Популяционная экология большой синицы, Parus major в таежных лесах Приладожья.

А.В. Артемьев

Исследования, проведенные в 1979-2004 гг. в Карелии (6046′ с.ш., 3248′ в.д.), показали, что таежные леса представляют для большой синицы субоптимальные местообитания, что проявляется в низкой плотности и значительном преобладании первогодков в составе гнездового населения.

Сроки начала кладки зависели от биотопа и хода апрельских температур воздуха. Величина кладки не зависела ни от плотности населения, ни от биотопа. Выявлена необычная тенденция влияния возраста самки на сроки и величину кладки: первогодки гнездились раньше старых птиц, откладывали больше яиц и выкармливали больше слетков. Возраст самца сказывался на сроках размножения, но не влиял на величину кладки. Предполагается, что, в районе исследований внешние факторы действуют на птиц сильнее чем возраст, и на их фоне возрастные различия исчезают или существенно трансформируются.

Вторые кладки имели 47.8% пар, успешно выкормивших первый выводок. Плотность гнездового населения и возрастной состав пар не влияли на частоту бициклии. В разнообразных по составу пород древостоях птицы приступали ко второму циклу размножения чаще. Среднемесячная температура воздуха в феврале, положительно влияла на частоту бициклии, очевидно воздействуя на состояние кормовой базы, через успешность зимовки беспозвоночных животных.

До вылета выводка сохранилось около 77% гнезд, а 67.9% отложенных яиц дали слетков. Успешность размножения не зависела от плотности гнездового населения, биотопа, возрастного состава популяции и сроков размножения. Основную роль в ее динамике играли частичный отход птенцов, доля погибших гнезд и среднемесячная температура воздуха в мае. Продуктивность размножения составила в среднем 10 слетков на пару гнездящихся птиц за сезон. Она зависела от успешности гнездования, частоты бициклии, особенностей зимней и весенней погоды.

Низкая плотность гнездового населения большой синицы в Приладожье препятствует действию плотность зависимых механизмов регуляции плодовитости, поэтому репродуктивная стратегия популяции направлена на максимальный уровень воспроизводства, ограничиваемый только возможностями птиц и ресурсами среды обитания.

Плотность гнездового населения практически не зависела от продуктивности размножения в предшествующем сезоне. Она определялась интенсивностью притока иммигрантов и выживаемостью птиц во внегнездовой период. Определенное влияние на нее оказывала погода в критические периоды годового цикла – во время осеннего и весеннего перераспределения по территории и зимовки.

Key words: Большая синица, таежные леса, плотность населения, биология гнездования, продуктивность размножения, механизмы регуляции численности.

Address: Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 185610 Petrozavodsk, Russia. E-mail: artem@ karelia.ru

1. Introduction

Ареал номинального подвида большой синицы включает в себя почти всю Европу и значительную часть Азии, по широте он растянут от Турции до севера Скандинавии, а по долготе - от Атлантического океана до побережья Охотского моря (Cramp, Perrins, 1993). Условия обитания птиц на такой обширной территории самые разнообразные, и поэтому ответ разных популяций на изменение внешних факторов может существенно различаться. В этой связи большой интерес представляет сравнительный анализ экологии и динамики популяций из разных частей ареала для выявления как общих закономерностей, так и особенностей, связанных с локальными условиями. Большинство детальных исследований по биологии большой синицы проведено на птицах номинального и британского подвидов в европейских широколиственных и смешанных лесах (Kluyver, 1951, Лэк, 1957, Perrins, 1965, Cramp, Perrins, 1993, Лихачев, 2002, и др.). Настоящая работа посвящена подробному анализу экологии популяции в лесах таежной зоны Европейской России, в условиях, существенно отличающихся от центральных частей видового ареала по климату, характеру растительности и ряду других параметров.

2. Materials and methods

Работа выполнена в 1979-2004 гг. на стационаре Маячино Института биологии Карельского научного центра РАН (6046′ с.ш., 3248′ в.д.), расположенном на юго-восточном берегу Ладожского озера (Олонецкий район Карелии). Район исследований относится к подзоне средней тайги. Ландшафт здесь сильно заболоченный: древостои с сухими почвами занимают 8% площади, а основная их часть расположена на свежих и влажных, или сырых и мокрых почвах. Среди лесов преобладают сосняки, они занимают 65% лесопокрытой площади, ельники занимают 16%, осинники – 10%, березняки - 8% и ольшанники - 1%. Сильная антропогенная трансформация территории привела к существенному изменению возрастной структуры древостоев, при этом их породный состав за последние 125-135 лет претерпел меньшие изменения, т.к. на местах рубок сосновых лесов, обычно вырастают сосновые и сосново-лиственные молодняки, а ельники восстанавливаются через стадию лиственного леса (Волков и др., 1990).

Для обследуемой территории и всего региона характерна продолжительная, но относительно мягкая зима и прохладное лето. Снежный покров лежит около 125 дней, температуры выше 0 держатся в среднем 205 дней в году (с 10 апреля по 1ноября), а выше +5 – 160 дней (с 29 апреля по 6 октября). Апрель довольно прохладный, средняя многолетняя температура этого месяца на широте Петрозаводска всего 1.2, что несколько ниже температуры самого холодного месяца года на юге Англии, в Голландии, в равнинных частях Швейцарии и некоторых других областях ареала большой синицы (Алисов и др., 1954). Весенняя погода неустойчивая, что обусловлено чередованием вторжений воздушных масс из Атлантики и Арктики (Агроклиматический справочник, 1959, Романов, 1961). В связи с этим здесь отмечается повышенная, по сравнению с центральными областями России, нестабильность сроков многих фенологических явлений (Минин, 1992).

Для привлечения птиц использовались дощатые синичники обычных размеров (Благосклонов, 1991). Они были вывешены в характерных для региона типах леса, основная масса в спелых сосновых (7С, 2Е, 1Б) и сосново-березовых лесах разного возраста (5С, 5Б), часть в спелых ельниках (7 Е, 2 С, 1 Б), елово-сосновых (4 Е, 3 С, 2 Б, 1 Ол) и лиственно-хвойных лесах (3 Б, 2 Ол, 2 Ос, 2 Е, 1 С) и черноольшанниках (8 Ол, 1 Е, 1 Б). Первые 150 синичников вывешены в 1979 г., еще 200 штук - в 1980, в последующие годы число пригодных для синиц гнездовий изменялось от 270 до 400 (рис. 1). Большинство из них было размещено линиями вдоль дорог, квартальных просек и мелиоративных канав, с интервалом в 20-100 м, в среднем около 40 м. Кроме того были заложены 3 площадки по 15, 25 и 50 гнездовий с плотностью развески около 10 синичников на 1 га. Участки развески располагались на территории около 10 км2 в сплошном лесном массиве в 25 км от небольшого города Олонца. Для оценки плотности гнездового населения учитывали только площадь ближайших окрестностей гнездовий. При развеске линией в расчет включали 100 м полосу вдоль нее (по 50 м с каждой стороны), а к ее протяженности добавляли 100 м (по 50 м от крайних синичников). При развеске площадками в расчет включали 50 м полосу, прилегающую к крайним рядам гнездовий. С 1980 г. эта площадь составляла 120-170 га, в среднем – 145 га. Данные о числе гнездовий по биотопам и их заселенности большой синицей приведены в таблице 1.

Ежегодно прослеживали судьбу всех гнезд, фиксировали сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания, проводили практически сплошное мечение птенцов. Взрослых птиц (87% самок и 84% самцов) отлавливали на гнездах во время выкармливания 7-14-дневных птенцов и метили стандартными кольцами. Их возраст определяли по контрасту кроющих перьев крыла (Виноградова и др., 1976, Swensson, 1975). В 1979-2004 гг. в синичниках гнездилось 159 пар птиц (от 1 до 18 пар в год), у них была прослежена судьба 235 гнезд. Ежегодные сроки начала размножения определяли по появлению 1 яйца в наиболее раннем гнезде. Средние ежегодные даты начала размножения популяции рассчитывали по принятой у западноевропейских орнитологов методике (Both et. all., 2004) – по кладкам начатым в течение 30 дней после появления наиболее ранней в сезоне - без учета повторных и вторых гнезд. Успешность размножения оценивали по относительному числу гнезд, сохранившихся до вылета птенцов, а также по соотношению числа слетков, покинувших синичники, и суммарного числа отложенных яиц. Отдельно определяли эмбриональную смертность (отход яиц без учета погибших кладок) и частичный отход птенцов (без учета погибших выводков). Общую успешность насиживания и выкармливания оценивали с учетом гибели кладок и выводков. Среднюю величину выводка рассчитывали только для гнезд, из которых вылетел по крайней мере 1 птенец. Продуктивность размножения определяли по соотношению числа слетков, покинувших синичники, и числа гнездившихся в них самок. Предварительные итоги исследований гнездовой биологии опубликованы ранее (Артемьев, 1993).

Принято считать, что изменения численности птиц в искусственных гнездовьях отражают реальное состояние популяции на сопредельных участках леса. Для исследуемого региона характерна очень низкая плотность населения большой синицы (таб. 1) из-за чего, объем собранного материала по годам был невелик, несмотря на значительную площадь контролируемой территории и большое число синичников и не всегда мог служить основой для полноценного статистического анализа. Поэтому при анализе факторов, влияющих на динамику местного населения, некоторые из полученных результатов не всегда дают основания для окончательных выводов, а лишь позволяют выявить основные тенденции, которые следует рассматривать как предварительные, требующие дополнительной проверки.

Для характеристики погоды использованы данные метеостанции Олонец, расположенной в 25 км к северо-востоку от центра территории, где были развешены гнездовья: среднемесячные и суточные температуры воздуха. Следует отметить, что эти показатели не дают точного представления о микроклимате в гнездовых стациях, а лишь отражают общую тенденцию изменений погоды в районе исследований.

При обработке данных пользовались обычными методами вариационной статистики (Лакин, 1973; Ивантер, Коросов, 2003). Для оценки связи и зависимости переменных применяли корреляционный анализ (коэффициент Браве-Пирсона) и пошаговый многофакторный регрессионный анализ. При оценке различий признаков, выраженных в процентах, пользовались критерием Фишера с фи-преобразованием.

3. Результаты и обсуждение

3.1 Плотность гнездового населения

На участках развески искусственных гнездовий плотность населения большой синицы колебалась по годам от 0.76 до 12.61 пары/км2 и в среднем составляла 4.2 пары/км2 (рис. 1). Наиболее охотно птицы заселяли синичники, вывешенные в спелых хвойно-лиственных лесах со значительной примесью или преобладанием (40-70%) мелколиственных пород: березы, осины, ольхи (табл. 1). Максимальная для района исследований плотность населения зарегистрирована в спелых сосново-лиственных лесах: во время пика численности в 1983 г. она составила 24.4 пары/км2 (8 пар на 94 гнездовья). Несколько реже птицы заселяли чистые черноольшанники, сосново-лиственные приспевающие древостои и молодняки, а также хвойные леса с небольшой примесью лиственных пород, а наименее привлекательными для них были практически чистые ельники и сосняки, в которых они в годы низкой численности (менее 3 пар/км2) не селились вовсе.

Как и в других частях ареала (Kluyver, 1951, Щербаков, 1956, Perrins, 1965, Зимин, 1978, Cramp, Perrins, 1993 и др.), в Приладожье прослеживается характерное для большой синицы предпочтение древостоев с преобладанием лиственных пород. Исключение составляют спелые черноольшанники, в которых птицы селятся менее охотно, чем в березово-хвойных лесах, что, по-видимому, связано с поздними сроками распускания листьев на ольхе и малой привлекательностью этого биотопа ранней весной.

В условиях северо-запада России большая синица предпочитает гнездиться в лесах, расположенных поблизости от зимовочных стаций. Поэтому максимальная плотность гнездового населения в Ленинградской области (30-40 пар/км2) и в Карелии (28 пар/км2) отмечается в смешанных древостоях в окрестностях населенных пунктов или в старых городских парках (Мальчевский, Пукинский, 1983, Зимин и др., 1993). В исследуемом регионе в удаленных от жилья человека лесах синицы обычно не зимуют и с невысокой плотностью заселяют их в гнездовой период (Носков, Смирнов, 1981). Поэтому в оптимальных для птиц стациях, в окрестностях крупных городов они занимают 80-90% искусственных гнездовий, а в глубине лесных массивов только 2-10% (Смирнов, Тюрин, 1981). В естественных условиях в лесах Приладожья плотность населения этого вида невысока, в преобладающих здесь сосняках разного типа, она колеблется от 0.4 до 6.3 пар/км2 (Волков и др., 1990). Судя по данным таблицы 1, развеска гнездовий в таких местообитаниях не приводит к заметному увеличению численности птиц. Несмотря на то, что синицы охотно селятся в искусственных гнездовьях, с равной вероятностью они выбирают для размножения и свободные естественные дупла. В отличие от мухоловки-пеструшки, плотность населения которой во многом определяется наличием пригодных для гнездования дупел и резко возрастает при развеске синичников, у большой синицы этот фактор не оказывает существенного влияния на динамику популяции. В удаленных от населенных пунктов лесах таежной зоны плотность гнездового населения этих птиц невысока, поэтому они не испытывают недостатка в свободных дуплах, и только в молодняках развеска искусственных гнездовий ведет к росту численности синиц (Зимин, 1978).

3.2 Структура гнездового населения

Анализ возрастного состава гнездового населения показывает, что его основа формируется из птиц-первогодков, птицы старших возрастных групп составляют 48.4% среди самцов и 24.4% среди самок (рис. 2). Сходное соотношение возрастных групп наблюдается на побережье Ладожского озера и в предгнездовой период в марте-апреле, когда доля первогодков составляет 53% среди самцов и 72% среди самок (Носков, Смирнов, 1981). Очевидно, наши данные отражают реальное распределение синиц по возрасту в лесах Приладожья. По происхождению большинство гнездящихся в синичниках птиц были иммигрантами, впервые поселяющимися здесь и родившимися за пределами контролируемой территории. Особи, обитавшие на контролируемой территории ранее, – резиденты составили всего 8.3%, а птицы местного происхождения лишь 2.5% населения (рис. 3). По этому соотношению обследуемая популяция сильно отличается от оседлых популяций европейских широколиственных лесов, где иммигранты составляют от 20% до 57% гнездового населения, а на долю особей местного происхождения обычно приходится более 25% (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Balen et. al., 1987, Mc Cleery, Clobert, 1990).

3.3 Сроки размножения

В Приладожье большие синицы обычно приступают к размножению в конце апреля - начале мая. Начало первой в сезоне кладки в разные годы регистрировалось с 22 апреля (1983 г.) по 25 мая (1997 г.), в среднем – 7 мая. Весь период начала размножения растянут почти на 3 месяца, как за счет наличия второго цикла гнездования у значительной части птиц, так и за счет кладок возобновления после гибели гнезд (Рис. 4).

На большей части ареала для большой синицы характерно бицикличное размножение (Лихачев, 1961, Cramp, Perrins, 1993). В районе исследований ежегодно от 0 до 100%, в среднем 47.8% (n=116) пар после успешного выкармливания первого выводка приступало ко второй кладке.

По нашим данным сроки начала кладок первого цикла в разные годы колеблются между с 22 апреля по 26 мая (средняя дата 8 мая, n=65), вторых – с 6 июня по 15 июля (средняя дата 23 июня, n=55). Повторные кладки отмечались в период с 1 мая по 25 июля, после гибели как первых так и вторых гнезд. В сходные сроки птицы приступают к гнездованию и в других пунктах юга Карелии: в районе 61.5-62.5 с.ш. начало размножения длится с 30 апреля по 18 июля (Зимин, 1978).

Средняя за 1979-2004 гг. дата начала кладок, появившихся в течение 30 дней после появления наиболее ранней в сезоне, – 10 мая (n=145).

Данные по срокам гнездования вида в южной Карелии укладываются в общую схему, описанную Гопкинсом (Slagsvold, 1976, Sanz, 1998) - сроки фенологических явлений при продвижении к северу в целом запаздывают. В то же время, анализ материалов по изменениям средних дат гнездования птиц на широтах 60-61 показывает, что существенных сдвигов времени размножения по долготе нет (Табл. 2), несмотря на более мягкий климат и высокие весенние температуры в западных областях ареала.

Известно, что во многих частях ареала, сроки гнездования синиц во многом определяются ходом температур воздуха, а также развитием весенних фенологических явлений (Kluyver, 1951, Slagsvold, 1976). В Приладожье наиболее значимая корреляция сроков гнездования птиц выявлена со среднемесячной температурой апреля (табл. 3), тогда как связи с температурами других месяцев не обнаружено. Известно, что весной на вегетацию растительности умеренных широт наиболее сильно действуют так называемые «эффективные» температуры воздуха – превышающие +5С (Шульц, 1981). Поэтому была предпринята попытка определить связь сроков размножения птиц с ходом температур, превышающих +5С. Наиболее тесная корреляция выявлена между сроками появления первой в сезоне кладки и средней даты начала гнездования популяции с датой накопления суммы эффективных температур 50С, хотя интервал между этими событиями сильно варьировал в разные годы. Чуть более слабая связь названных параметров выявлена и с датой устойчивого перехода минимальных температур через 0С, и с датой накопления суммы положительных температур 100.

Известно, что сроки гнездования многих птиц умеренных и высоких широт контролируются эндогенной программой, которая запускается при пороговом для каждого вида изменении фотопериода (Gwinner, 1996, Dawson et. al., 2001). У большой синицы выявлены популяционные различия фотопериодических порогов начала развития репродуктивного состояния, более низких у птиц северных широт (Silverin, 1995). При этом фотопериод контролирует только «окно» возможного времени начала гнездования, а конкретные сроки корректируются на основе дополнительных внешних стимулов: фенологического развития растительности, хода температур воздуха, состояния кормовой базы, социального поведения и др. (Perrins, 1965,1996, Зимин, 1988, Nager, Noordwijk, 1995).

О влиянии температуры на сроки гнездования известно давно, но до сих пор нет общего мнения относительно того, как она действует на птиц: непосредственно на физиологию и развитие репродуктивного состояния, или на бюджет энергии через развитие растительности и кормовой базы. Ван Бален (Balen, 1973) установил, что температура действует опосредованно и синицы реагируют не на нее, а на сроки вылупления из яиц и обилие мелких гусениц. Позднее в экспериментах на скворцах Мейер с соавторами (Meijer et. al., 1999) подтвердили предположение Клюйвера (Kluyver, 1951) о прямом действии температуры на сроки начала кладки. По мнению Нагера (Nager, 1990) в природе этот фактор оказывает на птиц как прямое, так и опосредованное влияние. При этом ответная реакция на него особей из разных популяций существенно различается. В Голландии и Великобритании на сроки размножения больших синиц влияли температуры за 2 месяца до начала кладки, в Швейцарии и Германии – за 1.5 месяца, а в Скандинавии и Карелии лишь за предшествующий месяц (Kluyver, 1951, Balen, 1973, Perrins, 1965, Haartman, 1969, Slagsvold, 1976, Nager, 1990, Winkel, Hudde, 1997, наши данные). Везде гнездование обычно отмечалось после кратковременного потепления, но температурные пороги начала размножения в разных точках ареала различались, понижаясь в направлении с юго-запада на северо-восток (Slagsvold, 1975a,b, 1976, Veistola et. al., 1995). Даже в одной местности они сильно варьируют по годам, так что в условиях сурового и нестабильного климата практически невозможно выделить строгий температурный показатель старта размножения популяции (Лихачев, 1961, 2002, Зимин, 1988, наши данные). В Приладожье в разные годы в день начала 1 в сезоне кладки среднесуточная температура воздуха колебалась от 2.2 до 14.3С, а в среднем составила 9.0С. Дата детерминанта (determinant date), показатель, предложенный Клюйвером (Kluyver, 1951) как время старта быстрого развития ооцитов у большинства самок (день за 4 суток до средней даты начала кладки популяции), - в районе исследований разные годы отмечалась с 27 апреля по 21 мая (в среднем – 7.8 мая). В этот день температура воздуха составила в среднем 8.7С, однако пороговой ее назвать нельзя, так как по годам она колебалась от –0.4 до 14С. Срок накопления суммы эффективных температур 50С практически совпадал с датой детерминанта и по многолетним данным в среднем наступал 7.6 мая с вариациями по годам от 23 апреля до 19 мая. И хотя различия во времени наступления этих событий в отдельные годы достигали 9 дней, именно этот фенологический показатель наиболее значимо влиял на птиц исследуемой популяции.

Анализ данных по Карелии не выявил никаких значимых долгосрочных изменений сроков гнездования синиц. Глобальное потепление климата, существенно влияющее на сроки размножения птиц Западной Европы (Crick et. al., 1997, McCleery, Perrins, 1998, Both et. al., 2004), пока еще не сказывается на биологии гнездования большой синицы в Приладожье. Это связано с тем, что в нашем регионе за последние 50 лет более теплой стала зима, и повысились температуры воздуха в марте (Назарова, Филатов, 2004), в то время как апрельские и майские температуры, наиболее сильно влияющие на весеннюю фенологию, изменились незначительно. Так за период 1980-2002 гг. среднемесячная температура апреля имела незначимую тенденцию к росту (r=0.35 n.s.), а температура мая – такую же обратную (r=-0.28 n.s.). Соответственно и сроки гнездования птиц за этот период практически не изменились (r=-0.21 n.s.). Подобное явление отмечено в Подмосковье и в северной Финляндии, где у большой синицы, по сравнению с более западными частями ареала, в последние десятилетия предгнездовой период также не стал заметно теплее (Visser et. al., 2003).

Сроки размножения большой синицы в разных биотопах Приладожья довольно близки, поэтому на наших материалах значимых различий между лесами разного типа не выявлено (табл. 4). Однако, суммарно птицы, селящиеся в практически чистых ельниках и сосняках приступали к гнездованию в среднем на 7 дней позже, чем в смешанных и лиственных древостоях (F=6.5, p<0.05). Вероятно, это связано с тем, что ранней весной хвойные леса менее проницаемы для солнечных лучей, снег здесь сходит несколько позднее, почва прогревается медленнее и фенологическое развитие растительности запаздывает по сравнению с другими стациями. В других пунктах южной Карелии В.Б. Зимин (1978) обнаружил значимые различия только между спелыми лиственными древостоями и сосново-лиственными молодняками. Следует отметить, что биотопические различия в сроках размножения не всегда отчетливо проявляются и в других частях ареала. В центральной Европе более раннее гнездование отмечено в городских парковых насаждениях по сравнению с лесами и древостоями в сельской местности (Cramp, Perrins, 1993). В Англии в садах синицы начинают гнездиться раньше, чем в лесах и парках, а в хвойных и лиственных древостоях сроки размножения не различаются (Lack, 1966). Такую же тенденцию выявил Клюйвер (1951) в Голландии, однако позднее там были обнаружены различия в сроках размножения птиц в дубовых и сосновых лесах (Balen, 1973). В Средиземноморье в листопадных дубовых лесах птицы начинают гнездиться раньше, чем в вечнозеленых (Blondel et. al., 1987). В целом подобные различия чаще всего проявляются в контрастно различающихся местообитаниях, причем в каждом случае они обусловлены действием разных локальных факторов, таких как искусственное освещение в городах, дополнительная подкормка птиц в садах или особенности фенологии и динамики кормовой базы в естественных стациях.

В Приладожье у самок большой синицы слабо выражены возрастные различия сроков размножения (табл. 5). Как и многие другие воробьиные птицы таежной зоны (Зимин, 1988), синицы разного возраста приступают к гнездованию практически одновременно и основная часть популяции ежегодно начинает размножение в сжатые сроки. Известная закономерность раннего гнездования старых самок по сравнению с первогодками в Карелии и Финляндии не подтверждается, более того, имеет место обратная тенденция: самки-первогодки приступают к откладке яиц наиболее рано (Зимин, 1988, Haartman, 1969, наши данные). Разница в датах начала кладки годовалых и более старых птиц в Приладожье и южной Финляндии (Лемсйохолм) в среднем составляла 1 день, но из-за небольшого объема материалов не была значимой. В Западной Европе самки старших возрастных групп как правило гнездятся раньше первогодков, причем в южных частях ареала эта разница в сроках увеличивается. Так в Швейцарии она достигала 4.2 дней (Nager, Noordwijk, 1995), в Голландии отмечалась не ежегодно и составляла 2.1 дня (Kluyver, 1951), в южной Англии около 1 дня (Perrins, 1965), а в южной Швеции и в Польше различия проявлялись лишь в отдельные годы (Cicon, Linden, 1995).

На сроки размножения птиц в районе исследований существенное влияние оказывал и возраст самца: пары с самцами-первогодками обычно гнездились на 1-4 дня позже, чем с более старыми партнерами (табл. 5). И хотя эта тенденция прослеживалась во всех комбинациях возраста партнеров, значимые различия выявлены только между группами «старый самец - самка-первогодок» и «самец-первогодок – самка любого возраста» (t=2.01; p<0.05). По-видимому, возрастные различия сроков гнездования, отчетливо проявляющиеся в более южных частях ареала (Perrins, McCleery, 1985, Glutz, Bauer, 1993), в Приладожье сглаживаются и затушевываются на фоне действия внешних факторов, в первую очередь нестабильной весенней погоды.

Известно, что сроки размножения синиц приурочены ко времени максимального обилия корма для птенцов, но они также зависят и от обеспеченности пищей самки в период кладки (Лэк, 1957, 1966, Perrins, 1965). На размножение птиц влияет качество гнездового участка и индивидуальные характеристики самца: его половая активность, стимулирующая развитие репродуктивной системы партнерши и интенсивность кормлений ухаживания, служащих дополнительным источником энергии для самки в период формирования кладки. Как правило, самцы старших возрастных групп занимают лучшие территории и отличаются от первогодков более ранним началом половой активности. Вероятно в условиях холодной и нестабильной весенней погоды в Приладожье, самки испытывают определенные трудности в поддержании положительного энергетического баланса во время формирования кладки, и поэтому возраст самца, его индивидуальные качества и способность выбрать хорошую территорию оказывают существенное влияние на сроки начала гнездования. В условиях мягкого климата и теплых весен южной Голландии, возраст самца не сказывался на сроках размножения (Kluyver, 1951). Подобное явление наблюдалось и в южной Англии в 1947-1964 гг. (Perrins, 1965), однако позднее влияние возраста самца на сроки гнездования там было обнаружено (Perrins, McCleery, 1985). В южной Швеции и в Польше в отдельные годы такая взаимосвязь также имела место (Cicon, Linden, 1995).

Тот факт, что на наших широтах старые самки гнездятся несколько позже первогодков, может свидетельствовать о более точном определении ими сроков будущего обилия корма для птенцов. Известно, что в нестабильных условиях весны и раннего лета в таежной зоне раннее гнездование не всегда бывает наиболее продуктивным (Зимин, 1988). В литературе есть сведения о том, что с возрастом птицы способны корректировать сроки размножения, так как на основе собственного опыта они точнее определяют время появления пика гусениц (Nager, Noordwijk, 1995). Возможно, что самки-первогодки приступают к размножению максимально рано, как только им позволяет физиология и состояние кормовой базы, а птицы старших возрастных групп начинают гнездиться в наиболее благоприятные для будущего потомства сроки.

3.4 Величина кладки

Снижение величины кладки в течение сезона размножения, отмеченное во многих частях ареала, до недавнего времени считалось правилом для большой синицы (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Klomp, 1970, Crick et. al., 1993 и др.). Позднее было обнаружено, что в некоторых биотопах кладка увеличивается к середине, или к концу сезона и тренд ее изменений, как и у ряда других видов птиц, зависит от внешних условий и от особенностей популяции (Balen, 1973, Cramp, Perrins, 1993, Dhondt, et. al., 2002).

В условиях Карелии величина полной кладки у большой синицы в течение сезона уменьшалась (Рис. 4). Эта зависимость удовлетворительно описывалась уравнением линейной регрессии y=11.51-0.043x (R2=33.5%), где y – число отложенных яиц, а x – дата начала кладки (1 – 1 мая). При этом величина кладок, начатых в апреле–мае в меньшей степени зависела от календарных сроков (r=-0.28, p<0.001), чем поздних, отложенных в июне-июле (r=-0.46, p<0.001), что можно объяснить нестабильностью погодных и кормовых условий в начале сезона размножения.

У пар, дающих два выводка за сезон, первые гнезда содержали 7-13, в среднем 11.2±0.1 яиц (n=61), вторые - 6-12, в среднем 9.3±0.3 яиц (n=41). Ранние кладки птиц с одним циклом размножения, состояли из 6-15, в среднем из 11.0±0.2 яиц (n=64), а повторные, начатые в разные сроки взамен утраченных - из 1-14, в среднем из 9.6±0.5 яиц (n=23). Годовые вариации среднего числа яиц в первых и ранних гнездах были связаны с датой начала первой в сезоне кладки (r=0.43 , p<0.05), но связь этого параметра со средней датой начала размножения популяции оказалась незначимой (r=0.32 , n.s.).

Зависимости величины первых и ранних кладок от биотопа в Приладожье не выявлено: в лесах разного типа этот показатель менялся но небольшие отличия во всех случаях оказались незначимыми (табл. 4). В отличие от западной и южной Европы, где биотопические различия величины кладки проявляются более отчетливо (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Balen, 1973, Blondel et. al., 1987, Beldal et. al., 1998), на севере они сглаживаются и могут, как показывают данные Л. Хаартмана (1969), вовсе не проявляться. Такие различия в Карелии отмечены только между маргинальнми и оптимальными для вида стациями: сосново-лиственными молодняками и спелыми лиственными лесами (Зимин, 1978), а в Финляндии - лишь пригородах Оулу, существенно отличающихся по составу древостоев и плотности гнездового населения синиц (Orell, Ojanen, 1983a).

Плотность гнездового населения в разных биотопах Приладожья не влияла на число яиц в первых и ранних гнездах (r=0.01, n.s.). Средняя величина кладки была прямо связана с численностью большой синицы на контролируемой территории (r=0.42, p <0.05). Как отмечалось ранее, снижения величины кладки при повышении плотности гнездового населения не наблюдается ни в южной Финляндии, ни в Карелии (Haartman, 1969, 1971, Зимин, 1988). Это связано с тем, что в лесах таежной зоны, плотность населения большой синицы значительно меньше критического уровня, при котором включаются популяционные механизмы регуляции численности, в том числе и сокращения числа откладываемых яиц. Как показал Клюйвер (1951) в Голландии эти механизмы начинают действовать, когда плотность гнездового населения превышает 40 пар/км2, но в нашем регионе она не достигает этой величины даже в оптимальных стациях (Зимин и др., 1993).

В западноевропейских популяциях взрослые самки продуцируют кладки большей величины, чем первогодки (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Lack, 1966). Такая тенденция сохраняется и на юге Финляндии, однако различия уменьшаются и становятся не значимыми (Haartman, 1969). В Приладожье самки первогодки при сходных сроках гнездования, откладывали чуть больше яиц, чем старые особи, и хотя различия в величине кладки не были значимыми, в величине выводка они проявились отчетливо. При этом возраст самца на величину кладки и выводка не влиял вовсе (табл. 5). Годовые изменения возрастного состава гнездового населения не сказывались на динамике величины кладки: от доли самцов и самок старше года она практически не зависела (r=0.31 и r=-0.01, n.s.). По-видимому в северных широтах другие факторы действуют на птиц более сильно чем возраст, и на их фоне возрастные различия исчезают или существенно трансформируются. В свете гипотезы оптимизации величины кладки (Perrins, Moss, 1975, Pettifor et. al., 1988, Godfray et. al., 1991), можно предположить, что взрослые самки более точно прогнозируют будущее состояние кормовой базы и откладывают оптимальное для текущего сезона, в то время как первогодки – максимально возможное число яиц.

3.5 Факторы, влияющие на частоту вторых кладок

В южной Карелии один из наиболее изменчивых показателей биологии этого вида, сильно варьирующий как по годам, так и по районам исследований, это - доля вторых кладок в популяции, к которым птицы приступают после успешного выкармливания первого выводка. На контролируемой территории в Приладожье она составляла в разные годы от 0 до 100%, в среднем 47.8% (n=116).

В целом в ареале прослеживается общая тенденция сокращения частоты вторых кладок при продвижении на север (Sanz, 1998), хотя широтные различия часто сглаживаются под влиянием других факторов: особенностей биотопа, плотности гнездового населения, возрастного состава популяции и т.д. Так например в меридианальном разрезе между 28и 41 в. д. такой закономерности не наблюдается, а заметное снижение частоты бициклии имеет место только на крайнем севере (табл. 6). В Скандинавии на широте района наших исследований число вторых кладок увеличивается в восточных популяциях, что возможно связано с изменениями местных условий, в том числе характера биотопов (табл. 2).

Одним из наиболее значимых факторов, с которым связывают частоту вторых кладок является породный состав древостоев. В западной Европе птицы чаще приступают ко 2 циклу гнездования в хвойных и вечнозеленых лесах и реже - в листопадных (Cramp, Perrins, 1993). При этом доля вторых кладок в лиственных лесах ниже, чем в смешанных, а в смешанных – ниже, чем в сосновых (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Lack, 1966). В Карелии в заповеднике Кивач в спелых лесах с преобладанием хвойных пород деревьев, ко второму циклу гнездования приступает около 18% птиц, в сосново-лиственных молодняках Прионежья – 55.8% (Зимин, 1978), в спелых мелколиственных лесах Заонежья – около 82% (Хохлова, 1976).

В Приладожье два цикла гнездования птицы чаще имели в лесах с разнообразным по составу пород древостоем (таб. 4). Наиболее высока частота вторых кладок в лесах разного возраста с равным соотношением сосны и березы, чуть ниже – в смешанных лесах с преобладанием лиственных пород и почти чистых сосняках и минимальной – в практически чистых черноольшанниках и ельниках, а также в елово-сосновых лесах с малым числом лиственных деревьев. В целом, в разнообразных по составу древостоях со значительной долей как хвойных, так и лиственных деревьев, ко вторым кладкам приступало – 57% птиц (n=53), в однородных или бедных по составу пород лесах (черноольшанник, ельник, елово-сосновый лес - всего 24% пар (n=17) (F=6.2; p<0.05). Исключение составили чистые сосняки, которые, несмотря на практически монопородный состав древостоя, по частоте бициклии заняли среднее положение.

В западноевропейских популяциях большой синицы на частоту вторых кладок существенно влияет плотность гнездового населения (Kluyver, 1951, и др.). В районе исследований подобного не наблюдалось. Несмотря на существенную разницу в плотности населения в разных биотопах, ее связи с долей птиц, имеющих 2 кладки не было (r=0.1, n.s.). Годовые колебания численности птиц на контролируемой территории также не влияли на частоту бициклии (r=-0.1, n.s.), даже в годы, когда плотность населения была выше средней многолетней.

Известно, что участие во втором цикле размножения зависит от возраста птиц, - особи старших возрастных групп чаще приступают ко вторым кладкам, чем первогодки (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Lack, 1966). Такая тенденция имеет место и в Приладожье, однако здесь отчетливой связи частоты бициклии с возрастом птиц не прослеживается. Ежегодные колебания доли старых птиц в составе местного населения были прямо связаны с частотой вторых кладок, но коэффициент корреляции оказался не значимым (r=0.39, p=0.06). Пары, участвующие в двух циклах гнездования чаще состояли из старых птиц, чем моноцикличные: в первых самцы старше года составляли 57% (n=64), во вторых – 42% (n=60), а самки – 28% и 23% соответственно. Но и в этом случае различия были статистически незначимы. По-видимому, в исследуемом регионе на частоту вторых кладок воздействует большее число внешних факторов, и влияние возраста проявляются здесь не столь отчетливо, как в западной и южной Европе где условия существования птиц более стабильные.

На частоту бициклии не влияли ни сроки начала размножения популяции (r=-0.14, n.s.), ни весенняя погода во многом определяющая эти сроки. Примечательно, что в годы с большой величиной первых и ранних кладок, число пар, приступающих ко второму циклу размножения, возрастало (r=0.57, p<0.05). Это свидетельствует о том, что и величина кладки и частота бициклии, очевидно, были связаны с состоянием кормовой базы в весенний период.

Определенное влияние на долю вторых кладок оказывали погодные условия зимы. В Приладожье после теплых зим их число обычно возрастало. Подобную тенденцию отмечал Г.Н. Лихачев (1961) в Московской области. Наши материалы показывают связь на грани значимости частоты бициклии с суммой среднемесячных температур декабря, января и февраля (r=0.35, p=0.09) и значимую связь этого параметра со среднемесячной температурой февраля (r=0.41, p<0.05). В феврале у синиц начинается развитие репродуктивного состояния и можно предположить, что погода действует на его ход. Экспериментально установлено, что физиологическое развития репродуктивной системы у синиц северных популяций не зависит от низких температур и ускоряется при высоких (Silverin, 1995). Из этого следует, что в теплые сезоны птицы будут готовыми к размножению раньше, чем в холодные и соответственно изменятся сроки гнездования. Наши данные показывают, что так и происходит, но в Приладожье на сроки размножения влияют только температуры апреля (табл. 3) и не влияют ни мартовские ни февральские (r=-0.1 n.s.). Температуры воздуха этих месяцев остаются низкими и, по-видимому, не достигают пороговых значений, ускоряющих развитие репродуктивного состояния. Кроме того, в районе исследований зимует лишь незначительная часть местного населения, а большинство птиц перемещается в зимовочные стации, иногда удаленные на сотни километров, где погодные условия совсем другие (Добрынина, 1991, Резвый и др., 1995).

Более вероятно, что зимние температуры воздействуют на частоту бициклии опосредованно, сказываясь на состоянии кормовой базы синиц. Известно, что погодные условия зимовки существенно влияют на динамику численности насекомых (Викторов, 1967, Воронцов, 1975). А состояние кормовой базы – один из важных факторов, определяющих частоту вторых кладок (Tinbergen, 1987). Вероятно, низкие зимние температуры снижают выживаемость беспозвоночных, уменьшая их обилие весной, и поэтому после холодных зим меньшее число синиц имеет два цикла размножения. Косвенным подтверждением этому служит динамика выживаемости потомства в первых и ранних гнездах – частичный отход птенцов находится в обратной зависимости от суммы среднемесячных температур декабря, января и февраля (r=-0.44, p<0.05).

В Приладожье дистанция между первым и вторым гнездами одних и тех же пар колебалась от 0 до 1350 м и в среднем составляла 228 м (n=55). Масштаб перемещений птиц в районе исследований был несколько большим, чем в других частях ареала (Езерскас, 1961, Лихачев, 1961, Glutz, Bauer, 1993), этому способствовала низкая плотность гнездового населения и отсутствие конкуренции за территории. Отдельные пары перемещались на значительное расстояние, переселяясь из одного битопа в другой, очевидно в связи с динамикой кормовой базы в разных стациях в течение лета.

Интервал между откладкой 1 яйца в первой и второй кладках составлял от 33 до 63 дней, в среднем 46 дней (n=55), а между датами вылупления птенцов в первой и началом второй кладки – 12 – 38, в среднем 22 дня. Считается, что длительность промежутка между двумя циклами гнездования точнее отражает последний показатель (Tinbergen, 1987). По нашим данным, сроки начала первой кладки на него не влияли (r=0.1 , n.s.), зато прямо влияла ее величина (r=0.5 , p <0.001), а также дата вылупления птенцов (r=0.3 , p <0.05) и величина первого выводка (r=0.35 , p <0.01). Наиболее сильно этот интервал был связан со сроками начала второй кладки (r=0.75 , p <0.001). Прямая связь длительности промежутка между первой и второй кладками с величиной первого выводка известна из результатов полевых экспериментов (Smith et. al., 1987, Tinbergen, 1987). Его увеличение при поздних сроках размножения служит косвенным свидетельством обеднения кормовой базы во второй половине лета. Помимо обилия и доступности корма, важным фактором, определяющим этот интервал, по-видимому является физиологическое состояние самки, ее готовность к продуцированию новой кладки.

3.6 Успешность и продуктивность размножения

В условиях Приладожья до вылета птенцов сохранилось 77.1% гнезд большой синицы (n=236). Этот показатель не зависел от сроков размножения – потери первых и ранних кладок и выводков составляли 22.1% (n=145), вторых и повторных – 24.2% (n=91). Значительное число гнезд было брошено птицами после осмотра или отлова самок во время насиживания кладки или обогрева птенцов (табл. 7). Часть гнезд (22.2%) разорили хищники и хищничающие животные, обычно это были горностай или ласка и большой пестрый дятел. Почти четверть погибших гнезд составили брошенные птицами по неизвестным причинам, в основном - в период откладки яиц. Часть кладок и выводков погибла по вине отдыхающих в лесу людей, обычно из-за устроенных у синичников стоянок. Несмотря на высокую плотность населения мухоловки-пеструшки, случаи межвидовой борьбы за гнездовья в Приладожье единичны, хотя в других частях ареала такое явление не редкость (Лихачев, 1954, Slagsvold, 1975c, Haartman, 1990). Нами отмечен единственный случай гибели кладки большой синицы из-за того, что самка мухоловки-пеструшки забросала ее гнездовым материалом.

Общая успешность размножения - отношение числа вылетевших птенцов к числу отложенных яиц в Приладожье составила 67.9% (n=2295). В разные годы она колебалась от 34% (1994 г.) до 100% (1995 г.), причем связи этих колебаний с плотностью гнездового населения практически не было (r=-0.27, n.s.). Основную роль в динамике этого показателя играли частичный отход птенцов в первых и ранних гнездах (r=-0.71, p<0.01), доля погибших по разным причинам гнезд (r=-0.68, p<0.01) и среднемесячная температура мая (r=0.43, p<0.05). По-видимому, определенную роль играют и погодные условия зимы: связи на грани значимости успешности размножения со среднемесячной температурой января (r=0.39, p=0.06) и суммой среднемесячных температур декабря, января и февраля (r=0.37, p=0.07), возможно проявятся на большем объеме фактического материала. Причины гибели и величина отхода яиц и птенцов в первых и вторых гнездах были сходными (табл. 8). В целом, успешность инкубации составила 81.6%, выкармливания птенцов – 83.2% (n=1873).

В брошенных и разоренных гнездах гибнет 13.8% яиц, причем во вторых кладках отход по этой причине несколько выше, чем в первых (F=15.3, p<0.01). Эмбриональная смертность в ранних и поздних гнездах не различалась и суммарно составила 4.6% от общего числа отложенных яиц. Наибольшие потери птенцов – 10.1% были из-за «частичного отхода» - гибели части выводка в период выкармливания, еще 6.7% от числа вылупившихся птенцов погибло в разоренных и брошенных гнездах. Небольшие биотопические различия успешности размножения были обусловлены рядом случайных причин, в первую очередь гибелью гнезд по вине человека.

В успешных гнездах (без учета разоренных и брошенных кладок и выводков) эмбриональная смертность составила 4.9% от числа яиц, сохранившихся до вылупления (n=2157), а частичный отход птенцов – 10.8% от числа вылупившихся (n=1748). Эти показатели не зависели от возрастного состава пар, были сходными в разных биотопах и практически не отличались при разных сроках и циклах гнездования (табл. 9). Значимые различия выявлены только при первом цикле размножения: в лесах с преобладанием ели частичный отход яиц и птенцов был ниже, чем в черноольшанниках (F=4.5, p<0.05) и сосново-лиственных лесах (F=5.3, p<0.05).

Успешность размножения большой синицы зависит от множества факторов и в пределах Европы колеблется от 42 до 86% (Kluyver, 1951, Lack, 1966, Бианки, Шутова, 1978, Orell, Ojanen, 1983b, Паевский, 1985, Нумеров, 1987, Яремченко, Болотников, 1988, Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991, Glutz, Bauer, 1993, Лихачев, 2002 и др.). Наиболее низка она в маргинальных местообитаниях – бедных по составу растительности городских парковых насаждениях и садах, или в лесах северных частей ареала, а максимальна в старых широколиственных лесах с богатой кормовой базой. В сходных пределах этот показатель колеблется и в различных биотопах южной Карелии: от 50% в лиственно-сосновых молодняках до 86% в спелых лиственных лесах (Зимин, 1978). Обследуемая популяция характеризуется довольно высокой успешностью гнездования и по этому признаку не отличается от популяций, обитающих на юге Финляндии, в средней полосе России и в смешанных лесах Голландии (Kluyver, 1951, Haartman, 1969, Dekhuijzen, Schuijl, 1996, Лихачев, 2002). В таежных лесах Приладожья большие синицы находят благоприятные условия для размножения, причем оптимальный для выкармливания птенцов период здесь продолжительнее, чем в других частях ареала. Об этом свидетельствует относительно высокая и стабильная успешность размножения при первом и втором циклах гнездования, в то время как в центре и на севере ареала она значительно снижается к концу гнездового сезона (Lack, 1966, Balen, 1973, Orell, Ojanen, 1983b, Нумеров, 1987).

Продуктивность кладок разной величины при первом цикле размножения сходная, ее значимое снижение наблюдается только в кладках, содержащих более 12 яиц (табл. 10), во вторых и повторных гнездах более высок выход птенцов из небольших кладок, но значимые различия выявлены только между кладками из 7 и 12 яиц (F=4.7, p<0.05). Считается, что у синиц наиболее продуктивны кладки, чуть больше средней для данной популяции величины (Lack, 1966), но эта тенденция не всегда отчетливо проявляется в природе, что возможно связано с колебаниями многих факторов, влияющих на этот параметр (Kluyver, 1951, наши данные).

Общая продуктивность размножения популяции за весь период исследований составила 10.1 слетка на пару птиц за сезон, с колебаниями по годам от 3.5 ( 1994 г.) до 15.1 слетков (1981 г.). Она была прямо связана с частотой бициклии (r=0.67, p<0.01) и успешностью гнездования (r=0.62, p<0.01). Кроме того, зависела от особенностей предшествующей зимы и весны: от суммы среднемесячных температур декабря, января и февраля (r=0.48, p<0.05), от среднемесячной температуры февраля (r=0.43, p<0.05), а также от среднемесячной температурой мая (r=0.41, p<0.05). Сроки начала гнездования и плотность популяции на этот показатель влияния не оказывали (r=-0.18 и r=-0.02, n.s.). Многофакторный регрессионный анализ перечисленных выше параметров позволил получить уравнение y=0.08+067x1+0.62x2,с высокой точностью описывающее многолетнюю динамику продуктивности популяции (R2=82.4). При расчетах в качестве функции и переменных использованы нормированные отклонения анализируемых признаков, y - число слетков на гнездящуюся пару, x1 - отношение числа вылетевших из гнезд птенцов к числу отложенных яиц и x2 - частота вторых кладок. Дисперсионный анализ этого уравнения показал, что наиболее значимый вклад в дисперсию функции вносит фактор x1 - 48.5% и несколько меньший - фактор x2 – 33.8%. Т.о. продуктивность размножения большой синицы в Приладожье в значительной степени зависит от успешности гнездования и несколько меньше – от частоты вторых кладок.

Обследуемая популяция демонстрирует типичный пример r-стратегии размножения (Пианка, 1981), оптимальный для существования в неустойчивых условиях среды обитания (Наумов, Никольский, 1962). Она характеризуется высоким уровнем репродукции, по-видимому, близким к видовому максимуму. Судя по приведенным в литературе данным, во многих частях ареала продуктивность размножения меньше, чем в Приладожье, и только в популяциях о. Влиеланд (Голландия) и Приокско-Террасного заповедника (Россия) она составляет 11 и 11.2 слетков на пару гнездящихся птиц (Kluyver, 1966, Cramp, Perrins, 1993, Glutz, Bauer, 1993, Лихачев, 2002).

В Приладожье в район рождения возвращается малое число птиц, поэтому точная оценка роли первых и вторых выводков в поддержании численности гнездового населения по числу рекрутов невозможна. Из помеченых в 1979-2003 гг. 1511 птенцов в последующие годы здесь загнездилось всего 6, или 0.4% и это были особи из средних по срокам и величине кладки первых и вторых гнезд (рис. 4).

3.7 Смертность взрослых и молодых птиц

Оценка смертности взрослых птиц по соотношению первогодков и особей старших возрастных групп в составе гнездового населения показывает, что ее величина в среднем составляет 51.6% у самцов и 75.6% у самок. Расчет выживаемости другими методами, основанными на повторной регистрации окольцованных птиц (Лэк, 1957, Паевский, 1985) затруднен, т.к. в район мечения на гнездование возвращается лишь незначительное число выживших особей. Из 127 помеченных у гнезд в 1979-2003 гг. самцов в последующие годы обнаружено всего 14 (11 %), а из 132 самок – 8 (6,1 %). С учетом полноты контроля птиц в искусственных гнездовьях возврат самцов составил 13.2%, самок - 7%. Низкий уровень возврата больших синиц по-видимому характерен и для других областей средней полосы России (Лихачев, 1961).

Смертность молодых птиц от вылета из гнезд до начала следующего сезона размножения, рассчитанная по формуле Паевского (1985) для относительно стабильной популяции, составила 87.3%.

В разных точках ареала смертность взрослых птиц колеблется в пределах 40-60%, причем у самцов она обычно на 3-8% ниже, чем у самок (Паевский, 1985, Cramp, Perrins, 1993, Glutz, Bauer, 1993 и др.). В северных популяциях выживаемость взрослых птиц остается довольно высокой, - в окрестностях Оулу на широте 65 до следующего сезона размножения доживает 52% самцов и 48% самок (Orell, Ojanen, 1979). Необычно высокий показатель уровня смертности самок, полученный в результате наших расчетов по-видимому связан с методической погрешностью. Исходное допущение, что все замещенные первогодками взрослые особи погибли, не учитывает эмиграцию птиц. Таежные леса, удаленные от населенных пунктов, представляют для большой синицы субоптимальные или «буферные» по терминологии Клюйвера и Тинбергена (1953) местообитания, что в первую очередь связано с малой пригодностью таких стаций для птиц в зимний период (Носков, Смирнов, 1981). Преобладание здесь первогодков среди самок вероятно связано со сменой ими биотопов в течении жизни. Самцы отличаются более устойчивой связью с территорией и после первого размножения, большинство выживших, по-видимому, возвращается в район прежнего гнездования. Можно предположить, что самки, в меньшей степени связанные с территорией, с повышением социального статуса на втором году жизни, стремятся остаться на размножение в оптимальных стациях - в окрестностях населенных пунктов поблизости от мест зимовки. Поэтому многие из них не возвращаются на места первого гнездования в лесные массивы, где их место занимают первогодки. Косвенным подтверждением этому служит состав городских популяций большой синицы в северо-восточной Европе – в пригородах Ленинграда первогодки составляли около 50% гнездового населения, а в Тарту и окрестностях Хельсинки - 44-45% гнездящихся (Смирнов, Носков, 1975, Jarvinen, Pryl, 1989, Hôrak, Lebreton, 1998).

Завышенная оценка смертности самок обследуемой популяции ведет в свою очередь к завышению выживаемости сеголетков. С учетом изложенного выше, смертность самок в Приладожье, вероятно составляет не более 55-60%, а молодых птиц в течение первого года жизни – около 89%. Выживаемость первогодков у большой синицы в пределах Европы колеблется от 11 до 31%, обычно она составляет 15-20% (Kluyver, 1951, Bulmer, Perrins 1973, Orell, Ojanen, 1979, Balen et. al., 1987 и др.). Смертность молодых птиц Приладожья приближается к наиболее высоким значениям, полученным только в 2 точках ареала – в плотно населенной популяции о. Влиеланд в Голландии и в Окском заповеднике в средней полосе России (Kluyver, 1966, Нумеров, 1987). Возможно это связано с нестабильными и суровыми условиями зимовки в исследуемом регионе и с увеличением дальности кочевок и миграций птиц.

3.8. Особенности регуляции численности большой синицы в лесах Приладожья

Как показывают приведенные в предыдущих разделах данные, в Приладожье плотность гнездового населения не оказывала существенного влияния на динамику основных параметров репродукции большой синицы. В ряде популяций западной Европы, в условиях высокой численности птиц, плотность-зависимые механизмы регуляции воспроизводства проявляются более отчетливо, воздействуя на величину кладки, частоту вторых выводков, успешность и итоговую продуктивность размножения (Лэк, 1957, 1966, Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Krebs, 1970, Klomp, 1980). В обследуемой популяции подобного не происходит, очевидно в связи с тем, что здесь плотность населения не достигает критической величины, при которой начинается действие этих механизмов. Как показал Клюйвер (1951), уровень репродукции у большой синицы снижается после того, как плотность гнездового населения превысит 4 пары на 10 га, а в районе исследований даже в оптимальных биотопах в годы подъема численности она была менее 2.5 пар/10 га. На контролируемой территории птицы гнездились на значительном удалении друг от друга и часто ограничивались лишь акустическими контактами, а иногда и вовсе «не знали» о существовании соседей. Если в Англии в лесу у Оксфорда среднее расстояние между гнездами соседних пар составляло 40-50 м (Krebs, 1971), то в Приладожье эта дистанция колебалась от 60 до 2800 м и в среднем составляла около 730±50 м (n=97). В отдельные годы на линиях гнездовий, протяженностью 3-6 км обитали лишь одиночные пары, и хотя в ближайших окрестностях мест развески синичников часть птиц гнездилась в естественных дуплах, интервалы между их гнездами были значительными. В условиях такой низкой численности репродуктивная стратегия популяции была направлена на максимальный уровень воспроизводства. Итоговая продуктивность размножения практически не зависела от состава и плотности гнездового населения, и колебалась в основном под действием внешних факторов, определяющих успешность гнездования и частоту вторых кладок. Существенное влияние на нее оказывала погода зимы и ранней весны, по-видимому, действующая на птиц опосредованно, через динамику кормовой базы.

Число гнездящихся пар и основные показатели текущего сезона размножения практически не отражались на изменениях плотности гнездового населения в последующем сезоне (табл. 11). Основную роль в динамике численности играли выживаемость птиц во внегнездовой период и интенсивность иммиграции. Ежегодно состав гнездового населения почти полностью обновлялся за счет птиц иммигрантов. Резиденты и особи местного происхождения составляли незначительную часть популяции (менее 11%) и практически не влияли на ее динамику. Это подтвердилось и простыми формальными расчетами. Динамика плотности гнездового населения контролируемой территории (y) удовлетворительно описывалась уравнением линейной регрессии y=0.02+0.82x1+0.19x2,(R2=90.3), где x1 – плотность птиц-иммигрантов, а x2 – резидентов и особей местного происхождения (в качестве функции и переменных использованы нормированные отклонения признаков). Дисперсионный анализ этого уравнения показал, что основной вклад в дисперсию функции вносит фактор x1 - 88.1%, в то время как фактор x2 – определяет ее всего на 2.1%.

На плотность гнездового населения определенное влияние оказывала и погода предшествующей зимы: умеренная связь этого параметра со среднемесячной температурой декабря была на грани значимости (r=0.39, p=0.06). В районе работ, в лесах, где были развешены гнездовья, большие синицы обычно не зимовали, но в 1980-1992 гг. здесь с декабря по март действовали 2-3 зерновых прикормки и часть птиц оставалась около них на зиму. Поэтому мы провели раздельный анализ влияния зимних температур на динамику популяции за этот период и за 1993-2003 гг., когда таких прикормок не было. Плотность гнездового населения в 1980-1992 гг. была прямо связана со среднемесячной температурой декабря (r=0.67, p<0.05) и вероятно, с температурой января (r=0.46, p=0.11). В 1993-2003 гг. такой зависимости не было (r=0.15 и r=-0.04, n.s.), очевидно, в связи с тем, что большая часть птиц откочевывала на территории, с другим температурным режимом.

Известно, что на выживаемость влияют не только погодные и кормовые условия, но и осенняя численность птиц: зимние холода сильнее сказываются на динамике плотных популяций (Kluyver, 1951). В районе исследований осенняя плотность населения (сумма вылетевших из гнезд молодых и гнездившихся взрослых птиц) в среднем составляла 46,2 особи/км2. В годы, когда она превышала эту величину, осенне-зимняя погода сильнее влияла на будущее число гнездящихся пар. В такие сезоны плотность гнездового населения была прямо связана со среднемесячной температурой ноября (r=0.69, p<0.05), и мало зависела от температур декабря (r=0.35, n.s.) и января (r=0.22, n.s.). В годы с низкой осенней плотностью населения ноябрьская температура оказывала на нее обратное действие (r=-0.5, p<0.05), а декабрьская и январская – практически не влияли (r=0.27, r=0.17, n.s.).

Весенняя погода, в первую очередь апрельские температуры воздуха отчетливо сказывались на динамике численности птиц (табл. 11). Возможно они влияли на уровень смертности в период распределения по территории и обострения социальных конфликтов. Также не исключено, что погода сказывалась на биотопическом перераспределении птиц: весенние холода могли сдерживать уход птиц из зимовочных стаций и стимулировать более плотное заселение ими оптимальных местообитаний, препятствуя оттоку в маргинальные.

Известно, что на динамику популяции большой синицы, как и многих других птиц, влияет комплекс факторов, как эндогенных, таких как плотность-зависимые продуктивность размножения, смертность молодых и взрослых птиц, эмиграция и иммиграция, так и экзогенных – состояние кормовой базы, погодные условия и т.д. Сложное взаимодействие этих факторов по-разному отражается на изменении численности отдельных популяций и делает невозможным построение единой универсальной модели (Kluyver, 1951, Лэк, 1957, 1966, Wynne-Edwards, 1962, Наумоув. 1963, Haartman, 1971, Паевский, 1985 и др.). Изучение оседлой популяции в южной Англии в лесу близ Оксфорда показало, что основной причиной ежегодных колебаний гнездового населения здесь была динамика выживаемости первогодков (Lack, 1964, 1966, Perrins, 1965). Она практически не зависела от зимней погоды и отчетливо коррелировала лишь с урожаем буковых орешков, хотя основной отход происходил в первые месяцы жизни до перехода птиц на этот вид корма. Это связывали с тем, что урожай бука мог совпадать с плодоношением других видов деревьев, с благоприятной погодой и с обилием насекомых. В меньшей степени на динамику гнездового населения влияла выживаемость взрослых птиц, а плотность-зависимая продуктивность размножения и соотношение эмиграции и иммиграции не сказывались вовсе. Кребс (Krebs, 1970) подтвердил основные заключения Лэка и Перринса и сделал вывод, что слабо зависящая от плотности и территориального поведения зимняя смертность первогодков и взрослых птиц - ключевой фактор, определяющий динамику обследуемой популяции. Позднее Кломп (Klomp, 1980), не оспаривая этого утверждения, показал, что в лесу Марлей у Оксфорда зависимая от плотности продуктивность размножения играет важную роль в стабилизации численности синиц. Влияние погоды на динамику этой популяции, по мнению Лэка (1964, 1966) и Перринса (1965) было незначительным и проявлялось только в необычно холодные зимы 1946-47 и 1966-67 гг. с длительным залеганием снега. Однако, как показал анализ их материалов с привлечением большего числа погодных факторов, плотность гнездового населения коррелировала с зимними и ранне-весенними температурами воздуха: среднемесячными февральскими (Krebs, 1970), за период с конца января до середины апреля, и наиболее значимо, - за период с 11 по 30 марта (Slagsvold, 1975d). В других частях Британии на динамику численности синиц влияли ноябрьские температуры (O’Connor, 1980). Подробный анализ более продолжительных рядов данных по популяции у Оксфорда показал, что ее динамика зависит от зимних и ранне-весенних температур воздуха, от урожая бука, а также и от плотности населения предшествующего года (Lebreton, 1990).

Выживаемость птиц во внегнездовой период выступала ведущим фактором динамики популяций больших синиц в Голландии и Бельгии, но здесь она более отчетливо зависела от плотности населения и зимней погоды. Важную роль при этом играли продуктивность размножения, территориальное поведение и процессы эмиграции и иммиграции, связанные как с плотностью населения, так и с состоянием кормовой базы (Kluyver, 1951, 1966, Kluyver, Tinbergen, 1953, Klomp, 1980, Balen, 1980, Balen et. al., 1987, Dhondt, 2001).

В юго-западной Финляндии на динамику гнездового населения отчетливо влияли только погодные условия зимы (Haartman, 1971). А в условиях более сурового климата Подмосковья связь погоды с плотностью гнездового населения была менее заметна в связи с зимовкой значительной части птиц за пределами района размножения (Лихачев, 1961, 2002).

Таким образом, в разных частях ареала, в зависимости от специфики локальных условий на динамику популяций оказывает влияние комплекс разных по характеру и силе воздействия факторов, среди которых не всегда удается выделить решающие. Да и такое выделение по мнению Н.П. Наумова (1963) будет неправильным, так как оно приведет к упрощению сложных взаимосвязей. Судя по составу и динамике местного населения, таежные леса Приладожья представляют собой субоптимальные или «буферные» местообитания для большой синицы. Плотность гнездового населения невысока и сильно колеблется по годам. Репродуктивная стратегия популяции направлена на максимальный уровень воспроизводства, ограничиваемый только физиологическими возможностями птиц и ресурсами внешней среды, но итоговая продуктивность размножения не влияет на будущую плотность гнездового населения. Основную роль в динамике численности играют иммигранты, причем, по имеющимся данным невозможно установить происхождение этих птиц: это могут быть и сопредельные участки леса и достаточно отдаленные территории.

Определенное влияние на плотность гнездового населения оказывает погода, но ее действие зависит от ряда других факторов. Теплая погода в ноябре положительно влияет на будущую плотность гнездового населения при высокой осенней численности, а при низкой – отрицательно. Возможно, так проявляется совместное действие погоды и территориального поведения на выживаемость птиц. Теплая поздняя осень ведет к задержке синиц в районе исследований и, по-видимому, к последующей повышенной смертности их зимой. При низкой плотности популяции большинство птиц может оставаться здесь, при высокой – только часть, т.к. осенняя борьба за территорию будут вынуждать излишек птиц откочевывать в другие местообитания, где они могут найти более благоприятные условия и успешно пережить зиму.

Зимние холода, в первую очередь декабрьские температуры воздуха, сказывались на плотности гнездового населения, причем и их действие зависело от особенностей распределения птиц по территории. В годы, когда часть птиц оставалась на зимовку в районе развески гнездовий, эта связь была отчетливой, а в годы, когда птицы откочевывали из этого района она пропадала.

Большую роль в динамике гнездового населения большой синицы Приладожья, также как и в южной Англии (Slagsvold, 1975d, Lebreton, 1990) играли апрельские температуры воздуха. Возможно, они влияли на характер перераспределения птиц между оптимальными и маргинальными местообитаниями, или на смертность птиц в этот период.

По имеющимся материалам можно заключить, что на динамику местного населения влияли разные, часто взаимосвязанные факторы, среди которых трудно выделить ключевой: это интенсивность иммиграции и выживаемость во внегнездовой период, погода в критические сезоны годового цикла птиц, осенняя плотность популяции и особенности территориального поведения.

4. Conclusion

Таежные леса Приладожья представляют для большой синицы субоптимальные местообитания, что проявляется в низкой плотности (около 4 пар/км2) и значительном преобладании первогодков над взрослыми особями в составе гнездового населения. Как и в других частях ареала, птицы предпочитают спелые древостои с преобладанием, или значительной примесью лиственных пород, хотя чистые черноольшанники избегают, по-видимому, в связи с поздними сроками вегетации ольхи. Плотносомкнутые хвойные леса менее привлекательны для птиц, так как отличаются более поздним сходом снега и запаздыванием весенних фенологических явлений, что проявляется и в задержке сроков начала гнездования. Биотопические различия проявляются и в частоте вторых кладок – в предпочитаемых стациях большее число птиц участвует во втором цикле размножения, что по-видимому связано с состоянием кормовой базы в разных типах леса.

Сроки начала кладки зависели от биотопа и хода апрельских температур воздуха, особенно сильно на птиц влияла дата накопления суммы эффективных температур 50С, практически совпадающая с датой детерминанта (determinant date) – временем старта быстрого развития ооцитов у большинства самок (Kluyver, 1951). Однако ни этот, ни любой другой из рассмотренных в работе температурных показателей, нельзя назвать пороговым для обследуемой популяции в связи с сильными ежегодными вариациями их значений.

Величина кладки не зависела ни от плотности гнездового населения, ни от биотопа. Она линейно уменьшалась в течение сезона, в среднем на 0.043 яйца в день. В отличие от более южных частей ареала, в Приладожье имела место необычная тенденция влияния возраста самки на сроки и величину кладки: первогодки гнездились на день раньше старых птиц и откладывали чуть больше яиц. Эти различия не были значимыми, но в итоге величина выводка у первогодков была достоверно большей. Возраст самца положительно сказывался на сроках размножения, но не влиял на величину кладки. Отсутствие возрастных различий у самок большой синицы в сроках начала и величине кладки характерно для исследуемого региона (Haartman, 1969, Зимин, 1988), и по-видимому, связано с тем, что в этих широтах на птиц сильное действие оказывают нестабильные внешние условия, на фоне которых возрастные особенности репродукции играют незначительную роль и не всегда проявляются в природе.

В Приладожье вторые кладки имели 47.8% пар, успешно выкормивших первый выводок. Плотность гнездового населения и возрастной состав пар на частоту бициклии существенного влияния не оказывали. В разнообразных по составу пород древостоях птицы приступали ко второму циклу размножения чаще. Погода зимы, – среднемесячная температура воздуха в феврале, положительно влияла на частоту бициклии, очевидно воздействуя, на состояние кормовой базы, через успешность зимовки беспозвоночных животных. Интервал между первым и вторым циклами размножения не отличался от других частей ареала. Дистанция между гнездами была более значительной (около 230 м), что вероятно связано с изменением кормовой базы в окрестностях гнездового участка в течение сезона, при отсутствии у птиц территориальной конкуренции.

Успешность размножения в Приладожье довольно высока: до вылета выводка сохраняется около 77% гнезд, а 67.9% отложенных яиц дают слетков. Несмотря на значительные вариации по годам, она не зависела от плотности гнездового населения, биотопа, возрастного состава популяции и сроков размножения. Основную роль в динамике этого показателя играли частичный отход птенцов в первых и ранних выводках, доля погибших гнезд и среднемесячная температура воздуха в мае. Доля погибших гнезд колебалась под влиянием случайных причин, а на динамику частичной смертности птенцов отчетливо влияла погода предшествующей зимы – сумма среднемесячных температур за декабрь, январь и февраль. По-видимому, зимняя и весенняя погода сказывалась на птицах через состояние кормовой базы, влияя на выживаемость и летнее обилие беспозвоночных животных. Общая продуктивность размножения варьировала по годам и в среднем составляла около 10 слетков на пару гнездящихся птиц за сезон. Она зависела от успешности гнездования и частоты бициклии и, в меньшей степени, от особенностей зимней и весенней погоды.

Приблизительная оценка смертности показывает, что у самцов она составляет около 52%, у самок – 55-60%, а у молодых птиц на первом году жизни – около 89%.

Низкая плотность гнездового населения большой синицы в Приладожье препятствует действию плотность зависимых механизмов регуляции плодовитости, поэтому репродуктивная стратегия популяции направлена на максимальный уровень воспроизводства, ограничиваемый только физиологическими возможностями птиц и ресурсами среды обитания.

Динамика численности местного населения практически не зависела от продуктивности размножения в предшествующем сезоне, она определялась интенсивностью притока иммигрантов, составляющих около 89% гнездового населения, и выживаемостью птиц во внегнездовой период. Определенное влияние на нее оказывала погода в критические периоды годового цикла – во время осеннего и весеннего перераспределения по территории и зимовки. При этом действие погоды проявлялось в зависимости от плотности популяции и особенностей территориального поведения птиц.