско-финляндский семинар «Направления мо-

мониторинга состояния окружающей среды в Республике Карелия и сотрудничество с Финляндией» (Йоенсуу, 2000).

Публикации. Общее число опубликованных работ – 162, включая 10 в коллективных монографиях. По теме диссертации опубликованы 74 работы, в том числе 14 в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 357 стр. и состоит из введения, 8 глав основного текста, заключения, выводов и списка литературы, (568 источников, из них 245 на иностранных языках). Текст иллюстрирован 64 таблицами, 86 рисунками и дополнен приложениями.

Благодарности. Приношу искреннюю благодарность всем партнерам и участникам полевых работ за помощь в сборе данных, коллегам и соавторам за содействие в обработке и осмыслении материалов. Выражаю особую признательность учителям за заложенную базу, которая позволила сформулировать цель и задачи исследования и подойти к их решению, и прежде всего А.С. Мальчевскому†, в ходе общения с которым было определено основное направление и очерчены рамки всей дальнейшей работы. На протяжении 35 лет рядом находились коллеги из лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН. Неоценимую помощь в освоении разных методов полевых исследований оказал В.Б. Зимин, в проведении многочисленных экспедиций и учетов численности птиц – А.В. Артемьев. В поисках гнезд и отловов птиц на стационаре Института биологии «Маячино» участвовали также Н.В. Лапшин, В.Г. Анненков†, А.П. Рипатти, Я.Е. Амбражевич, юннаты, студенты и аспиранты различных вузов Санкт-Петербурга и Петрозаводска. С первых лет работы основным помощником, партнером и соавтором публикаций по тематике диссертации оставалась М.В. Яковлева. Большая часть материалов по дроздам в заповеднике «Кивач» собрана ею и Л.В. Захаровой при неизменной поддержке администрации и директоров заповедника: Р.А. Васильева, Н.В. Янюшкина Ю.М. Сыроежина, А.В. Сухова, Т.С. Маньковой, А.И. Ждановича. Постоянным участником стационарных работ в Кижских шхерах Онежского озера в 1974-76 гг. был Н.В. Морошенко. В последующие

годы регулярный мониторинг в шхерах осуществлялся при поддержке музея-заповедника «Кижи» и его директоров Л.В. Лопаткиной, М.В. Лопаткина, О.А. Набоковой, Д.Д. Лугового, Э.В. Аверьяновой, и помощи О.Л.Семиной†, Ю.Г. Протасова, Р.С. Мартьянова и других сотрудников музея. Г.А. Носков любезно предоставил возможность принимать участие и использовать данные отловов птиц на Ладожской орнитологической станции ЛГУ в Гумбарицах (1976-82 гг.), в которых в те годы принимали участие Г.А. Афанасьева, А.Р. Гагинская, В.И. Головань, С.П. Резвый, Т.А. Рымкевич, И.Б. Савинич, Е.Н. Смирнов, О.П. Смирнов, Е.В. Шутенко† и другие сотрудники, студенты и аспиранты. Выполнить работы в таком объеме удалось благодаря содействию со стороны администрации Института биологии КарНЦ РАН, его директоров С.Н. Дроздова, Н.Н. Немовой и заведующего лабораторией зоологии П.И. Данилова. Информация из московского Центра кольцевания птиц о дальних находках колец своевременно поступала благодаря И.А. Харитоновой, С.П. Харитонову и другим сотрудникам. Помощь в статистической обработке материалов в ряде случаев оказал А.В. Коросов. В работе с литературой и редактировании отдельных статей помогал В.М. Лоскот. Искренне благодарю доктора биологических наук В.А. Паевского, взявшего на себя труд консультанта.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во «**ВВЕДЕНИИ**» обоснованы актуальность, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, сформулированы цель и задачи исследований.

ГЛАВА 1. ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дрозды – специализированная группа птиц, часто используемая в эколого-популяционных исследованиях, а черный дрозд – одна из первых моделей, на которой построены известные теоретические разработки Д. Лэка (Lack, 1943, 1947, 1949 и др.). Сведения о сроках сезонных явлений, мас-

штабах миграций, особенностях биологии и экологии дроздов присутствуют и в многочисленных работах прикладного характера. Эти птицы относятся к объектам массовой спортивной охоты, в силу особенностей кормодобывания являются переносчиками многих заболеваний, накапливают в организме тяжелые металлы и радионуклиды. Поэтому часто служат моделями для изучения распространения арбовирусных и других инфекций, клещевого энцефалита, боррелиоза, радиоактивных загрязнений, влияния на живые организмы тяжелых металлов, хлорорганических веществ и пр., используются в молекулярно-генетических исследованиях, предлагаются в качестве индикатора для оценки антропогенных нарушений.

На основе анализа литературных данных представлена краткая характеристика трех видов дроздов, включая их систематику, статус, распространение, уровень численности, особенности биотопического распределения, гнездовой биологии, линьки, экологии питания.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа базируется на материалах, собранных автором на территории Карелии, анализе основной литературы по проблемам популяционной экологии и биологии птиц и публикаций, характеризующих разные аспекты жизни белобровика, певчего и черного дроздов в пределах их ареалов.

Оригинальные данные получены в ходе исследований, проводившихся в трех основных направлениях. Это – эколого-популяционные исследования на постоянных площадях с использованием индивидуального мечения птиц, контроль их численности на модельных маршрутах и участках в нескольких точках южной Карелии, оценка распространения черного дрозда в ходе инвентаризационных работ, охвативших большую часть территории республики и юго-западные районы Архангельской области.

2.1. Материал. Для анализа использованы результаты многолетних учетов численности, информация о расположении и истории 3673 гнезд, описания состояния 11322 окольцованных дроздов трех видов, данные повторных отловов и наблюдений за маркированными особями.

2.2. Основные пункты проведения исследований. Базовая часть исследований выполнена в юго-восточном Приладожье на стационаре Института биологии КарНЦ РАН «Маячино» в 1979-2008 гг. и частично - на орнитологической станции ЛГУ «Гумбарицы» в 1978-1982 гг. Массовый материал по белобровику получен в заповеднике «Кивач» в 1974-2008 гг. Мониторинг численности черного дрозда вблизи северной границы его ареала осуществлялся в Кижских шхерах Онежского озера в 1974-2010 гг. Дополнительно использованы данные по гнездованию черного дрозда и бицикличному размножению белобровика на Педасельгском стационаре КарНЦ РАН (Прионежский р-он) в 1974-77 гг.

2.3. Методы. Птиц отлавливали разными способами (Зимин и др., 1983, 2002; Хохлова, 2009) и описывали по известным методикам (Блюменталь, Дольник, 1962; Носков, Гагинская, 1972; Гагинская, Рымкевич, 1973; Виноградова и др., 1976). При оценке постювенальной линьки дроздов использовали оригинальные видовые схемы (Хохлова, Яковлева, 1991, Khokhlova, 2009), разработанные на базе принципиальной схемы (Носков, Рымкевич, 1977; Рымкевич и др., 1990). Всех птенцов и взрослых птиц, отловленных у гнезд, дополнительно метили цветными кольцами.

В разных пунктах учеты численности птиц проводили методами, соответствующими местным условиям и задачам: абсолютный учет на площадях в «Маячино» и «Киваче», однократные маршрутные учеты на дальность обнаружения черного дрозда на островах в Кижских шхерах. Кроме того использованы данные многолетних маршрутных учетов в заповеднике «Кивач».

На разных этапах работы при первичной обработке материалов опирались на известные руководства по биометрии и методам вариационной статистики (Плохинский, 1970; Ивантер, 1979; Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 1992; 2003 и др.), компьютерную программу «STATISTICA». На заключительном этапе анализа материалов широко задействованы возможности программы «Access», в которой для каждого вида сформированы базы данных «Гнезда» и «Кольцевание».

4. Некоторые термины и определения. В понимании термина «*популяция*» автор опирается на определение, предложенное И. А. Шиловым (1985, 2000): «*популяция* – это группировка особей одного вида, населяю-

щих определенную территорию и характеризующаяся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей». Для обозначения изучаемой совокупности особей, представляющих часть популяции, используется термин *местное или гнездовое население*. По величине основных популяционных параметров местное население птиц отличалось на участках с разной гнездовой плотностью. Поэтому в работе отдельно проанализирована ситуация в оптимальных и субоптимальных местообитаниях, к которым относят соответственно уголья с высокой с низкой численностью вида. *Территориальные отношения* рассматриваются, как сложная система пространственных отношений особей, связанная со всеми проявлениями их жизнедеятельности (Носков и др., 1975; Бардин, 1977). Расшифровка ряда терминов, относящихся к частным моментам, приведена в соответствующих главах.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ДРОЗДОВ В КАРЕЛИИ

Область, в пределах которой три вида вместе встречаются на гнездовании, охватывает небольшую часть их ареалов. Основной ареал черного дрозда лежит к юго-западу от нее, белобровика – к северо-востоку, певчего – выходит во всех направлениях за ее пределы. Карелия располагается у ее северо-восточной границы в северной и средней подзонах таежной зоны.

В главе 3 приведены краткие сведения о географическом положении, ландшафтных и зоогеографических особенностях Карелии, ее климате и растительности. Описаны природные особенности в основных пунктах стационарных исследований. В целом условия региона характеризуются небольшой продолжительностью периода, благоприятного для гнездования, ее большими колебаниями по годам, быстрой сменой фенологической обстановки в течение сезона, неоднократной сменой и неравномерным распределением кормов, используемых дроздами. Наиболее значимая особенность климата, влияющая на жизнь птиц - выраженная неустойчивость погоды с большими перепадами температур и обилием экстремальных ситуа-

ций. Возвраты холодов со снегопадами в конце весны нередко вызывают массовую гибель кладок, птенцов, и даже взрослых птиц. Большие межгодовые различия температурных показателей приводят к высокой вариативности сроков фенологических явлений. Продолжительность безморозного периода на широтах «Кивача» и кижских шхер (62-63° с.ш.) колеблется от 5,5 до 8,5 месяцев и в отдельные годы сопоставима с показателями, обычными для Заполярья.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ГНЕЗДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ ДРОЗДОВ В КАРЕЛИИ

4.1. Численность и пространственная структура. Белобровик и певчий дрозд гнездятся в Карелии повсеместно, черный дрозд - только в южных районах. Все используют сходный набор гнездовых и кормовых стаций, но отдают предпочтение разным местообитаниям, в связи с чем в «Маячино» певчий и черный дрозды находятся в оптимальных, белобровик – в субоптимальных условиях. На контрольных площадях в «Киваче» ситуация противоположна. У территориальных видов - певчего и черного дроздов - распределение более равномерное. У белобровика, склонного к парцеллярному распределению, плотно заселенные участки окружены менее заселенными.

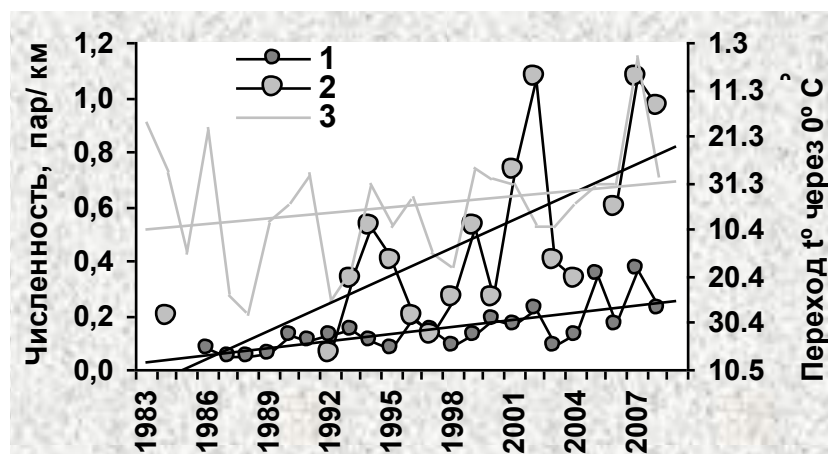


Рис.1. Динамика численности черных дроздов *T. merula* в Прионежье (1 – в заповеднике «Кивач», 2 на о-ве Б. Клименецкий в Кижских шхерах Онежского озера; 3 - даты перехода среднесуточных температур через 0°С в заповеднике «Кивач»)

На участках с оптимальными условиями гнездовая плотность аборигенных видов может превышать 100 пар/ км², черного дрозда – редко достигала 10 пар/ км² и в первые годы коррелировала с датами перехода среднесуточных температур через 0°C ($n=10$, $r = - 0,69$, $P<0,05$). Граница области его регулярного гнездования долго держалась у 62° с. ш., а гнездовая плотность к северо-востоку от оз. Ладожского не поднималась выше 4 пар/км². Движение вида на северо-восток возобновилось в 1990-е гг. одновременно с появлением устойчивой тенденции к росту численности (рис.1).

Длительную депрессию численности дроздов в Европе вызвала экстремальная погода на зимовках в середине 80-х гг. В наименьшей степени от нее пострадал черный дрозд, населяющий антропогенные ландшафты. Для него более значимыми оказалась смена методов ведения сельского хозяйства. Именно с этим фактором связывают резкий рост численности вида в Англии в середине XX в., спровоцировавший экспансию на северо-восток, и ее последующее сокращение к началу XXI в. (Crick et al., 1998; Chamberlain, Main, 2002). Реакция трех видов на действие локальных факторов, в отличие от глобальных, различна. На протяжении 30 лет различия в их численности и распределении возрастали по мере развития лесной сукцессии и обезвоживания площадей с зарастающими вырубками в «Маячино». К концу 90-х белобровики перестали гнездиться в окрестностях стационара, у певчего дрозда произошло небольшое снижение численности и перераспределение по территории, для черного дрозда изменения обстановки оказались несущественными.

4.2. Возрастная структура отражает результат «сложения» основных демографических показателей - плодовитости, продуктивности, смертности и дисперсии (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, Паевский, 1985, 2008; Алимов, Казанцева, 2009). Смертность в младшей возрастной группе значительно выше, а амплитуда ее межгодовых колебаний шире, чем у птиц старших, и особенно средних возрастов (Лэк, 1957; Ricklefs, 1973; Payevsky, Shapoval, 2000; Паевский, 2008 и др.). Это позволяет рассматривать высо-

кую долю годовалых птиц в составе популяции (вида), как признак ее меньшей устойчивости.

Картина возрастного распределения зависит, прежде всего, от потенциальной продолжительности жизни, которая у трех дроздов имеет довольно близкие значения: белобровик - около 17 лет и 4 мес, певчий дрозд - более 17 лет 8 мес., черный дрозд – 21 год 10 мес. (Staav, Fransson, 2008). В Карелии ($n=291$) лишь отдельные особи встречались дольше 4-х лет (до 8 лет). Сравнение средних показателей возраста трех видов при их последнем отлове достоверных различий между ними не выявило.

Как и большинство воробьиных, дрозды приступают к репродукции в конце первого года жизни. Начинают кладки одновременно со взрослыми уже в конце апреля - начале мая в возрасте 10,5-12 месяцев.

Доля годовалых особей среди дроздов, отловленных в «Киваче» и «Маячино» в репродуктивный период, составила: у белобровика - $38,84 \pm 1,77$ ($n=757$), у певчего - $54,48 \pm 2,92$ ($n=290$), у черного - $44,98 \pm 3,15$ ($n=249$). Различия между певчим дроздом и белобровиком ($P=0,001$), а также певчим и черным дроздами ($P=0,05$) статистически достоверны. Межвидовые различия показателей у самок меньше (9%) и статистически недостоверны, у самцов они больше (24%) и достоверны с разной степенью вероятности: между белобровиком и певчим ($P=0,001$), белобровиком и черным ($P=0,015$), певчим и черным ($P=0,085$).

У всех доля молодых особей выше среди птиц, широко перемещающихся в гнездовой сезон, и ниже - среди отловленных у гнезд (при объединении данных по трем видам различия достоверны ($P=0,014$).

Доля годовалых особей выше в местообитаниях с субоптимальными условиями: у певчего дрозда – в «Киваче», у белобровика – в «Маячино». При этом у белобровика обнаружена склонность к переходу перед вторым гнездованием на лучшие участки, иногда за 1 км и далее.

4.3. Возврат птиц на места рождения и предыдущего гнездования. Одним из основных признаков «популяции» является генетическая общность ее представителей. К механизмам, обеспечивающим это единст-

во, относят явления, связанные с проявлениями верности партнеру, территории рождения, гнездования, зимовки и пр., изучение которых базируется на массовом кольцевании птиц (Паевский, 1985; Соколов, 1991; Бардин, 1993; 1996). В Карелии все показатели наиболее высоки у белобровика и низки – у певчего дрозда.

Доля (процент) возврата различен у птиц, окольцованных в разном возрасте. В «Маячино» и «Кивач» не вернулась ни одна птица, окольцованная после завершения постювенальной линьки. Возврат гнездовых птенцов - 0,44 -1,41%, особей, окольцованных в послегнездовой период во время линьки- - 0,95 - 3,46%. Это может служить подтверждением того, что запечатление территории у дроздов, как и у многих других птиц (Соколов, 1991), происходит в послегнездовой период задолго до начала осенней миграции. Прямые показатели возврата взрослых дроздов на порядок выше, чем у молодых. У разных видов и на разных стационарах они составили от 1,75 до 25,42% у гнездящихся особей, и лишь 0 - 12,2% у дроздов, отловленных вне гнезд, среди которых много «проходящих» особей.

Соотношение годовалых и старых особей среди вернувшихся птиц, отловленных у гнезд и вне их, различно. Среди гнездящихся самок преобладали взрослые особи (78%- у певчего дрозда, 93% у белобровика и черного); среди широко перемещающихся самок, их доля была сопоставима с долей годовалых птиц (37-67%). Вероятность различий у белобровика и черного дрозда высоко достоверна ($P=0,001$). У самцов картина иная, причем у белобровика взрослых особей достоверно больше среди птиц «резерва» - соответственно 95% и 83% ($P=0,04$).

Сохранению местного населения способствует склонность дроздов к моногамии. Случаи предпочтения нового партнера при возвращении прежнего редки, и в Карелии не зарегистрированы. Самки, потерявшие самца, чаще образуют пару со знакомой им птицей, гнездившейся неподалеку. Самцы могут создать пару с любой самкой, остановившей выбор на их участке, независимо от ее возраста и отношения к данной территории.

Птицы, окольцованные в предыдущие сезоны, составляют до трети

населения контролируемых площадей: белобровик $30,5 \pm 1,67\%$ ($n=757$), певчий – $11,4 \pm 1,86\%$ ($n=290$), черный дрозд – $24,1 \pm 2,71$ ($n=249$). Различия между белобровиком и певчим дроздом высоко достоверны для обеих возрастных групп. Доля вернувшихся птиц при падениях численности возрастает, при подъемах, связанных с подлетом новых, в основном, молодых птиц, – падает. Процент вернувшихся меньше у самок, чем у самцов.

4.4. Видовые особенности структуры популяций модельных видов дроздов в условиях Карелии. По всем рассмотренным показателям, характеризующим устойчивость популяций, лидирует белобровик и отстает певчий дрозд. Различия между ними присутствуют даже в «Маячино», где певчий дрозд находится в оптимальной, а белобровик – в субоптимальной ситуации (рис. 2). Черный дрозд занимает средние позиции, что свидетельствует о наличии потенциала для освоения видом северных широт.

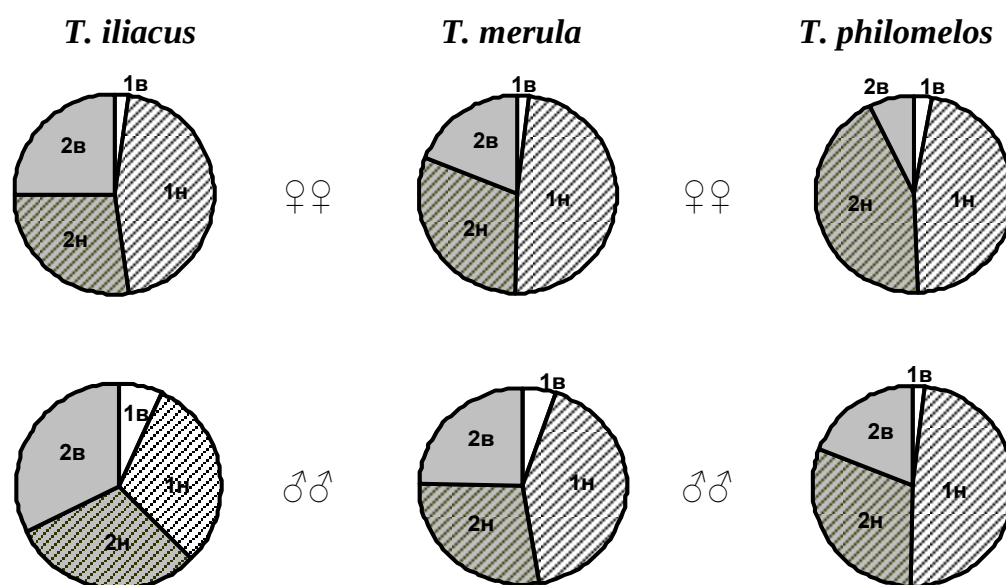


Рис. 2. Соотношение разных групп птиц в населении дроздов в «Маячино» (1 – годовалые, 2- старшие, н - новые, в – вернувшиеся)

Вместе с тем, анализ ситуации с черным дроздом показал, что высокий процент вернувшихся особей, сам по себе, еще не может служить доказательством достаточной однородности популяции. По данным кольцевания (Йыги, 1967; Хохлова, 1988а; Резвый, 1995; Bolshakov et al., 2002; Головань, 2003; Хохлова, 2007, 2010), северо-восточная популяция формиро-

ввалась за счет включения в нее птиц из разных частей основного ареала вида. В первой волне экспансии участвовали птицы, связанные зимовками с Великобританией и пришедшие на северо-запад России через Скандинавию. Птицы второй волны зимовали в странах Средиземноморья (Греция, Италия, Франция) и, вероятно, были выходцами из центральной Европы.

ГЛАВА 5. СРОКИ СЕЗОННЫХ ЯВЛЕНИЙ ГОДОВОГО ЦИКЛА ДРОЗДОВ В КАРЕЛИИ

5.1. Сроки сезонных миграций Сезонные миграции присутствуют в годовом цикле всех трех изучаемых видов, обитающих в Карелии.

Весенняя миграция белобровиков и певчих дроздов на Северо-Западе России идет с конца I декады апреля до середины мая. Ее сроки и ход зависят от особенностей весенней погоды. Даты первых встреч белобровика в заповеднике «Кивач» варьируют между 6 и 30 апреля, в соответствии с колебаниями среднесуточных температур 1-й половины месяца ($r_s = -0,81$, $P < 0,001$, $n=37$). Средняя дата – 18.04. Певчие дрозды обычно появляются на 2-5 дней позже - 10.04 - 2.05, в среднем - 22.04 ($n=37$). Массовая миграция обоих видов обычно проходит в конце апреля - начале мая. Местные птицы появляются с ее первой волной за 1-2 недели до начала кладок. Ранняя встреча маркированного самца белобровика - 18.04.90 («Кивач»).

Черные дрозды, регулярно зимующие в С.-Петербурге и Финляндии, прилетают намного раньше. Даты первых встреч в «Киваче» колеблются по годам в соответствии с характером погоды в марте между 16.03 и 25.04, в среднем 5.04 ($n=36$). При этом они часто попадают в крайне неблагоприятную ситуацию: в апреле основные корма в Карелии еще недоступны, а погода - неустойчива. Это вынуждает птиц двигаться дальше в поисках корма или откочевывать обратно. Местных маркированных птиц встречали в Приладожье, Прионежье и «Киваче», только с 17-19 апреля. Анализ данных кольцевания и весенних отловов показал, что освоение черным дроздом территории Карелии шло, прежде всего, за счет пролонгации весенней миграции расселяющихся молодых особей (Хохлова, 2007, 2010).

Осенняя миграция белобровиков начинается в августе и проходит, в основном, ночью. Дневные перемещения в Приладожье заметны с конца августа до середины - конца октября. Первая выраженная волна обычно приходится на вторую половину сентября. Основная миграция заканчивается к концу октября. Пролет певчих дроздов идет в ночное время со второй половины августа, наиболее интенсивно - в сентябре. Отдельные особи обоих видов встречаются до снегопадов. Пролет взрослых птиц проходит на неделю раньше, чем молодых птиц. Даты первой регистрации на зимовках в Средиземноморье белобровика ($n=50$) - 5.10.97 певчего дрозда ($n=25$) – 1.10.72 через 39 дней после кольцевания в «Киваче». Большинство черных дроздов остаются в окрестностях гнездовых участков до резкого ухудшения погодных условий, и лишь первые снегопады заставляют их включиться в миграцию. Их отлет происходит почти незаметно: за осень в ловушки в Гумбарицах редко попадает более 10 птиц

5. 2. Сроки репродукции. Период откладки яиц дроздами длится в Карелии с конца апреля до середины июля. Его сроки и продолжительность имеют очень близкие значения у трех видов (таб. 1). Но ежегодно немного раньше других приступают к кладке черные дрозды, затем – белобровики, еще позднее – певчие дрозды. Даты начала гнездования белобровика (27.04-18.05) умеренно коррелируют со сроками прилета ($r=0,44$, $n=36$, $P=0,006$), у черного дрозда (22.04-17.05) эта связь практически отсутствует.

Табл. 1.

Продолжительность (I) и предельные сроки начала кладок (II) трех видов дроздов в Карелии (1972-2007)

Вид	Продолжительность периода начала кладок (сутки)					
	Общая		В одном сезоне – Min		В одном сезоне – Max	
	I	II	I	II	I	II
<i>T. iliacus</i>	83	27.04.01 – 17.07.78	45	11.05-25.06.97	67	30.04-5.07.83
<i>T. philomelos</i>	75	30.04.83 – 12.07.94	39	19.05-26.06.78	68	1.05-7.07.86
<i>T. merula</i>	85	22.04.07 – 14.07.03	44	17.05-29.06.78	78	22.04-7.07.07

Сроки завершения периода репродукции колеблются по годам в

пределах 3-х недель. В результате, его продолжительность в отдельные годы сокращается до 1,5 месяцев. Возможно, минимально возможная продолжительность гнездового сезона на данной широте во многом определяет северные границы ареалов полициклических видов.

Большое влияние на сроки и ход репродукции оказывают погодные условия сезона. Даты начала кладок белобровика в «Киваче» имеют среднюю отрицательную корреляцию со среднесуточными температурами первой декады мая ($r = -0,61 \pm 0,29$ при $P=0,02$). Еще теснее их связь с датами появления первых головастиков ($n=25$), которые отражают общую фенологическую ситуацию начала мая, ($r=0,76$, $P=0,001$). У других дроздов она значительно слабее. Сроки начала кладок черного дрозда более тесно связаны со сроками икрометания лягушек, чем с появлением головастиков.

Сроки завершения репродукции зависят от ситуации в июне-июле. В годы с умеренно теплым и влажным летом новые кладки появляются вплоть до середины июля. При жаркой погоде без дождей, когда дождевые черви (основной корм в этот период) уходят из поверхностных горизонтов почвы, размножение прекращается к концу июня.

Продолжительность одного репродуктивного цикла белобровика, включая постройку гнезда и вождение выводка, 37-58 дней, у двух других видов она немного больше из-за более длительного выкармливания птенцов в гнездах и вне их. Средняя продолжительность собственно гнездового цикла от начала кладки до вылета птенцов у белобровика - 25,7 суток ($n=153$), у певчего - 26,3 ($n=84$), у черного дрозда - 26,4 ($n=50$). И хотя эти различия менее суток, они статистически высоко достоверны: $t_{\text{певч.}} = 2,83$ ($P=0,005$), $t_{\text{черн.}} = 3,39$ ($P=0,001$).

Гнездовой цикл дроздов от постройки гнезда до распадаения выводка у большинства пар длиннее минимальной продолжительности репродуктивного периода в южной Карелии. Но даже при неблагоприятных условиях птицы находят возможности для второго гнездования; при оптимальных условиях отмечены отдельные случаи выкармливания 3х выводков. Это достигается путем совмещения выкармливания гнездовых птенцов с по-

стройкой второго гнезда и началом новой кладки, и также благодаря тому, что заботу о слетках первого выводка берет на себя самец. Минимальный интервал между откладкой яиц первого и второго цикла составил у белобровика 24, певчего дрозда -29, черного дрозда - 28 суток. Средние значения - соответственно 33,3 ($n=63$), 34,5 (18) и 37,5 (10) суток.

Молодые самки белобровика и певчего дрозда гнездятся в те же сроки, что и птицы старших возрастных групп. Однако у певчего дрозда не все они дают вторые кладки, и их доля в отловах у гнезд уменьшается во второй половине сезона ($t=2,17$, $P=0,13$). У молодых самок черного дрозда репродуктивный период короче: отловлена лишь одна самка, начавшая кладку после 20.06. Из-за этого средние даты начала кладок за сезон у них меньше, чем у старших особей ($t=1,89$, $P=0,086$), а процент молодых птиц, начинающих их в июне, почти вдвое ниже, чем в начале сезона ($t=2,12$, $P=0,034$). Поскольку в популяциях дроздов молодые птицы составляют до половины среди самок, их более высокие репродуктивные возможности у белобровика дают ему значительные преимущества, способствуя стабильному поддержанию популяций в высоких широтах.

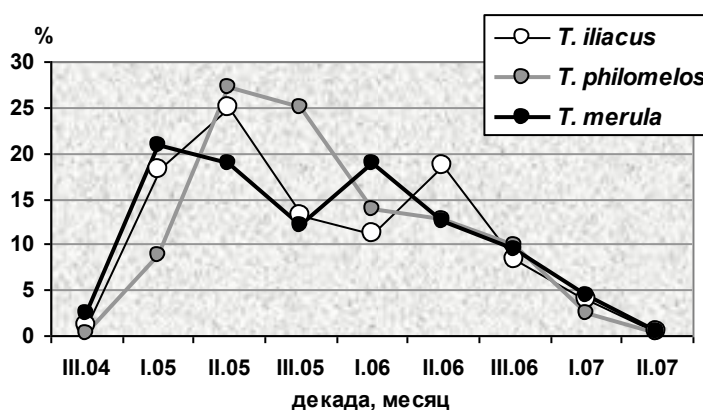


Рис. 3. Сроки начала кладок трех видов дроздов в Приладожье.

На распределение кладок в течение гнездового сезона большое влияние оказывает наличие повторных кладок, восстановленных после гибели потомства из-за разорения гнезд хищниками. Особенно страдают певчие дрозды, которые размещают гнезда более открыто и стереотипно, и, отличаясь нервозностью, легко бросают их при беспокойстве. Обилие

повторных кладок формирует большой пик на рубеже мая и июня (рис. 3).

Т.о. по многим позициям белобровик имеет особенности, которые носят выраженный адаптивный характер. Начало его репродукции более тесно связано с ходом температур и общей фенологической обстановкой. Гнездовой цикл у него короче, интервал между началом первой и второй кладок – меньше. Годовалые птицы по репродуктивному потенциалу не отличаются от особей старших возрастных групп, а количество повторных гнезд не столь велико, чтобы «замаскировать» второй пик кладок.

Черный дрозд выделяется малым вкладом молодых особей в репродукцию популяции и наиболее ранними сроками размножения, благодаря которым часть молодых самок успевает осуществить 2 цикла, несмотря сокращенный репродуктивный период у этой возрастной группы.

5.3. Сроки линьки у трех видов дроздов в Карелии, несмотря на близкие сроки их репродукции, различны. Раньше проходит линька в популяции белобровиков, потом певчих и, наконец, черных дроздов (рис. 4). Ранние даты отловов молодых белобровиков с признаками линьки, причем продвинутой на 5-7 дней, - 22.06.90 и 30.06.77 г., последняя -25.08. Певчие дрозды начинают смену оперения на неделю позднее. Крайние даты встречи молодых черных дроздов, начинающих линьку - 22.07 - 16.09.

Период, в течение которого начинается смена пера у всех особей местных популяций каждого вида, короче периода вылупления птенцов. У черного дрозда он составляет 43 дня, что позволяет в 1,5 раза сократить разрыв в годовых циклах разных особей его «карельской» популяции.

Все молодые белобровики заканчивают линьку к середине октября до полного окончания пролета. Часть певчих дроздов и большинство черных вынуждено совмещают ее завершение с миграцией.

Послебрачная линька начинается одновременно с постювенальной, но заканчивается на 1-2 недели позднее из-за длительного отрастания новых маховых и рулевых перьев, не меняющихся у молодых птиц. Первыми, с 26 июня к ней приступают белобровики, спустя 10 дней - певчие, чуть позднее – черные дрозды. Наиболее ранняя дата регистрации перелинявшие-

го взрослого белобровика - 25.08, певчего дрозда - 12.09, черного - 25.09.

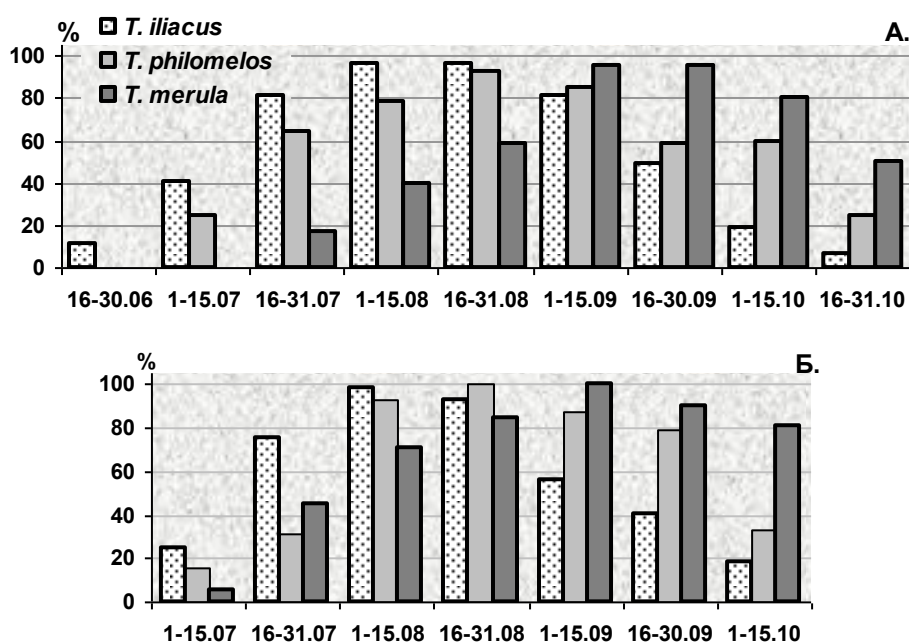


Рис.4. Доля (%) линных птиц среди молодых (А.) и взрослых (Б.) дроздов, отловленных в Карелии

5.4. Видовые особенности сроков сезонных явлений в Карелии.

Дрозды модельных видов имеют практически одинаковые сроки репродукции и близкие сроки сезонных миграций, колеблющиеся по годам под влиянием внешних факторов, на которые эти три вида реагируют сходным образом. Выявленные различия в ходе репродукции разных видов во многом обусловлены разным репродуктивным потенциалом молодых и взрослых особей, что, по-видимому, имеет под собой генетическую основу.

Наиболее значимо различаются сроки линьки, в регуляции которой большую роль играют эндогенные механизмы, сформированные в процессе приспособления к обитанию в разных широтных диапазонах. При этом в наиболее выигрышном положении оказывается белобровик, у которого линька завершается задолго до резкого ухудшения погоды.

Сроки линьки местных популяций дроздов, как и у многих других видов, частично перекрываются со сроками репродукции и осенней миграции. Но глубина этих перекрытий различна, и зависит, прежде всего, от генетически закрепленных сроков смены оперения вида. Аборигенные виды с более ранними сроками линьки отличаются ее более глубоким перекрытием

с репродукцией и менее глубоким - со сроками осеннего пролета.

ГЛАВА 6. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД ДРОЗДОВ В КАРЕЛИИ

6.1. Размещение гнезд. Гнездовые стереотипы каждого вида, определяя степень защищенности потомства от хищников и непогоды, отражаются на успешности размножения, которая выше у птиц, использующих дупла и защищенные укрытия. В Карелии, как и в других регионах, дрозды используют общий, очень широкий спектр опор и укрытий: деревья, кустарники, поверхность земли, ниши в склонах канав, прикомлевые кочки, пни, подошвы выворотов, ветровал, полудупла и другие элементы фаута: трутовики, морозобойные трещины, хворост и пр. Иногда выбор падает на неожиданные предметы: камни, мотки колючей проволоки, постройки человека. Но при этом каждый вид отдает предпочтение определенным вариантам, в разной степени доступным для хищников. Наиболее стереотипно и открыто размещает гнезда певчий дрозд - 90% их найдено на ели ($n=1288$). Черный дрозд предпочитает фаут - 49% гнезд построено на пнях, выворотах, стволах упавших деревьев ($n=375$). Поведение белобровика наиболее разнообразно: на предпочитаемой опоре – земле – размещено 34% гнезд ($n=1701$). Соответственно типу основных опор средняя высота расположения их гнезд составляет около 3, 2 и 1 м при общем диапазоне от 0 до 12 м. У черного дрозда каждая самка чаще использует 1-2 похожих варианта, у певчего - 1 вариант. Белобровик склонен к смене опор, что проявляется у него и на видовом, и на индивидуальном уровне, как у взрослых, так и у молодых птиц. При этом они меняют опоры вне зависимости от успеха предыдущего гнездования. При втором цикле новый вариант выбрали 66% пар ($n=65$), выкормивших первые выводки. Остальные, хотя и предпочли прежнюю породу или объект, использовали ее иным способом. В результате распределение гнезд по опорам и высоте у белобровика изменяется в течение сезона. И эта стратегия оказывается выгодной при быстрой смене фенологической обстановки, характерной для северных широт.

6.2. Величина кладки - базовый параметр, от которого зависят остальные показатели, характеризующие продуктивность и устойчивость популяций птиц (Lack, 1947, Лэк, 1957; Cody, 1966; Klomp, 1970; Slagsvold, 1975, 1982; Ricklefs, 1980; Паевский, 1984; Зимин, 1988; Newton, 1990; Crick et al., 1993 и др.). Полные кладки дроздов в Карелии содержат 2-6 яиц, у белобровика в 2-х случаях – 7 яиц.

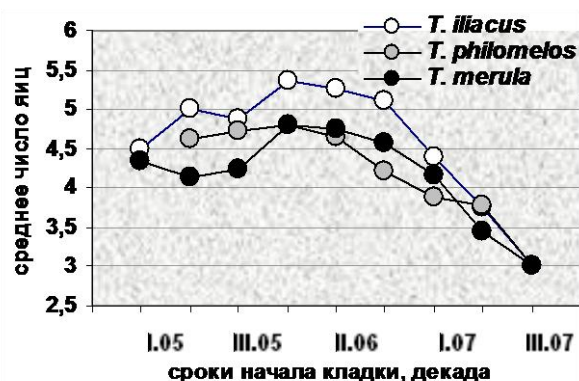


Рис. 5. Изменение средней величины кладки дроздов в Приладожье в зависимости от сроков ее начала

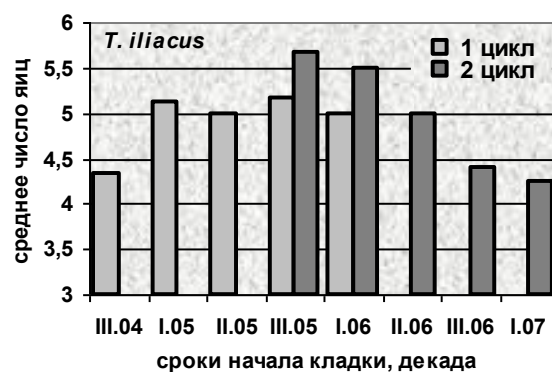


Рис. 6. Среднее количество яиц в первых и вторых кладках 58 пар белобровиков

Соотношение кладок разной величины изменяется в течение сезона. Кладки, начатые в конце мая - начале июня, содержат наибольшее число яиц независимо от гнездового цикла, и в этот период средние показатели достигают максимума (рис. 5, 6). «Календарный эффект» затрудняет анализ влияния разных факторов на величину кладки, и препятствует выявлению генетической компоненты. Взрослые особи и пары имеют более крупные кладки, чем молодые. Поэтому колебания возрастного состава отражаются на средних показателях ее величины в разных биотопах и в разные годы.

При перечисленных общих тенденциях средние показатели у трех видов достоверно различаются ($P \leq 0,001$): белобровик - $5,03 \pm 0,02$ ($n=1319$), певчий дрозд - $4,62 \pm 0,02$ ($n=599$) черный дрозд - $4,40 \pm 0,05$ ($n=197$).

Наибольшее число яиц отложено за два репродуктивных цикла белобровиками – 13 (6+7); у певчего дрозда – 10 (5+5), у черного дрозда -11 (5+6). Среднее суммарное число яиц в двух кладках, полученное с учетом сезонной изменчивости - соответственно 10 яиц, 9,1 и 8,8 яйца. У 3-х самок

белобровика с двумя полными циклами, но с промежуточной разоренной кладкой (р) успешные гнезда содержали 10 из 16 яиц (5-6р-5), 9 из 15 яиц (5-5р-4) и 8 из 12 яиц (4р-5-3); у черного дрозда – 8 из 13 яиц (4-5р-4).

Кладки черного дрозда на севере крупнее, чем в юго-западных частях ареала. Но это увеличение лишь в малой степени компенсирует потери, вызванные сокращением числа циклов при коротком благоприятном периоде (в Англии при 3-х циклах – 12,5 яиц).

6.3. Величина выводка у дроздов в Карелии меньше величины кладки в среднем на 0,5-0,6 птенца из-за гибели части яиц и слабых птенцов, процент которых не зависит от возраста партнеров. Наименьшая убыль зарегистрирована в кладках, наиболее часто встречающейся величины. В конце сезона выход птенцов из крупных кладок падает, а их доля - снижается, что также согласуется с концепцией «оптимальной величины кладки» (Лэк, 1957). Отходу части потомства способствует растянутость вылупления птенцов. Ее рассматривают как элемент механизма приведения величины выводка в соответствие с возможностями выкармливания. При недостатке корма слабые птенцы погибают. У черных дроздов известны случаи скормливания ослабленных птенцов более сильным (Ammerbach, 1951).

Частичный отход самый низкий у белобровика (10,7% от числа отложенных яиц); средний - у певчего дрозда (12,6%) и наибольший у черного (14,1%). По-видимому, в Карелии из-за сравнительной бедности кормовой базы более крупным черным дроздам труднее сохранить всех птенцов, чем более мелким северным представителям рода.

6.4. Успешность гнездования оценивают по числу слетков на начатую кладку или отложенное яйцо. Дрозды относятся к птицам с низкими показателями успешности. Каждое второе гнездо, найденное в Карелии, было уже разорено, брошено, либо погибло позднее. Основной ущерб наносят хищники, уничтожающие яйца, птенцов и взрослых птиц. Заметную часть (5-9%) убыли составляют брошенные кладки. Другие причины не вносят существенного вклада, давая отход менее 0,5%.

Наиболее высоки показатели гибели гнезд у певчего дрозда (таб. 2).

Доля (%) успешных случаев у него с высокой степенью достоверности ($P<0,001$) меньше, чем у белобровика ($t=4,59$) и черного дрозда ($t=4,55$). На одну гнездовую попытку у него приходилось в два с лишним раза меньше слетков, чем на одну удачную. У белобровика эта разница около двух, у черного дрозда – менее 1,5 раз.

Табл. 2.

Доля (%) успешных гнезд у трех видов дроздов при разных сроках начала кладок в Карелии (расчет по Mayfield, 1975).

Вид	«Кивач»			«Маячино»		
	май	июнь-июль	сезон	май	июнь-июль	Сезон
<i>T. iliacus</i>	45,6	64,4	45,4	68,5	61,4	64,3
<i>T. philomelos</i>	34,5	38,2	35,6	38,5	55,4	46,0
<i>T. merula</i>	-	-	58,7	56,20	62,61	60,5

6.5. Видовые особенности репродукции дроздов в Карелии. Население трех модельных дроздов в южной Карелии в настоящее время достаточно устойчиво, несмотря на значительные колебания численности в каждой конкретной точке. Однако эти виды достигают сходных результатов разными путями и с разными энергетическими затратами.

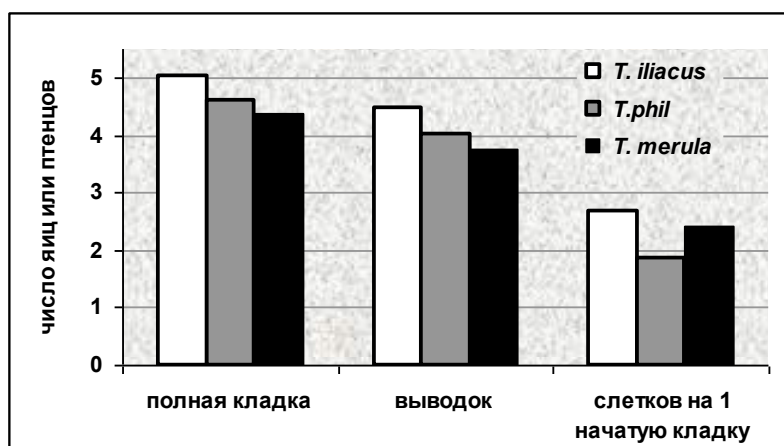


Рис. 7. Число яиц или птенцов дроздов на одно гнездо, Карелия.

По всем показателям, характеризующим плодовитость, в наиболее выигрышном положении находится белобровик, лучше адаптированный к условиям северных широт, в наихудшем – черный дрозд, только недавно освоивший регион. Тем не менее, по успешности размножения ему удастся

приблизиться к северному виду, опередив певчего дрозда (рис. 7).

Различия в успешности размножения трех видов, гнездившихся на одних и тех же площадях, обусловлены, в основном, разной интенсивностью разорения их гнезд хищниками. Она, в свою очередь, зависит от спектра гнездовых опор, используемых каждым видом дроздов. Особенности гнездостроения оказались важнейшим фактором, который обусловил видовые различия в результатах и ходе репродукции в популяциях трех дроздов в Карелии. В условиях севера с быстро меняющейся фенологической обстановкой преимущества получили виды с более пластичным гнездостроительным поведением, лучше маскирующие свои постройки. А стереотипный выбор опор определил повышенный уровень разорения гнезд у певчего дрозда, следствием чего стало многократное повторение птицами гнездовых попыток. В результате черный дрозд, несмотря на меньшую величину полной кладки и выводка, по числу слетков на начатую кладку опередил певчего дрозда, а на отложенное яйцо - даже белобровика. Т.о. затраты на выращивание одного птенца у него оказались меньше, чем у вида, казалось бы, более приспособленного к условиям региона.

ГЛАВА 7. СМЕНА ОПЕРЕНИЯ

Линька - наиболее гибкий процесс из всех явлений годового цикла. За счет ее модификаций происходит «подгонка» годовых циклов птиц к жизни в регионах с разными климатическими и фотопериодическими условиями. Межвидовые и популяционные различия проявляются в ее сроках, последовательности, длительности, объеме и особенностях, связанных с местоположением в пределах ареала (Дольник, 1975; Ginn, Melville, 1983; Busse, 1984; Jenni, Winkler, 1994; Noskov et al., 1999; Рыжановский, 2008).

7.1. Постювенальная линька. Формирование ювенального наряда начинается на первой неделе жизни и проходит у трех видов очень сходным образом. Рулевые и маховые перья заканчивают рост у белобровика в 28-32 дня, певчего дрозда в 33-40 дня, черного дрозда - в 38-43 дня. Отрасстание контурного ювенального оперения у белобровика и певчего дрозда

завершается к 47-58 дням, у черного дрозда может затягиваться до 68 дней.

В Карелии лишь у отдельных особей формирование ювенального наряда заканчивается до начала линьки. У большинства происходит совмещение его завершения с начальными этапами смены пера (I-II стадии), у единиц оно захватывает III-IV стадии. При этом ни у одного вида не выявлено четкой связи глубины перекрывания этих процессов со сроками линьки.

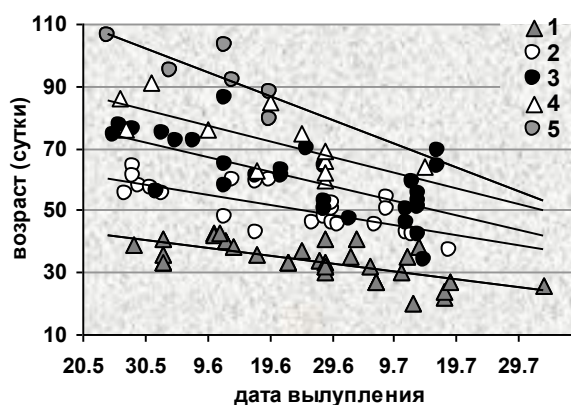


Рис. 8. Возраст смены оперения молодых белобровиков с разными сроками рождения (1-5 –стадии линьки).

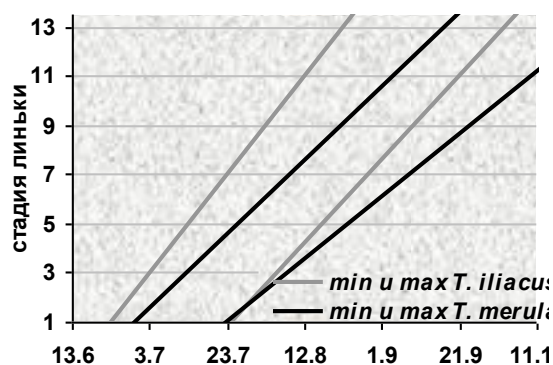


Рис. 9. Тренды хода послебрачной линьки белобровика и черного дрозда

Постювенальная линька трех видов протекает по сходным схемам и подчиняется всем известным закономерностям, обусловленным фотопериодическим контролем: возраст, в котором птенцы начинают смену пера (рис. 8), и ее объем к концу сезона уменьшаются, а скорость несколько увеличивается. При этом сами показатели, по-видимому, закрепленные генетически, различны. Вариабельность включения в нее отдельных птерилий и скорость смены пера у северных видов немного выше, а возраст, в котором сеголетки меняют оперение, и объем - меньше. Птенцы белобровика из ранних выводков начинают ее в 40-45 дней, из поздних –в 20-22 дня еще до полного отрастания маховых и рулевых перьев. Певчие дрозды приступают к линьке в среднем на неделю позднее, черные дрозды - в 42-70 дней.

Возраст птенцов белобровика, пойманных при завершении линьки (5 стадия), от 79 (вылупление – 20.06), до 106 дней (25.05). Возраст двух птиц, пойманных перелинявшими, - 85 (6.06) и 111 дней (31.05). Из-за поздних сроков линьки большинство молодых певчих и черных дроздов покидают

регтон до отрастания нового оперения. Только два птенца черного дрозда пойманы в конце линьки (5 стадия) в возрасте 104 (10.06) и 114 дней (2.06).

Разные особи проходят разные этапы линьки с разной скоростью, а индивидуальная продолжительность постювенальной линьки, по данным повторных отловов и расчетным данным, у всех трех видов в Карелии варьирует в пределах 1-2 недель. При этом минимальные показатели у них почти одинаковы – 55-57 дней, тогда как максимальные составляют у белобровика 62 дня, у певчего дрозда – 65 дней, черного – 70 дней.

7.2. Послебрачная линька у дроздов – полная. У белобровика и певчего дрозда период выпадения старого оперения - 40-45 дней, общая продолжительность смены оперения - 60-70 дней, у более крупного черного дрозда - соответственно 45 и 77-80 дней (рис. 9). Достоверных различий в скорости, ходе и сроках линьки самок и самцов не обнаружено.

Таб. 3.

Состояние оперения дроздов, отловленных у гнезд в Приладожье

Вид	Пол	Поймано у гнезд		
		n1	В т.ч. после 1 июля	
			n2	с линькой, %
<i>T. iliacus</i>	♀♀	82	29	17,3 ± 7,01
	♂♂	76	33	39,4 ± 8,51
<i>T. philomelos</i>	♀♀	93	32	0
	♂♂	78	27	22,2 ± 7,86
<i>T. merula</i>	♀♀	89	32	0
	♂♂	80	28	7,1 ± 4,87

Анализ хода послебрачной линьки, в отличие от постювенальной, не выявил заметных различий, которые можно было бы напрямую связать с разным происхождением видов. Вместе с тем их популяции, значимо различались по обилию особей, частично совмещавших линьку с гнездованием (таб. 3). Это явление шире распространено в популяциях видов с большим перекрытием сроков этих фаз годового цикла. У черного и певчего дроздов оно отмечено только у самцов. У белобровика, раньше меняющего оперение, доля таких птиц значительно выше. Это можно расценивать, как дополнительное подтверждение отсутствия жесткой связи между репродук-

цией и линькой, которое позволяет всем особям в популяции северного вида менять оперение в наиболее ранние сроки и завершать ее до отлета, максимально эффективно используя ресурсы короткого лета.

ГЛАВА 8. ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДРОЗДОВ В КАРЕЛИИ

Территориальное поведение - важная составляющая всего комплекса адаптаций к условиям среды обитания, в связи с чем оно становится немаловажным фактором в эволюции каждого вида (Майр, 1968; Мальчевский, 1974; Панов, 1983). Условиям северных широт с коротким благоприятным периодом, быстро меняющейся фенологической обстановкой и рассредоточенными кормовыми ресурсами наиболее полно отвечает территориальное поведение белобровика. Взрослые птицы этого вида не устанавливают слишком жестких связей с гнездовым участком, не тратят много энергии на защиту от соседей, легко меняют его на лучший при втором гнездовании. В послегнездовой период взрослые и молодые птицы даже во время смены пера широко перемещаются в поисках корма (рис. 10 А). Быстро покидают уголья при истощении кормовой базы и концентрируются в местах, богатых пищей (рис. 10 Б). Из окрестностей «Маячино» местные птицы уходили к началу сентября: даты последних встреч самок - 31.08.1980 и 1.09.1985, самцов - 27.08.1979 и 3.09.1980. В то же время на усадьбе «Кивача» они держались почти до конца месяца: последние встречи - 16.09.85 (самец), 25.09.90 и 27.09.85 (самки). Такое поведение дает возможность полнее использовать ресурсы для полноценной реализации репродукции и линьки даже в годы с предельно коротким благоприятным периодом.

У певчего дрозда элементы жесткой территориальности во время гнездования сочетаются с большой подвижностью после его окончания. Активность их перемещений мало снижается даже в разгар линьки. При этом они не демонстрируют такой явной нацеленности на поиск мест с обилием кормов, как белобровик: не собираются и не задерживаются надолго в кормовых биотопах, и чаще принимают участие в летних миграци-

ях. Вместе с тем, территориальное поведение отдельных взрослых особей может напоминать как поведение белобровиков, так и черных дроздов.

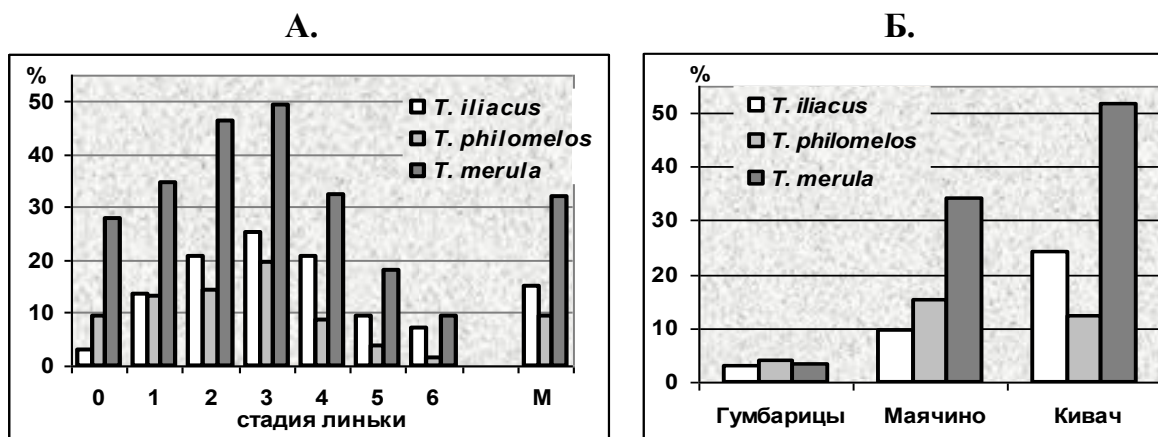


Рис 10. Доля (%) повторно пойманных птиц в отловах молодых дроздов с разным состоянием оперения (А) и на разных стационарах (Б).

Сохранение склонности к перемещениям во время смены оперения повышает шансы северных видов избежать широкого инбридинга из-за редукции предлиночных миграций, во время которых происходит расселение молодых особей. До начала смены пера не успевают удалиться от natalной территории, прежде всего, птенцы из поздних выводков. Так, в «Киваче» наибольшее расстояние от места рождения белобровиков, вылупившихся в мае-июне в ($n=49$), до места их отлова в период линьки составило 3,5 км, медиана - 0,7 км, появившихся в июле ($n=27$) – соответственно 0,8 и 0,3 км. В Приладожье в августе птенцов из ранних выводков встречали, как по соседству, так и на расстоянии 700м, 1, 3, и 9 км от гнезда. Максимальное удаление от гнезд молодых из поздних выводков – 2 км.

Черные дрозды сохраняют все черты территориального поведения, свойственные особям оседлых популяций. Еще весной они сталкиваются с дефицитом кормов и расширяют границы участков до максимально возможных размеров. По-видимому, именно это ограничивает их гнездовую плотность в северных широтах. В послегнездовой период они, как и в основном ареале, частично решают проблему за счет регулярного выхода за границы своего участка и посещения внегнездовых биотопов. И только резкое ухудшение условий вынуждает их включаться в миграции. Ежегодно местные птицы встречались до окончания отловов в конце сентября - конце

первой декады октября. Последний отлов самцов: в «Киваче» - 8.10.1989, в «Маячино» - 13.10.1986 (возраст более 5 лет, 11 ст. линьки).

Сеголетки после распадаения выводков предпринимают предлиночные перемещения, которые сохраняются у этого вида в достаточно большом объеме. На линьку оседают на небольших индивидуальных участках, равномерно распределяясь по угодьям. Однако быстро сталкиваются с невозможностью длительного и «бесперебойного» обеспечения кормами в их пределах, что вынуждает их неоднократно менять временные участки.

Территориальное поведение черных дроздов, более адекватное условиям регионов со стабильной и богатой кормовой базой, не оправдывает себя в Карелии. Привязанность к ограниченной территории независимо от обилия кормов и дополнительные затраты энергии и времени на ее охрану ставят этих птиц в невыгодное положение по сравнению с аборигенными видами. Но, по-видимому, эти же особенности поведения черного дрозда способствуют его расселению. В предгнездовой период агрессивность особей, занявших участки, вынуждает холостых птиц двигаться в места пониженной гнездовой плотности. В основном ареале большинство молодых и часть старых особей в ходе борьбы за территорию вытесняются в субоптимальные биотопы или формируют «популяционный резерв». В XX в. численность черных дроздов в Европе росла, а площади угодий, подходящих для их гнездования, быстро сокращались. Более низкой численность оставались лишь у северной и восточной границ ареала вида, что, по-видимому, и определило направление их экспансии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Условия северных широт накладывают отпечаток на весь годовой цикл птиц, независимо от видовых особенностей биологии в основном ареале. Они диктуют необходимость включения в него сезонных миграций, определяют сроки размножения и пребывания в регионе, приводят к сближению популяционных параметров трех видов дроздов разного происхождения. Вместе с тем, при большом сходстве экологии и биологии, эти виды

различаются практически по всем параметрам, характеризующим устойчивость и продуктивность их популяций.

Детальный анализ этих различий позволил оценить возможные направления приспособления полициклических видов птиц к жизни на Севере. Разный уровень адаптации к условиям региона закономерно отражается на величине параметров, в регуляции которых главная роль принадлежит эндогенным факторам (сроки линьки, величина кладки, репродуктивный потенциал молодых птиц и пр.). В приспособлении к меняющимся условиям среды важнейшую роль играют видовые особенности поведения. Его более высокая пластичность обеспечивает белобровику дополнительные преимущества перед двумя другими видами по многим параметрам, а черному дрозду позволяет опережать певчего дрозда по успешности репродукции.

ВЫВОДЫ

1. В Карелии дрозды модельных видов населяют сходный спектр биотопов, но отдают предпочтение разным местообитаниям. Поэтому нередко в местах совместного обитания одни виды оказываются в оптимальных, а другие – в субоптимальных условиях, что влияет на возрастной состав и другие характеристики их гнездового населения.

2. Гнездовая плотность северных видов (белобровик и певчий) в оптимальных для них биотопах Карелии может превышать 100 пар/км², у недавно вселившегося черного дрозда редко достигает 10 пар/км². У всех трех видов составляющая межгодовых колебаний численности, обусловленная влиянием глобальных факторов, прежде всего, условиями зимовки, имеет общую направленность. Видовые реакции на действие локальных факторов различны. Сукцессионные процессы в лесах Приладожья привели к уходу белобровика, перераспределению по территории певчего дрозда, и не отразились на численности и размещении черного дрозда.

3. Изученные виды имеют сходную предельную продолжительность жизни, одинаковый возраст начала размножения, повышенную долю годовалых птиц в годы подъемов численности, в субоптимальных биотопах и

популяционном резерве. Но величина показателей, характеризующих участие молодых особей в составе гнездового населения достоверно различается: она минимальна у белобровика (в среднем 39%), средняя у черного дрозда (45%) и наиболее велика у певчего дрозда (55%).

4. Часть индивидуально маркированных дроздов возвращается на места рождения и гнездования в последующие годы. Доля возврата минимальна у гнездовых птенцов (0,44 - 1,41%), вдвое выше у молодых, отловленных во время линьки (0,95 - 3,46%), и на порядок выше у птиц, окольцованных в репродуктивном возрасте (до 25%). При этом существуют четкие видовые различия величины этих показателей: они максимальны у белобровика и минимальны у певчего дрозда.

5. Видовые различия в показателях, характеризующих устойчивость популяций (соотношение птиц разных возрастно-половых групп, доля возвратившихся на гнездование) присутствуют даже на территориях, где белобровик находится в субоптимальных, а другие виды – в оптимальных условиях.

6. Размножение трех видов дроздов протекает в сходные сроки, которые колеблются по годам в зависимости от погодных условий. Потенциально возможная продолжительность периода откладки яиц превышает 75 дней. В Карелии первые кладки дроздов появляются в разные годы в последней декаде апреля - второй декаде мая, вторые - в среднем спустя 33 дня у белобровика, 35 дней – у черного дрозда, и 38 дней - у певчего дрозда. Это оставляет дроздам возможность осуществлять по 2 гнездовых цикла даже в самые неблагоприятные годы, когда продолжительность периода откладки ими яиц в Карелии сокращается до 39-45 дней

7. Первыми ежегодно приступают к репродукции черные дрозды. Однако более раннее начало гнездования не дает им особых преимуществ, поскольку слабо согласуется с ходом фенологических процессов. Наиболее адекватно на изменения природной обстановки реагирует белобровик. Сроки появления его ранних кладок имеют наиболее тесную корреляцию со среднесуточными t° первой декады мая ($r = -0,6 \pm 0,3$ $P=0,02$) и сроками по-

явления головастика ($r=0,8$, $P=0,001$), хорошо отражающими фенологическую ситуацию этого периода.

8. В Карелии три вида дроздов имеют сходное максимально возможное число гнездовых циклов, яиц в полной кладке, птенцов в выводке, а также общую сезонную динамику средних показателей: независимо от цикла они достигают наибольших значений в конце мая - начале июня. У самок старшего возраста, особенно в парах со взрослыми партнерами, кладки крупнее, чем у годовалых птиц. Поэтому биотопические и межгодовые колебания их средних величин у дроздов во многом зависят от изменений возрастного состава местного населения. При этом сами значения показателей плодовитости, в большей степени обусловленные эндогенными факторами, у трех видов различны. Черный дрозд уступает двум другим, особенно белобровику, по средней величине кладки (соответственно 4,4 и 5,0 яйца) и доле особей, осуществляющих 2 репродуктивных цикла за сезон.

9. Различия показателей плодовитости трех дроздов, в разной степени адаптированных к условиям севера, во многом связаны с видовым уровнем репродуктивного потенциала молодых особей. В Карелии годовалые самки черного дрозда заканчивают размножение на 3-4 недели раньше взрослых и в годы с затяжными веснами не имеют вторых и поздних кладок. У певчего дрозда их продуцирует лишь часть молодых самок. Молодые белобровики в этом плане не отличаются от взрослых.

10. Основной фактор, влияющий на продуктивность репродукции дроздов - деятельность хищников: в Карелии они уничтожают от 35,6% (белобровик) до 54% гнезд (певчий дрозд). Масштаб ущерба в большой степени зависит от видовых особенностей гнездостроительного и защитного поведения птиц. Именно они обеспечивают черному дрозду сравнительно низкий уровень разорения кладок и гнездовых птенцов (39,5%), и дают ему возможность опередить певчего дрозда по показателям успешности гнездования, несмотря на более низкую плодовитость..

11. Наиболее значимые различия между видами выявлены в сроках смены оперения, закрепленных в процессе приспособления к обитанию в

разных широтных диапазонах. Аборигенные виды отличаются ранними сроками линьки (у молодых – в возрасте 22-45 дней), их глубоким перекрытием с периодом репродукции популяций и незначительным – со сроками осеннего пролета, протекающего на фоне резкого ухудшения кормовых и погодных условий. Можно предполагать, что именно ранние сроки линьки являются одной из главных адаптаций северных видов дроздов к условиям высоких широт, а совмещение выпадения пера с окончанием гнездования у части особей - лишь их следствие, возможное благодаря отсутствию жесткой связи между этими двумя энергозатратными процессами.

12. Сравнительный анализ различных параметров, характеризующих популяции трех видов дроздов в Карелии, показал, что в условиях Севера белобровик имеет ряд адаптивных преимуществ. Устойчивому поддержанию его популяций при сокращенном благоприятном периоде способствуют: высокая пластичность гнездостроительного и территориального поведения, способность быстро и адекватно реагировать на изменения природной обстановки, более высокий репродуктивный потенциал взрослых и молодых птиц, ранние сроки линьки и ее разобщение с осенней миграцией за счет частичного совмещения с периодом размножения.

13. Черный дрозд в Карелии уступает белобровику по всем позициям, но опережает певчего дрозда по ряду показателей, характеризующих устойчивость и продуктивность популяции, что можно расценивать, как свидетельство наличия у вида достаточного потенциала для освоения северных широт. Средняя величина кладки черного дрозда в Карелии больше, чем в южных частях его ареала, однако это увеличение не компенсирует потерь, связанных с уменьшением возможного числа циклов на севере с 3-5 до 1-2. Периферийная популяция, по данным кольцевания, в разные периоды пополнялась за счет притока сюда особей из разных, удаленных друг от друга частей ареала. Возможно, такой механизм перераспределения по территории, работает на всем пространстве обитания не только у этого, но и у двух других дроздов, обеспечивая целостность их видов в пределах ареалов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ

ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка ВАК

1. Хохлова Т.Ю. Эколого-фаунистическая характеристика орнитофауны Заонежья // "Вестник ЛГУ", серия биологии.- Л., 1977 - Вып. 15 - С. 22-30.
2. Хохлова Т.Ю. Птицы Кижских шхер Онежского озера // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Труды Карельского НЦ РАН. - Петрозаводск, 1999. - Вып. 1 - С. 107-112, 168-181.
3. Хохлова Т.Ю. Результативность применения разных методов отлова для маркирования гнездового населения дендрофильных птиц (на примере дроздов р. *Turdus*) // Зоол. журн. – 2009. - Т. 88, № 8.- С. 1001-1009.
4. Хохлова Т.Ю. Черный дрозд (*Turdus merula*) у северо-восточной границы ареала: особенности территориальных связей и миграций в период формирования периферийной популяции в южной Карелии (обзор) // Зоол. журн. - 2010.- Т. 89, № 2. - С. 212-221.
5. Хохлова Т.Ю. Черный дрозд *Turdus merula* L. у северо-восточной границы ареала: характеристика постювенальной линьки // Ученые записки ПетрГУ . Серия: Естествен. и техн. науки. - Петрозаводск, 2010. - № 11. – С. 21-28.
6. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Значение Зеленого Пояса Фенноскандии для сохранения таежного орнитокомплекса Европы // Труды КарНЦ РАН. — №2. Сер. Биогеография. Петрозаводск, 2011. - Вып. 12. – С.130-135.
7. Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Экологическая пластичность гнездостроительного поведения белобровика *Turdus iliacus* L. в Карелии (по данным индивидуального мечения) // Экология. – 2009. - № 2. - С. 133-139.
8. Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Особенности территориальных связей и сезонных миграций белобровика (*Turdus iliacus*) (по данным индивидуального мечения в Карелии)// Зоол. журн. - 2010. - Т. 89, № 4 - С. 475-483.
9. Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В., Артемьев А.В. Птицы Кенозерского национального парка // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия: Естеств. и техн. науки.- Петрозаводск, 2009. - № 5 (99) - С. 32-47.
10. Артемьев А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Сазонов С.В., Хохлова Т.Ю.

Новый список птиц Красной книги Республики Карелия // Труды КарНЦ РАН. № 1. Сер. Биogeография. - Петрозаводск, 2009. - Вып. 8. - С. 75-80.

11. Hokhlova T. Y., Artemyev A.V. Reassessment of the southern limit for whooper swans breeding in Northwest Russia // Waterbirds - 2002. – Vol. 25. - P. 67-73.
12. Khokhlova T.Y. The main results of a long-term monitoring of populations of thrushes *Turdus* spp. in Karelia // Avian Ecol. and Behaviour. - 2001. - Vol. 6. P. 66-67.
13. Khokhlova T.Yu., Yakovleva M.V. Ecological plasticity of nest-building behavior of the redwing (*Turdus iliacus* L.) in Karelia according to individual marking data // Russian Journal of Ecology. - 2009. - Vol. 40, № 2. - P. 121-127.
14. Khokhlova, T.Y. Juvenile moult and spatial behaviour of first-year Blackbirds *Turdus merula* on the northeast edge of the range // Avian Ecol. and Behaviour. - 2009. - Vol. 15. - P. 1-22.

Монографии

15. Хохлова Т.Ю., Семина О.В. Природа Кижских шхер. - Петрозаводск: «Карелия», 1988. - 104с.
16. Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. и др. Орнитофауна Карелии. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993.- 220с.
17. Хохлова Т.Ю., Антипин В.К., Токарев П.Н. Особо охраняемые природные территории Карелии (отв. ред. С.Н.Дроздов, Т.Ю.Хохлова). - Петрозаводск: Мин. Экологии РК, 1995. - 146с.
18. Хохлова Т.Ю., Антипин В.К., Токарев П.Н. Особо охраняемые природные территории Карелии (второе издание, переработанное и дополненное). Петрозаводск: КарНЦ РАН, Комитет охраны окруж. среды по РК, 2000. - 312с.
19. Шатковская Е.Ф., Торхов С.В., Тормосов Д.В., Синяговский С.А., Козыкин А.В., Болотов И.Н., Хохлова Т.Ю. Природное и культурное наследие Кенозерского национального парка. - Петрозаводск: ИД «ПетроПресс». 2002. - 176с.
20. Мартьянов Р.С., Хохлова Т.Ю. Птицы острова Киж. Краткий определитель. - Петрозаводск: ФГУП историко-архитектурный и этнографический музей-заповедник «Киж», 2004. - 36стр.

Разделы в коллективных монографиях

21. Разнообразие биоты Карелии: виды, сообщества, формирование (ред. Громцев А.Н. и др.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003 – 262с (Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Общая характеристика орнитофауны. - С. 139-150).
22. Biotic diversity of Karelia: Conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk. 2003. (Hokhlova T.Y., Artemyev A.V. General characteristics of bird fauna. - P. 116-127)
23. Красная Книга Карелии. 1995. Петрозаводск: «Карелия». 286с. (Хохлова Т.Ю. – стр. 172-176, 180-181).
24. Красная Книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск: «Карелия». 368с. (Хохлова Т.Ю. – стр. 205-209, 215).
25. Ключевые орнитологические территории России. Т.1 (Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России). М.: СОПР, 2000.- 702с. (Хохлова Т.Ю. Республика Карелия. – С. 101-116)
26. Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России (ред. П.И. Данилов). Петрозаводск: ИБ КарНЦ РАН, 2010. - 310с. (Артемьев А.В., Сазонов С.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. Распределение и численность редких и охраняемых видов птиц - с. 139-156).
27. Энциклопедия Карелии. Петрозаводск: ИД «ПетроПресс», 2007. – т. 1 (Хохлова Т.Ю. – С. 346-348, 357-358).

Статьи в сборниках, журналах и материалах конференций.

28. Хохлова Т.Ю. Фенология прилета и размножения птиц в условиях ранней весны // Экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. - Петрозаводск: КФАН СССР, 1976. – С. 38-44.
29. Хохлова Т.Ю. Особенности размещения гнезд дендрофильных птиц в лесах островного Заонежья // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного северо-запада СССР. - Петрозаводск: КФАН СССР, 1978. – С. 40-47.
30. Хохлова Т.Ю. Особенности биологии черного дрозда *Turdus merula* L. у северо-восточной границы ареала // Фауна и экология наземных позвоночных. - Петрозаводск: КарНЦ, 1988.- С. 51-71.

31. Хохлова Т.Ю. Особенности возрастной структуры поселений и территориального поведения дрозда-белобровика при низкой гнездовой плотности // Мат-лы X Всесоюзн. орнит. конф. (Витебск, 1991). Минск: Навука і тэхніка, 1991.- Ч.1. - С.157-158.
32. Хохлова Т.Ю. Территориальное поведение молодых черных дроздов северо-восточной периферийной популяции в послегнездовой период // Территориальное поведение птиц - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1994.- С. 113-134.
33. Хохлова Т.Ю. Опыт оценки масштаба иммиграции в периферийных популяциях птиц с использованием явления географической изменчивости полноты их линьки // Там же – С. 134-151.
34. Хохлова Т.Ю. Адаптивные особенности репродукции и линьки периферийной популяции черного дрозда *T. merula* L. // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Мат-алы общерос. совещ. (Петрозаводск, 1993), М.: 1995. - 204-211.
35. Хохлова Т.Ю. Влияние антропогенной трансформации коренных лесов на устойчивость орнитоценозов Карелии // Биотическая регуляция окружающей среды. Докл. междунар. симпоз. «Роль девственной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды (12-16 октября 1998г.)». Петрозаводск, 1998.- С. 255-257.
36. Хохлова Т.Ю. Орнитофауна Заонежья и тенденции ее изменений // Фауна и экология наземных позвоночных животных Республики Карелия. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. – С. 86-128.
37. Хохлова Т.Ю. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на видовое разнообразие и устойчивость орнитоценозов восточной Фенноскандии// Изучение и охрана фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Докл. междунар. конф. (Москва, 1999). - М.: ИПЭЭ РАН, 2000.- 318-323.
38. Хохлова Т.Ю. История и основные итоги инвентаризации орнитофауны Карелии // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая). - Казань: «Матбугат йорты», 2001.- С. 621-622.
39. Хохлова Т.Ю. Особенности динамики численности черного дрозда

- (*T. merula* L.) в период экспансии и закрепления вида на территории Карелии // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Мат-алы Всерос. совещ. М., 2007.-С. 101-110.
40. Хохлова Т.Ю. О формировании периферийной популяции чёрного дрозда *Turdus merula* в южной Карелии // Рус. орнитол. журн. - 2008. – Т.17, № 429:- С. 1080-1081.
41. Хохлова Т.Ю. Особенности сезонных миграций певчего дрозда *Turdus philomelos* в Карелии // Рус. орнитол. журн. - 2008.– Т. 17, №419:- С. 763-765.
42. Хохлова Т.Ю. Совмещения линьки и гнездования дроздов рода *Turdus* разного происхождения – белобровика *T. iliacus*, певчего *T. philomelos* и чёрного *T. merula* в условиях Карелии // Рус. орнитол. журн. - 2009. Т.18, № 496. - С. 1159-1167.
43. Хохлова Т.Ю. Соотношение сроков вылупления и постювений линьки у дроздов *Turdus iliacus*, *T. philomelos* и *T. merula* в южной Карелии // Рус. орнитол. журн. - 2009. – Т. 18, № 485. –С. 851-853
44. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Птицы охотничьих (зоологических) заказников Карельского Прибеломорья и их окрестностей // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на карельском побережье Белого моря (оперативно-инф. мат-лы). - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999.- С. 88-105.
45. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. К уточнению границ ареалов птиц на Северо-Западе России.// Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы междунар. конф. (XI орнитологическая). Казань: «Матбугат йорты», 2001. – С. 622-623.
46. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Исследования орнитофауны Кижских шхер // Бюллетень экологических исследований, 2004 год. - Петрозаводск: ФГУК Гос. музей-заповедник «Киж», 2005. – С. 24-28.
47. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. История и основные итоги многолетнего орнитологического мониторинга в Кижских шхерах // 10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника «Киж». Мат-лы научно-практ. семинара. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005.- С. 132-140.
48. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Орнитологические исследования в Кижских

- шхерах // Бюллетень экологических исследований на территории государственного музея-заповедника «Кижи», 2006 год. - Петрозаводск: ФГУК Гос. музей-заповедник «Кижи», 2007. – С. 27-31.
49. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Основные итоги многолетнего орнитологического мониторинга в зоне концентраций границ ареалов птиц на северо-западе России (Карелия, Заонежье) // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Мат-лы Всерос. совещ. - М., 2007.- С. 60-74.
50. Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В. Бормотушка *Hippolais caligata* Licht. в Карелии // Рус. орнитол. журн. 2008. - Т. 17, № 408. - С. 320-326.
51. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Яковлева М.В. Орнитологические исследования Кенозерского государственного национального парка // Проблемы охраны и изучения природной среды Русского Севера». Мат-лы научно-практ. конф., посвящ. 25-летию Гос. природн. заповедника «Пинежский» (п. Пинега, 1999). - Архангельск, 1999.- С. 146-150.
52. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Яковлева М.В. Птицы Заонежья: особенности орнитофауны, охрана // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территориях Заонежского полуострова и северного Приладжья. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. – С. 133-148.
53. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Яковлева М.В. Предварительные итоги орнитофаунистического обследования районов Сегозера и Выгозера // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Центральной Карелии. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001.- С. 119-133.
54. Хохлова Т.Ю., Белкин В.В. Экологические исследования и охрана животного мира // Природные ресурсы Карелии, их использование и охрана (ред. Дроздов.С.Н., Кузнецов О.Л., Хохлова Т.Ю.).- Петрозаводск: КФАН СССР, 1988.- С. 76-98.
55. Хохлова Т. Ю., Головань В. И. К биологии размножения мухоловки-пеструшки в Южной Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: КФ АН СССР. 1981. - С. 50-62.
56. Хохлова Т.Ю., Захарова Л.С. Плодовитость дрозда-белобровика *Turdus iliacus* L. в южной Карелии // Экология наземных позвоночных северо-

- запада СССР. - Петрозаводск: КФАН СССР, 1986. С. 35-48.
57. Хохлова Т.Ю., Захарова Л.С., Зимин В.Б. Сроки и динамика сезонных явлений годового цикла у дрозда-белобровика в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР.- Петрозаводск: КФАН СССР, 1983.- С. 11-29.
58. Хохлова Т.Ю., Захарова Л.С., Яковлева М.В. О половом и возрастном диморфизме размеров крыла и хвоста дрозда-белобровика // Русский орнитологический журнал. - 2008. - Т 17 № 438 –С. 1345-1346.
59. Хохлова Т. Ю., Сазонов С. В., Сухов А. С. Обыкновенный дубонос в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск: КФАН СССР, 1983. - С. 41-52.
60. Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Об индивидуальной изменчивости гнезδοстроения дрозда-белобровика // Мат-лы X Всесоюзн. орнит. конф. (Витебск, 1991). - Минск: Навука і тэхніка, 1991. - Ч.2 – С. 278-279.
61. Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Постювенальная линька дрозда-белобровика (*T. iliacus* L.) в южной Карелии // Экология наземных позвоночных. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1991.- С. 40-57.
62. Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Динамика возрастной структуры популяции дрозда-белобровика *Turdus iliacus* L. в Южной Карелии // Экология популяций: структура и динамика. Мат-лы Всерос. совещ. (Пушино, 1994). М., 1995. – С. 278-287.
63. Hokhlova T.Y. Biodiversiteettiseuranta Karjalan tasavallassa // Ympariston tilan seurannan kehittaminen Karjalan tasavallassa.- Joensuu 2001.- Р. 46-49,165-167.
64. Hokhlova T.Y. Biodiversity // Development of environmental monitoring in the Karelian Republic. Final report of the project. – Joensuu, 2001. - Р. 31-33, 82-85.
65. Захарова Л.С., Хохлова Т.Ю. Сезонные изменения в репродуктивном цикле дрозда-белобровика в южной Карелии // Орнитология. - М.: МГУ, 1987. - С. 76-83.
66. Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. Адаптивные особенности годовых циклов воробьиных птиц, обитающих у северных границ ареала // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера. - Владивосток,

1988.- С. 60-67, 207-208.

67. Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Артемьев А.В., Хохлова Т.Ю. Результаты кольцевания птиц в Карелии // Кольцевание и мечение птиц в России и сопредельных государствах 1988-1999г. - М.: Центр кольц. птиц, 2002.-С. 73-116.
68. Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Артемьев А.В., Хохлова Т.Ю. Обзор орнитологических исследований на территории Карелии // Наземные и водные экосистемы северной Европы: управление и охрана. Мат-лы междунар. конф., посвящ. 50-летию КарНЦ РАН.- Петрозаводск, 2003.- С. 55-60.
69. Зимин В.Б., Сазонов С.В., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. Орнитофауна охраняемых и перспективных для охраны приграничных с Финляндией территорий Республики Карелия // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. - 116-131.
70. Келломаки Э., Хохлова Т.Ю. Список птиц Каргопольского района, Финско-Российская Экспедиция 2001-2003 // Птицы Каргополя (ред Келломаки Э., Хохлова Т.Ю.) – Hameenlinna, 2004. – С. 53-57.
71. Кузнецов О.Л., Хохлова Т.Ю. Особо ценные природные объекты Кижских шхер и Заонежского залива // Кижский вестник. - Петрозаводск, 1994. – №3.-С. 41-55.
72. Сазонов С.В., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. Птицы // Материалы по инвентаризации природных комплексов и экологическому обоснованию национального парка «Калевальский». Препринт доклада. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. – С. 22-27.
73. Яковлева М.В., Хохлова Т.Ю. О влиянии хищников на продуктивность гнездования белобровика (*Turdus iliacus*) и певчего дрозда (*T. philomelos*) в южной Карелии // Труды Гос. природн. зап-ка «Кивач». Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. - Вып. 4. - С.135-144.
74. Sazonov S.V., Artemyev A.V., Lapshin N.V., Hohlova, T.Y. Birds // Natural complexes, flora and fauna of the proposed Kalevala National Park.- Helsinki, 2002.- P. 38-42.