

УДК 598.288:591.524:551.583 (470.22)

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА ЭКОЛОГИЮ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA* В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

© 2013 г. А. В. Артемьев

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
e-mail: artem@karelia.ru

Поступила в редакцию 10.04.2012 г.

Анализируется экология мухоловки-пеструшки в Южной Карелии, где потепление климата практически не затронуло наиболее важный для птиц весенний период. На протяжении 30 лет локальная популяция характеризовалась изменчивостью сроков гнездования, высоким уровнем репродукции и относительно стабильной численностью. Предполагается, что это связано с широкой нормой реакции птиц на действие внешних факторов, позволяющей им в условиях неустойчивой весенней погоды гибко реагировать на ее изменения и корректировать сроки и ход своих сезонных явлений.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, изменения климата, размножение, динамика численности.

DOI: 10.7868/S0367059713030049

Современная фаза потепления климата земного шара ведет к существенным изменениям не только фенологии растений и животных, но и к более глубоким изменениям биоты, затрагивая распределение по территории, биологию размножения и численность живых организмов. В последние годы появляется все больше сведений как о позитивном, так и негативном влиянии изменения климата на птиц (Newton, 1998, 2008; Sokolov, 2000; Паевский, 2006; Gregory et al., 2007; Jiguet et al., 2010; Thaxter et al., 2010). В ответ на потепление птицы могут менять сроки миграций и размножения, однако это не всегда позволяет им компенсировать фенологические изменения в местообитаниях, что приводит к рассинхронизации хода их сезонных явлений с динамикой кормовой базы и ведет к снижению успешности гнездования и падению численности (Both et al., 2006).

В пределах Европы в последние 30–40 лет прослеживается снижение численности у ряда дальних мигрантов, что в первую очередь связывают с изменениями климата и действием на птиц антропогенных факторов (Sanderson et al., 2006; Hewson, Noble, 2009; Morrison et al., 2010). Заметное снижение чаще регистрируют у птиц, не изменивших сроки миграции и размножения в ответ на сдвиги весенней фенологии (Møller et al., 2008), или у популяций, обитающих в зоне “теплового максимума” в регионах, затронутых по-

теплением (Leech, Crick, 2007; Jiguet et al., 2010; Jones, Cresswell, 2010). В пределах видового ареала тенденции популяционной динамики существенно различаются. Многие исследователи отмечают, что темпы падения численности широко распространенных видов выше у популяций Западной и Центральной Европы, в то время как у восточно- и северо-европейских популяций она снижается не столь резко или даже растет (Gregory et al., 2007; Both et al., 2010; Jiguet et al., 2010).

Подобная картина наблюдается и у типичного транс-сахарского мигранта мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. В последней четверти XX–начале XXI вв. в пределах Западной Европы численность этого вида умеренно снижалась (Gregory et al., 2007). Особенно заметным снижением было в Великобритании, Голландии и Дании (Both et al., 2006; Hewson, Noble, 2009; Heldbjerg, Fox, 2008), в то время как на севере континента – в Норвегии, Швеции и Финляндии – популяции оставались относительно стабильными (Thingstad et al., 2006; Väisänen, 2006; Lindström et al., 2010).

У мухоловки-пеструшки, как и у других дальних мигрантов, важную роль в синхронизации сроков основных явлений годового цикла с фенологией среды обитания играют сроки миграций. В ряде исследований было показано, что даты весеннего пролета этих птиц на разных участках миграционной трассы меняются под влиянием изменений климата. В течение 1980–2002 гг. сроки

прохода помеченных в Европе птиц через Северную Африку сдвинулись на 10 дней (Both, 2010). В конце XX—начале XXI вв. раньше стали регистрировать среднюю дату или медиану пролета этого вида на островах у побережья Италии и Испании (Jonzen et al., 2006; Robson, Barriocanal, 2011), а также в средних широтах — на о. Гельголанд (Германия) и Куршской косе (Россия) (Sokolov, Kosarev, 2003; Sparks et al., 2005). Однако на севере Европы сроки пролета менялись не так заметно. На биостанции Оттенбю (о. Эланд, Швеция) за вторую половину XX в. они практически не изменились (Stervander et al., 2005), а на о. Юрмо (Финляндия) первые птицы стали прилетать раньше, но медиана пролета и сроки его окончания остались прежними (Ahola et al., 2004). В разных частях видовой ареала различаются и тенденции изменения сроков появления птиц на местах гнездования. В одних регионах они сдвигаются на более ранние даты, а в других практически не меняются (Sokolov, 2000; Barrett, 2002; Hürppor, Winkel, 2006; Both, te Marvelde, 2007). Это связано с неравномерностью потепления на территории Европы, что ведет к существенным региональным различиям в ходе весенней фенологии (Menzel et al., 2006; Rubolini et al., 2007).

В отличие от оседлых видов или ближних мигрантов дальним мигрантам сложнее адекватно реагировать на изменения климата в районе размножения, так как сроки их появления в гнездовой области зависят от комплекса эндогенных и экзогенных факторов, многие из которых действуют на птиц за ее пределами (Gwinner, 1996; Coppack, Both, 2002; Lehikoinen et al., 2004; Соколов, 2006; Hürppor, Winkel, 2006; Saino et al., 2007; Newton, 2008; Robson, Barriocanal, 2011). Для таких видов погодные условия района гнездования выступают лишь как механизм тонкой настройки сроков прилета первых особей, в то время как ход миграции, ее расписание и время окончания с ними практически не связаны (Tøttrup et al., 2010). Поэтому сдвиги сроков прилета птиц далеко не всегда достаточны для того, чтобы компенсировать изменения климата и хода фенологии в гнездовой области (Both et al., 2006; Saino et al., 2011).

Исследования мухоловки-пеструшки в разных частях ареала выявили ряд изменений в экологии птиц, связанных с потеплением климата. Помимо сдвигов сроков прилета и начала гнездования, в ряде популяций снижаются величина кладки, успешность и продуктивность размножения, падает численность птиц (Sanz, 2003; Both, et al., 2006; Goodenough et al., 2009), причем масштабы и характер таких изменений существенно различаются в разных популяциях.

Цель настоящей работы — анализ многолетней динамики основных показателей экологии птиц в северной зоне ареала — на территории Карелии, в регионе, где не произошло такого значительного, как в Центральной и Южной Европе, повышения весенних температур воздуха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили результаты 30-летнего мониторинга (1981–2010 гг.) гнездового населения мухоловки-пеструшки на стационаре “Маячино” Института биологии Карельского НЦ РАН, расположенном в Республике Карелии на побережье Ладожского озера (60°46' с.ш., 32°48' в.д.). Для привлечения птиц здесь в 1979–1980 гг. было вывешено 350 дощатых синичников, в дальнейшем их число варьировало по годам от 267 до 401. Искусственные гнездовья (ИГ) были размещены в типичных для региона таежных лесах на участке площадью около 10 км². Подробное описание района исследований и основные сведения по экологии обследованной популяции опубликованы ранее (Артемьев, 2008). При сборе материала применяли стандартные методики, включающие регулярный осмотр ИГ, подробные наблюдения за судьбой гнезд, отлов и мечение птиц. При оценке плотности гнездового населения учитывали только площадь, занятую развеской ИГ: при развешивании их в линию в расчет включали 100-метровую полосу вдоль нее (по 50 м с каждой стороны), а к ее протяженности добавляли 100 м. При размещении ИГ группами к периметру участка добавляли 50-метровую полосу, примыкающую к его границам. Из анализа исключены первые годы наблюдений, когда шло формирование местного населения мухоловки-пеструшки. В 1981–2010 гг. площадь, занятая ИГ, варьировала от 120 до 170 га, за этот период было обследовано 3147 гнезд (60–159 в год), отловлено 2400 самцов (80% гнездящихся), 2822 самки (90%) и помечено 13 959 птенцов (98% вылетевших из гнезд). Для каждого сезона были рассчитаны: средняя величина кладки (по всем кладкам, которые птицы начали насиживать), средняя величина успешного выводка (по всем гнездам, из которых вылетел как минимум один птенец) и продуктивность гнездования (число птенцов на одну приступившую к размножению самку).

В качестве показателя сроков появления птиц в гнездовой области служили данные весеннего отлова первых особей неизвестного происхождения ловушками рыбачинского типа на Ладожской орнитологической станции СПбГУ (ЛОС) в 14 км к югу от центра развески ИГ, любезно предоставленные руководителем станции профессором Г.А. Носковым.

Показатели весенне-летней погоды и некоторые характеристики популяции мухоловки-пеструшки в Южной Карелии в 1981–2010 гг. (b – коэффициент уравнения линейной регрессии, описывающего изменение признака по годам, p – уровень значимости b)

Признак	Среднее значение 1981–2010 гг.	Тенденция изменения признака					
		1981–2010 гг.		1981–1995 гг.		1996–2010 гг.	
		b	p	b	p	b	p
Среднемесячная температура апреля, °С	2.8	0.06	0.16	0.14	0.25	0.08	0.55
Среднемесячная температура мая, °С	9.5	0.01	0.68	–0.06	0.48	0.24*	0.01
Среднемесячная температура июня, °С	14.3	0.01	0.74	0.14	0.26	–0.14	0.21
Дата перехода средней суточной температуры через +7°С	12 мая	–0.68	0.01	–0.05	0.93	–1.72	0.01
Дата накопления суммы эффективных температур 150°С	28 мая	–0.18	0.2	–0.06	0.88	–0.41	0.36
Дата отлова 1-й птицы на ЛОС	6 мая	–0.04	0.78	0.44	0.2	–0.48	0.22
Дата начала 1-й кладки	19 мая	–0.12	0.17	–0.11	0.69	–0.49	0.05
Медиана начала кладки	28 мая	–0.07	0.39	0.05	0.86	–0.55	0.01
Плотность гнездового населения	70.9 пары/км ²	–0.23	0.42	0.12	0.86	1.59	0.05
Средняя величина кладки	6.3 яйца	0.01	0.59	–0.02	0.18	0.02	0.19
Средняя величина выводка	5.6 птенца	0.01	0.62	–0.02	0.29	0.02	0.2
Число слетков на самку	4.6 слетка	–0.01	0.45	–0.04	0.23	0.02	0.56
Возврат самцов на места прежнего гнездования, %	41.2	–0.23	0.2	–0.69	0.26	0.84	0.02
Возврат самок на места прежнего гнездования, %	16.9	–0.03	0.75	–0.06	0.82	0.67	0.02
Возврат птенцов в район рождения, %	1.8	–0.03	0.07	–0.07	0.19	–0.03	0.54

* Значимые коэффициенты регрессии выделены полужирным шрифтом.

Для характеристики погоды использовали данные метеостанции “Олонек”, расположенной в 25 км к северо-востоку от стационара “Маячно”. Для каждого сезона были рассчитаны даты устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через +7°С и даты накопления суммы эффективных (превышающих +5°С) температур 150°С. Ранее (Артемьев, 2002) было показано, что в обследуемой популяции сроки появления первой в сезоне кладки наиболее сильно связаны с первым из этих показателей, а медиана начала гнездования – со вторым. Даты накопления суммы эффективных температур 150°С оказались хорошим индикатором сроков массового гнездования мухоловки-пеструшки на сходных широтах на обширном пространстве Фенноскандии, что подтвердили исследования фенологии птиц в юго-западной Финляндии (Laaksonen et al., 2006; Ahola et al., 2012).

При обработке данных применяли обычные статистические методы: связь признаков оценивали по величине коэффициента корреляции Спирмена (r), а для оценки характера и темпов их

изменчивости во времени использовали коэффициент (b) из уравнения линейной регрессии, описывающего изменение признака по годам (Бейли, 1962).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности весенне-летней погоды и хода фенологических явлений у птиц. За 30-летний период наблюдений в Южной Карелии заметного потепления в наиболее важный для птиц весенне-летний период не произошло (см. таблицу). Апрельские и майские температуры воздуха отличались характерной для региона неустойчивостью и значительными перепадами по годам, однако направленного тренда изменений не наблюдалось. Для большинства весен последнего десятилетия отмечалась относительно ровная погода мая, без обычных для данного сезона возвратов холодов, а показатели среднемесячных температур чаще обычного превышали свое многолетнее значение. Поэтому тенденции динамики месячных температур мая в разные периоды наблюдений отлича-

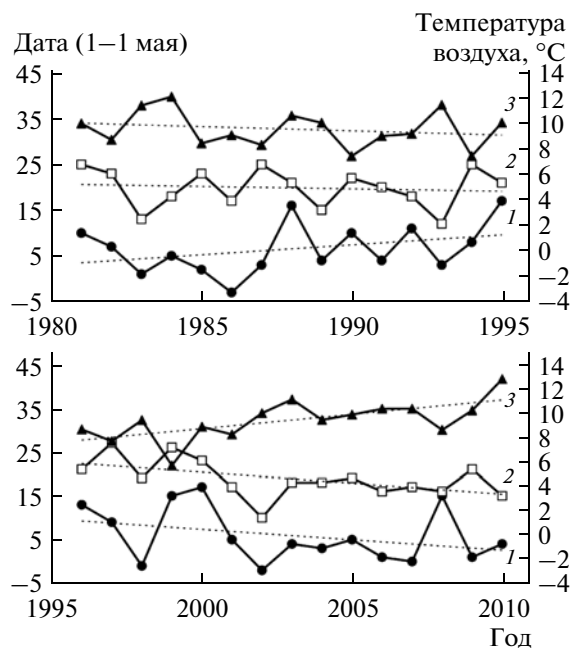


Рис. 1. Сроки отлова первой птицы (1), начала первой кладки (2) и среднемесячные майские температуры воздуха в районе исследований (3), пунктиром показаны линии трендов.

лись: в 1981–1995 гг. они колебались без выраженного тренда, а с 1996 по 2010 г. повышались на 0.24°C в год. Сроки устойчивого перехода суточных температур воздуха через отметку $+7^{\circ}\text{C}$ регистрировали в период с 22 апреля по 31 мая, в ходе исследований они сдвинулись на более ранние даты, причем этот сдвиг произошел за последние 15 лет. Начало массового гнездования мухоловки-пеструшки в обследуемом регионе тесно связано с датой накопления суммы эффективных температур воздуха 150°C . Амплитуда колебаний этого показателя за 30-летний период составила 30 дней (10 мая – 9 июня), его динамика соответствовала ходу среднемесячных температур мая ($r = -0.68$, $p < 0.001$), однако сдвиг на более ранние даты был небольшим и незначимым. Так как тенденции изменения весенней погоды различались в течение первой и второй половины исследований, в дальнейшем эти периоды времени рассматриваются раздельно.

Как и в других частях ареала, сроки фенологических явлений в обследуемой популяции мухоловки-пеструшки отчетливо связаны с характером локальной погоды (Sokolov, 2000; Артемьев, 2002; Both et al., 2004), поэтому тенденции их изменений совпадали с ходом майских температур воздуха и другими показателями, характеризующими сроки и темпы весеннего потепления. Даты прилета первых птиц в район гнездования, судя по отловам первых особей на ЛОС в 1981–2010 гг., регистрировали в период с 27 апреля по 17 мая,

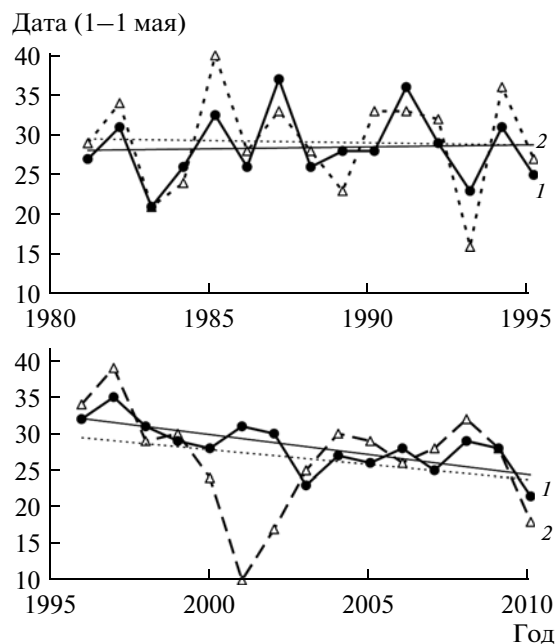


Рис. 2. Медиана начала кладки (1, сплошная линия тренда) и дата накопления суммы эффективных температур 150°C (2, пунктирная линия тренда).

они коррелировали с датами перехода суточной температуры воздуха через $+7^{\circ}\text{C}$ ($r = 0.44$, $p < 0.01$) и среднемесячными температурами мая ($r = -0.33$, $p < 0.05$). С этими же показателями были тесно связаны и даты начала первых в сезоне кладок ($r = 0.78$ и $r = -0.61$, $p < 0.001$) (рис. 1). Начало первых кладок в разные годы отмечали с 10 по 27 мая, в среднем через 13 дней после отлова первых особей, и в ходе исследований этот интервал значимо не менялся. Данные события были скоррелированы ($r = 0.5$, $p < 0.01$), однако разброс значений дат прилета по годам был более сильным. Отчасти это связано с методической погрешностью, не позволяющей с помощью отловов на ЛОС точно фиксировать дату появления птиц в районе исследований, так как в ловушки первые птицы могут попадать и в день прилета и спустя несколько дней после этого.

Медиану начала кладки в популяции в разные годы отмечали в период с 21 мая по 6 июня. Она была тесно связана со сроками накопления суммы эффективных температур 150°C ($r = 0.65$, $p < 0.001$). На протяжении 30 лет эти показатели изменялись практически синхронно, и интервал между ними в ходе исследований не менялся (рис. 2).

Сроки основных фенологических явлений у птиц в Приладжье (даты отлова первых особей, появления первых кладок и медианы начала кладки в популяции) сильно варьировали по годам, однако их изменения шли синхронно. В течение 1981–1995 гг. они колебались без выраженного

ных трендов, а в 1996–2010 гг. сдвигались на более ранние даты со сходной скоростью — около 0.5 дня в год (см. рис. 1, 2 и таблицу). Этот сдвиг происходил в соответствии с ходом майских температур воздуха, что демонстрирует чуткую и адекватную реакцию птиц на изменения локальной погоды. Из-за сильных межгодовых вариаций тенденции сдвига сроков прилета первых особей в район исследований на более ранние даты были незначимыми. Это может быть связано как с погрешностью метода, так и влиянием на прилет птиц не только локальной погоды, но и других факторов, определяющих динамику весенней миграции.

Величина кладки и выводка и продуктивность гнездования. Степень приспособленности птиц к изменениям среды обитания можно оценить по динамике основных параметров гнездования — величине кладки и выводка и продуктивности размножения. Эти показатели у мухоловки-пеструшки в Карелии растут в теплые ранние весны, и их изменения связаны с ходом майских температур воздуха (Артемьев, 2002, 2008). На размножение обследованной популяции наиболее значимо влияли температуры третьей декады мая — с ними выявлены прямые связи величины кладки ($r = 0.48$, $p < 0.01$), выводка ($r = 0.43$, $p < 0.01$) и числа птенцов на гнездящуюся самку ($r = 0.51$, $p < 0.01$). В течение 30-летнего мониторинга эти параметры репродукции практически не изменились (см. таблицу). Тенденции их динамики по годам были сходными и соответствовали ходу майских температур воздуха: в первой половине исследований шло снижение, а во второй — медленный рост данных параметров, но эти тренды были незначимыми (рис. 3).

Показатели верности птиц району прежнего гнездования и рождения и динамика численности локальной популяции. Показатели уровня возврата самцов и самок в район прежнего гнездования, отражающие уровень выживаемости взрослых птиц вне сезона размножения, менялись сходным образом: в первые 15 лет они колебались без видимых трендов, а во вторые 15 лет значимо возрастали (см. таблицу и рис. 4).

Уровень филопатрии молодых птиц обследованной популяции был невысоким и соответствовал значениям, характерным для северной зоны видового ареала (Naartman, 1960). В Карелии в район рождения ежегодно возвращалось от 0.3 до 3.5% от числа помеченных птенцов, и многолетняя динамика этого параметра выраженного тренда не имела (рис. 4). Анализ сроков появления на свет птиц, вернувшихся в район рождения, показал, что это были особи из “нормальных” для каждого сезона выводков. Кладки, давшие рекрутов в состав местного населения, были начаты в среднем на 2 дня ранее средней даты начала клад-

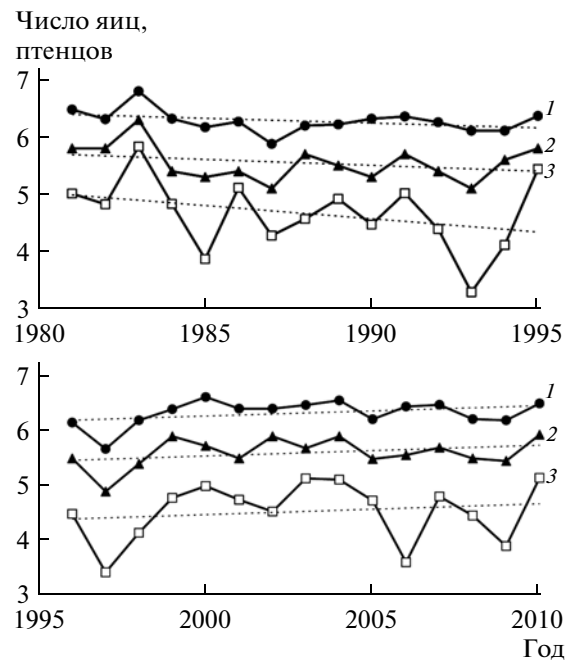


Рис. 3. Средняя величина кладки (1), успешного выводка (2) и число птенцов на гнездящуюся самку (3).

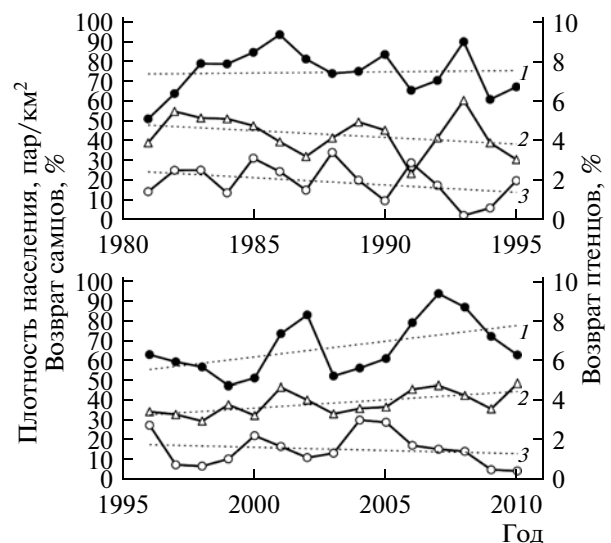


Рис. 4. Плотность гнездового населения мухоловки-пеструшки (1), возврат самцов в район гнездования (2) и птенцов в район рождения (3).

ки в популяции, и с годами этот интервал существенно не менялся.

Плотность гнездового населения мухоловки-пеструшки на контролируемой территории сильно варьировала по годам и за 30-летний период мониторинга выраженного тренда не имела. В течение последних 15 лет численность птиц значительно увеличивалась, хотя ее ежегодные колебания были более резкими (см. таблицу и рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что в течение последних 15 лет сроки основных фенологических явлений у птиц сдвигались на более ранние даты, выраженный тренд их изменений за весь 30-летний период наблюдений отсутствовал. Это связано с тем, что в районе исследований в наиболее значимый для птиц весенний период – в апреле и мае, существенного потепления не произошло. Для данного региона характерна неустойчивость климата, связанная с активной циклонической деятельностью и частыми вторжениями арктических воздушных масс, весенние фенологические явления здесь отличаются повышенной нестабильностью и значительными колебаниями по годам (Романов, 1961; Минин, 2000). В целом по Карелии в течение XX в. темпы изменения температуры приземного слоя воздуха были почти такими же, как и на всем земном шаре, – около 0.6°C за 100 лет, но потепление было неоднородным в пространстве и времени (Филатов, 2004).

В районе наших исследований, в окрестностях г. Олонца, средняя годовая температура за 50 лет повысилась на 1.3°C , и хотя это произошло за счет небольшого увеличения средних температур большинства месяцев, значимый рост температур был зарегистрирован лишь в марте. Сильную изменчивость сроков весенних фенологических событий в регионе и отсутствие их заметных трендов подтверждают и многолетние наблюдения на территории заповедника “Кивач”, расположенного в 180 км к северу от места наших исследований. В 1970–2005 гг. амплитуда колебания дат устойчивого перехода средних суточных температур воздуха через отметки 5 и 10°C в заповеднике составляла 42 и 40 дней, за эти годы потеплели лишь осенние месяцы – сентябрь и октябрь ($r = 0.36$ и $r = 0.35$, $p < 0.05$), в то время как рост температур в апреле и мае был незначимым ($r = 0.27$, $p = 0.06$ и $r = 0.21$, $p = 0.2$) (Скорородова, 2006, 2008). Изменения в фенологии мухоловки-пеструшки также были несущественными: даты регистрации первой песни и начала первой кладки у этого вида постепенно смещались на более ранние сроки, но эти тенденции были на грани значимости ($r = -0.28$, $p = 0.052$ и $r = -0.22$, $p = 0.2$).

Наши материалы свидетельствуют о том, что колебания показателей весенней погоды в Южной Карелии не выходят за границы нормы реакции мухоловки-пеструшки, и сроки основных сезонных явлений в популяции находятся в динамическом балансе с фенологией среды обитания. Наблюдаемые в регионе изменения весенней погоды не оказывают негативного влияния на птиц, так как их ответные реакции вполне соответствуют масштабу этих изменений. Влияние потепления климата на птиц возможно на маршруте ве-

сенней миграции. Точных данных о сроках и путях весеннего пролета мухоловок-пеструшек, обитающих на территории Карелии и сопредельных областей России, крайне мало. К настоящему времени известно всего 5 апрельских и майских возвратов колец (по одному с территории южной Франции, северной Италии и Чехии и двух – из Калининградской области). Эти находки свидетельствуют о том, что птицы обследуемого региона летят практически тем же маршрутом, что и часть птиц Финляндии, огибающая Балтийское море по его южному и восточному побережью (Ahola et al., 2004). Известно, что птицы северной Европы летят позднее центрально-европейских, на трассе пролета они попадают под действие повышающихся температур и ускоряют свое перемещение, однако мало изменившиеся погодные условия северных широт сдерживают их появление на местах гнездования (Ahola et al., 2004; Hürpör, Winkel, 2006; Both, te Marvelde, 2007). На птиц обследованной нами популяции такая задержка, очевидно, не оказывает негативного воздействия, так как интервал от прилета первых особей до появления первых кладок с годами не меняется. Возможно, потепление на маршруте миграции привело к тому, что в последнее десятилетие птицы стали прибывать в район размножения в лучшем состоянии, и это позитивно отражается на ходе репродукции.

Основные показатели продуктивности размножения обследованной популяции за 30-летний период практически не изменились. Они были прямо связаны с характером весенней погоды: повышение майских температур воздуха положительно влияло на величину кладки и выводка и на число слетков на гнездящуюся самку.

В ряде популяций мухоловки-пеструшки наблюдается отставание сроков гнездования от хода фенологических явлений в природе, и это негативно отражается на величине кладки, выводка и успешности размножения (Sanz, 2003; Both et al., 2006; Goodenough et al., 2009). В Голландии отмечено снижение частоты возврата птиц в район рождения и расхождение сроков начала кладки в гнездах, давших рекрутов в состав местного населения, и средней даты начала кладки в популяции (Coppack, Both, 2002). Подобные тенденции наблюдаются не только в центральных и южных частях ареала вида, где произошло существенное повышение весенних температур воздуха, но и в слабо затронутых потеплением регионах. На юго-западе Финляндии в 1943–2003 гг. отмечено лишь небольшое повышение майских температур воздуха – на 0.026°C в год, которое не повлияло на сроки размножения мухоловки-пеструшки. Однако средняя величина кладки там уменьшилась, началось постепенное расхождение медианы начала гнездования с датой накопления суммы эф-

фективных температур 150°C (Laaksonen et al., 2006), и снижение частоты возврата птиц в район рождения (Ahola et. al., 2012).

В обследованной нами популяции подобного не отмечено. Несмотря на то, что в течение последних 15 лет майские температуры воздуха в районе исследований повышались на 0.24°C в год, это оказало на птиц лишь положительное влияние. Полученные данные свидетельствуют о достаточно стабильных и устойчивых биоэкологических связях птиц Карелии и хорошей синхронизации сроков их гнездования с динамикой кормовой базы, что проявляется в относительно стабильной величине кладки, выводка и успешности размножения. Возможно, это связано с широкой нормой реакции птиц на действие погодных факторов, развившейся в условиях неустойчивого климата региона. Важную роль играет и специфика местообитаний: в районе исследований преобладают типичные для таежной зоны сосновые и сосново-березовые леса. Пик обилия беспозвоночных животных в таких лесах сильнее растянут во времени, чем в лиственных, и насекомоядные птицы не так жестко ограничены в сроках выкармливания птенцов (Eeva et al., 1997; Burger et al., 2012).

Направленной тенденции изменения плотности гнездового населения за весь период исследований не выявлено, что свидетельствует об относительно стабильном состоянии локальной популяции. Ранее было показано, что основную роль в ее динамике играют три группы независимых факторов: 1) исходный уровень численности и интенсивность воспроизводства; 2) выживаемость птиц вне сезона размножения и 3) перераспределение по территории (иммиграция и эмиграция). Причем эти факторы в той или иной степени были связаны с показателями локальной весенней погоды. Температуры мая позитивно влияли на продуктивность размножения, уровень возврата птиц на места прежнего гнездования и рождения и интенсивность притока иммигрантов (Artemyev, 2008). Поэтому рост плотности гнездового населения во второй половине исследований отчасти связан с повышением майских температур воздуха в регионе. Показатели выживаемости взрослых и молодых птиц, судя по величине возврата меченых особей в район гнездования и рождения, за 30-летний период практически не изменились. Это служит косвенным свидетельством того, что на маршруте миграций и в местах зимовки наших птиц пока не произошло существенных негативных изменений. Очевидно, Южная Карелия, несмотря на неустойчивость весенней погоды и сильную межгодовую изменчивость сроков фенологических явлений, относится к регионам, где условия существования мухоловки-пеструш-

ки не ухудшились под действием современной фазы потепления климата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Карелии, расположенной в северной зоне ареала мухоловки-пеструшки, погода в наиболее важный для птиц весенне-летний период за последние 30 лет существенно не изменилась. В ответ на характерные для региона значительные ежегодные колебания погодных факторов птицы гибко меняют сроки прилета и размножения, в связи с чем ход репродукции в популяции соответствует динамике фенологических процессов в природе и продуктивность размножения остается относительно стабильной. Не наблюдается негативных трендов и в многолетней динамике плотности населения, а также в показателях верности территории и выживаемости взрослых и молодых птиц. Предполагается, что относительно стабильное состояние популяции связано не только с отсутствием направленных изменений климатических факторов в регионе, но и с широкой нормой реакции птиц, позволяющей им в условиях неустойчивой весенней погоды гибко реагировать на ее колебания и корректировать сроки сезонных явлений.

На заключительном этапе работа была частично поддержана ФЦП “Разнообразие, устойчивость и динамика естественных и трансформированных экосистем таежной зоны Европейского Севера”.

Автор искренне признателен коллегам В.Б. Зимину, Т.Ю. Хохловой и Н.В. Лапшину за помощь в первые годы исследований, а также Г.А. Носкову и всем сотрудникам ЛОС — за предоставленные материалы по весенним отловам птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемыев А.В. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 7. С. 84–849.
- Артемыев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 268 с.
- Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Иностран. лит., 1962. 260 с.
- Минин А.А. Фенология Русской равнины: материалы и обобщения. М.: Изд-во АБФ, 2000. 160 с.
- Паевский В.А. Механизмы динамики численности птиц — трансхарских мигрантов: обзор // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 368–381.
- Романов А.А. О климате Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1961. 140 с.
- Скорородова С.Б. Календарь природы заповедника “Кивач” // Тр. Гос. природного заповедника “Кивач”. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. Вып. 3. С. 48–79.

- Скорородова С.Б.* О климате заповедника “Кивач” // Тр. Гос. природного заповедника “Кивач”. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. Вып. 4. С. 3–34.
- Соколов Л.В.* Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 317–341.
- Филатов Н.Н.* (ред.) Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Изд-во Кар. НЦ РАН, 2004. 224 с.
- Ahola M., Laaksonen T., Sippola K.* et al. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates // *Global Change Biology*. 2004. V. 10. P. 1610–1617.
- Ahola M., Laaksonen T., Eeva T.* et al. Selection on laying date is connected to breeding density in the Pied flycatcher // *Oecologia*. 2012. V. 168. P. 703–710.
- Artemyev A.V.* Factors responsible for long-term population dynamics of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in taiga forests (Karelia, Russia) // *Acta Ornithol.* 2008. V. 43. P. 1–7.
- Barrett R.T.* The phenology of spring bird migration to north Norway // *Bird Study*. 2002. V. 49. P. 270–277.
- Both C.* Flexibility of timing of avian migration to climate change masked by environmental constraints en route // *Current Biology*. 2010. V. 20. P. 243–248.
- Both C., Artemyev A.V., Blaauw B.* et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier // *Proc. R. Soc. B*. 2004. V. 271. P. 1657–1662.
- Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M.* et al. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird // *Nature*. 2006. V. 441. P. 81–83.
- Both C., te Marvelde L.* Climate change and timing of avian breeding and migration throughout Europe // *Climate Research*. 2007. V. 35. P. 93–105.
- Both C., van Turnhout C.A.M., Bijlsma R.G.* et al. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats // *Proc. R. Soc. B*. 2010. V. 277. P. 1259–1266.
- Burger C., Belskii E., Eeva T.* et al. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in Pied Flycatcher diet depending on habitat variation // *J. Anim. Ecol.* 2012. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01968.
- Coppack T., Both C.* Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change // *Ardea*. 2002. V. 90. P. 369–378.
- Eeva T., Lehikoinen E., Pohjalainen T.* Pollution related variation in food supply and breeding success in two hole nestings Passerines // *Ecology*. 1997. V. 78 P. 1120–1131.
- Goodenough A.E., Elliot S.L., Hart A.G.* The challenges of conservation for declining migrants: are reserve-based initiatives during the breeding season appropriate for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? // *Ibis* 2009. V. 151. P. 429–439.
- Gregory R.D., Vorisek P., van Strien A.* et al. Population trends of widespread woodland birds in Europe // *Ibis*. 2007. V. 149. Suppl. 2. P. 78–97.
- Gwinner E.* Circannual clocks in avian reproduction and migration // *Ibis*. 1996. V. 138. P. 47–63.
- von Haartman L.* The Ortstreue of the Pied Flucatcher // *Proceedings of the XII Intern. Ognithol. Congress. Helsinki*, 1960. V. 1. P. 266–273.
- Heldbjerg H., Fox T.* Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds // *Bird Study*. 2008. V. 55 P. 267–279.
- Hewson C.M., Noble D.G.* Population trends of breeding birds in British woodlands over a 32-year period: relationships with food, habitat use and migratory behaviour // *Ibis*. 2009. V. 151. P. 464–486.
- Hüppop O., Winkel W.* Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes along migration routes // *J. Ornithol.* 2006. V. 147. P. 344–353.
- Jiguet F., Gregory R.D., Devictor V.* et al. Population trends of European common birds are correlated with characteristics of their climatic niche // *Global Change Biology*. 2010. V. 16. P. 497–505.
- Jones T., Cresswell W.* The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? // *J. Anim. Ecol.* 2010. V. 79. P. 98–108.
- Jonzen N., Linden A., Ergon T.* et al. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds // *Science*. 2006. V. 312. P. 1959–1961.
- Laaksonen T., Ahola M., Eeva T.* et al. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the Pied flycatcher // *Oikos*. 2006. V. 114. P. 277–290.
- Leech D.I., Crick H.Q.P.* Influence of climate change on the abundance, distribution and phenology of woodland bird species in temperate regions // *Ibis*. 2007. V. 149. Suppl. 2. P. 128–145.
- Lehikoinen E., Sparks T.H., Zalakevicius M.* Arrival and departure Dates // *Advances in Ecological Research*. 2004. V. 35. P. 1–31.
- Lindström Å., Green M., Ottvall R.* Monitoring population changes of birds in Sweden. Annual report for 2009. Department of Biology Lund University, 2010. 76 p.
- Menzel A., Sparks T., Estrella N.* et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern // *Glob. Change Biol.* 2006. V. 12. P. 1969–1976.
- Møller A.P., Rubolini D., Lehikoinen E.* Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining // *PNAS*. 2008. V. 105. P. 16195–16200.
- Morrison C., Robinson R.A., Clark J.A.* et al. Spatial and temporal variation in population trends in a long-distance migratory bird // *Diversity and Distributions*. 2010. V. 16. P. 620–627.
- Newton I.* Population Limitation in Birds. London: Acad. Press, 1998. 597 p.
- Newton I.* The Migration Ecology of Birds. London: Acad. Press, 2008. 976 p.
- Robson D., Barriocanal C.* Ecological conditions in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds // *J. Anim. Ecol.* 2011. V. 80. P. 320–331.
- Rubolini D., Møller A. P., Rainio K., Lehikoinen E.* Assessing intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology

- among European bird species // *Climate Research*. 2007. V. 35. P. 135–146.
- Saino N., Rubolini D., Jonzén N.* et al. Temperature and rainfall anomalies in Africa predict timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds // *Climate Research*. 2007. V. 35. P. 123–134.
- Saino N., Ambrosini R., Rubolini D.* et al. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds // *Proc. R. Soc. B*. 2011. V. 278. P. 835–842.
- Sanderson F.J., Donald P.F., Pain D.J.* et al. Longterm population declines in Afro-Palearctic migrant birds // *Biological Conservation*. 2006. V. 131. P. 93–105.
- Sanz J.J.* Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe // *Ecography*. 2003. V. 26. P. 45–50.
- Sokolov L.V.* Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // *Avian Ecology and Behaviour*. 2000. V. 5. P. 79–104.
- Sokolov L.V., Kosarev V.V.* Relationship between timing of arrival of passerines to the Courish Split and North Atlantic Oscillation index (NAOI) and precipitation in Africa // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* 2003. V. 299. P. 141–154.
- Sparks T.H., Bairlein F., Bojarinova J.G.* et al. Examining the total arrival distribution of migratory birds // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 22–30.
- Stervander M., Lindström A., Jonzén N.* et al. Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes // *J. Avian Biol.* 2005. V. 36. P. 210–221.
- Thaxter C.B., Joys A.C., Gregory R.D.* et al. Hypotheses to explain patterns of population change among breeding bird species in England // *Biol. Conservation* 2010. V. 143. P. 2006–2019.
- Thingstad P.G., Nyholm N.E.I., Fjeldheim B.* Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population dynamics in peripheral habitats in Scandinavia // *Ardea*. 2006. V. 94. P. 211–223.
- Tøttrup A.P., Rainio K., Coppack T.* et al. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in Birds // *Integr. Comp. Biol.* 2010. V. 50. P. 293–304.
- Väisänen R.A.* Maalinnuston kannanvaihtelut Etelä- ja Pohjois-Suomessa 1983–2005 // *Linnut-vuosikirja*. 2005 (julk. 2006). P. 83–98.