

Основные факторы, определяющие многолетнюю динамику численности мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии

А. В. Артемьев

Второе издание. Первая публикация в 2017*

Исследования динамики численности животных являются одним из приоритетных направлений популяционной экологии, имеющим как фундаментальное, так и прикладное значение. В орнитологической литературе этой тематике посвящено много общих и специальных работ (Лэк 1957; Wynne-Edwards 1962; Lack 1966; Haartman 1971; Паевский 1985, 2008; Stenning *et al.* 1988; Winkel 1989; Baillie, Peach 1992; Newton 1998; Соколов 1999; Thingstad *et al.* 2006; и др.). Но до сих пор многие вопросы остаются открытыми, т.к. в зависимости от региона и локальных условий в разных частях ареала на динамику популяций одного вида могут влиять много разных факторов. Число таких факторов и вклад каждого из них может различаться в зависимости от географического положения гнездового и зимовочного ареалов популяции, особенностей миграций и других особенностей экологии. Известно, что численность птиц на периферии ареала в большей степени, чем в его центральной части, изменяется под действием внешних факторов (Данилов 1966; Майр 1974; Järvinen 1989; Рябицев 1993; Thingstad *et al.* 2006).

Карелия расположена в северной зоне ареала мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. Условия обитания здесь менее благоприятны для неё, чем в центральной Европе, но и не столь экстремальны, как на севере Скандинавии. Поэтому подробный анализ причин изменений плотности населения мухоловки-пеструшки в Карелии представляет определённый интерес.

Предварительные исследования показали, что основную роль в динамике обследованной популяции играли три относительно независимых процесса: исходный уровень численности и интенсивность воспроизводства, выживаемость вне сезона размножения и перераспределение по территории (иммиграция и эмиграция). Существенное влияние на динамику плотности гнездового населения оказывали локальные

* Артемьев А.В. 2017. Основные факторы, определяющие многолетнюю динамику численности мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в Карелии // *Динамика численности птиц в наземных ландшафтах*. М.: 211-218.

погодные условия и ход весенней фенологии, и наиболее важное значение для птиц имела погода в период прилёта в район размножения и распределения по территории (Артемов 2008).

Данная работа является продолжением начатых исследований с целью выявления ключевых факторов, влияющих на величину межгодовых перепадов численности птиц и оценки их роли в многолетних изменениях плотности гнездового населения.

Материал и методы

Материалом для работы послужили результаты 36-летнего (1981-2016) мониторинга гнездового населения мухоловки-пеструшки на стационаре Маячино Института биологии Карельского НЦ РАН, расположенном в Карелии на берегу Ладожского озера (60°46' с.ш., 32°48' в.д.). На участке типичных для региона таёжных лесов площадью около 10 км² в 1979-1980 годах было вывешено 350 дощатых синичников, в дальнейшем их число варьировало по годам от 267 до 401. В районе исследований мухоловки пеструшки ежегодно заселяли от 16 до 42%, в среднем 32% искусственных гнездовых (ИГ), прочие птицы – не более 12%, в среднем 3% ИГ. Ежегодно более половины синичников были свободными, и рост численности птиц не ограничивался недостатком мест гнездования. В ходе исследования контролировали судьбу всех гнёзд мухоловки-пеструшки, отлавливали и метили большую часть взрослых птиц (81% самцов и 91% самок) и кольцевали 98% птенцов. Гнездящейся парой считали каждую самку, отложившую как минимум 1 яйцо, хотя некоторые из этих пар были «неполными», т.к. у 5.3% самцов отмечена полигиния. При оценке плотности гнездового населения учитывали только площадь, занятую развеской ИГ: при развешивании их в линию в расчёт включали 100-метровую полосу вдоль неё (по 50 м с каждой стороны), а к её протяжённости добавляли ещё 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.

Основной задачей данного исследования было выявление причин межгодовых перепадов численности локальной популяции. Поэтому вместо абсолютных значений плотности гнездового населения в качестве функции были использованы индексы изменения численности по отношению к уровню предшествующего сезона. Они были рассчитанные по формуле:

$$\text{Индекс}_n = \frac{D_n - D_{(n-1)}}{D_{(n-1)}} \times 100\%,$$

где D_n – плотность гнездового населения в год n , $D_{(n-1)}$ – плотность гнездового населения в год $(n - 1)$. Индекс варьировал по годам от 37.2% до 45.2%.

Проведён анализ связей данного индекса (или величины межгодовых перепадов численности) с рядом эндогенных и экзогенных факторов, которые условно были разделены на 4 группы: 1) демографические показатели предшествующего сезона, описывающие уровень репродукции и численности птиц; 2) показатели текущего сезона, характеризующие состав населения, степень верности территории гнездования или рождения и уровень выживаемости; 3) фенологические индексы и показатели весенней погоды текущего сезона размножения; 4) индексы осадков в зоне Сахеля в периоды миграций птиц*.

* По данным сайта http://researchjisa.washington.edu/data_sets/sahel/

По отношению к территории гнездящихся птиц делили на 3 категории – иммигранты, резиденты и автохтоны. Особей неизвестного происхождения, появившихся здесь впервые, относили к иммигрантам, птиц неизвестного происхождения, гнездившихся здесь ранее, – к резидентам, а появившихся на свет на контролируемой площади – к автохтонам. Показатель возврата самцов и самок рассчитывали как процент вернувшихся на контролируемую территорию особей от числа помеченных в предшествующем гнездовом сезоне, с поправкой на полноту контроля птиц. Возврат первогодков в район рождения рассчитывали по их отношению к сумме слётков предшествующего года.

Подробное описание района работ, использованных методов исследования и методик расчёта демографических и фенологических показателей, а также детальная характеристика обследованной популяции опубликованы ранее (Артемов 2008).

При обработке данных применяли обычные статистические методы: связь переменных оценивали по величине коэффициента корреляции Спирмена. Для сравнения признаков, выраженных в долях и процентах, применяли ϕ -критерий Фишера, с угловым преобразованием исходных значений (Ивантер, Коросов 1992).

Результаты и обсуждение

В течение 1981-2016 годов плотность гнездового населения мухоловки-пеструшки на контролируемой территории варьировала от 47 до 95 пар/км² (рис. 1). Её динамика характеризовалась существенными межгодовыми перепадами и до недавнего времени выраженного тренда не имела (Артемов 2013). Однако низкий уровень численности птиц в течение двух последних гнездовых сезонов привёл к появлению значимой тенденции снижения плотности населения. И хотя критерий соответствия уравнения линейной регрессии исходным данным всего 12% (рис. 1), его параметры имеют достаточный уровень значимости ($P = 0.037$ для коэффициента регрессии; $P = 0.025$ для константы).

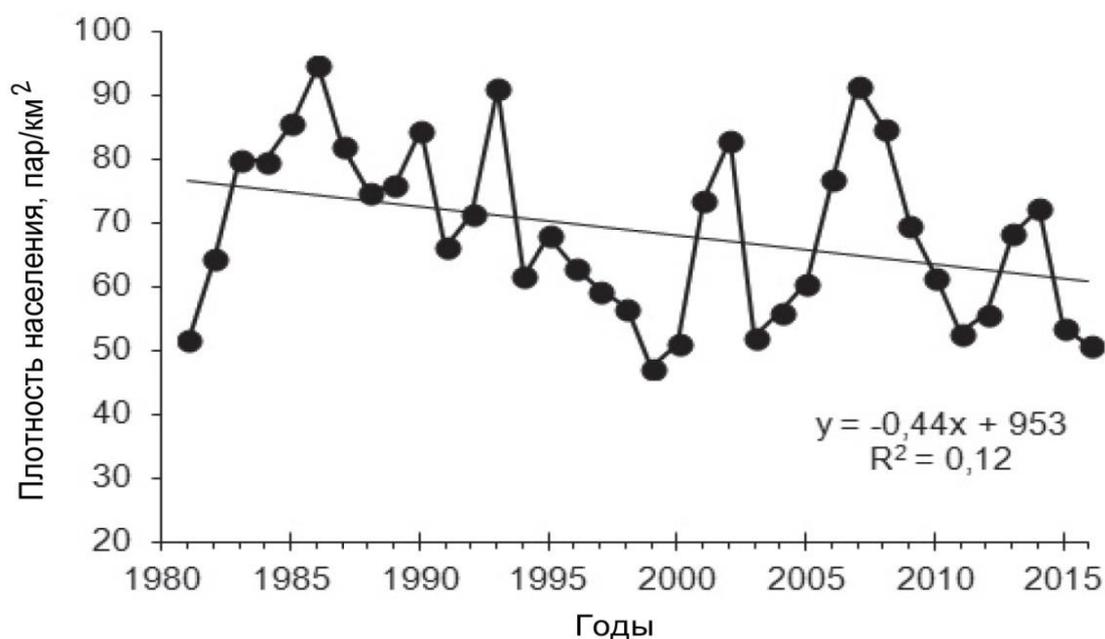


Рис. 1. Динамика плотности гнездового населения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в южной Карелии в 1981-2016 годах.

В европейской части гнездового ареала у мухоловки-пеструшки, как и у многих других транссахарских мигрантов, негативные тенденции изменения численности стали проявляться гораздо раньше, чем в нашем регионе. В последней четверти XX века – начале XXI века в пределах Западной Европы численность мухоловки-пеструшки умеренно снижалась (Gregory *et al.* 2007). Особенно заметным снижением было в Великобритании, Нидерландах и Дании (Both *et al.* 2006; Hewson, Noble 2009; Heldbjerg, Fox 2008; Goodenough *et al.* 2009). В этот же период на севере континента: в Норвегии, Швеции, Финляндии и на северо-западе России, – популяции оставались относительно стабильными (Thingstad *et al.* 2006; Vaisanen 2006; Lindstrom *et al.* 2010; Артемьев 2013). Но в последнее время ситуация, по-видимому, стала меняться, и депрессия численности начинает охватывать и север видовой ареала.

Показатели плотности населения обследованной популяции умеренно коррелировали с изменениями численности птиц на территории Западной Европы ($r = 0.32$, $P = 0.035$) (для сравнения использованы данные Европейского совета по учётам птиц за 1981-2014 годы*. И хотя годы подъёмов и спадов в анализированных выборках далеко не всегда совпадали, эта связь свидетельствует об определённом сходстве колебаний численности птиц на большом пространстве ареала, а следовательно, и о наличии общих факторов, действующих на птиц разных популяций на путях миграций или на местах зимовки.

За 36-летний период наблюдений в Карелии были отмечены 4 года значительного падения численности (1991, 1994, 2003 и 2015 годы – на 22-37% от уровня предшествующего сезона) и 7 лет её столь же значительного подъёма (1981-1983, 1993, 2001, 2006 и 2013 годы – на 23-45%). В течение 3 лет (1984, 1989, 1998) численность птиц оставалась практически неизменной (значения индекса изменения плотности были в пределах $\pm 5\%$), а умеренные (от 5.2 до 19%) спады и подъёмы наблюдались в течение 10 и 12 лет, соответственно. Ежегодные индексы изменения численности значимо коррелировали с рядом показателей, характеризующих демографию птиц, а также ход весенней фенологии и погоды в районе гнездования и на путях миграций (табл. 1).

Индекс изменения численности был негативно связан с плотностью населения птиц в предшествующем сезоне размножения. Отрицательные корреляции умеренной силы связывали его с плотностью населения в гнездовой и послегнездовой периоды, а также с числом слётков, выкормленных птицами на 1 га угодий. Средние значения показателей осенней плотности населения в годы перед значительными (более чем на 21%) падениями или подъёмами численности существ-

* <http://www.ebcc.info/index.php?ID=612>

венно различались и составляли соответственно 499 ± 24.7 и 374 ± 27.6 птиц на 1 км^2 ($t = 3,4$; $df = 9$). Также статистически значимо различались и соответствующие значения плотности гнездового населения и числа выращенных слётков на 1 га угодий. После лет с высокой численностью птиц обычно наблюдались её падения, а после лет с низкой – подъёмы. Связь индекса изменения численности (y) с плотностью населения предшествующего сезона (x_t) описывается уравнением $y = 55 - 0.76x_t$ ($R^2 = 31.3\%$) из которого следует, что при увеличении плотности населения на 10 пар/км^2 в текущем году на следующий год будет падение численности на 7.6% .

Таблица 1. Корреляционные связи значений межгодовых перепадов плотности гнездового населения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* с некоторыми демографическими, фенологическими и погодными факторами в 1981-2016 годах

Показатель	Пределы	Среднее	<i>r</i>	<i>P</i>
<i>Предшествующий сезон размножения</i>				
Плотность гнездового населения (пар/км ²)	35.6-94.6	68.2	-0.49*	0.002
Осенняя плотность населения (птиц/км ²)	231.9-669.5	445.7	-0.4	0.008
Число слётков на 1 га	1.64-4.84	3.12	-0.36	0.015
Продуктивность размножения (слетков/самку)	3.29-5.83	4.6	0.2	0.12
<i>Текущий сезон размножения, демография</i>				
Доля иммигрантов среди самцов (%)	36.3-80	58.3	0.57	0.001
Доля иммигрантов среди самок (%)	66.67-89.7	79.7	0.43	0.005
Доля первогодков среди самцов (%)	17.9-49.4	30.9	0.5	0.02
Доля первогодков среди самок (%)	26.1-64.6	45.5	0.71	0.001
Возврат самцов (% от помеченных в предшествующем сезоне)	23.9-61.1	41.5	0.38	0.011
Возврат самок (% от помеченных в предшествующем сезоне)	5.6-26.5	16.7	0.1	0.278
Возврат первогодков в район рождения (% от помеченных птенцов)	0-2.49	1.1	0.39	0.009
<i>Текущий сезон размножения, фенология и погода</i>				
Дата начала 1-й кладки мухоловки-пеструшки	10-27.05	19.05	-0.25	0.07
Средняя дата начала кладки мухоловки-пеструшки	21.05-7.06	29.05	-0.25	0.07
Средняя дата начала кладки большой синицы	1-25.05	11.05	-0.44	0.004
Средняя суточная температура воздуха с 21 апреля по 10 мая (°C)	2.8-12.3	6.9	0.32	0.03
Дата накопления суммы эффективных температур 150°C	10.05-9.06	27.05	-0.33	0.026
<i>Индекс осадков в зоне Сахеля (20-10°с.ш., 20°з.д.-10°в.д.)</i>				
Сентябрь предшествующего сезона	-320-492	33.8	-0.28	0.047
Октябрь предшествующего сезона	-190-332	8.8	-0.11	0.26
Апрель текущего сезона	-76-90	1.8	0.24	0.08

Примечание: значимые коэффициенты корреляции выделены жирным шрифтом

Эти связи свидетельствуют о наличии в популяции механизмов регуляции численности, зависящих от плотности, действие которых, очевидно, проявляется во внегнездовой период. Примечательно, что коле-

бания продуктивности размножения птиц практически не отражались на межгодовых перепадах численности, – эти переменные характеризовала хотя и позитивная, но слабая и не значимая связь. Вероятно, влияние данного фактора было затенено и размыто действием других, более сильных переменных, определяющих популяционную динамику. Отчасти это могло быть связано с высоким уровнем воспроизводства в обследованной популяции и незначительными межгодовыми вариациями значений этого показателя.

Таблица 2. Различия демографических характеристик в сезоны значительного подъёма (1981-1983, 1993, 2001, 2006 и 2013 годы) и спада плотности населения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (1991, 1994, 2003 и 2015 годы)

Показатель	Подъём на 23-45%		Спад на 22-37%		F	P
	%	n	%	n		
Доля иммигрантов среди самцов	64.3	537	52.3	262	10.5	<0.01
Доля иммигрантов среди самок	84.3	642	76.7	300	7.8	<0.01
Доля первогодков среди самцов	39.3	245	23.8	126	9.4	<0.01
Доля первогодков среди самок	55.3	275	36.5	137	13.2	<0.01
Возврат самцов	50.2	429	33.2	363	23.7	<0.01
Возврат самок	16.3	522	15.5	421	0.1	n.s.
Возврат первогодков в район рождения	1.2	2671	0.4	1963	9.8	<0.01

Межгодовые перепады численности отчётливо коррелировали и с рядом демографических параметров, характеризующих текущий сезон размножения. В периоды роста и депрессии популяции различалась структура гнездового населения. В годы подъёмов численности возрастала интенсивность притока иммигрантов в состав гнездового населения, и их доля, как среди самцов, так и среди самок заметно повышалась. Перепады численности сопровождались и изменениями в возрастной структуре популяции: в годы её роста среди гнездящихся птиц увеличивалась доля первогодков. Это подтверждают значимые корреляционные связи умеренной и средней силы перечисленных выше параметров с индексом изменения плотности населения (табл. 1), а также отчётливые различия в составе населения в годы существенных подъёмов и спадов численности (табл. 2). Уравнения линейной регрессии, описывающие связи индекса изменения численности (y) с долей иммигрантов в составе гнездового населения среди самцов (x_2) и самок (x_3) похожи и имеют вид: $y = 1.52x_2 - 85.6$ ($R^2 = 40\%$) и $y = 1.39x_3 - 108.4$ ($R^2 = 16.4\%$). При повышении на 10% доли иммигрантов среди самцов рост численности составит 15%, а при таком же повышении доли иммигрантов среди самок – 14%.

Индекс изменения численности позитивно коррелировал с показателями возврата самцов в район гнездования и птенцов в район рождения. Самцы мухоловки-пеструшки отличаются прочными связями с

гнездовой территорией: в разных частях ареала почти все выжившие птицы возвращаются в район прежнего размножения (Haartman 1960; Соколов 1991; Lundberg, Alatalo 1992), и межгодовые вариации частоты возврата фактически отражают колебания их выживаемости. Уравнение линейной регрессии, описывающее связь индекса изменения численности с процентом возврата самцов в район прежнего гнездования (x_4) имеет вид: $y = 0.97x_4 - 37.5$ ($R^2 = 17.4\%$), из него следует, что при повышении частоты возврата самцов на 10% следует ожидать рост численности на 9.7%.

Особь автохтонного происхождения играли незначительную роль в динамике гнездового населения: за весь период исследований они составляли около 7.8% гнездящихся птиц. Однако возврат первогодков в район рождения положительно коррелировал с долей первогодков среди птиц-иммигрантов (как самцов: $r = 0.59$; $P < 0.007$, так и самок: $r = 0.61$; $P < 0.006$). И, судя по этим связям, его изменчивость в определённой мере отражала выживаемость птиц на первом году жизни.

В исследуемом регионе более половины выживших самок ежегодно меняли места гнездования, и показатель возврата в район размножения у них был более чем вдвое ниже, чем у самцов (Артемьев 2008). Он отражал не только выживаемость взрослых самок, но и соотношение среди них особей верных территории и «бродяжничающих», по терминологии Л. фон Хаартмана (Haartman 1960). Возможно, изменчивость показателя возврата самок в значительной степени определялась динамикой этого соотношения, а не колебаниями смертности, поэтому отсутствие корреляции данного параметра с индексом изменения плотности населения вполне объяснимо. Следует отметить, что показатели возврата самцов в район гнездования и первогодков в район рождения коррелировали ($r = 0.29$, $P = 0.04$), однако ни тот, ни другой не были связаны с возвратом самок ($r = 0.17$, $P = 0.16$ и $r = 0.01$, $P = 0.48$, соответственно). По-видимому, экологическая обстановка на маршрутах миграций и на местах зимовки сходным образом влияла на выживаемость птиц разного пола и возраста, и изменения уровня смертности у них имели сходную направленность. Но в обследованной популяции, в связи особенностями отношений к территории гнездования или рождения, показатели возврата у самцов относительно точно характеризовали уровень их выживаемости, у первогодков – отражали его лишь условно, а у самок – не отражали вовсе.

Заметное влияние на величину межгодовых перепадов численности оказывали особенности хода весенней фенологии и состояние погоды в районе гнездования в период прилёта и распределения птиц по территории (табл. 1). Тёплые ранние вёсны способствовали росту численности птиц, а холодные поздние – её падению. Судя по связям индекса изменения численности с приведёнными в таблице показателя

ми, наиболее важным для птиц был период времени со второй декады апреля по конец мая. Наиболее тесно анализируемый параметр коррелировал со средней датой начала кладки у большой синицы *Parus major*. Уравнение регрессии, описывающее эту связь, имеет следующий вид: $y = 16 - 1.2x_5$ ($R^2 = 15\%$): при запаздывании сроков размножения большой синицы (x_5) на 10 дней, следует ожидать падение численности мухоловки-пеструшки на 12%.

Сроки массового начала размножения большой синицы выступают как фенологический показатель, отражающий время наступления благоприятной экологической обстановки для насекомоядных птиц (комфортная для синиц погода и достаточная для продуцирования кладки кормовая база). Первые мухоловки-пеструшки в разные годы прилетали в район исследований на несколько дней раньше этого события: с 27 апреля по 17 мая, в среднем 6 мая (Артемьев 2013), и состояние погоды и кормовой базы, по-видимому, отражалось на их выживаемости. Для ряда видов перелётных птиц умеренных и высоких широт период прилёта в гнездовую область и распределения по территории является одним из критических этапов годового цикла, и из-за нестабильности внешних условий он может сопровождаться повышенной смертностью (Newton 1998; Паевский 1999; Brown, Brown 2000). В обследованной популяции это отчётливо проявлялось в виде связи частоты возврата самцов на места прежнего гнездования и первогодков в район рождения с показателями весенней погоды. Частота возврата самцов наиболее сильно коррелировала со среднесуточной температурой в период с 21 апреля по 10 мая ($r = 0.33$, $P = 0.02$), а доля вернувшихся первогодков, прилетающих позднее, – со среднемесячной температурой мая ($r = 0.29$, $P = 0.04$), у самок подобной связи не было. Прямое влияние весенней погоды на плотность гнездового населения мухоловки-пеструшки обнаружено и в других частях ареала. Так, в финской Лапландии погода была главным фактором, определяющим динамику популяции (Järvinen 1989). На Куршской косе число гнездящихся на контролируемом участке птиц было связано с температурами апреля (Sokolov 2000).

Следует отметить, что влияние весенней погоды на межгодовые перепады численности может быть связано не только с изменением выживаемости птиц разных возрастных групп, но и с вариациями доли участвующих в размножении первогодков и интенсивности притока иммигрантов. Известно, что у птиц разных видов, в том числе и у мухоловки-пеструшки, часть особей не участвует в размножении и образует популяционный резерв. В Германии в окрестностях Брауншвейга около 60% самцов и 40% самок мухоловки-пеструшки не приступали к гнездованию и оставались холостыми, причём основную массу среди них составляли первогодки (Sternberg 1989). Предполагается, что на

вступление в размножение молодых птиц влияет плотность гнездового населения, наличие свободных дупел или гнездовий, а также весенняя погода (Чаун 1958; Стернберг и др. 2001; Stemberg *et al.* 2002). Температурный режим весны влияет на ход физиологических процессов, связанных с размножением (Silverin 1995; Meijer *et al.* 1999), и погодные условия в период прилёта и распределения по территории, помимо выживаемости птиц, могут отражаться на физиологии молодых особей, стимулируя или угнетая ход репродуктивных процессов, и таким образом изменяя соотношение участвующих в размножении птиц и популяционного резерва.

Влияние весенней погоды на динамику численности птиц может быть связано и с перераспределением их по ареалу. Известно, что низкие температуры влияют на перелётных птиц, задерживая их на трассе миграции, а это может привести к оседанию части особей на подходе к району гнездования. На разных видах показано, что в крайних северных областях ареалов флуктуации численности могут быть связаны с погодой: в холодные весны птицы не долетают до таких территорий и размножаются южнее, где плотность населения возрастает (Данилов 1966; Рябицев 1993; Головатин 2002). Не исключено, что подобное перераспределение по территории происходит и у мухоловки-пеструшки в нашем регионе.

Основной район зимовки мухоловки-пеструшки расположен в западной Африке южнее Сахары в полосе саванн южной части Сахеля и в зоне тропических лесов вдоль побережья Гвинейского залива от Гвинеи и Сьерра-Леоне до Камеруна (Cramp, Perrins 1993; Dowsett 2010). Материалы кольцевания, а также результаты анализа изотопного состава перьев и мечения птиц геолокаторами показали, что мухоловки-пеструшки из Норвегии и Финляндии зимуют в западной части ареала (Ouwehand *et al.* 2016). Возвратов колец с мест зимовки птиц обследуемого региона до сих пор не получено, но приведённые выше данные позволяют предполагать, что и они проводят зиму в тех же районах, что и птицы из сопредельной Финляндии. В ряде работ было показано, что на динамику численности многих транс-сахарских мигрантов влияет количество осадков в зоне Сахеля (Паевский 2006; Newton 2008; Ockendon *et al.* 2014; Johnston *et al.* 2016; и др.). На мухоловке-пеструшке были получены противоречивые данные: анализ многолетней динамики трёх популяций в Финляндии подобной связи не выявил (Baillie, Peach 1992), однако колебания численности популяций из Нижней Саксонии и юго-западной Англии с осадками в Сахеле были связаны (Winkel 1989; Goodenough *et al.* 2009).

По данным мечения геолокаторами, осенняя миграция птиц из Скандинавии по африканскому континенту шла в сентябре-октябре, с 3 по 17 октября все меченые особи прибыли на места зимовки, весен-

ная миграция началась с 10 по 15 апреля и через 17-30 дней птицы прибыли на места гнездования (Ouwehand *et al.* 2016). Наши материалы показывают наличие слабых связей межгодовых перепадов численности с индексом осадков в зоне Сахеля во время её прохождения птицами по пути на зимовку и обратно (табл. 1). Вопреки логике оказалось, что в Карелии плотность локальной популяции повышалась после сухой предшествующей осени в Африке и падала после влажной. И, напротив, у индекса изменения численности птиц была вполне ожидаемая, позитивная, но довольно слабая и на грани статистической значимости связь с количеством осадков в Сахеле в апреле. Не исключено, что эти связи являются артефактами и не отражают реальной картины, поскольку значения индекса осадков в зоне Сахеля рассчитаны для обширной территории, а миграции птиц обследованной популяции проходили по незначительной её части, где погодные условия могли быть иными.

Заключение

Межгодовые перепады плотности гнездового населения мухоловки-пеструшки были обусловлены комплексом факторов, действующих на птиц в разные периоды годового цикла. Проведённое исследование показало, что в популяции действуют зависящие от плотности механизмы регуляции численности, и проявляются они в изменении выживаемости птиц вне сезона размножения. Каждая возрастная группа вносила значимый вклад в динамику популяции, поскольку колебания уровня смертности наблюдались у птиц разного пола и возраста, но наиболее сильные его вариации были у первогодков. Важную роль в динамике популяции играла интенсивность притока иммигрантов, составлявших большую часть гнездового населения. Межгодовые перепады численности в значительной степени определяла именно эта группа птиц, основу которой составляли первогодки.

Критическим периодом для обследованной популяции было время прилёта и распределения птиц по территории гнездовой области. Динамика плотности гнездового населения была связана с фенологической обстановкой и погодными условиями в период с 20-х чисел апреля до конца мая. Предполагается, что весенняя погода влияет не только на выживаемость, но и на вступление первогодков в размножение и на перераспределение птиц по территории в этой части ареала.

Относительно влияния на выживаемость птиц внешних условий на местах зимовки и маршрутах миграций достоверных сведений не получено, хотя столь значительные перепады численности обследуемой популяции, происходящие с начала XXI века, нельзя объяснить действием только локальных факторов в гнездовой области. Показатели плотности населения в эти годы редко превышали среднее многолет-

нее значение предшествующего периода времени, а весенняя погода была более комфортной для птиц, чем в конце XX века. Возможно, резкие перепады численности были связаны с изменениями экологической обстановки на зимовках, где в последние десятилетия идёт масштабная антропогенная трансформация природных сообществ, ведущая к сокращению площади пригодных для птиц местообитаний и ухудшению их качества (Atkinson *et al.* 2014; Walther 2016), но для выяснения этого нужны специальные исследования.

Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Карельского научного центра РАН по теме № 0221-2014-0037.

Литература

- Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: 1-268.
- Артемьев А.В. 2013. Влияние изменений климата на экологию мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии // *Экология* 44, 3: 221-229.
- Головатин М.Г. 2002. Динамика численности и пространственного распределения воробьиных птиц Субарктики: связь с погодой // *Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата*. Казань: 157-164.
- Данилов Н.Н. 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск: 1-148.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 1992. Основы биометрии. Петрозаводск: 1-164.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе. М.: 1-404.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: 1-460.
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 125: 1-285.
- Паевский В.А. 1999. Адаптивная сущность сезонных миграций: опасны ли для птиц их ежегодные перелёты? // *Зоол. журн.* 78, 3: 303-310.
- Паевский В.А. 2006. Механизмы динамики численности птиц – транссахарских мигрантов: обзор // *Зоол. журн.* 85, 3: 368-381.
- Паевский В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб.; М.: 1-235.
- Рябицев В.К. 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: 1-296.
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* 230: 1-233.
- Соколов Л.В. 1999. Популяционная динамика воробьиных птиц // *Зоол. журн.* 78, 3: 311-324.
- Стернберг Х., Гриньков В.Г., Иванкина Е.В., Ильина Т. А., Шварц А., Керимов А.Б. 2001. Экспериментальное изучение популяционного резерва у мухоловки-пеструшки в России и в Германии // *Материалы конф., посв. 250-летию Моск. ун-та им. Ломоносова и 90-летию Звенигородской биостанции им. Скадовского*. М.: 150-152.
- Чаун М.Г. 1958. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // *Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах Латвийской ССР*. Рига: 73-99.
- Atkinson P.W., Adams W.M., Brouwer J., Buchanan G., Cheke R.A. *et al.* 2014. Defining the key wintering habitats in the Sahel for declining African-Eurasian migrants using expert assessment // *Bird Conserv. Intern.* 24, 4: 477-491.
- Baillie S.R., Peach W.J. 1992. Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines // *Ibis* 134. Suppl. 1: 120-132.

- Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M., Visser M. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird // *Nature* **441**: 81-83.
- Brown C.R., Brown M.B. 2000. Weather-mediated natural selection on arrival time in Cliff swallows (*Petrochelidon pyrrhonota*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**: 339-345.
- Cramp S., Perrins C.M. (eds.) 1993. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VII. Flycatchers to Shrikes. Oxford Univ. Press: 1-587.
- Dowsett R.J. 2010. The separate African winter quarters of Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and Collared flycatcher *F. albicollis* // *African Bird Club Bull.* **17**: 79-81.
- Goodenough A.E., Elliot S.L., Hart A.G. 2009. The challenges of conservation for declining migrants: are reserve-based initiatives during the breeding season appropriate for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? // *Ibis* **151**: 429-439.
- Gregory R.D., Vorisek P., van Strien A., Gmelig Meyling A.W., Jiguet F. *et al.* 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe // *Ibis* **149**. Suppl. 2: 78-97.
- Haartman L., von. 1960. The ortstreue of the Pied Flycatcher // *Proc. 12th Intern. Ornithol. Congr.* Helsinki, **1**: 266-273.
- Haartman L., von. 1971. Population dynamics // *Avian Biology*. London, **1**: 391-459.
- Heldbjerg H., Fox T. 2008. Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds // *Bird Study* **55**: 267-279.
- Hewson C.M., Noble D.G. 2009. Population trends of breeding birds in British woodlands over a 32-year period: relationships with food, habitat use and migratory behaviour // *Ibis* **151**: 464-486.
- Järvinen A. 1989. Patterns and causes of long-term variation in reproductive traits of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ornis fenn.* **66**: 24-31.
- Johnston A., Robinson R.A., Gargallo G., Julliard R., van der Jeugd H., Baillie S.R. 2016. Survival of Afro-Palaeartic passerine migrants in western Europe and the impacts of seasonal weather variables // *Ibis* **158**, 3: 465-480 (DOI: 10.1111/ibi.12366).
- Lack D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford: 1-341.
- Lindström A., Green M., Ottvall R. 2010. *Monitoring population changes of birds in Sweden. Annual report for 2009*. Dept. Biol. Lund Univ.: 1-76.
- Lundberg A., Alatalo R.V. 1992. *The Pied Flycatcher*. London: 1-267.
- Meijer T., Nienaber U., Lancer U., Trillmich F. 1999. Temperature and timing of egg-laying of European starlings // *Condor* **101**: 124-132.
- Newton I. 1998. *Population Limitation in Birds*. London: 1-597.
- Newton I. 2008. *The Migration Ecology of Birds*. London: 1-976.
- Ockendon N., Johnston A., Baillie S.R. 2014. Rainfall on wintering grounds affects population change in many species of Afro-Palaeartic migrants // *J. Ornithol.* **155**: 905-917.
- Ouwehand J., Ahola M.P., Ausems A.N.M.A., Bridge E.S., Burgess M. *et al.* 2016. Light-level geolocators reveal migratory connectivity in European populations of Pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* // *J. Avian Biol.* **47**: 69-83.
- Silverin. B. 1995. Reproductive adaptations to breeding in the North // *Amer. Zool.* **35**: 191-202.
- Sokolov L.V. 2000. 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 Ecol. Behav.* **5**: 79-104.
- Stenning M.J., Harvey P. H., Campbell B. 1988. Searching for density-dependent regulation in a population of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* Pallas // *J. Animal Ecol.* **57**: 307-317.
- Sternberg H. 1989. Pied Flycatcher // *Lifetime Reproduction in Birds*. London: 55-74.
- Sternberg H., Grinkov V.G., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kerimov A., Schwarz A. 2002. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: removal experiments in Germany and Russia // *Ardea* **90**, 3: 461-470.

- Thingstad P. G., Nyholm N.E.I., Fjeldheim B. 2006. Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* population dynamics in peripheral habitats in Scandinavia // *Ardea* **94**: 211-223.
- Väisänen R.A. 2006. Maalinnuston kannanvaihtelut Etelä- ja Pohjois-Suomessa 1983-2005 // *Linnut-vuosikiija 2005 (julk. 2006)*: 83-98.
- Walther B.A. 2016. A review of recent ecological changes in the Sahel, with particular reference to land-use change, plants, birds and mammals // *African J. Ecol.* **54**: 268-280.
- Winkel W. 1989. Langfristige Bestandsentwicklung von Kohlmeise (*Parus major*) und Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*): Ergebnisse auf Niedersachsen // *J. Ornithol.* **130**: 335-343.
- Wynne-Edwards V.C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh; London: 1-653.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2017, Том 26, Экспресс-выпуск 1479: 3202-3203

Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* в Сумском Полесье

В.П.Белик

Второе издание. Первая публикация в 1977*

Сведения о гнездовании горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* в городе Шостке крайне скудны. За 9 лет наблюдений (1965-1973) чернушка была встречена всего 6 раз. Первая встреча произошла 25 сентября 1965, когда в саду несколько минут мы наблюдали в бинокль самца. Летом в этом же районе отмечалось пение, сильно отличавшееся от пения обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* обилием сухих трещащих звуков. Это была, несомненно, чернушка.

В 1970 году чернушка была обнаружена в другом районе города: слабое абортивное пение птицы, сидевшей на вершине старой сосны, мы слышали 21 сентября 1970. А следующей весной 15 мая там же наблюдался самец, активно певший в саду на телевизионной антенне. Несколько раз обеспокоенная птица подлетала на 3-4 м к наблюдателю, и её удалось хорошо рассмотреть. Где-то здесь у неё, видимо, находилось гнездо, но найти его не удалось. Позже чернушка ещё дважды отмечена в том же районе: 12 июля 1972 слабо певший самец держался на крыше многоэтажного дома, а 7 июня 1973 активно пел на строящемся здании.

Гнездование чернушки в Шостке было достоверно установлено в 1973 году: в молодом лесу за околицей посёлка, в районе первой встречи, 8 июня мы наблюдали довольно хорошо летавшего слётка, которого

* Белик В.П. 1977. Канареечный вьюрок и горихвостка-чернушка в Сумском Полесье // *Орнитология* **13**: 187-188.