

На правах рукописи

Артемьев

АРТЕМЬЕВ Александр Владимирович

**ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ
ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА
В СЕВЕРНОЙ ЗОНЕ АРЕАЛА (НА ПРИМЕРЕ
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA
HYPOLEUCA*)**

03.00.08 – зоология

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Петрозаводск – 2005

Работа выполнена в Институте биологии
Карельского научного центра РАН

Научный консультант доктор биологических наук
 Зимин Владимир Борисович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
 Паевский Владимир Александрович

 доктор биологических наук
 Нумеров Александр Дмитриевич

 доктор биологических наук
 Макаров Александр Михайлович

Ведущая организация
Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится « 26 » октября 2005 года в 14 часов на заседании
диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском
государственном университете по адресу: 185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет,
ауд. 326 теоретического корпуса

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета.

Автореферат разослан « » сентября 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Крупень И.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

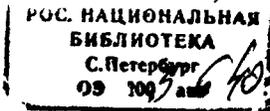
Актуальность проблемы. Возрастающая антропогенная нагрузка на экосистемы ведет к ухудшению качества окружающей среды и вызывает угрозу масштабных экологических катастроф. Для сохранения биологического равновесия требуются углубленные знания о природных процессах и механизмах, поддерживающих стабильность живых систем разного уровня. Одним из важнейших направлений таких исследований является популяционная экология, которая пытается найти ключ к разгадке механизмов поддержания стабильности отдельных видов и популяций. К числу практических аспектов относится поиск видов-индикаторов, наблюдения за которыми могут помочь в своевременном выявлении изменений в природных системах, а также в прогнозировании последствий возможных неблагоприятных воздействий.

Среди птиц Евразии одним из перспективных модельных объектов является мухоловка-пеструшка - вид удобный для исследований благодаря широкому распространению и легко привлекаемый на контролируемые территории с помощью развески искусственных гнездовых. Важным положительным моментом является также высокая степень его изученности в центральных и южных частях ареала. Однако до настоящего времени недостаток исследований в северных широтах, где вид находится в более жестких и нестабильных условиях, препятствовал оценке всех его возможностей и особенностей популяционных реакций на экстремальные воздействия. Данное исследование, опирающееся на многолетний мониторинг вида (1979-2004), проведенный в Карелии - северном регионе, где условия нередко приближаются к лимитирующим, позволило заполнить этот пробел. Оно дало возможность оценить широту нормы реакции вида по обширному комплексу параметров, а также возможные ближние и более отдаленные последствия влияния на него различных факторов среды. Сравнительный анализ ситуации в разных частях ареала с использованием полученных данных позволил охарактеризовать основные закономерности устойчивого существования популяций в специфических условиях северной периферии ареала.

Цель и задачи исследования. Цель работы – раскрыть основные закономерности стабильного существования периферических популяций на примере широко распространенного политипического вида.

Основные задачи исследования:

1. Детальное исследование популяции мухоловки-пеструшки в таежных лесах северо-запада России (биология гнездования, демография, территориальные отношения, линька, динамика численности).



2. Сравнительный анализ основных параметров биологии в пределах ареала вида и выявление особенностей, характерных для периферической популяции:

- уровня численности;
- демографических показателей (возрастной структуры, уровня ежегодной смертности птиц, плодовитости и др.);
- особенностей брачных отношений;
- территориальных отношений птиц;
- особенностей послебрачной линьки (совмещение с размножением)

3. Выявление факторов, обуславливающих популяционные различия, в том числе влияющих на уровень численности, верность птиц району гнездования и рождения, основные репродуктивные показатели и др.

4. Анализ многолетних колебаний популяционных параметров периферической популяции вида и оценка влияния экзогенных и эндогенных факторов на их динамику.

5. Раскрытие и описание механизмов, определяющих популяционную динамику птиц в северной зоне ареала.

Научная новизна работы. Впервые на примере широко распространенного политипического вида проведен комплексный анализ экологических особенностей и механизмов адаптации птиц к меняющимся условиям среды обитания. Выявлено изменение реакции периферических и центральных популяций на действие экзогенных и эндогенных факторов при продвижении к северу и вскрыты основные закономерности стабильного существования вида на северном пределе ареала.

На большом фактическом материале показано, что неустойчивость и нестабильность погодных условий в северной зоне ареала оказывает решающее влияние на все летние фазы годового цикла птиц. Доказано, что от особенностей весенне-летней погоды зависят не только сроки прилета, размножения и успешность гнездования птиц, но и плотность гнездового населения, выживаемость и верность птиц территории, участие годовиков в размножении, характер брачных отношений, ход послебрачной линьки и др.

В итоге детального анализа демографии, территориальных связей, хода репродуктивного цикла и некоторых других сторон жизни птиц в северной зоне ареала выявлен ряд специфических для этого региона особенностей биологии вида.

Обнаружены дополнительные сигнальные факторы, которые помимо весеннего фотопериода (Gwinner, 1989), корректируют время начала и ход послебрачной линьки у мухоловки-пеструшки – это сроки размноже-

ния, содержимое гнезда и погодные условия мая и июня (действующие через обилие и доступность основных объектов питания).

Проведен комплексный анализ многолетних изменений численности популяции в лесах таежной зоны и получены модели, отражающие роль различных внутренних и внешних факторов в динамике местного населения.

Уточнены многие конкретные вопросы биологии птиц на северной периферии ареала. В частности, определены основные показатели ежегодной смертности и продолжительности жизни птиц, причины изменчивости частоты полигинии, уровень верности территории особей разного пола и возраста, роль внешних и внутренних факторов в изменчивости сроков гнездования, величины кладки, продуктивности размножения.

Разработан и предложен достаточно простой метод расчета сроков начала послебрачной линьки по скорости роста маховых перьев.

Теоретическая и практическая значимость работы. В процессе исследований выявлены основные закономерности существования периферических популяций, существенно дополняющие имеющиеся представления о путях и механизмах адаптации животных к условиям Севера. Они помогают понять ход и характер микроэволюционных процессов и вносят определенный вклад в современные эволюционные представления.

Полученные данные вскрывают экологическое значение изменений соотношения и силы воздействия популяционных и внешних факторов на птиц в разных частях ареала, демонстрируют постепенное повышение роли экзогенных факторов в динамике популяций периферийной зоны ареала. Адаптивный ответ популяции заключается в поддержании ее разнокачественного состава, относительно подвижных связях птиц с территорией и чутком реагировании на все изменения внешних условий. Установлено, что наиболее значимым для птиц северных популяций является период от прилета до начала гнездования, когда колебания погодных факторов оказывают как прямое, так и опосредованное воздействие на все последующие этапы годового цикла.

Многие результаты исследований популяций мухоловки-пеструшки могут экстраполироваться на другие виды перелетных птиц со сходными типами годовых циклов. Высокая чувствительность птиц изученного вида к изменениям погодных факторов позволяет использовать экологические особенности популяций в качестве индикатора изменений климата, а также для оценки их влияния на биоту. Полученные материалы могут служить базой для проведения сравнительного анализа основных параметров биологии модельного вида в региональных исследованиях.

Основные результаты работы можно использовать при составлении сводок по орнитофауне России и сопредельных территорий, при подготовке учебных пособий по орнитологии и экологии, а также для конкретных исследований эволюции различных групп птиц.

Некоторые итоги исследований используются при разработке и чтении курсов лекций в Петрозаводском государственном университете.

Разработанные нами схемы описания послебрачной и постювенальной линьки (Рымкевич, Артемьев, 1990) ускоряют и упрощают процесс прижизненной обработки птиц и используются при проведении полевых исследований в Карелии и Ленинградской области. Предложенный нами метод определения сроков начала послебрачной линьки у птиц этого вида (Артемьев, 2004) может быть рекомендован к применению широким кругом специалистов.

Положения, выносимые на защиту

1. В северной зоне ареала, несмотря на сокращенный период благоприятных условий и крайнюю неустойчивость факторов среды обитания, популяции мухоловки-пеструшки устойчивы и стабильны. Негативные последствия воздействия экзогенных факторов преодолеваются за счет широкой нормы реакции по многим популяционным параметрам (пластичности в выборе биотопов, питания и кормовом поведении, адаптивным изменениям сроков размножения и линьки, лабильным территориальным связям).

2. На северной периферии ареала, из-за слабой выраженности внутрипопуляционных механизмов, ведущим фактором, определяющим многие стороны жизни птиц, выступают климатические условия, в особенности сроки наступления и характер весны. Это не только влияет на ход всех фенологических явлений, но и опосредованно сказывается на основных популяционных показателях (выживаемости особей всех возрастных групп и плотности гнездового населения, участии первогодков в размножении, частоте полигинии, продуктивности размножения, ходе линьки).

3. Одной из важнейших адаптивных реакций популяции, позволяющей максимально полно использовать ресурсы среды обитания, является совмещение размножения и линьки. Под влиянием внешних факторов происходит корректировка хода линьки: сроки и темпы смены оперения подстраиваются к конкретной экологической обстановке каждого сезона.

Апробация работы. Основные положения диссертации и результаты исследований представлялись и обсуждались на следующих конференциях и совещаниях: на Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (XI Орнитологическая конференция) (Казань, 2001); IX Всесоюзной орнитологиче-

ской конференции (Ленинград, 1986); VI Международном совещании «Вид и его продуктивность в ареале» (Санкт-Петербург, 1993); на международной орнитологической конференции, посвященной 100-летию биостанции Рыбачий (Рыбачий, 2001); на международных конференциях «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии», «Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана» (Петрозаводск, 1999, 2003); на 2-й Международной научно-практической конференции «Экология и охрана окружающей среды» (Пермь, 1995); на IX Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Сыктывкар, 1981), на Всероссийском совещании «Экология популяций: структура и динамика» (Пушино, 1994); на XI и XII Прибалтийских орнитологических конференциях (Таллин, 1983; Вильнюс, 1988); на Всесоюзной конференции молодых ученых «Экология гнездования птиц и методы ее изучения» (Самарканд, 1979), на юбилейной научной конференции "50 лет Карельскому научному центру Российской академии наук" (Петрозаводск, 1996), на Карельских республиканских конференциях молодых ученых «Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского севера СССР» и «Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии» (Петрозаводск, 1982, 1989), на научно-практической конференции, посвященной 25-летию заповедника «Пинежский» (Пинега, 1999).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 33 работы, в том числе главы в 2 коллективных монографиях.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 289 стр. и состоит из введения, 8 глав основного текста, выводов и списка литературы, включающего 630 источников, из них 376 на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 62 таблицами и 33 рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы легли материалы, собранные автором в южной Карелии, анализ литературы по основным проблемам экологии птиц периферических популяций, а также всей доступной мировой литературы по

биологии объекта исследований. Фактический материал был собран в 1979-2004 г.г. на стационаре Маячино ИБ КарНЦ РАН, расположенном на побережье Ладожского озера, в Олонецком районе Республики Карелия ($60^{\circ} 46' \text{ с.ш.}, 32^{\circ} 48' \text{ в.д.}$). Данные получены на основе контроля птиц, населяющих искусственные гнездовья (ИГ), вывешенные в характерных для этого региона типах леса на территории 10 км^2 (Артемьев, 1998а,б). За всеми гнездами проводили детальные наблюдения и фиксировали сроки начала и величину кладки, успешность насиживания и выкармливания, причины отхода яиц и птенцов, дату вылупления и вылета слетков из гнезда, оценивали успешность и продуктивность размножения. В качестве показателей уровня численности использовали заселенность ИГ птицами этого вида или плотность гнездового населения. В течение сезона птиц отлавливали различными способами (Зимин и др., 1983, 2002) и описывали по известным методикам (Drost, 1936; Блюменталь, Дольник, 1962; Newton, 1966; Носков, Гагинская, 1972; Гагинская, Рымкевич, 1973; Виноградова и др., 1976; Носков, Рымкевич, 1977; Рымкевич, Артемьев, 1990). У гнездящихся птиц по оригинальной методике определяли дату начала смены оперения (Артемьев, 2004). Для оценки смертности и ожидаемой продолжительности жизни взрослых птиц применяли метод Лэка, модернизированный В.А. Паевским (1981; 1985). Наследуемость сроков начала и величины кладки (h^2) оценивали по удвоенному коэффициенту в уравнении линейной регрессии, полученном на основе сопоставления изменчивости этих признаков у потомков и родителей (Фольконер, 1985).

Сведения о погоде получены на метеостанции Олонец, расположенной в 25 км от места проведения работ.

При обработке результатов исследований использовали обычные методы вариационной статистики (Бейли, 1962; Урбах, 1963; Лакин, 1973; Рокицкий, 1973; Ивантер, 1979; Ивантер, Коросов, 1992). При проведении многофакторного регрессионного анализа в качестве аргументов использовали нормированные отклонения признаков.

Объем собранного материала. Основной материал был собран в течение 26 лет. За этот период прослежена судьба 2548 гнезд, отловлено и обследовано 1906 самцов и 2285 самок, помечено 11385 птенцов. Исходные данные по многим частным вопросам биологии птиц приведены в соответствующих главах работы.

Некоторые термины и определения. В качестве определения популяции, наиболее полно отражающем ее функционально-экологические свойства, мы придерживаемся формулировки И.А. Шилова (1985, 2000): «**популяция** – это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующаяся общностью морфобиологиче-

ского типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей». В процессе исследований мы имели дело с частью популяции - с птицами, населяющими контролируемую территорию (10 км²), которых называем *местным населением (или гнездовым населением контролируемой территории)*. Используемые в большинстве публикаций английские термины «population» и «local population» фактически являются синонимами этого понятия, так как обозначают гнездовое население контролируемых авторами территорий (Kluyver, 1951; Campbell, 1955; Perrins, 1965; Lack, 1966; Balen, 1973; Stenning et al., 1988; Sternberg, 1989; Lundberg, Alatalo, 1992 и др.). В связи с большими размерами участка исследований в Приладожье, охватывающего все типичные для данного региона биотопы, есть все основания полагать, что основные параметры репродукции, особенности демографии и территориальных отношений, а также динамика численности местного населения отражают ход этих процессов в популяции на значительно большей территории.

Территориальные отношения в работе рассматривались, как сложная система пространственных отношений особей, связанная со всеми проявлениями их жизнедеятельности (Носков и др., 1975; Бардин, 1977). В данном исследовании они анализировались на протяжении всего периода пребывания птиц в гнездовой области от прилета на места размножения до начала осенней миграции.

Для обозначения связи птиц с районом гнездования и рождения использовали устоявшиеся в орнитологической литературе понятия: гнездовая и нательная дисперсия, филопатрия (Майр, 1968; Berndt, Sternberg, 1968; Greenwood, Harvey, 1982; Соколов, 1991). При этом филопатрия, или верность птиц району рождения, расценивалась лишь как одна из сторон нательной дисперсии - расселение на ближние дистанции (Мальчевский, 1974). В данном исследовании для обозначения связи птиц с территорией используются термины *верность району гнездования или рождения*, причем, в качестве этого района выступает весь контролируемый участок площадью около 10 км². В качестве показателей верности территории использовали традиционный процент возврата птиц в этот район, а также дальность гнездовой и нательной дисперсии. Такой подход к оценке территориальных связей птиц характерен для большинства работ по экологии мухоловки-пеструшки, однако, из-за различий в размерах участков исследований разных авторов, а также полноты контроля птиц, при сравнительном анализе возникают определенные методические трудности (Михельсон, Виксне, 1973; Бардин, 1977; Высоцкий, 2000).

В зависимости от происхождения и отношения к территории, в составе гнездового населения выделяли три категории особей: *птицы-автохтоны* – появившиеся на свет на контролируемой площади, *иммигранты* – особи неизвестного происхождения, гнездящиеся здесь впервые и *резиденты* – иммигранты, гнездившиеся здесь ранее. *Рекрутами* называли птенцов, появившихся на свет на контролируемой территории, которые позднее вошли в состав гнездового населения. Подобная терминология использовалась во многих орнитологических работах, в том числе и при анализе состава населения мухоловки-пеструшки (Pettins, 1965; Stenning et al., 1988; Соколов, 1991).

Благодарности. На протяжении многих лет автор ощущал дружескую поддержку и помощь товарищей и коллег как при сборе полевого материала, так и при обсуждении основных результатов исследований. Неоценимую помощь постоянно оказывал В.Б. Зимин, взявший на себя труд научного консультанта при подготовке этой диссертации. Полевой материал был собран с помощью большого числа людей, в разные годы работавших вместе с автором, в первую очередь Н.В. Лапшина и Т.Ю. Хохловой, а также В.Г. Анненкова, А.П. Рипатти, Я.Е. Амбражевича, Н.С. Стригуля, Е.С. Кузнецовой, Н.А. Тарасенко, Е.Н. Харлашкиной, А.Р. Тюлина, М.В. Яковлевой, Г.В. Зинькуева, В.А. Марьина и многих других добровольных помощников в отлове птиц на стационаре Маячино.

Автор приносит глубокую благодарность Г.А. Носкову за предоставленный оригинальный материал по весеннему отлову мухоловок-пеструшек на Ладужской орнитологической станции (Гумбарицы), а также Г.А. Афанасьевой, Ю. Г. Бояриновой, А.Р. Гагинской, В.И. Голованю, Н.П. Иовченко, С.П. Резвому, Т.А. Рымкевич, И.Б. Савинич, Е.Н. Смирнову, О.П. Смирнову, Е.П. Фертиковой, Е.В. Шутенко и многим другим лицам, в разные годы принимавшим участие в работе этой станции. Автор особо признателен коллегам В.И. Голованю, В.А. Ковалеву, и В.Г. Гринькову за оперативную информацию о перемещениях птиц между участками развески ИГ на стационарах Маячино и Гумбарицы.

Постоянную поддержку при выполнении работы оказывала администрация ИБ Кар НИЦ РАН – директора института С.Н. Дроздов и Н.Н. Немова и заведующий лабораторией зоологии П.И. Данилов.

В период подготовки результатов исследований автор постоянно получал ценные советы и консультации от декана эколого-биологического факультета Петрозаводского госуниверситета члена-корреспондента РАН Э.В. Ивантера.

Много ценных советов и замечаний по статистической обработке результатов получено от А.В. Коросова, В.А. Илюхи и В.Г. Высоцкого.

Всем этим лицам, а также многим другим коллегам, с которыми почастливилось вместе работать и плодотворно общаться, автор искренне и глубоко признателен.

ГЛАВА 2. ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЙ

В этой главе на основе литературных данных дается краткая характеристика объекта исследований, в том числе систематика, статус и распространение, характер миграций, особенности гнездовой биологии и линьки, отношение к территории гнездования и рождения, экология питания.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводится краткая характеристика климата и растительности района исследований. Отличительными особенностями климата исследуемого региона являются относительно поздние сроки наступления основных весенних фенологических явлений, невысокие температуры воздуха в период прилета и начала гнездования птиц, нередко выходящие в экстремальную для представителей этого вида зону, и крайняя неустойчивость погоды в весенний период. Птицы южных популяций прибывают в гнездовую область в более «комфортные» условия, чем представители северных популяций: в разных частях ареала в этот период различается не только температурный режим, но и связанные с ним фенологическое развитие растительности, а также активность и доступность основных объектов питания – мелких беспозвоночных животных.

В работе приводится подробная характеристика растительности в районе проведения работ. Особенностью обследуемого региона является не только породный состав лесов, типичный для средней тайги и существенно отличающийся от неморального комплекса растительности центральной и западной Европы, но и общий облик ландшафтов, характеризующийся огромными территориями лесопокрытой площади, фрагментированными в основном за счет естественных водно-болотных угодий. Для центральной и западной Европы свойственны мозаичные ландшафты, леса там сильно расчленены и в основном представлены изолированными участками среди угодий аграрного и урбанизированного ландшафта (Халланаро и др., 2002). Такая фрагментация ограничивает возможности дисперсии птиц и, по-видимому, отражается на характере их территориальных отношений.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИИ

4.1. Возрастной состав гнездового населения. Судя по птицам с известными сроками появления на свет, среди самцов в центральной Европе, Англии и Прибалтике в размножении участвует несколько больше первогодков, чем в средней полосе России, в Карелии и на севере Скандинавии. Однако эти различия невелики, и распределение по возрасту участвующих в репродукции самцов в Приладожье значимо отличается только от населения Куршской косы и горных дубрав Испании, а самок – только от испанской популяции. На обширном пространстве видового ареала состав населения сходен как по соотношению возрастных классов, так и по среднему возрасту участвующих в репродукции птиц. Небольшие различия связаны с разной продолжительностью исследований в разных пунктах, а также обусловлены локальной спецификой внешних условий: плотностью населения и уровнем конкуренции за места гнездования.

4.2. Возраст первого размножения. Несмотря на то, что половозрелость у мухоловки-пеструшки наступает на первом году жизни, многие особи приступают к размножению только в двух- или трехлетнем возрасте (Карпов, Паровщikov, 1941; Trettau, Merkel, 1943; и др.). В связи с этим предполагается, что часть первогодков не участвует в размножении и составляет резерв популяции (Sternberg, 1989). Исходя из числа птиц, впервые обнаруженных на гнездовании лишь в 2-3 летнем возрасте, считается, что в Шведской Лапландии в гнездовании не участвует около 75% самцов и 40% самок первогодков, в Нижней Саксонии - 83% и 62%, в Берлине 54% и 36%, в центральной Испании - 48% и 18% соответственно, на юго-западе Англии около 40%, а на северо-западе – около 50% птиц каждого пола, в юго-западной Финляндии – около 56% самцов (Curio, 1959; Haartman, 1985; Harvey et. al., 1985; Sternberg, 1989; Potti, Montalvo, 1991a; Lundberg, Alatalo, 1992). Материалы по Карелии показывают, что число не участвующих в репродукции первогодков здесь мало отличается от других частей ареала и составляет около 55% самцов и 32% самок. Следует отметить, что такая оценка величины популяционно-го резерва основана на косвенных данных и возможно завышена, так как часть птиц может размножаться за пределами контролируемых исследователями территорий.

Проходимость части первогодков можно рассматривать как популяционный механизм оптимизации воспроизводства, направленный на исключение из репродукции наименее продуктивной части населения при дефиците ресурсов среды обитания.

Относительно сроков наступления половозрелости у птиц, появившихся на свет во второй половине сезона размножения, получены противоречивые сведения. В Латвии и Германии такие особи реже начинали репродукцию на первом году жизни (Чаун, 1958; Curio, 1959; Berndt, Winkel, 1971), в то время как в юго-западной Англии они участвовали в размножении с такой же частотой как особи из ранних выводков (Harvey et. al., 1985). Наши данные показывают, что сроки рождения не влияют на возраст первого размножения. Средние даты вылупления птиц, впервые гнездящихся на втором-третьем годах жизни и в годовалом возрасте, ни у самцов, ни у самок не отличались.

Наши материалы подтверждают предположение М.Г. Чауна (1958) о влиянии весенней погоды на вступление в размножение молодых птиц, в Приладожье теплые ранние весны стимулируют участие в размножении первогодков, причем рост плотности местного населения не препятствует этому. Относительное число птиц-автохтонов обоих полов, вступивших в репродукцию на 1 году жизни, положительно коррелировало с плотностью гнездового населения ($r=0,63$; $p<0,01$) и со среднемесячной температурой мая ($r=0,42$; $p<0,05$). На контролируемой территории при ежегодном избытке ИГ и относительно невысокой плотности гнездового населения, участие в размножении первогодков зависело от погодных особенностей весны и от выживаемости птиц во внегнездовой период.

4.3. Смертность и продолжительность жизни птиц. Максимальная продолжительность жизни птиц местного происхождения в районе исследований для самцов составила 7 лет, а для самок – 6 лет (по 1 особи). Среди птиц неизвестного происхождения 1 самец и 3 самки прожили не менее 7 лет ($x+6$), а 1 самка – не менее 8 лет ($x+7$). Доля «долгожителей» в популяции невелика, особи 6 лет и старше составляют 0,63% среди самцов и 0,26% среди самок. Сходные данные приводятся для многих частей ареала, причем отдельные особи в Норвегии доживали до 9, а в Германии – до 11 лет (Creutz, 1955; Паевский, 1974; Saurola, 1988; Lundberg, Alatalo, 1992; Glutz, Bauer, 1993).

Смертность птиц обоего пола, рассчитанная по методу Лэка, была сходной и составляла около 52%, а средняя ожидаемая продолжительность жизни после достижения годовалого возраста - 1,44 года. По этим параметрам обследованная популяция практически не отличается от других частей ареала.

В условиях стабильной численности при средней продуктивности размножения обследованной популяции в 4,6 слетка на пару гнездящихся птиц смертность молодых особей в течение первого года жизни должна составить около 80%. С учетом того, что не все птицы участвуют в раз-

множении на первом году жизни и образуют популяционный резерв (величина которого в Приладожье может составлять около 1/3 популяции), смертность сеголетков, очевидно, не более 70%. Эти показатели близки к оценке выживаемости птиц в центральной и восточной Европе и в Скандинавии (Haartman, 1951a; Паевский, 1985; Sternberg, 1989; Cramp, Perrins, 1993; Нумеров, 1995 и др.). Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что в обследованной популяции, несмотря на меньшую стабильность внешних условий северной зоны ареала и увеличение протяженности миграционного пути, заметного повышения смертности птиц не происходит.

4.4. Система брачных отношений. Преобладающая форма брачных отношений у мухоловки-пеструшки - сезонная моногамия, при этом большинство птиц ежегодно меняет партнеров. В южных частях ареала выявлена тенденция к образованию пар из особей сходного возраста, что связано с синхронным прилетом и синхронным ходом физиологических процессов у одновозрастных птиц (Berndt, Sternberg, 1971; Анорова, 1976). В Приладожье подобного не происходит, и возрастное распределение в парах не отличается от случайного. Это связано с близкими сроками прилета птиц разных возрастных групп в северную зону ареала (Артемьев, 1998б).

Мухоловка-пеструшка один из немногих видов насекомоядных воробьиных птиц, для которого наряду с моногамией характерна регулярная полигиния (Haartman, 1951b). В Приладожье частота бигамии сильно варьировала по годам: доля самцов с такой формой брака в составе населения менялась от 1,3% (2001 г.) до 18,4% (2000 г.). В целом, они составили 5,9% всех обследованных птиц ($n=1904$). Среди самок 9,8% особей ($n=2285$) участвовали в образовании полигамных трио. В других частях ареала число бигамных самцов также колебалось в значительных пределах как по районам исследований, так и по годам. В умеренных широтах этот параметр изменялся независимо от географического положения местности, однако на крайнем севере ареала такая форма брака отмечалась реже (Haartman, 1956, 1985; Nyholm, 1984; Roskaf et al., 1986; Stenmark et al., 1988; Высоцкий, 1986; Шутова, 2003).

Считается, что на частоту полигинии негативно влияет плотность гнездового населения (Alatalo, Lundberg, 1984). В Приладожье число самцов с такой формой брака коррелировало с различными факторами, но от плотности гнездового населения не зависело. Частота бигамных браков повышалась в теплые весны, при запаздывании прилета в гнездовую область и в сезоны с небольшой длительностью предгнездового периода. Нами установлено, что полигамия не является постоянным, гене-

тически закрепленным признаком особи: у 74 самцов, которых контролировали после бигамного брака в течение нескольких последующих сезонов, частота полигинии не отличалась от среднего показателя для всей популяции и составила 5,8% (n=139). Самки, контролировавшиеся на протяжении нескольких лет после участия в полигамных трио, в последующие сезоны, по-видимому, избегали такой формы отношений. Частота бигамии у них была значительно меньшей, чем в среднем в популяции – 2,2% (n=92). Потомки от полигамных и моногамных браков практически не различались параметрами репродукции. Сыновья бигамных самцов были схожи по частоте полигинии с потомками моногамных. Эти факты противоречат основным положениям гипотезы лучших генетических качеств полигамных самцов (Järvi et. al., 1982). Склонность к полигинии не является наследуемым признаком, а устойчивое существование двух форм брака поддерживается на основе иных механизмов, не связанных с конкуренцией генотипов. Изложенные выше материалы свидетельствуют о том, что в основе существования полигинии у мухоловки-пеструшки в первую очередь лежит маскировка самцами своего статуса. По-видимому, такая форма брака возникла как механизм максимального повышения продуктивности популяции при неравном соотношении полов в начале сезона размножения (Зимин, 1988; Лапшин, 1995). Повышение частоты полигинии в годы с теплыми веснами и с хорошим состоянием кормовой базы связано с возрастающей в такие сезоны активностью токового поведения самцов на вторичных территориях. Территориальное поведение птиц требует определенных затрат энергии и степень его проявления во многом зависит от особенностей сезона или специфики местных условий. Сокращение частоты бигамии в наиболее северных популяциях связано в первую очередь с энергетическими ограничениями.

4.5. Заключение. Несмотря на существенные отличия условий существования северной зоны ареала от его более южных частей, при продвижении на север практически не меняются возрастная структура гнездового населения, уровень смертности взрослых и молодых птиц и ожидаемая продолжительность жизни.

В районе исследований, как и в других частях ареала, часть первогодков – предположительно около 40% самцов и 15% самок не регистрируются на размножении и, возможно, составляют резерв популяции. Участие первогодков в размножении зависит от погодных особенностей сезона - ранние, теплые весны стимулируют, а поздние и холодные - сдерживают вступление молодых особей в воспроизводство.

Специфика местных условий сказывается на характере парообразования птиц. В связи со сжатыми сроками прилета на места гнездования

здесь, в отличие от центральных частей ареала, пары из особей сходного возраста формируются значительно реже. Видовой стереотип брачных отношений сохраняется неизменным, но частота полигинии существенно варьирует по годам и зависит от конкретной ситуации, в которой оказываются птицы в предгнездовой период. Помимо соотношения полов, существенное влияние на нее оказывают особенности весны – в теплые сезоны частота таких браков возрастает, по-видимому, в связи с ростом активности токового поведения самцов во время массового начала гнездования.

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ

5.1. Территориальное поведение взрослых птиц в период гнездования, вождения выводков и линьки в обследованной популяции укладывается в рамки видového стереотипа. Здесь, как и в других частях ареала, большинство пар в качестве кормового участка использовали ближайшие окрестности гнезд радиусом около 50 м. Самки во время выкармливания птенцов иногда отмечались на удалении до 500 м от своих гнезд, самцы – до 2,4 - 3 км. В период вождения выводков птицы использовали площадь, радиусом около 1 км. Очевидно, с этой территорией птицы ознакомились еще ранней весной при выборе гнездового участка, а во время вождения выводка перемещались в ее наиболее кормные и защищенные от хищников места. Взрослые особи оставались в пределах этого участка вплоть до окончания послебрачной линьки и покидали его лишь с началом осенней миграции.

5.2. Верность птиц району размножения. В разделе проанализированы способы оценки верности территории, показатели частоты возврата, «сохраняемости» птиц и дальности гнездовой дисперсии в разных частях ареала, а также факторы, влияющие на верность птиц району гнездования.

Анализ литературных и собственных данных свидетельствуют об определенном влиянии географической широты на частоту возврата мухоловок-пеструшек в район прежнего гнездования (рис. 1А, приложение). Доля самцов, верных территории, в разных популяциях довольно высока, однако она несколько снижается с продвижением к северу ($r=-0,42$; $p<0,01$). У самок прослеживается еще более отчетливая тенденция ослабления территориальных связей при продвижении к северной границе ареала (Haartman, 1949; Sanz, 2001), что хорошо заметно по более сильной корреляционной связи частоты возврата с широтой рай-

она исследований ($r=-0,76$; $p<0,001$). Дальность гнездовой дисперсии у птиц, вернувшихся на места прежнего гнездования в разных популяциях, различается не столь существенно, и «верные» территории особи на разных широтах ведут себя сходным образом, демонстрируя отчетливую привязанность к участку, на котором они провели предшествующее лето. Широтные различия частоты возврата птиц в район гнездования полностью укладываются в рамки гипотезы Л. Хаартмана (1949, 1960) о полиморфизме птиц по отношению к территории, и о сокращении доли «верных» территории особей в северных популяциях. В ее пользу свидетельствуют: 1). снижение частоты возврата в район гнездования птиц северных популяций; 2). сходная дальность гнездовой дисперсии у «верных» территории особей в разных частях арсала; 3). сходная дальность дисперсии у «верных» территории особей разного возраста и происхождения в отдельной популяции.

На возврат птиц в район прежнего гнездования влияет комплекс факторов, общих для всей области обитания вида, однако действие некоторых из них не однозначно проявляется в разных частях арсала.

Известно, что на характер связи с территорией влияет возраст и происхождение птиц. В разных частях ареала иммигранты реже возвращаются в район гнездования, чем резиденты и автохтоны, а первогодки – реже, чем взрослые (Haartman, 1949, 1951; Berndt, 1960; Winkel, 1982; Nyholm, Myhrberg, 1983; Соколов и др., 1989; Glutz, Bauer, 1993; Артемьев, 1994 и др.). В Приладожье уровень возврата иммигрантов, резидентов и автохтонов среди самцов составлял 33,3% ($n=1097$), 35,8% ($n=531$) и 42,7% ($n=178$), среди самок соответственно 12,6% ($n=1757$), 30,8 ($n=305$) и 38,7% ($n=137$). Факты более редкого возвращения на места размножения иммигрантов связывают с преобладанием среди них первогодков (Соколов, 1991). В Приладожье тенденция снижения частоты возврата первогодков, характерная для других частей ареала, проявлялась только у самцов-иммигрантов. У самок-иммигрантов подобного не было, и они, независимо от возраста, значительно реже, чем резиденты и автохтоны, возвращались на контролируемую территорию. Из 145 самок-иммигрантов, помеченных на гнездовании в годовалом возрасте, в контролируемый район вернулось 13,1%, а из 100 особей двух лет и старше - 14%.

Показатели дальности гнездовой дисперсии мухоловок-пеструшек в Приладожье, в отличие от частоты их возврата в район мечения, не были связаны ни с происхождением, ни с возрастом птиц. По дистанции переселения иммигранты, вернувшиеся в район первого гнездования, не отличались ни от особей автохтонного происхождения, ни от резидентов (средняя дальность гнездовой дисперсии у самцов всех категорий - 413 м,

у самок – 840 м). То, что птицы этих, столь существенно различающихся по проценту возврата групп, возвращались на территории сходных размеров, свидетельствует о наличии у части иммигрантов такой же устойчивой связи с районом размножения, как у автохтонов и резидентов. Доля таких «верных» территории особей в разных популяциях различается и отражается на показателях возврата птиц в район гнездования. Особенно отчетливо это проявляется у самок, демонстрирующих существенные вариации верности территории в разных частях ареала. Судя по данным рис. 1А, в Англии большинство самок относится к «верным» территории, в то время как в Германии и Голландии около 25-30% самок не образуют связи с районом гнездования, а в Прибалтике, Карелии и Скандинавии к этой группе относится более половины особей. По нашим расчетам в Приладожье около 60% самок и 8% самцов не образуют устойчивой связи с районом гнездования.

Помимо возраста и происхождения птиц, на верность территории влияет комплекс факторов, как внешних, так и популяционных и индивидуальных. Возврат в район мечения напрямую связан с выживаемостью, а она может существенно меняться в разные годы. К вынужденному переселению могут приводить коренные изменения гнездовых стаий, недостаток пригодных для поселения дупел, пресс хищничества и др. (Михельсон и др., 1956, 1986; Berndt, Sternberg, 1968, 1972; Соколов, 1991). Определенное влияние на птиц оказывают особенности предшествующего сезона размножения. Считается, что высокие затраты на воспроизводство снижают выживаемость, а соответственно и вероятность возврата птиц в район гнездования (Williams, 1966; Пианка, 1981; Ekman, Askenmo, 1986; Källander, Smith, 1990; Nilsson, Swensson, 1996). Однако эксперименты по изменению величины кладки у двух видов мухоловок дали противоречивые результаты. В Швеции у мухоловки белошейки на о. Готланд и у мухоловки-пеструшки в окрестностях Уппсалы при манипулировании величиной кладки и выводка выживаемость родителей не изменилась (Gustafsson, Sutherland, 1988; Alatalo, Lundberg, 1989; Gustafsson, 1990). Однако, в окрестностях Гетеборга и в южной Финляндии самцы обследуемого вида, выкармливающие увеличенные выводки, реже возвращались в район гнездования, хотя у самок частота возврата не снизилась (Askenmo, 1969; Siikamäki, Hovi, 1997). Иногда в таких экспериментах прослеживалась тенденция снижения верности территории особей с уменьшенными выводками (Siikamäki, Hovi, 1997; Sanz, 2001). В то же время связи с территорией могут ослабевать и независимо от количества энергии, затраченной на репродукцию: так самки этих видов му-

холовок значительно реже возвращались на места неуспешного размножения (Haartman, 1949; Pärt, Gustafsson, 1989; Lundberg, Alatalo, 1992). В южной Норвегии после экспериментального удаления самок мухоловки-пеструшки с участков развески гнездовой было обнаружено, что самцы, испытывающие трудности в привлечении брачных партнеров, значительно реже возвращались в такие местообитания (Slagsvold, Lifjeld, 1990). Сходным образом птицы реагировали и на сильное беспокойство во время гнездования: в северо-западной Англии самцы, у которых в эксперименте удаляли часть первостепенных маховых перьев, почти вдвое реже возвращались в район мечения, чем контрольные особи, хотя у самок частота возврата не менялась (Hemborg, 1998).

В Приладожье на верность птиц территории влияла только успешность размножения, а не затраты на воспроизводство. Ни в экспериментах по увеличению выводков, ни на природном материале не обнаружено зависимости частоты возврата птиц от усилий на репродукцию. Особи, выкармливающие выводки малого, среднего и большого размера, с одинаковой частотой возвращались в район прежнего гнездования. Затраты энергии на репродукцию у пар, выращивающих выводки разной величины (от 1 до 10 слетков), очевидно, существенно различались, тем не менее, верность территории, а, следовательно, и выживаемость родителей при этом оставалась сходной. Наши данные свидетельствуют о способности птиц соизмерять затраты на репродукцию с состоянием кормовой базы и при этом не снижать собственной выживаемости, и являются косвенным подтверждением гипотезы оптимизации величины кладки (Perrins, Moss, 1975; Pettifor et. al., 1988).

После потери гнезд самки возвращались на контролируемую территорию вдвое реже, чем особи, успешно выкормившие потомство, и у них увеличилась дальность переселения. При этом птицы, которые после потери гнезд успешно выращивали птенцов при повторном гнездовании, связь с территорией не теряли и возврат в район мечения у них оставался высоким, в то время как особи, не предпринимавшие повторных попыток размножения, эту связь обычно утрачивали. На самцов успешность размножения влияла не столь существенно. У особей, потерпевших неудачу при гнездовании, частота возврата не снижалась, хотя дальность гнездовой дисперсии увеличивалась почти вдвое.

Очевидно, такое поведение, связанное со сменой территории, выработалось у птиц в процессе эволюции как ответ на действие катастрофических факторов, в первую очередь на пресс хищничества. В результате давления отбора в этом направлении преимущество получали особи, из-

бегающие повторного заселения мест неуспешного размножения, и дальность гнездовой дисперсии у птиц стала увеличиваться. В итоге самцы, более сильно связанные с территорией, после гибели потомства возвращаются в район гнездования, но при этом избегают селиться в ближайших окрестностях «неудачного» участка. У самок же территориальные связи ослабевают настолько, что многие из них меняют район гнездования. Возможно, некоторые действия исследователей птицы воспринимают как хищничество и реагируют подобным образом, избегая возвращаться в такие местообитания. По нашему мнению снижение частоты возврата и повышение дальности дисперсии в экспериментах по манипулированию содержимым гнезд или при иных действиях (Askenmo, 1969; Slagsvold, Lifjeld, 1990; Siikamäki, Hovi, 1997; Hemborg, 1998) могут отражать лишь реакцию птиц на сильное беспокойство, а вовсе не изменение их выживаемости.

Как отмечалось ранее, в Приладожье возврат птиц в район гнездования зависел от сроков размножения (Артемьев, 1988): особи, гнездящиеся в конце репродуктивного сезона, реже возвращались на контролируемую территорию. Эта тенденция характерна для многих частей видового ареала (Lack, 1966; Соколов и др., 1989). Судя по тому, что дальность переселения у птиц с разными сроками размножения не отличалась, такое снижение частоты возврата, очевидно связано с повышенной смертностью птиц, гнездящихся в конце репродуктивного сезона. Способность гнездиться в оптимальные для популяции сроки фактически отражает «качество» птиц, их состояние и конкурентоспособность, а также степень синхронизации физиологических процессов в организме с фенологическим развитием природы. В конце репродуктивного сезона гнездятся особи, предпринимающие повторные попытки размножения, а также, вероятно, ослабленные или с недостаточно точно настроенной внутренней программой годового цикла. Такие птицы могут не успеть вовремя начать осеннюю миграцию из-за несвоевременного завершения гнездования и линьки.

В Приладожье частота возврата птиц в район прежнего гнездования, как и в других частях ареала (Harvey et. al., 1988; Соколов, 1991; Winkel, 1992; Both et. al., 2003), сильно варьировала по годам. Колебания процента возврата самцов и самок слабо коррелировали ($r=0,32$; n s.), хотя в стабильных климатических условиях Голландии эти показатели были связаны более тесно (Both et. al., 2003). Относительно большее число самцов от числа помеченных в предшествующем сезоне возвращалось на контролируемую территорию в ранние, теплые весны, а дальность гнездовой дисперсии у них уменьшалась после сезонов с высокой продуктивностью

размножения. У самок годовые колебания доли вернувшихся в район прежнего гнездования птиц зависели от числа ИГ, а дальность переселения была прямо связана с плотностью гнездового населения.

В обследованной популяции и в целом в северной зоне ареала отношение к территории у самцов и самок существенно различалось. Как и у многих видов птиц, у мухоловки-пеструшки на самцов ложится выбор и охрана гнездовой территории, поэтому в процессе эволюции у них выработался механизм сохранения устойчивой связи с районом прежнего гнездования. Этот стереотип поведения сохраняется на всем протяжении ареала. Предполагается, что возвращение на знакомую территорию дает птицам ряд преимуществ: облегчает выбор и занятие оптимального гнездового участка, облегчает поиск убежищ и мест кормежки, и в итоге повышает вероятность произвести потомство (Howard, 1960; Панов, 1983; Соколов, 1991; и др.). Для самок мухоловки-пеструшки, прибывающих в гнездовую область позднее самцов, при выборе места размножения сигнальными факторами выступают токовое поведение самца, тип местообитания, наличие и качество дупла, или ИГ, гарантирующие им участие в репродукции. При этом важную роль играет время начала размножения, так как особи, приступившие к гнездованию в наиболее ранние сроки, получают выигрыш в числе оставленных потомков. Возможно, в северных частях ареала, где период благоприятных для размножения условий короток, отбор благоприятствует самкам, не затрачивающим много времени на поиск района прежнего гнездования, и поэтому территориальные связи у птиц этих популяций ослаблены. В центре ареала период от прилета до начала размножения более продолжителен, у птиц есть резерв времени на поиски участка обитания, и, по-видимому, нет столь сильного давления отбора на ослабление связи с территорией.

5.3. Территориальное поведение молодых птиц в первое лето жизни. Молодые птицы запечатлевают территорию будущего гнездования в первое лето жизни во время послегнездовой дисперсии. Несмотря на различия календарных сроков, в разных популяциях этот процесс происходит сходным образом, однако локальные особенности местности, в первую очередь размеры и степень изоляции местообитания, отражаются на масштабах расселения. В условиях сплошных лесных массивов в северной зоне ареала возможности расселения значительно выше, чем в островных древостоях центральной и Западной Европы, что отчасти сказывается на различиях в уровне филопатрии птиц.

5.4. Верность птиц району рождения. Частота возврата птиц в район рождения в разных частях ареала существенно различается и уменьшается при продвижении к северу (рис. 1Б). Снижение верности

территории у птиц в северной части ареала обусловлено комплексом причин, основные из них - это особенности генетического состава популяции, характер ландшафта, нестабильные погодные условия, сокращение сроков пребывания в пределах гнездового ареала, запаздывание календарных сроков размножения.

Современные методы не дают точной оценки характера natalной дисперсии, и в большинстве исследований, посвященных этой проблеме, анализируется лишь расселение части выживших особей в пределах контролируемых участков ограниченной площади. Результаты анализа «ближней» дисперсии, как правило, дают сходную картину распределения птиц по территории. Обычно, в зависимости от размера контролируемой территории, около половины обнаруженных особей гнездится не далее 1-3 км, а около 90% селится не далее 10 км от мест рождения. Такое распределение повторных отловов птиц создает иллюзию высокого уровня филопатрии. Полученная таким образом средняя дальность расселения в значительной степени отражает размеры и конфигурацию участков исследований, а не реальные масштабы разлета птиц (Кендалл, Моран, 1972; Высоцкий, 2000). При экстраполяции результатов исследований «ближней» дисперсии следует учитывать, что такое отношение к территории характерно лишь для незначительной части выживших особей, в то время как 70-80% из них уходит за пределы контролируемых участков и дальность расселения основной массы птиц остается неизвестной.

Анализ собственных и опубликованных материалов (Sternberg, 1989; Гашков, 2003) свидетельствует о наследуемости характера отношения к территории.

В Приладожье, в отличие от более южных частей ареала, сроки рождения не столь отчетливо отражались на уровне филопатрии. Годовые колебания частоты возврата птиц в район рождения не зависели от сроков размножения, так как 96% слетков, появившихся на свет из кладок, начатых в течение месяца – с середины мая до середины июня, демонстрировали равную верность территории. Предполагается, что это связано с длительным периодом обилия беспозвоночных животных в хвойно-лиственных лесах обследуемого региона. Кладки, начатые после 15 июня, в обследованной популяции немногочисленны (4,5% от общего их числа), и только они совсем не давали рекрутов в состав местного населения, что может быть связано как с повышенной смертностью, так и с большей дальностью расселения вылупившихся из них птенцов.

Как и во многих частях ареала, частота возврата в район рождения была максимальной у птенцов, выросших в выводках большой величины. Однако в Приладожье различия в уровне филопатрии слетков из вывод-

ков разной величины не связаны со сроками рождения, а обусловлены разными способностями родителей заботиться о потомстве.

Важным фактором, влияющим на частоту возврата птиц в район рождения, выступала весенняя погода в год их первого гнездования. Предполагается, что в северной зоне ареала, относительно низкие температуры воздуха сдерживают и угнетают развитие физиологических процессов, связанных с репродукцией, приводя первогодков к прохолоданию.

5.5. Степень постоянства гнездового населения на ограниченных территориях. Анализ состава местного населения на ограниченных территориях в Приладожье (10 км²), на Куршской косе (9 км участок косы) и в северо-западной Германии (3,25 км²) показал, что соотношение иммигрантов, резидентов и автохтонов в этих пунктах существенно различается и зависит как от особенностей географического положения местности, так и от верности птиц району гнездования и рождения. Иммигранты составляли большую часть гнездового населения во всех пунктах, и их доля возрастала при продвижении к северу (рис. 2). Степень генетической изоляции населения этих участков была крайне низкой – в Карелии и Германии более 90%, а на Куршской косе – 75% птиц составляли «пришельцы» неизвестного происхождения (иммигранты и резиденты). Большинство птиц автохтонного происхождения также были потомками иммигрантов и формально не являлись «особями местного происхождения». В Приладожье лишь 2 самки (0,1% от общего числа самок) были потомками пар, состоящих из автохтонов, и фактически только они являлись «местными», среди самцов таких особей не было вообще. Это свидетельствует об открытости популяций мухоловки-пеструшки, очевидно, они занимают значительные территории, на которых происходит интенсивное перемешивание особей за счет высокой подвижности молодых и части взрослых птиц (Чаун, 1958; Naartman, 1960; Мальчевский, 1968, 1977).

5.6. Заключение. Видовой стереотип территориальных отношений птиц на всем протяжении ареала сохраняется неизменным. Однако на его северной периферии верность птиц району прежнего гнездования и рождения снижается, что связано с историческими предпосылками расселения вида, генетическими особенностями птиц, а также изменением характера ландшафта и неустойчивостью погодных условий. Сравнительный анализ материалов из разных частей ареала подтверждает гипотезу Л. Хаартмана (1949, 1960) о полиморфизме птиц по отношению к территории и росте доли таких особей в периферических популяциях.

На возврат птиц в район прежнего гнездования влияет комплекс факторов, причем действие некоторых из них не однозначно проявляется в

разных популяциях. В Приладожье прослеживалась общая для всего ареала тенденция более сильной привязанности к территории самцов - особей того пола, который отвечает за выбор и охрану участка обитания. Как и в других частях ареала, верность району прежнего гнездования зависела от успешности и сроков размножения, а также от происхождения птиц. Однако здесь, в отличие от более южных частей ареала, на связь с территорией не влияли ни возраст самок, ни затраты энергии на репродукцию. Обнаружено, что частота возврата и дальность гнездовой дисперсии птиц менялись под воздействием локальных условий. У самцов они варьировали под влиянием погодных особенностей текущей весны и эффективности размножения в предшествующем сезоне. На самок эти факторы столь заместного действия не оказывали, и основные изменения в их отношении к территории происходили под влиянием доступности мест гнездования и плотности местного населения.

Снижение верности территории у молодых птиц в северной части ареала связано с комплексом причин, основные из них - это особенности состава популяции, характер ландшафта и нестабильные погодные условия. В Приладожье, в отличие от более южных частей ареала, сроки рождения практически не отражались на уровне филопатрии. Годовые колебания частоты возврата птиц в район рождения не зависели от сроков размножения, так как 96% слетков, появившихся на свет из кладок, начатых в течение месяца - с середины мая до середины июня, демонстрировали равную верность территории. Предполагается, что это связано с длительным периодом обилия беспозвоночных животных в хвойно-лиственных лесах обследуемого региона. Как и во многих частях ареала, частота возврата в район рождения была максимальной у птенцов, выросших в выводках большой величины. Однако, в Приладожье различия в уровне филопатрии слетков из выводков разной величины не связаны со сроками рождения, а обусловлены разными способностями родителей заботиться о потомстве. Важным фактором, влияющим на частоту возврата в район рождения молодых птиц, выступала весенняя погода в год их первого гнездования. Предполагается, что в северной зоне ареала относительно низкие температуры воздуха сдерживают и угнетают развитие физиологических процессов, связанных с репродукцией, приводя первоодков к прохолостанию.

Анализ состава местного населения в разных частях ареала свидетельствует об открытости популяций мухоловки-пеструшки, очевидно, они занимают значительные территории, на которых происходит интенсивное перемешивание особей за счет высокой подвижности молодых и части взрослых птиц.

ГЛ. 6. БИОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ

6.1. Биотопическое распределение и плотность гнездового населения. Как и в других частях ареала, в лесах таежной зоны птицы предпочитают древостой с преобладанием или значительной примесью листовенных пород деревьев, в то время как хвойные монокультуры они заседают менее охотно.

6.2. Сроки начала размножения. В разделе проведен подробный анализ основных факторов, влияющих на сроки размножения птиц, и оценена специфика их действия в разных частях ареала.

Правило Гопкинса о замедлении сроков фенологических явлений при продвижении к северу в целом подтверждается и на мухоловке-пеструшке, и наши материалы по южной Карелии укладываются в общую схему. По мнению Х. Санца (1997) связь сроков гнездования птиц этого вида с широтой не линейная, а квадратичная. Такая форма зависимости в его расчетах получена за счет включенных в выборку данных по Испании, где в условиях высокогорья птицы приступали к размножению значительно позднее, чем в равнинных областях южной Европы. За исключением этих популяций, на всем протяжении европейской части ареала от 48 до 69 параллели связь сроков гнездования с широтой близка к линейной. Наш пересчет приведенных в его статье данных дал уравнение линейной регрессии $y = -65,7 + 1,56x$ ($R^2 = 88,6$), где y – средняя дата начала кладки (1 – 1 мая), а x – географическая широта. В среднем, запаздывание сроков гнездования в европейской части ареала составляет около 1,6 дня на градус широты, при этом южнее 60° с.ш. оно сильнее (1,8 дня на градус), чем в более северных районах (1,5 дня на градус). У птиц северных популяций сроки гнездования сближаются несмотря на то, что общий ход весенней фенологии выше 60° с.ш. идет медленнее, чем в более южных районах (Галахов, 1959; Зимин, 1988).

Определенное запаздывание хода весенней фенологии в Европе наблюдается и в направлении с запада на восток (Шульц, 1981). Долготные различия сроков размножения мухоловки-пеструшки не столь заметны, как широтные или высотные. В одних обзорах о слабом влиянии долготы лишь упоминается (Berndt et. al., 1981; Lundberg, Alatalo, 1992), а в других - дается заключение об отсутствии какой-либо связи (Järvinen, 1989; Sanz, 1997). Однако, анализ данных по равнинным лесам северной Европы в полосе между 60 и 61° с.ш. показывает, что эти параметры отчетливо связаны ($r = 0,76$; $p < 0,05$; $n = 8$). В этой зоне сроки гнездования запаздывают при движении на восток на 1,5 дня на 10 градусов долготы, то есть почти в 10 раз медленнее, чем по широте.

Сроки гнездования птиц тесно связаны с общим ходом весенних фенологических явлений и погодой в предгнездовой период (Löhr, 1957; Slagsvold, 1976; Lack, 1966). Крайняя неустойчивость весенней погоды в районе исследований (Романов, 1961) ведет к более сильным вариациям сроков гнездования птиц, чем в центральных частях арсала. Для обследованной популяции выявлены наиболее значимые показатели весенней погоды, влияющие на сроки размножения - это ход майских температур воздуха, в том числе даты накопления суммы эффективных температур 150°C и устойчивого перехода среднесуточных температур через 7 и 10°C , а минимальных – через $+2^{\circ}\text{C}$ (Артемьев, 2002). Обнаружено, что в Приладожье температурные пороги, при которых птицы приступали к гнездованию, четко зависели от календарных сроков: в годы позднего размножения и первые кладки, и медианы начала кладок отмечались при более низких значениях температур.

Анализ опубликованных и собственных данных показывает, что действие температур сказывалось на птицах как прямо, так и опосредованно. Данные экспериментальных исследований свидетельствуют о прямом влиянии температуры на ход физиологических процессов, связанных с репродукцией (Silverin, 1995; Meijer et. al., 1999). Кроме того, от нее зависит и состояние кормовой базы, так как развитие и выживаемость беспозвоночных животных разных систематических групп во многом определяются характером весенней погоды (Викторов, 1967; Воронцов, 1975; Иноземцев, 1978). Поэтому температура может выступать одним из внешних факторов, корректирующих время старта размножения, или ключом к развитию другого фактора – достаточного количества корма для продуцирования кладки.

Биотопические различия сроков гнездования в северной зоне проявляются не столь отчетливо, как в его центральных частях, где в лиственных и смешанных древостоях птицы гнездятся раньше, чем в хвойных (Berndt, Winkel, 1967; Berndt et. al., 1981; Иноземцев, 1978 и др.). На юге Финляндии подобных различий иногда не наблюдается вовсе, или имеет место более раннее размножение в сосновых лесах по сравнению с мелколиственными (Haartman, 1990; Siikamäki, 1995). В районе наших исследований биотопические различия проявлялись по-разному в зависимости от характера весны. В теплые сезоны с ранними сроками весенних фенологических явлений они были выражены более отчетливо, чем в холодные сезоны с поздним началом гнездования. В теплые весны наиболее рано птицы начинали кладки в сосново-лиственных лесах разного возраста, а наиболее поздно – в ельниках. В холодные весны сроки размножения птиц в разных местообитаниях сближались, и наиболее рано они

гнездились в лиственно-еловых лесах, а наиболее поздно – в сосняках. В связи с нестабильностью весенней погоды в регионе, условия обитания в разных биотопах существенно различались по годам и неоднозначно влияли на сроки размножения птиц. В северной зоне ареала характер и масштабы биотопических различий в сроках гнездования связаны с годовыми вариациями хода температур воздуха, сроков схода снегового покрова и оттаивания почвы, с особенностями микроклимата, хода вегетации растительности - то есть факторов, определяющих динамику состава и обилия беспозвоночных животных в разных местообитаниях.

Отчетливые возрастные различия сроков размножения прослеживаются лишь в центральных и южных частях ареала (Лихачев, 1966; Creutz, 1955; Berndt, Winkel, 1967). На севере гнездовой области они менее заметны и далеко не всегда проявляются. Как выяснилось, это связано с тем, что в условиях северной периферии ареала возрастные различия репродуктивных показателей птиц проявляются не однозначно, в зависимости от характера сезона (Артемьев, 1998а,б). В холодные весны начало гнездования популяции сдвигается на поздние сроки, и птицы разного возраста начинают кладки практически одновременно. В теплые весны наблюдается постепенное вступление в размножение особей разных возрастных групп, и в такие сезоны сроки начала кладок у них отчетливо различаются. Несмотря на то, что физиологическая готовность к размножению у птиц средних возрастных классов, по-видимому, наступает раньше, чем у первогодков, в северных частях ареала они не всегда имеют возможность ее реализовать и проявляют свой более высокий репродуктивный потенциал только при благоприятных внешних условиях.

На относительное постоянство сроков гнездования одних и тех же птиц первым обратил внимание Х. Клюйвер (1951) при исследовании большой синицы. Позднее было установлено, что этот признак отчасти определяется генетически (Noordwijk et. al., 1981). В стабильных условиях центральных частей ареала подобное наблюдается и у мухоловки-пеструшки (Поливанов, 1957; Berndt, Winkel, 1971). В западной Англии отчетливо прослеживается связь сроков гнездования одних и тех же самок в смежные годы ($r=0,41$), а также высокая наследуемость этого параметра по линии мать – дочь ($h^2=1,52$) (Lundberg, Alatalo, 1992). В Приладожье даты начала кладки особи в смежные годы были связаны значительно слабее ($r=0,18$; $p<0,01$), а наследуемость этого признака у дочерей не проявлялась вовсе ($h^2=0,05$; n.s.). Очевидно, более стабильные внешние условия центра ареала в меньшей степени сказываются на вариациях сроков размножения птиц, и наследственный компонента здесь отчетливо проявляется. В его периферийной зоне под действием более сильных

колебаний внешних факторов, особенно крайне неустойчивой весенней погоды и связанных с ней изменений хода фенологии и состояния кормовой базы, этот параметр подвержен сильной фенотипической изменчивости, на фоне которой его генетическая основа не выявляется.

В целом, комплекс факторов, влияющих на сроки гнездования мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала, остается таким же, как и в его центральной части, но здесь на первый план выходит весенняя погода, отличающаяся крайней неустойчивостью. В основном именно она определяет сроки размножения популяции и сказывается на проявлении всех других факторов. В зависимости от характера весны по-разному проявляются как биотопические, так и возрастные различия в сроках гнездования. В ранние, теплые весны влияние этих факторов так же заметно, как и в более южных частях ареала, однако в поздние холодные сезоны они действуют на птиц в значительно меньшей степени или не проявляются вовсе. Индивидуальная изменчивость сроков гнездования также связана с характером весенней погоды. Степень постоянства этого показателя на протяжении жизни особи здесь значительно ниже, а его наследуемость не проявляется совсем из-за сильной фенотипической изменчивости этого параметра под воздействием нестабильных внешних условий.

6.3. Величина кладки. Географическая изменчивость величины кладки у мухоловки-пеструшки нелинейная и севернее 60-61° с.ш., в связи с общим ухудшением условий существования, идет ее постепенное уменьшение (Sanz, 1997). Эти данные свидетельствуют в пользу предположения о том, что максимальная величина кладки характерна для оптимальных частей ареала, а минимальная – для субоптимальных районов (Пославский, 1977; Pasanen, 1977; Slagsvold, 1981). Существенных долготных изменений этого показателя в европейской части гнездовой области не наблюдается.

На величину кладки птиц периферических популяций действуют те же факторы, что и в центральных частях ареала, однако специфика климатических условий Севера оказывает на нее наиболее сильное влияние и существенно трансформирует действие других факторов. В Приладожье ежегодные вариации величины кладки были связаны с колебаниями весенней погоды. Наиболее значимое влияние на нее оказывали даты устойчивого перехода минимальных температур воздуха через +2°C, а среднесуточных – через 10°C ($r=-0,7$; $r=-0,56$; $p<0,01$) и даты накопления суммы эффективных температур 150° ($r=-0,48$; $p<0,05$) (Артемьев, 1998а, 2002). Погода в период формирования кладки, напротив, практически не сказывалась на ее размере. Пошаговый регрессионный анализ показал, что наиболее существенное влияние на изменчивость величины кладки

(у) оказывали дата перехода минимальных температур воздуха через $+2^{\circ}\text{C}$ (x_1) и медиана начала гнездования (x_2). Уравнение регрессии имеет вид: $y = -0,5x_1 - 0,39x_2$ ($R^2 = 60,1$), причем дисперсия функции на 49% определяется первым фактором и на 11% - вторым. Наши данные подтверждают утверждение Т.Ю. Хохловой и В.И. Голованя (1981) о том, что сроки окончания ночных заморозков имеют важное значение для птиц этого вида. Судя по приведенным выше расчетам, основное влияние на величину кладки оказывает общий ход весеннего потепления, который фактически определяет и сроки размножения. Влияние на величину кладки хода температур за длительный период времени до ее начала свидетельствует о том, что погодные факторы воздействуют на птиц опосредованно, в первую очередь отражаясь на сроках размножения. Очевидно, их действие осуществляется 1). через угнетение или стимуляцию хода физиологических процессов, связанных с репродукцией; 2). через состояние кормовой базы ранней весной, влияющее на сроки гнездования птиц и служащее индикатором будущего обилия корма; 3). в качестве факторов, корректирующих время старта гнездования (или ключа к развитию других корректирующих факторов).

Мухоловка-пеструшка предпочитает селиться в лиственных древостоях, и в них величина кладки обычно выше, чем в хвойных лесах (Благосклонов, 1954; Лихачев, 1954, 1961; Lundberg, Alatalo, 1992). Однако в северных частях ареала биотопические различия величины кладки не всегда отчетливо проявляются (Meidell, 1961; Jarvi et al., 1987; Thingstadt, 1992; Borgström, 1990; Naartman, 1990). В Приладожье биотопическая изменчивость этого параметра в целом была небольшой и зависела от особенностей весенней погоды. В годы с ранними, теплыми веснами в сосняках и ельниках кладка была меньше, чем в биотопах с преобладанием или значительной примесью лиственных пород деревьев. В холодные сезоны с поздними сроками гнездования наибольшее число яиц птицы откладывали в сосняках, а минимальное - в хвойно-лиственных молодняках и приспевающих лесах, а также в ольшаниках и ельниках. Очевидно, кормовые и микроклиматические качества биотопов в разные годы существенно различались, и это по-разному отражалось как на сроках, так и на величине кладки. В одни весны наиболее благоприятные условия для птиц складывались в сосновых лесах, и здесь они продуцировали наиболее крупные кладки, а в другие сезоны лучшие условия для репродукции складывались в смешанных сосново-лиственных лесах. Нестабильность весенней погоды в северной зоне ареала, по-видимому, ведет к тому, что пригодность для птиц разных местообитаний существенно варьирует по годам, и поэтому биотопические различия основных репродуктивных

показателей здесь проявляются не столь однозначно, как в его центральных частях.

Для мухоловки-пеструшки характерно равномерное снижение числа откладываемых яиц в ходе гнездового сезона, на всем протяжении ареала этот процесс идет сходными темпами со скоростью около 0,06-0,07 яйца в день (Naartman, 1982 и др.). В Приладожье, несмотря на сходную среднюю величину этого показателя (0,07), градиент уменьшения кладки существенно варьировал по годам - от 0,03 до 0,11 яйца в сутки. Подобное явление отмечено только на крайнем севере гнездовой области - в норвежской и Финской Лапландии (Järvinen, 1993). В центральных частях ареала скорость изменения величины кладки более стабильна и лишь незначительно меняется по годам (Lundberg, Alatalo, 1992). На наших материалах обнаружена прямая связь скорости изменения величины кладки с ходом майских температур воздуха. Поскольку весенняя погода оказывает существенное влияние на динамику численности беспозвоночных животных (Иноземцев, 1978), предполагается, что эти вариации скорости снижения величины кладки у птиц связаны с состоянием их кормовой базы.

Возрастная изменчивость величины кладки в северной зоне ареала проявляется не столь отчетливо, как в его центральных областях. Особи средних возрастных классов здесь, как и на всем пространстве ареала, отличаются максимальной плодовитостью. Однако возрастные различия величины кладки зависят от особенностей весенней погоды и отчетливо проявляются лишь в сезоны с ранними, теплыми веснами (Артемьев, 1998б). Изменчивость величины кладки в течение жизни особи здесь довольно высока, и у самок в малой степени проявляется склонность к продуцированию постоянного числа яиц (Артемьев, 1995). Несмотря на это, довольно отчетливо прослеживается наследуемость данного параметра по линии мать-дочь ($h^2=0,56$; $p<0,05$), не выявленная у птиц южных популяций, возможно из-за более сильного влияния возраста на репродукцию особей в условиях стабильного климата (Lundberg, Alatalo, 1992).

В северной зоне ареала, как и на большей его части, плотность гнездового населения практически не влияла на изменения величины кладки. Возможно, что у этого вида нет механизмов плотность-зависимой регуляции величины кладки, а небольшое число описанных в литературе случаев взаимосвязи этих параметров (Лихачев, 1954; Alatalo, Lundberg, 1984; Virolainen, 1984; Нумеров, 1988) обусловлены действием совершенно иных, не учтенных исследователями факторов.

6.4. Успешность и продуктивность размножения популяции. Продуктивность размножения мухоловки-пеструшки в разных частях видо-

вого ареала существенно различается, однако снижение эффективности воспроизводства до уровня ниже необходимого для поддержания стабильной численности отмечается лишь в популяциях, обитающих на крайнем севере ареала или в условиях высокогорий (Zang, 1975; Jährvinen, 1989, 1993; Thingstad, 1992; Sanz, 1995). В лесах таежной зоны, несмотря на суровость и нестабильность климата, птицы находят вполне благоприятные условия для размножения и по его продуктивности не уступают популяциям из центральных частей гнездовой области.

В Карелии погодные условия оказывали ощутимое влияние как на отдельные этапы репродуктивного цикла, так и на его результаты. Общая успешность размножения мухоловки-пеструшки в Приладожье в основном определялась сроками окончания весенних заморозков и температурами третьей декады мая. Колебания эмбриональной смертности не зависели от погодных условий, однако успешность вылета птенцов из гнезд зависела от погоды как в период их выкармливания, так и во время формирования и насиживания кладок. Прямая связь «частичного» отхода птенцов с температурным режимом в период формирования и инкубации кладки свидетельствует в пользу гипотезы о лучшей жизнеспособности яиц, сформированных при благоприятных условиях (Ojanen, 1981, 1983; Järvinen, Ylimaunu, 1984).

В Приладожье как размер успешного выводка, так и итоговая продуктивность размножения популяции были прямо связаны с весенне-летней погодой, в первую очередь, со сроками прекращения ночных заморозков и температурой в третьей декаде мая. В более южных областях ареала столь существенного влияния погоды на птиц не отмечено, а снижение успешности и продуктивности размножения там обычно происходило лишь в отдельные холодные и дождливые сезоны за счет повышенного отхода птенцов (Cunio, 1959; Borgstrom, 1983; Lundberg, Alatalo, 1992). Такие различия связаны с тем, что сила воздействия климатических факторов на птиц существенно различается в разных частях ареала. Как правило, их незначительные колебания в рамках оптимальной или «комфортной» зоны оказывают на птиц незначительное воздействие, а колебания, выходящие в субоптимальную зону, ведут к существенным изменениям экологии, в том числе и к сокращению затрат энергии на репродуктивные процессы. Погодные условия в северной зоне ареала, а также в высокогорьях отличаются большей изменчивостью, чем в его центральных областях. Их колебания здесь нередко выходят за рамки «комфортной» зоны и значительно сильнее сказываются на биологии птиц.

Продуктивность размножения птиц в ходе гнездового сезона равномерно снижается в соответствии с изменением величины кладки.

В Приладожье скорость уменьшения величины выводка (0,067 птенца в сутки) не отличалась от скорости снижения величины кладки (0,066 яйца в сутки). В южных и западных частях ареала продуктивность размножения мухоловки-пеструшки снижается значительно более быстрыми темпами. Так в южной Швеции скорость снижения величины выводка вдвое выше, чем в районе наших исследований - 0,131 птенца в сутки, хотя темпы снижения величины кладки в этих пунктах одинаковые. Это связано с тем, что успешность размножения птиц в центральных частях ареала понижается в течение сезона (Lack, 1966; Lundberg, Alatalo, 1992), а в лесах таежной зоны она продолжительное время остается относительно стабильной (рис. 3). Очевидно, условия для выкармливания птенцов в широколиственных лесах быстро ухудшаются в ходе гнездового сезона, в то время как леса таежной зоны более продолжительное время благоприятны для птиц, и это не приводит к столь быстрому падению продуктивности размножения.

В северной зоне ареала биотопические и возрастные различия основных параметров репродукции проявляются в меньшей степени, чем в более южных областях. Не смотря на то, что действие этих факторов затеняется значительно более сильным влиянием погоды, определенную роль играют менее существенные различия между хвойными и лиственными биотопами в бореальной зоне по сравнению с неморальной, а также близкие сроки гнездования и сходная величина кладки у особей разного возраста.

Данные по мухоловке-пеструшке подтверждают основные положения Д. Лэка (1957; 1966; 1968) об эволюции величины кладки у птиц: на большей части ареала ее наиболее продуктивная величина совпадает или незначительно отличается от наиболее часто встречающейся. Однако на северной периферии гнездовой области это соотношение во многом зависит от погодных условий в период выкармливания птенцов, и в разные годы наиболее производительный размер кладки варьирует, отклоняясь от модального в ту или иную сторону.

Влияние плотности гнездового населения на основные итоги репродукции на всем протяжении ареала мухоловки-пеструшки проявляется крайне редко. Обычно это происходит лишь при искусственном увеличении численности птиц до уровня, превышающего экологическую емкость угодий. Снижение продуктивности размножения идет в основном за счет повышенного отход птенцов из-за недостатка кормовых ресурсов. При этом уровень «критической» плотности населения зависит от состояния кормовой базы, характера биотопа, особенностей сезона, погоды в период выкармливания птенцов. В естественных условиях в лесах северной

части ареала плотность населения мухоловки-пеструшки невысока, и ее значения в десятки раз ниже, чем показатели, влияющие на успешность размножения в экспериментах. Поэтому в природе или в искусственно созданных поселениях с низкой плотностью, продуктивность гнездования, обычно не регулируется механизмами, зависящими от плотности населения, хотя, такие механизмы в популяциях этого вида существуют.

6.5. Заключение. Комплекс факторов, влияющих на параметры репродукции (сроки начала и величину кладки, успешность и продуктивность размножения), в северной зоне ареала остается таким же, как и в его центральной части, однако степень их воздействия на птиц существенно меняется. Все параметры размножения здесь находятся под более жестким контролем среды, чем в южных широтах. Специфика климатических условий Севера оказывает на птиц наиболее сильное влияние и существенно трансформирует действие других факторов. Крайне неустойчивая весенняя погода оказывает влияние на все показатели гнездовой биологии, включая итоговую продуктивность размножения популяции. Здесь, в отличие от южных частей ареала, характер биотопа и возрастные особенности птиц в значительно меньшей степени сказываются на ходе репродукции. Действие этих факторов зависит от особенностей погоды и по-разному проявляется в сезоны с ранними и поздними веснами. В зависимости от характера весны меняются предпочитаемые птицами биотопы и существенно варьируют основные показатели гнездования в них. Возрастные различия параметров репродукции отчетливо проявляются лишь в сезоны с ранними, теплыми веснами и сглаживаются при поздних сроках наступления весенних фенологических явлений. В северных частях ареала птицы средних возрастных классов, обладающие более высоким репродуктивным потенциалом, чем первгодки, и более старые особи далеко не всегда имеют возможность его реализовать.

ГЛАВА 7. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ХОДА ПОСЛЕБРАЧНОЙ ЛИНЬКИ

Частичное взаимное наложение размножения и линьки обычно рассматривают как адаптацию к короткому периоду благоприятных условий в высоких широтах, высокогорьях и аридных областях (Данилов, 1966; Jenni, Winkler, 1994 и др.). Однако эта точка зрения в последнее время подвергается сомнению, так как совмещение размножения и линьки наблюдается у многих широко распространенных видов в центральных частях ареалов, а у мухоловки-пеструшки подобное явление отмечается на

всем протяжении гнездовой области – от центральной Испании – до северной Скандинавии (Nemborg e.a., 2001).

7.1. Характеристика начальных стадий послебрачной линьки гнездящихся птиц. Адаптивная особенность линьки во время размножения - ее замедленные темпы. Наши материалы показывают, что у гнездящихся птиц она идет вдвое медленнее, чем у не размножающихся, при этом скорость роста пера остается относительно стабильной, и темпы линьки зависят от интервала между выпадением соседних перьев, а он может меняться в зависимости от внешних условий (Артемьев, 2004). Нормальному течению смены оперения способствует то, что в разных частях ареала ее начало приурочено к наиболее благоприятному фенологическому сезону – разгару лета. Это время характеризуется относительно устойчивой теплой погодой, обилием беспозвоночных и максимальной продолжительностью светового дня, позволяющей увеличивать время кормежки

7.2. Географическая изменчивость частоты совмещения линьки и гнездования. Принято считать, что с продвижением к северной границе ареала число особей, совмещающих линьку и гнездование, увеличивается, так как период пребывания птиц в гнездовой области сокращается. Однако у мухоловки-пеструшки столь отчетливого влияния географической широты на частоту совмещения этих процессов не наблюдается. На севере птицы чаще начинают линять во время гнездования, чем на юге, но в популяциях, обитающих в периферийной зоне ареала выше 60° с.ш., доля таких особей практически не меняется (Nemborg e.a., 2001, наши данные). Сходная частота совмещения этих процессов в обширной зоне от 60° до 68° с.ш. свидетельствует о том, что эта адаптация связана не с длительностью пребывания птиц в гнездовой области, а с более благоприятной, по сравнению с центральными частями ареала, экологической обстановкой, складывающейся здесь в период размножения и позволяющей птицам без ущерба увеличивать суточные затраты энергии.

7.3. Связь линьки с основными параметрами гнездования. Число птиц, совмещающих смену оперения с выкармливанием птенцов, прямо связано со сроками гнездования - при поздних сроках начала кладки и самцы и самки чаще начинали смену оперения до оставления выводком гнезда. Индивидуальные сроки начала линьки также прямо связаны со сроками размножения, причем у самок в большей степени, чем у самцов (соответственно $r=0,59$ и $r=0,34$; $p<0,01$).

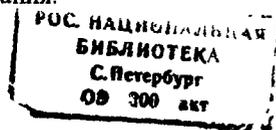
Ход линьки отчетливо зависел от содержимого гнезда. Среди птиц, начавших размножение в одни и те же сроки (во второй-третьей пентадах июня), у гнезд с небольшими кладками (2-5 яиц) линяли 72,2% самцов

($n=73$) и 27,4% самок ($n=95$), а у гнезд с кладками из 6-9 яиц – 56,1% ($n=139$) и 5,7% ($n=159$) соответственно ($F=5,5$; $p<0,05$; $F=22,8$; $p<0,01$). Кроме этого, у птиц различались сроки начала смены оперения и число сменяемых перьев.

Ежегодные вариации числа птиц, приступающих к линьке во время размножения, и сроков ее начала были связаны со сроками прилета в гнездовую область и основными показателями репродуктивного сезона: сроками и успешностью гнездования и с величиной кладки, причем особенно отчетливо это прослеживалось у самцов. Обычно вариации числа линяющих у гнезд птиц связывают с изменчивостью сроков гнездования популяции (Creutz, 1955; Ojanen, Orell, 1982; Hemborg, 1998). Однако, как показывают наши данные, помимо сроков размножения существенное влияние на совмещение линьки и гнездования оказывают и другие факторы, в том числе содержимое гнезд.

7.4. Связь линьки с возрастом птиц. Известно, что в разных частях ареала молодые птицы чаще, чем старые, совмещают линьку с размножением (Slagsfold, Liffeld, 1989; Siikamaki e.a., 1994; Hemborg, 1998). Это подтверждается и нашими данными: в Приладожье птицы младших возрастных классов приступали к смене оперения раньше и чаще совмещали ее с размножением, чем более старые особи. Это отчасти обусловлено меньшим размером кладки и поздними сроками гнездования первогодков. Кроме того, не исключено, что у птиц имеют место и возрастные различия в физиологии. У первогодков процессы, связанные с репродукцией, могут идти с меньшей интенсивностью и в меньшей степени препятствовать началу линьки, чем у особей старшего возраста.

7.5. Влияние весенне-летней погоды на совмещение линьки и гнездования. В популяции прослеживается связь совмещенной с размножением смены оперения с погодой в мае-июне, причем особенно отчетливо она выражена у самцов (Артемьев, 2004). Весенняя погода определяет сроки и основные параметры размножения обследованной популяции и этим опосредованно сказывается на смене оперения. Кроме того, возможно и ее прямое влияние на состояние кормовой базы птиц. Начало линьки приходится на наиболее благоприятный сезон года – разгар лета, но даже в этот период заметно действие климатических факторов на птиц - в популяции прослеживается отчетливое влияние показателей июньской погоды на ход смены оперения. В целом холодная и дождливая погода негативно сказывалась на птицах, сдвигая сроки линьки на более поздние. Очевидно, это влияние было опосредованным, через обилие и доступность основных объектов питания.



7.6. Совместное влияние параметров размножения и весенне-летней погоды на совмещение линьки и гнездования. Основными факторами, определяющими изменчивость сроков послебрачной линьки мухоловки-пеструшки, являются ход размножения и (в большей или меньшей степени) - погода мая и июня. Частота совмещения смены оперения с гнездованием у самцов зависит, в основном, от весенне-летней погоды, а у самок – только от особенностей гнездового сезона (успешности размножения и числа поздних гнезд).

7.7. Влияние линьки на продуктивность гнездования и выживаемость молодых и взрослых птиц. У совмещающих размножение и смену оперения особей не снижалась ни успешность насиживания и выкармливания, ни общая успешность гнездования. Часть самцов, сменяющих оперение, прекращала кормить птенцов, причем участие в выкармливании у таких птиц зависело от объема линьки. По-видимому, именно в связи с интенсивной линькой, у поздних гнезд самцы не появляются вовсе, и воспитанием потомства в них занимаются одни самки.

Линька родителей не оказывала существенного влияния не только на успешность размножения, но и на последующую выживаемость самих взрослых птиц и их потомства. На северном пределе распространения в шведской Лапландии самки из пар, с меняющимися оперение самцами, а также особи, выкармливающие выводки в одиночку, отличались низкой выживаемостью, но в более южных популяциях такого не отмечалось (Hemborg, 1998; наши данные). Судя по приведенным выше данным, у птиц существуют механизмы регуляции сроков и скорости смены оперения в зависимости от вклада в текущее воспроизводство, а также от экологической обстановки сезона. Такая стратегия позволяет им совмещать линьку и гнездование без ущерба для себя, брачного партнера и потомства, и только в экстремальных условиях это может приводить к катастрофическим последствиям.

7.8. Особенности регуляции сроков начала и хода послебрачной линьки. Помимо эндогенной программы контроля послебрачной линьки у мухоловки-пеструшки имеются дополнительные механизмы, корректирующие ее ход в зависимости от особенностей сезона. К числу внешних факторов, оказывающих влияние на смену оперения, относятся сроки размножения, величина кладки и выводка, поведение партнера у гнезда, а также погода мая и июня (определяющая состояние кормовой базы птиц). Под действием этих факторов птицы способны подстраивать сроки и темпы линьки к конкретной экологической обстановке каждого сезона.

7.9. Заключение. Совмещение линьки и гнездования у мухоловки-пеструшки наблюдается в разных частях ареала, по существу это адап-

тивное приспособление не к длительности пребывания в гнездовой области, а к максимально полному использованию ресурсов наиболее благоприятного сезона года.

ГЛАВА 8. ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

8.1. Динамика численности мухоловки-пеструшки в разных частях ареала. Ежегодные изменения плотности гнездового населения имеют место в любой части гнездовой области, однако, судя по характеру колебаний, при продвижении к северу численность популяций становится менее стабильной. Леса таежной зоны в районе наших исследований довольно благоприятны для птиц и по степени стабильности гнездового населения лишь незначительно уступают оптимальным биотопам центральных частей ареала.

8.2. Зависящие от плотности механизмы регуляции численности. Как было показано в главе 6, у мухоловки-пеструшки исключительно редко отмечалось действие зависящих от плотности механизмов снижения продуктивности размножения. Однако уровень смертности птиц во внегнездовой период в обследованной популяции зависел от плотности населения. Аналогичные результаты получены в южной Англии и в северной и южной Финляндии (Järvinen, 1987b; Stenning et. al., 1988). По мнению большинства исследователей, снижение уровня воспроизводства под влиянием плотности гнездового населения, играет незначительную роль в регуляции численности птиц (Kluyver, 1951, 1966; Kluyver, Tinbergen, 1953; Лэк, 1957; Wynne-Edwards, 1962; Perrins, 1965; Lack, 1966; Данилов, 1969; Krebs, 1970; Haartman, 1971; Balen, 1973; Klomp, 1980; Newton, 1980; Паевский, 1985; Зимин, 1988). Значительно большее влияние на динамику популяций разных видов оказывает территориальное поведение, а также смертность во внегнездовой период, прямо связанная с плотностью населения. Очевидно, такая регуляция численности характерна для птиц многих видов, в том числе и для мухоловки-пеструшки.

8.3. Влияние основных демографических показателей на динамику численности птиц

Состав гнездового населения. Данные, полученные в разных частях ареала, свидетельствуют о том, что состав населения мухоловки-пеструшки на контролируемых исследователями участках ежегодно на 50-70% обновляется за счет притока иммигрантов и эта, наиболее многочисленная категория птиц, во многом определяет динамику численности на ограниченных территориях. В Приладожье плотность местного населения

была прямо связана с числом птиц всех категорий: резидентов, иммигрантов и автохтонов, однако ее динамика фактически определялась лишь изменениями численности иммигрантов. Ежегодные изменения численности птиц сопровождалась и изменением соотношения иммигрантов и резидентов. Так как рост плотности населения происходил в основном за счет притока иммигрантов, их доля возрастала в годы подъема численности, а доля резидентов увеличивалась в годы депрессии. Уровень изменения численности, рассчитанный как разность между показателями плотности населения в текущем и предшествующем сезоне, был прямо связан с процентом иммигрантов как среди самцов ($r=0,54$; $p<0,01$), так и среди самок ($r=0,39$; $p=0,06$). Обратная связь этого показателя выявлена с относительным числом резидентов каждого пола ($r=-0,55$; $r=-0,44$; $p<0,01$). Таким образом, резиденты составляли относительно стабильное ядро этой популяции, а изменения численности происходили в основном за счет иммигрантов. Особи местного происхождения, в силу своей малочисленности, на динамику гнездового населения существенного влияния не оказывали.

Состояние популяции и уровень воспроизводства. Уровень плотности населения в предшествующем сезоне положительно сказывался на плотности гнездового населения в текущем сезоне, однако ни общая успешность, ни продуктивность размножения на этот параметр влияния не оказывали. Лишь показатели плотности населения после вылета птенцов из гнезд (сумма слетков и взрослых птиц на единицу площади) в последующем отражались на числе гнездящихся птиц. Пошаговый регрессионный анализ этих факторов показал, что наиболее значимое влияние на плотность гнездового населения (y) оказывала максимальная осенняя плотность популяции в предшествующем сезоне (x_3). Уравнение регрессии имеет вид $y=0,09+0,54x_3$ ($R^2=34,8$). Сходные данные получены и в других частях ареала. В южной Англии наиболее сильное влияние на динамику численности птиц оказывал этот же показатель - осенняя плотность населения (Stenning et. al., 1988), в финской Лапландии - сумма вылетевших из гнезд птенцов (Järvinen, 1989), в Германии в окрестностях Брауншвейга - число успешных гнезд на контролируемой территории (Winkel, 1989), а на Куршской косе - число молодых особей, отловленных в послегнездовой период (Sokolov, 2000).

Верность территории и выживаемость птиц. Как отмечалось в главе 5, показатели верности птиц территории отражают степень привязанности к району гнездования и уровень выживаемости птиц во внегнездовой период. В условиях Приладожья изменения частоты возврата птиц в район прежнего гнездования или рождения положительно коррелировали

с плотностью населения. Пошаговый регрессионный анализ позволил получить уравнение регрессии, отражающее связь плотности населения (y) с верностью территории птиц разного пола и возраста: $y=0,09+0,33x_4+0,45x_5$ ($R^2=51$), где x_4 - процент возврата самцов (от числа помеченных в предшествующем сезоне), x_5 - относительное число рекрутов - первогодков местного происхождения обоего пола, вошедших в состав гнездового населения. Дисперсионный анализ этого уравнения показал, что оба фактора оказывают существенное влияние на функцию: первый определяет ее дисперсию на 30%, второй - на 21%. В район прежнего гнездования возвращается большинство выживших самцов, поэтому процент возврата фактически отражает выживаемость этой группы птиц. Этот показатель положительно связан с общим числом птиц-резидентов обоего пола в составе гнездового населения ($r=0,41$; $p<0,05$) и, следовательно, он отражает общую выживаемость взрослых птиц вне сезона размножения.

Особи автохтонного происхождения играют незначительную роль в динамике гнездового населения контролируемой территории. Однако, число рекрутов-первогодков положительно коррелирует со всеми группами птиц в составе местного населения: наиболее сильно с числом иммигрантов ($r=0,76$; $p<0,001$) и автохтонов ($r=0,69$; $p<0,001$), несколько слабее - с числом резидентов ($r=0,52$; $p<0,01$). Очевидно, данный показатель отражает выживаемость первогодков вне сезона размножения. Следовательно, относительное число рекрутов отражает не только вклад местных первогодков в динамику гнездового населения, но и является показателем интенсивности притока иммигрантов. Таким образом, полученное выше уравнение фактически показывает связь плотности населения с выживаемостью птиц разных возрастных групп вне сезона размножения.

Совместное влияние основных параметров демографии на численность птиц. Пошаговый регрессионный анализ всех факторов, рассмотренных в этом разделе, позволил получить уравнение регрессии, наиболее полно описывающее динамику численности обследованной популяции. Оно имеет вид $y=0,09+0,24x_3+0,29x_4+0,53x_6$ ($R^2=82$). Дисперсионный анализ этого уравнения показал, что изменения численности в значительной степени связаны с динамикой всех трех переменных: ее дисперсия на 34,8% определяется максимальной осенней плотностью населения (x_3), на 25,3% - уровнем возврата самцов (x_4) и на 22,1% - числом иммигрантов (x_6). Поскольку особи местного происхождения составляют незначительную часть гнездового населения, продуктивность размножения птиц на контролируемой площади сама по себе не играет большой роли в изменениях локальной численности. Од-

нако она отражает эффективность размножения птиц на более обширных сопредельных территориях, и поэтому ее влияние на изменчивость плотности населения велико. Приведенные выше результаты свидетельствуют о том, что основную роль в динамике местного населения играют три относительно независимых процесса: исходный уровень численности и интенсивность воспроизводства, выживаемость вне сезона размножения и перераспределение птиц по территории (иммиграция и эмиграция).

8.4. Влияние погоды и весенней фенологии на динамику численности. В разных частях ареала погодные условия весны влияют на плотность гнездового населения, причем наиболее существенное значение для птиц имеет температурный режим в период прилета в район размножения. В финской Лапландии отмечены прямые корреляции численности птиц со среднесуточными температурами воздуха с середины мая по июнь (Järvinen, 1983, 1989). На Куршской косе число гнездящихся птиц связано с температурами апреля (Sokolov, 2000). В Приладожье плотность гнездового населения зависела от хода майских температур воздуха (Артемьев, 2002), причем наиболее сильная корреляция этого параметра отмечена с температурой второй декады мая – периода прилета и распределения по территории основной массы птиц (табл. 1). С ходом майских температур воздуха были связаны основные показатели, определяющие динамику популяции: выживаемость или верность территории местных взрослых и молодых птиц и уровень притока иммигрантов. Среднемесячная температура мая положительно коррелировала с уровнем возврата самцов ($r=0,4$; $p<0,05$) и относительным числом рекрутов-первогодков ($r=0,42$; $p<0,05$), а также с общим числом птиц иммигрантов обоего пола ($r=0,47$; $p<0,05$).

Для оценки вклада погодных факторов в изменения плотности местного населения мы провели двухфакторный регрессионный анализ, в качестве одной переменной использована максимальная осенняя плотность населения предшествующего сезона (x_3) - демографический показатель, оказывающий наиболее сильное влияние на динамику обследованной популяции, а в качестве второй - среднесуточную температуру воздуха во второй декаде мая (x_7). Уравнение регрессии имеет вид: $y=0,17+0,46x_3+0,3x_7$ ($R^2=53$). Дисперсионный анализ показал, что оба фактора вносят значительный вклад в дисперсию функции, первый определяет ее на 23%, а второй – на 30%. Следовательно, в динамике численности обследованной популяции весенняя погода играет не менее важную роль, чем основные демографические показатели. В литературе по экологии мухоловки-пеструшки практически нет сравнимых данных о влиянии на птиц весенней погоды в разных частях ареала. Считается, что

на периферии области распространения влияние климатических факторов на динамику популяций животных разных систематических групп проявляется в значительно большей степени, чем в ее центральных частях (Майр, 1968, 1974). Это подтверждается приведенными выше данными о связи плотности населения птиц Приладожья с ходом весенних температур, а также значительно меньшей стабильностью численности северных популяций.

Существенные различия температурного режима в разных частях ареала, запаздывание хода весенних фенологических процессов при продвижении к северу, в том числе более позднее развитие кормовой базы, а также общая неустойчивость климатических факторов - все это должно вести к большей зависимости птиц северных популяций от внешних условий. Погодные факторы могут действовать на птиц: 1) через изменение уровня смертности (Паевский, 1985) (на наших материалах получено косвенное подтверждение этому, так как показатель возврата самцов на места прежнего гнездования фактически отражает их выживаемость, а его прямая связь с ходом майских температур отчетливо прослеживается); 2) через угнетение хода физиологических процессов, связанных с репродукцией (прохолостание птиц); 3) через перераспределение птиц по ареалу (Енемар, 1949; Данилов, 1966; Шутов и др., 1984; Зимин, 1988; Головатин, 2002). Не исключено, что в природе эти механизмы могут действовать одновременно, а в разных популяциях их вклад в динамику численности, будет существенно различаться.

8.5. Заключение. Весеннее территориальное поведение препятствует «перенаселению» птиц и лишь в редких случаях показатели плотности населения достигают критической величины, превышающей уровень экологической емкости местообитаний. Поэтому, несмотря на повышение численности птиц в местах развески ИГ, зависящие от плотности механизмы регуляция воспроизводства в популяциях этого вида проявляются сравнительно редко. Анализ собственных и опубликованных материалов показал, что в разных частях ареала основной контроль численности птиц осуществляется через зависящую от плотности смертность во внегнездовой период.

Разные по отношению к территории группы птиц вносят различный вклад в изменения плотности гнездового населения в Приладожье. Резиденты составляют относительно стабильное ядро местного населения, а изменения численности птиц в основном определяются интенсивностью притока иммигрантов, особи-автохтоны не оказывают на нее существенного влияния. Среди основных демографических параметров наиболее значимое влияние на плотность популяции оказывали: показатель

максимальной осенней плотности населения, уровень возврата самцов и число птиц-иммигрантов. Это свидетельствует о том, что основную роль в динамике местного населения играют три относительно независимых процесса: исходный уровень численности и интенсивность воспроизводства, выживаемость вне сезона размножения и перераспределение птиц по территории (иммиграция и эмиграция). В динамике численности обследованной популяции не менее важную роль, чем основные демографические показатели играет весенняя погода - ход температур воздуха в период прилета и распределения птиц по территории. Получено косвенное подтверждение связи погодных условий с уровнем смертности мухоловок-пеструшек в весенний период. Предполагается, что ход майских температур воздуха влияет не только на выживаемость, но и на вступление первогодков в размножение, а также на перераспределение птиц по территории в северной части ареала.

ВЫВОДЫ

1. В северной зоне, несмотря на сокращенный период благоприятных условий, сохраняются стабильно функционирующие популяции. Ряд важных параметров - возрастная структура гнездового населения, продолжительность жизни, уровень смертности взрослых и молодых птиц не меняются в пределах всего ареала.

2. Основной контроль численности птиц, как и в других частях ареала, осуществляется через зависящую от плотности смертность во внегнездовой период.

3. Специфика северной популяции проявляется, прежде всего, в широте амплитуды изменений всех параметров, что обусловлено особенностями действующих здесь факторов и, прежде всего, неустойчивостью весенне-летней погоды. Жесткий пресс климатических факторов существенно трансформирует и нивелирует воздействие других факторов. Резкие колебания весенних температур не только сказываются на сроках всех фенологических явлений, но опосредованно влияют на плотность гнездового населения, участие первогодков в размножении, частоту полигинии, продуктивность размножения, ход линьки, выживаемость особей всех возрастных групп.

4. Плотность гнездового населения и ее изменения определяются, прежде всего, исходным уровнем численности птиц и интенсивностью воспроизводства, выживаемостью вне сезона размножения и перераспределением по территории (иммиграция и эмиграция). Об этом свидетель-

ствуют высокая связь показателей плотности гнездового населения с показателями максимальной осенней плотности, уровня возврата самцов и притока иммигрантов.

5. Динамика обследованной популяции в большой степени зависит от весенней погоды и, прежде всего, от колебаний температур воздуха в период прилета и распределения по территории. Предполагается, что именно майские температуры влияют на выживаемость особей всех возрастных групп, вступление первогодков в размножение, а также на перераспределение птиц по территории в северной зоне ареала.

6. Разные по отношению к территории группы птиц вносят различный вклад в изменения плотности гнездового населения. Относительно стабильное ядро местного населения составляют резиденты, а изменения численности определяются в основном интенсивностью притока иммигрантов. Особи-автохтоны в силу своей малочисленности не оказывают на несущественного влияния.

7. Доля иммигрантов, за счет которых ежегодно происходит обновление значительной части местного населения, возрастает на северной периферии ареала.

8. На возврат птиц в район прежнего гнездования влияет комплекс факторов, общих для всей области обитания вида: индивидуальные особенности птиц, пол, происхождение, возраст, ход размножения, условия среды обитания и пр. При этом в северной зоне ареала на первое место выходят погодные условия весны, а конкуренция за места гнездования, возраст и уровень затрат энергии на репродукцию не оказывают существенного влияния.

9. При сохранении общего для вида характера отношения к территории, верность району гнездования и рождения у птиц северных популяций снижается. Однако при этом сохраняется обычная для других частей ареала дальность гнездовой дисперсии у «верных» территории особей, в том числе птиц разного возраста и происхождения, а также наследственный характер «верности» территории. Это подтверждает гипотезу Л Хартамана (1949, 1960) о полиморфизме птиц по отношению к территории.

10. Масштабы и характер расселения молодых птиц во многом зависят от особенностей ландшафта. Верность району рождения, помимо прочих факторов, связана с весенней погодой в год первого гнездования.

11. Участие первогодков в размножении, зависит от погодных особенностей сезона - ранние, теплые весны стимулируют, а поздние и холодные - сдерживают их вступление в воспроизводство. Специфика местных условий сказывается на характере паробразования. В связи со сжатыми сроками прилета на места гнездования особей разного пола и

возраста, здесь, в отличие от центральных частей ареала, нет подбора партнеров в парах по возрасту.

12. У птиц северных популяций сохраняется видовой стереотип брачных отношений, но частота полигинии существенно варьирует по годам в зависимости от ситуации, в которой оказываются птицы в предгнездовой период. В годы с теплой весной частота таких браков возрастает в связи с ростом активности токового поведения самцов. Предполагается, что эта форма брака развилась как механизм, направленный на максимальное использование репродуктивного потенциала популяции.

13. Репродукция птиц в таежной зоне (в том числе особей с разными формами брачных отношений) в целом характеризуется высокими итоговыми показателями. Сезонное снижение успешности и продуктивности размножения здесь происходит не столь быстро, как в широколиственных лесах, предполагается, что состояние кормовой базы в таежных лесах остается благоприятным для выкармливания птенцов в течение более длительного периода времени.

14. У мухоловки пеструшки плотность гнездового населения редко влияет на основные параметры гнездования, обычно это происходит лишь при ее искусственном увеличении до уровня, превышающего экологическую емкость угодий. В лесах северной части ареала птицы селятся с невысокой плотностью, поэтому здесь обычно не наблюдается регуляции продуктивности гнездования механизмами, зависящими от плотности.

15. Комплекс факторов, влияющих на гнездование мухоловки пеструшки в северной зоне ареала, в целом остается таким же, как и в его центральной части, но здесь важное значение приобретает весенняя погода, отличающаяся крайней неустойчивостью. В основном именно она определяет сроки размножения популяции и сказывается на величине кладки и итоговых параметрах репродукции.

16. Предполагается, что влияние температур на сроки начала и величину кладки осуществляется 1). через угнетение или стимуляцию хода физиологических процессов, связанных с репродукцией; 2). через состояние кормовой базы ранней весной, влияющее на сроки гнездования птиц и служащее индикатором будущего обилия корма; 3). в качестве факторов, корректирующих время старта гнездования (или ключа к развитию других корректирующих факторов).

17. Важным адаптивным приспособлением, позволяющим виду максимально использовать ресурсы среды обитания, является совмещение размножения и линьки. Установлено, что под влиянием внешних факторов происходит корректировка хода линьки: сроки и темпы

смены оперения подстраиваются к конкретной экологической обстановке каждого сезона.

18. В регуляции сроков начала и хода послебрачной линьки у мухоловки-пеструшки участвует комплекс дополнительных сигнальных факторов. К их числу относятся сроки прилета в район гнездования и начала размножения, погодные условия в весенне-летний период, величина кладки и выводка и поведение партнеров у гнезда. У самцов процесс смены оперения более пластичен, чем у самок, они реагируют на большее число внешних факторов и легче приспосабливаются к особенностям сезона.

19. К основным видовым особенностям, которые позволили мухоловке пеструшке освоить обширную территорию и обеспечили устойчивое существование ее популяций в разных природных и климатических зонах, можно отнести: широкую норму реакции по отношению ко многим факторам среды обитания, относительно подвижные территориальные связи, неприхотливость в выборе биотопов, пластичность питания и кормового поведения, способность к адаптивным изменениям сроков размножения и линьки в ответ на изменчивость внешних условий.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Артемьев А.В. Послегнездовые перемещения молодых мухоловок-пеструшек // Тез. Всесоюз. конф. молодых ученых "Экология гнездования птиц и методы ее изучения". - Самарканд, 1979. - С. 19-20.
2. Артемьев А.В. Совмещение линьки и гнездования у мухоловки-пеструшки // Тез. докл. IX Симпозиума "Биологические проблемы Севера". - Сыктывкар, 1981. - Ч.2. - С.5.
3. Артемьев А.В. Биология лесных воробьиных птиц южной Карелии в послегнездовой период. Автореферат дисс. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. - М., 1985. - 20 с.
4. Артемьев А.В. Индивидуальная изменчивость сроков размножения и линьки у мухоловки-пеструшки // Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. общества и IX Всесоюз. орнитол. конф. "Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование". - Л., 1986. - Ч. 1. - С. 41-42.
5. Артемьев А.В. Основные репродуктивные показатели и величина возврата мухоловок-пеструшек в район гнездования // Тез. докл. XII Прибалт. орнитол. конф. - Вильнюс, 1988. - С. 9-11.
6. Артемьев А.В. Формирование гнездового населения мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье // Тез. докл. республ. конф.

- молодых ученых, специалистов, студентов "Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии".- Петрозаводск, 1989.- С. 8-11.
7. Артемьев А.В. Демография популяции мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье. Структура гнездового населения // Экология наземных позвоночных.- Петрозаводск, 1991.- С. 57-64.
 8. Артемьев А.В. Биология гнездования большой синицы *Parus major* в юго-восточном Приладожье // Русский орнитологический журнал.- 1993.- Т. 2, вып. 2.- С. 201-207.
 9. Артемьев А.В. О норме реакции некоторых признаков у мухоловки-пеструшки // Материалы VI совещания "Вид и его продуктивность в ареале".- С-Пб., 1993.- С.77-78.
 10. Артемьев А.В. Отношение к территории у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в юго-восточном Приладожье // Территориальное поведение птиц.- Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1994. - С. 92-112.
 11. Артемьев А.В. Форма брачных отношений и возраст партнеров у мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье // Экология и охрана окружающей среды. Тез. докл. 2-й междунар. научно-практ. конф.- Пермь: Изд-во Пермского государственного педагогического университета, 1995.- Ч. 4.- С. 77-79.
 12. Артемьев А В Индивидуальные вариации летних явлений годового цикла у мухоловки-пеструшки в Приладожье // Орнитология.- М.: Изд-во МГУ, 1995.- Вып. 26.- С. 33-44.
 13. Артемьев А.В. Структура и динамика популяции мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье // Экология популяций: структура и динамика Материалы Всероссийского совещания (Пушчино, 1994).- М.: Наука, 1995.- Ч.1.- С. 216-223.
 14. Артемьев А В Демография популяции мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала // Тез. докл. юбилейной научной конф. "50 лет Карельскому научному центру Российской Академии Наук".- Петрозаводск, 1996.- С. 31-33.
 15. Артемьев А.В Демография мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca*, (Passeriformes, Muscicapidae) в северной зоне ареала // Зоол. журн.- 1998.- Т. 77, № 6.- С. 706-714.
 16. Артемьев А.В. Демография мухоловки-пеструшки в Приладожье. Характеристика репродуктивного цикла // Фауна и экология наземных позвоночных животных республики Карелия.- Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998.- С. 32-57.
 17. Артемьев А.В. Особенности динамики численности птиц в таежных биоценозах (на русском и английском языках) // Биологические осно-

- вы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии.- Петрозаводск, 1999.- Тез. докл. междунар. конф. и выездной научн. сессии. Отдел Общей биологии РАН.- Петрозаводск, 1999.- С. 68-69, С. 259-260.
18. Артемьев А.В. Основные итоги исследования биологии мухоловки-пеструшки в южной Карелии // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Междунар. конф. (XI Орнитол. конф.).- Казань: Изд-во "Матбугат йорты", 2001.- С. 47-48.
 19. Artemiev A.V. Dynamics of numbers of the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the northern part of its breeding range // Avian ecology and behaviour. Proceeding of the biological station "Rybachy".- St.Peterburg, 2001.- V.6.- P. 55-56.
 20. Артемьев А.В. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca*, (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн.- 2002.- Т. 81, № 7.- С. 841-849.
 21. Артемьев А.В. Совмещение линьки и гнездования у птиц дальних мигрантов: основные закономерности хода смены оперения у мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca*, (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн.- 2004.- Т. 83, № 9.- С. 1127-1137.
 22. Артемьев А.В., Головань В.И. О территориальном распределении молодых мухоловок-пеструшек // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР.- Петрозаводск, 1983.- С. 29-34.
 23. Артемьев А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Сазонов С.В., Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Отряд Воробьиные – Passeriformes // Орнитофауна Карелии.- Петрозаводск, 1993.- С. 108-184.
 24. Артемьев А.В., Харлашкина Е.Н. Возрастная структура популяции мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье // Тез. докл. республ. конф. молодых ученых, специалистов, студентов "Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии". - Петрозаводск, 1989.- С. 11-13.
 25. Зимин В.Б., Артемьев А.В. Большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* L.) как разоритель гнезд птиц-дуплогнездников в тасжных лесах Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных животных республики Карелия.- Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998.- С. 74-86.
 26. Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. Адаптивные особенности годовых циклов воробьиных птиц в северных зонах ареала // Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. общества и IX Всесоюз. орнитол. конф. "Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование". - Ленинград, 1986.- Ч. 1.- С. 242-243.

27. Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. Адаптивные особенности годовых циклов птиц, обитающих у северных границ ареала // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера.- Владивосток, 1988.- С. 60-67, 207-208.
28. Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Артемьев А.В. Эффективность различных методов контроля возврата птиц на места кольцевания // Тез. докл. XI Прибалт. орнитол. конф.- Таллин, 1983.- С. 91-93.
29. 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 1988-1999 гг. М.: Центр кольцевания птиц, 2002.- С. 73-116.
30. 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. (Матер. междунар. конф., посв. 50-летию Института биологии Кар НЦ РАН.- Петрозаводск, 2003.- С. 55-60.
31. Рымкевич Т.А., Артемьев А.В. Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР.- Л.: Изд-во ЛГУ, 1990.- С. 145-153.
32. Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В. Общая характеристика орнитофауны // Разнообразии биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды.- Петрозаводск, 2003.- С. 139-150.
33. Both C., Artemyev A.V., Blaauw B., Cowie R.J. et. al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier // Proceedings of the Royal Society of London.- Ser. B. - 2004. -V. 271. - P. 1657-1662.
34. Both C., Sanz J. J., Artemyev A.V., Blaauw B. et. al. Pied flycatchers travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and migration conditions on breeding date // *Ardea* 93. – в печати.

Приложение

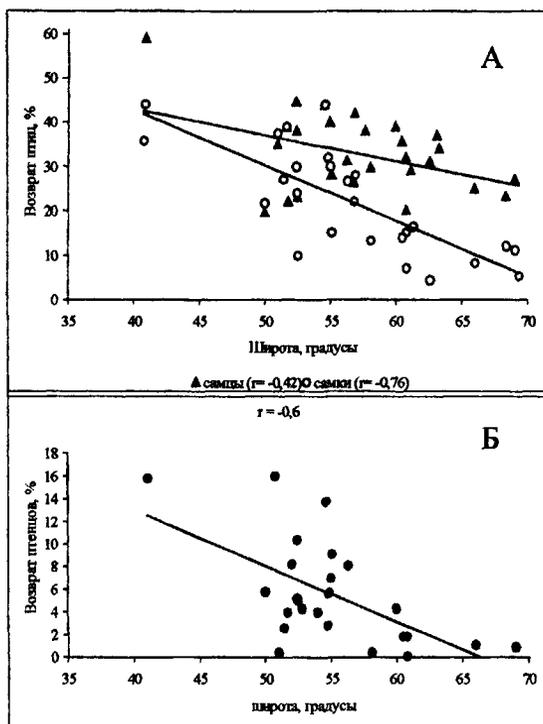


Рис. 1. Широтная изменчивость частоты возрастных форм мухоловок-пеструшек в район гнездования (А) и рождения (Б) (по: Trettau, Merkel, 1943; Enemar, 1948; Naartman, 1951, 1960; Trettau, 1952; Лухачев, 1955, 1961; Creutz, 1955; Чаун, 1958; Curio, 1959, 1960; Berndt, 1962; Капович, 1962; Lack, 1966; Ristow, 1975; Askenmo, 1979; Winkel, 1982; Jährvinen, 1983, 1993; Nyholm, Myhrberg, 1983; Harvey et al., 1985; 1988; Nyholm, 1986; Røskoft et al., 1989; Соколов и др., 1989; Slagsvold, Liffeld, 1988, 1990; Sternberg, 1989; Leivits, Vilbaste, 1990; Соколов, 1991; Potti, Montalvo, 1991; Lundberg, Alatalo, 1992; Winkel, Winkel, 1993; Siikamaki,

Hovi, 1997; Eeva, Lehtikoinen, 1998; Hemborg, 1999; Sanz, 2001; Slagsvold et al., 2001; Гаишков, 2003; Both et al., in press; наши данные)

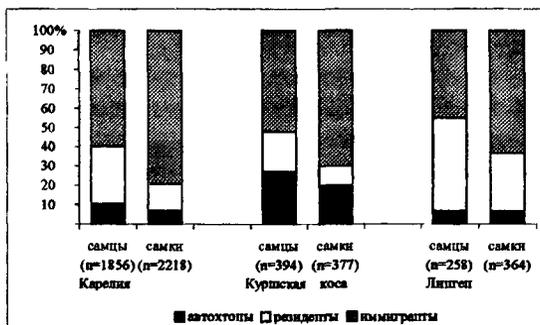


Рис. 2. Состав местного населения мухоловки в Карелии (наши данные), на Куршской косе (Соколов, 1991) и в северо-западной Германии (Winkel, 1982)

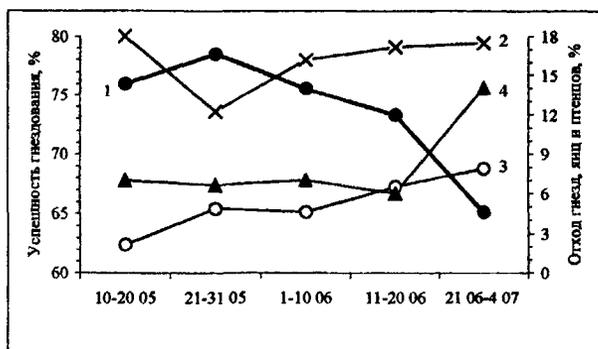


Рис. 3. Показатели успешности размножения мухоловки-пеструшки в Карелии при разных сроках начала кладки (1979-2004 гг.). По левой оси: 1 - общая успешность гнездования (отношение числа слетков к числу отложенных яиц). По

правой оси: 2 - отход гнезд; 3 - частичный отход яиц, 4 - птенцов

Таблица 1. Корреляционные связи плотности гнездового населения птиц Карелии с некоторыми параметрами демографии, гнездовой биологии и погодой в 1981-2004 гг.

| Показатель | r | p |
|--|--------------|--------|
| Предшествующий сезон | | |
| плотность гнездового населения (пар/га) | 0,54 | <0,01 |
| общая успешность размножения (слетков/яиц) | -0,1 | ns. |
| число выкормленных птенцов на 1 самку | 0,16 | ns. |
| сумма вылетевших из гнезд птенцов на 1 га | 0,58 | <0,01 |
| осенняя плотность (сумма слетков и взрослых птиц/га) | 0,59 | <0,01 |
| Текущий сезон | | |
| возврат самцов (%) | 0,55 | <0,01 |
| возврат самок (%) | 0,26 | ns. |
| рекрутов первогодков (% от суммы слетков) | 0,63 | <0,001 |
| дата начала 1 кладки | -0,60 | <0,01 |
| медиана начала кладки популяции | -0,21 | ns. |
| число дней от 1 кладки до медианы начала кладки | 0,49 | <0,05 |
| общая длительность сезона начала кладок | 0,51 | <0,05 |
| дата накопления суммы эффективных температур 150С ⁰ | -0,45 | <0,05 |
| среднемесячная температура воздуха в мае | 0,41 | <0,05 |
| среднесуточная температура с 11 по 20 мая | 0,61 | <0,01 |

Изд лиц № 00041 от 30.08.99 Подписано в печать 20.09.05.
Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 2,9. Усл. печ. л. 2,8 Тираж 100 экз. Изд. № 61. Заказ № 525

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

№ 15995

РНБ Русский фонд

2006-4

12964