

УДК 574.34, 598.288.7

## ОТ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА ПОПУЛЯЦИЯМИ К ОЦЕНКЕ ИХ СОСТОЯНИЯ: ОПЫТ КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*, MUSCICAPIDAE, PASSERIFORMES)

© 2023 г. В. Г. Гриньков<sup>a, b, \*</sup>, Х. Штернберг<sup>c, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Биологический факультет Московского государственного университета  
имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

<sup>b</sup>Биологический институт Томского государственного университета,  
проспект Ленина, д. 36, Томск, 634050 Россия

<sup>c</sup>Рабочая группа по орнитологическим популяционным исследованиям Брауншвейга,  
Брауншвейг, 38104 Германия

\*e-mail: v.grinkov@gmail.com

\*\*e-mail: helmut.sternberg@t-online.de

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 07.05.2023 г.

Принята к публикации 23.05.2023 г.

Представлены оценки демографических параметров западносибирской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) — одного из модельных видов в популяционной экологии птиц. Характеристики популяции были получены в результате анализа данных 22-летнего непрерывного мониторинга гнездовой группировки особей в естественных местообитаниях на юго-востоке Западной Сибири (Томская область). Для оценки демографических показателей использованы таблицы дожития, вероятностные модели и матричные модели динамики популяции. Комплексное исследование популяционных характеристик позволило наглядно продемонстрировать степень расхождения в оценке демографических параметров, получаемых разными методами, и провести сравнение полученных оценок в настоящем исследовании с результатами других работ. Установлено, что в среднем птенцы доживали до вылета из гнезда в 87.6% случаях от числа всех попыток размножения. В статичном возрастном распределении самок на долю иммигрантов приходилось около 41.7% особей, резиденты составляли 25.3%, а автохтоны — 33%. Соотношение иммигрантов, резидентов и автохтонов у самцов в гнездовой период 30.8, 25.3 и 43.9%, соответственно. Среди автохтонов максимальный возраст самок 7 лет, самцов 8 лет. Среди резидентов самки доживали до возраста  $x + 7$  лет, а самцы — до возраста  $x + 5$  лет. Видимая выживаемость автохтонов, как самцов, так и самок, примерно одинакова. Этот показатель был наиболее высок у годоводков (0.54) и постепенно снижался с увеличением возраста особей. Видимая выживаемость самок неизвестного происхождения соответствует видимой выживаемости самцов-автохтонов. Самки неизвестного происхождения выделяются самой низкой видимой выживаемостью. Возраст первого гнездования птиц мог меняться от одного до шести лет. По данным кольцевания, доля самцов, гнездящихся с первого года жизни, составляет 68.9%, доля самок — 59.9%. Из выживших и вернувшихся на контролируемые участки птиц среди особей в возрасте одного года к гнездованию приступают только 39.2% самок-первогодков и 46.3% самцов-первогодков; среди особей в двухлетнем возрасте — 66.9% самок-второгодков и 71.1% самцов-второгодков. Доля птиц, вернувшихся в район рождения, составила 11.1% как у самцов, так и у самок. Самки в течение жизни производят в среднем 9.1 слетка, самцы — 9.6 слетка. Минимальная ожидаемая средняя продолжительность жизни у слетков — 1.2–1.49 и 1.2–1.62 года, максимальный показатель у особей, доживших до одного года, — 1.94 и 1.96 года, соответственно, для самцов и для самок. Продолжительность поколения мухоловки-пеструшки в западносибирской популяции 3.13–3.32 и 3.18–3.39 года, соответственно, для самцов и самок. Анализ чувствительности и эластичности конечной скорости роста на основе построенной проекционной матрицы продемонстрировал, что ключевую роль в воспроизводстве популяции играет выживаемость ювенильных и половозрелых особей в возрасте одного и двух лет. Демографические характеристики, полученные для популяции мухоловки-пеструшки в естественных местообитаниях на юго-востоке Западной Сибири, и матричная модель динамики популяции, построенная на их основе, могут быть использованы для сравнения состояния популяций, обитающих как в ненарушенных, так и в измененных экосистемах в разных частях ареала.

**Ключевые слова:** мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, состояние популяции, демографические параметры, матричная модель, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513423080056, EDN: VIYIQD

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) в настоящее время стала одним из важных модельных объектов в разнообразных биологических науках, включая популяционную экологию (Зимин, 1988; Паевский, 1985; Соколов, 1991; Newton, 1989), благодаря заселению искусственных гнездовий, высокой численности вида, его широкому распространению и высокой толерантности особей к беспокойству со стороны человека. Птицы обитают в смешанных и лиственных лесах, гнезда устраивают в естественных укрытиях (дуплах других видов птиц, морозобойных трещинах в стволах деревьев, полостях от сгнивших сучьев и т.п.); весьма охотно строят гнезда в искусственных укрытиях (гнездовых домиках), предпочитая их естественным. В период гнездования птицы сравнительно легко переносят отлов и различные манипуляции (кольцевание, измерения морфологических признаков, взятие проб биоматериалов и т.п.) не только во время выкармливания птенцов, но даже во время откладывания и насиживания яиц. Простым размещением в лесу искусственных укрытий для гнезд можно создать любую требуемую по численности группировку птиц для ее изучения и проводить это изучение с минимальным ущербом для популяций изучаемого вида.

Подавляющее число исследований разных аспектов популяционной биологии мухоловки-пеструшки выполнены в европейской части ее гнездового ареала. На основе обобщения литературных данных и результатов собственных работ ученых опубликованы отдельные книги, посвященные этому виду (Артемьев, 2008; Lundberg, Alatalo, 1992). Популяционные исследования мухоловки-пеструшки на обширном пространстве восточнее Урала в целом фрагментарны. На этой территории получены сведения о проценте возврата птиц в районы рождения и гнездования, путях осенней миграции, сроках весеннего прилета, системах спаривания (Гашков, 2003, 2003а; Гашков, Бланк, 2003; Chernetsov et al., 2008). Для нескольких обитающих здесь популяций были рассчитаны также средние значения некоторых демографических характеристик, причем многие из этих оценок были получены для группировок птиц, гнездившихся в антропогенных (городских) или техногенно загрязненных экосистемах (Куранов, 2018).

Цель настоящей публикации — оценка наиболее важных демографических параметров западносибирской популяции мухоловки-пеструшки, гнездящейся в искусственных укрытиях в естественном местообитании, на основе детального анализа многолетних данных по биографиям индивидуально меченных особей. Для оценки некоторых характеристик состояния популяции, наряду с традиционными методиками (построение таблиц дожития, вероятностные модели), нами использованы матричные модели динамики по-

пуляции с дискретной структурой. Работа наглядно демонстрирует степень расхождения в оценке популяционных характеристик, получаемых разными методами. В целом, исследования, сравнимые с нашими по объему полученных данных и набору использованных подходов, в азиатской части гнездового ареала мухоловки-пеструшки нам неизвестны. Сведения, приводимые в настоящей публикации, могут быть использованы для сравнения состояния популяций в разных частях ареала мухоловки-пеструшки и популяций, обитающих на измененных (трансформированных) территориях.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Место проведения исследований

Результаты, представленные в настоящей публикации, были получены в ходе долговременных исследований мухоловки-пеструшки, начатых в 2001 г. В 13 км южнее Томска (56°21' N, 84°56' E) для привлечения птиц мы размещали искусственные гнездовья на разных по площади участках леса. Участки располагались на правом берегу р. Томь, покрытом смешанным лесом, характерным для подзоны осиново-березовых лесов таежной зоны Западной Сибири. Лес в основном состоял из осины (*Populus tremula*) и березы (*Betula* sp.). Здесь также встречались ель (*Picea abies*), сибирская пихта (*Abies sibirica*) и сосна (*Pinus sylvestris*).

Число искусственных гнездовий менялось от года к году. В 2001 и 2002 годах мы контролировали всего 200 гнездовых домиков, располагавшихся на основном участке площадью ~ 20 га (экспериментальная и контрольная площадки по ~ 10 га каждая) (Grinkov et al., 2022). В 2003 г. были заложены две дополнительные площадки площадью ~5 га каждая на расстоянии ~ 1.2–1.3 км к югу и северу от основного участка (“Южная” и “Северная” площадки, насчитывающие по 50 искусственных укрытий для гнезд каждая). С 2003 по 2007 год мы увеличили плотность развески гнездовых домиков на экспериментальной площадке в 1.8 раза, так что в эти годы под контролем находилось 381 искусственное гнездовье. Начиная с 2008 г., плотность развески была возвращена на стандартный уровень — 10 гнездовых домиков/га. С 2008 по 2009 годы под контролем находилось всего 300 гнездовых домиков. В 2010 г. лес, в котором располагалась “Южная” площадка, был вырублен, поэтому, начиная с 2010 г. и по настоящее время, мы контролировали 250 гнездовых домиков. По форме участки леса с размещенными искусственными гнездовьями напоминали четырехугольники или сложной формы многоугольники (Grinkov et al., 2018, 2020, 2022). Расстояние между искусственными укрытиями для гнезд на всех площадках составляло примерно 30 м, за ис-

ключением экспериментальной площадки в годы с увеличенной плотностью развески. На экспериментальной площадке в годы с высокой плотностью искусственных укрытий расстояние между гнездовыми домиками было ~ 20 м. Карту места проведения исследований и более подробное его описание можно найти в наших публикациях (Grinkov et al., 2018, 2020, 2022).

Плотность гнездования мухоловки-пеструшки в районе наших исследований в естественных местообитаниях оценивается в 0.28 пар/га (Куранов, 2018). В целом, в лесах разного типа подтаежной подзоны Западной Сибири естественная плотность гнездования вида варьирует от 0.07 до 0.32 пар/га (Куранов, 2018).

### Объект исследований

Мухоловка-пеструшка – небольшая, весом ~12 г, насекомоядная мигрирующая птица. Вид гнездится в Евразии и зимует в субэкваториальной Африке (Артемьев, 2008; Lundberg, Alatalo, 1992). Гнездовой ареал вида простирается от Испании на западе до Енисея на востоке, причем самые восточные популяции имеют тенденцию расширять ареал дальше на восток: в некоторые годы мухоловок-пеструшек наблюдали в окрестностях Братска (Натыканец, 2019, 2022). Птицы размножаются один раз в год. Если первая попытка размножения оказалась неуспешной (например, из-за хищников), птицы пытаются гнездиться повторно. Самцы находят места для гнезд, охраняют территорию вокруг укрытия и привлекают самок. Самки строят гнезда и насиживают кладку (Артемьев, 2008; Lundberg, Alatalo, 1992). Полная кладка в среднем насчитывает шесть–семь яиц. Самец и самка вместе выкармливают примерно пять–шесть птенцов (Артемьев, 2008; Куранов, 2018; Järvinen, 1989; Sanz, 1997). Доминирующая система спаривания у мухоловки-пеструшки – социальная моногамия в каждом сезоне гнездования. Особи, живущие несколько лет, как правило, меняют партнера (серийная моногамия). Некоторые особи вступают в полигамные взаимоотношения (факультативная полигамия). Доля социально моногамных пар в различных популяциях редко бывает меньше 80–90% (Артемьев, 2008).

Мухоловка-пеструшка принадлежит к видам с относительно коротким жизненным циклом. Максимальная продолжительность жизни птиц в большинстве популяций не превышает восьми лет, при этом подавляющее большинство особей живут не более четырех лет. Половая зрелость у птиц наступает в возрасте около года, но часть особей может приступать к размножению только в возрасте от двух до шести лет (Sternberg, 1989; Sternberg et al., 2002; Артемьев, 2008; Both et al., 2017; Grinkov, Sternberg, 2018). Единогласного представления о том, как ведут себя особи, впервые обна-

руживаемые на гнездовании в возрасте 2–6 лет в локальной группировке, пока не существует (Артемьев, 2008). В нашем исследовании мы присоединяемся к тем авторам, которые считают, что в репродуктивный период подавляющее большинство этих птиц находятся на территории гнездования исследуемой популяции и не гнездятся где бы то ни было (excluded from reproduction) (Лихачёв, 1955; Чаун, 1958; Sternberg, 1989; Sternberg et al., 2002; Both et al., 2017; Grinkov, Sternberg, 2018). Следовательно, способность птиц войти в репродуктивную часть популяции будет вносить основной вклад в возрастную вариацию вероятности отлова, оцениваемую в программе MARK (см. ниже). Возрастная вероятность отлова, по нашему мнению, служит хорошим и достаточно точным показателем доли не размножающихся птиц в популяции. Очевидно, однако, что какое-то незначительное количество птиц может гнездиться за пределами контролируемого участка, а потом возвращаться сюда (например, Высоцкий, 2000). Поэтому получаемые оценки доли не размножающихся птиц в виде возрастной вероятности отлова стоит воспринимать как верхнюю (максимальную) границу этого показателя.

### Связи птиц с территорией гнездования и рождения

Степень привязанности птиц к определенной территории решающим образом влияет на способы оценки демографических характеристик популяции и их интерпретацию. В европейской части ареала мухоловки-пеструшки связи птиц с территорией гнездования и рождения изучены достаточно хорошо (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). В период привлечения самки самцы фактически охраняют лишь собственно укрытие для будущего гнезда, защищая территорию радиусом примерно 15 м вокруг гнезда. В период насиживания яиц и выкармливания птенцов в гнезде большинство птиц в качестве кормового участка использует ближайшие окрестности гнезда в радиусе 50 м от него (Артемьев, 2008). После вылета птенцов из гнезд в период вождения выводков птицы могут использовать большие территории радиусом до 1 км от места расположения оставленного гнезда (Артемьев, 2008).

Основное расселение птиц (вне зависимости от пола) происходит в течение первых двух месяцев после рождения. У мухоловки-пеструшки происходит запечатление (импринтинг) территории будущего гнездования. В этот район птицы будут стремиться вернуться после первой зимовки. Запечатление будущей территории гнездования у мухоловки-пеструшки происходит в возрасте 35–50 дней в период ювенильной дисперсии до осенней миграции (Соколов, 1991). В этом возрасте птицы могут оказаться на расстоянии нескольких километров от места рождения, а не-

которые из них — на расстоянии нескольких десятков километров (Соколов, 1991) и выйдут тем самым из-под контроля исследователя.

Масштабы гнездовой дисперсии половозрелых особей в целом значительно меньше, чем масштабы natalной дисперсии (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). В большинстве популяций 50% самцов не уходят далее 100–300 м от места прежнего гнездования, а 50% самок не уходят далее 100–500 м. Как правило, 90% самцов и 74% самок не покидают территорию участка радиусом 1 км вокруг прежнего гнезда (Артемьев, 2008). Таким образом, половозрелые самцы мухоловки-пеструшки отличаются очень высокой степенью привязанности к району размножения (Артемьев, 2008; Berndt, Sternberg, 1969). В разных частях ареала подавляющее большинство выживших самцов возвращается на места прежнего гнездования в течение последовательных репродуктивных циклов (Артемьев, 2008; Berndt, Sternberg, 1969). Половозрелые самки менее консервативны в выборе мест для гнездования. Их возврат на места прежнего гнездования и дальность переселения в большей степени зависят от конкретной экологической обстановки в предгнездовой период и от успешности гнездования на данной территории (Артемьев, 2008; Berndt, Sternberg, 1969).

### Отлов и мечение птиц

В течение гнездового периода мы проверяли каждый гнездовой домик один раз в пять дней, чтобы зафиксировать дату начала кладки, число яиц в полной кладке, размер выводка и количество успешно вылетевших птенцов. Идентификация и кольцевание особей проводились при их отлове. В течение сезона размножения почти все самки были отловлены два раза. В первый раз их отлавливали на 7–9-й день насиживания кладки, а во второй раз — когда они кормили 9–11-дневных птенцов. Самцов отлавливали преимущественно при кормлении 9–11-дневных птенцов. Для отлова птиц мы использовали небольшие активные и пассивные ловушки, которые устанавливали внутри гнездового домика. Применявшиеся нами ловушки принципиально не способны сами по себе нанести какой-либо вред птицам.

Для мечения и последующей индивидуальной идентификации особей мы использовали стандартные открытые алюминиевые кольца, которые закрепляли (закрывались) на цевке птицы с помощью специальных пассатижей. Кольца надевали на птенцов в возрасте 9–11 дней.

### Объем материала, его статистическая обработка, терминология

С 2001 по 2022 гг. мы проследили судьбу 4381 гнезда, 2621 самки (4076 отловов) и 2342 сам-

цов (3603 отлова). Мы окольцевали 22852 птенца, из которых 1669 особей впоследствии гнездились на контролируемых участках (755 самок и 914 самцов). Мы называем гнездом или попыткой гнездования только те случаи, когда самки откладывали хотя бы одно яйцо. Мы считали попытку гнездования успешной (результативной), если из гнезда вылетал хотя бы один птенец. Автохтонами мы называем птиц, окольцованных на контролируемых площадках птенцами, т.е. птиц известного происхождения, выращенных родителями на исследуемых участках. Возраст птенцов (слетков) принимался равным нулю (Grant, Grant, 1992). Возраст автохтонов второго календарного года жизни обозначали 1 (возможное первое гнездование, первогодок), автохтонов третьего календарного года — 2 (возможное второе гнездование, второгодок) и т.д. Птицами неизвестного происхождения, или аллохтонами, мы называем всех половозрелых птиц, впервые пойманных и окольцованных взрослыми на гнездах. Возраст таких птиц обозначали  $x$  (при первом отлове и кольцевании) и  $x + n$ , где  $n = 1, 2, \dots, 7$ , при отловах в последующие гнездовые сезоны. Среди птиц неизвестного происхождения различали иммигрантов — особей в возрасте  $x$  (в год первой поимки), а также резидентов — особей в возрасте  $x + n$ .

Все манипуляции с данными и расчеты на их основе проведены с использованием языка программирования для статистической обработки данных и работы с графикой, R (версия 4.1.1) (R Core Team, 2021), в среде RStudio (версия 2022.07.2 Build 576) (RStudio Team, 2022).

Для построения статичной возрастной структуры были использованы данные с 2005 по 2022 годы включительно, т.к. с 2001 по 2004 годы происходило формирование возрастных классов в исследуемой группировке птиц.

Для построения таблиц дожития (life tables) и историй встреч (encounter histories) особей были использованы данные по кольцеванию с 2001 по 2018 годы. Судьба птиц, окольцованных в 2018 г. и ранее, прослежена до 2022 г. Особи, окольцованные до 2019 г., практически перестали регистрироваться на контролируемых территориях: в 2022 г. встречено 4 самца (один резидент и 3 автохтона) и 4 самки (все автохтоны). Использование таблиц дожития позволяет сравнивать наши результаты с результатами подавляющего большинства предыдущих исследований, дают возможность представить первичные данные, в которые не вносились никакие коррекции, а также позволяют оценить степень территориальной консервативности птиц.

Для воробьинообразных птиц характерно равное соотношение (1 : 1) самцов и самок среди птенцов (так называемое первичное соотношение полов) (Паевский, 2020). В тех популяциях мухоловки-пеструшки, в которых проводилась

подобная оценка, соотношение полов не отличалось от 1 : 1 (Slagsvold et al., 1986). Равное соотношение самцов и самок среди птенцов также обнаружено и в некоторых популяциях близкого вида мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) (Hjernquist et al., 2009; Bowers et al., 2013). Поэтому для оценки различных демографических параметров мы также принимали равное соотношение полов среди птенцов в западносибирской популяции мухоловки-пеструшки.

Дожитие ( $l_x$ ), стандартизированное число особей, доживших до определенного возраста ( $l_x$ , начальная численность 1000 особей), возрастная вероятность дожития ( $s_x$ , age specific survival rate) и кривые дожития ( $\log_{10}(l_x)$ , survivorship curve) рассчитывались стандартным образом на основе таблиц дожития (например, Grant, Grant, 1992). Возрастную вероятность дожития,  $s_x$ , в орнитологической литературе также часто называют процентом возврата (return rate), поскольку для открытых популяций  $s_x$  является результирующей произведения истинной выживаемости, вероятности возврата на гнездовую территорию (филопатрии) и вероятности обнаружения птицы исследователем.

Видимая возрастная выживаемость ( $\phi_x$ , age specific apparent survival rate или local survival rate) и вероятность отлова ( $p_x$ , age specific encounter probability) рассчитывались на основе истории встреч особей в модели Кормака-Джолли-Себера (Cormack-Jolly-Seber, CJS) (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965) в пакете программ MARK (White, Burnham, 1999) с использованием библиотеки RMark (Laake, 2013). Истории встреч особей из каждой возрастной когорты за весь период наблюдений были объединены в единую когорту.

Сравнения возрастных классов между автохтонами и птицами неизвестного происхождения трудно проводить из-за гетерогенности состава всех групп аллохтонов (например, группа  $x$  может состоять из особей всех возрастов от одного до восьми лет). Иными словами, возрастные группы птиц неизвестного происхождения трудно соотнести с определенным возрастом автохтонов. Некоторое соответствие возрастных групп автохтонов и аллохтонов существует лишь в том смысле, что при переходе от более молодой группы к более старой среди аллохтонов увеличивается минимальный возраст членов группы (например, в группе  $x + 1$  нет особей в возрасте одного года и т.д.). Поэтому истории встреч автохтонов для некоторых видов моделирования были трансформированы в истории встреч птиц неизвестного происхождения. Последние отличаются от автохтонов тем, что они впервые регистрировались на контролируемых участках при первом гнездовании, а не в год рождения. Мы трансформировали истории встреч автохтонов в истории встреч ал-

лохтонов, как если бы автохтоны впервые регистрировались при первом гнездовании, становясь особями группы  $x$ , и в последующие сезоны гнездования становились бы особями возраста  $x + n$ , где  $n = 1, 2, \dots, 7$  в соответствии с числом прожитых лет (Chernetsov et al., 2009).

Базовыми моделями, использованными для расчета  $\phi_x$  и  $p_x$ , были  $\phi(\sim \text{age})$ ,  $p(\sim 1)$  (модели приведены в формулировке RMark) для самок и самцов неизвестного происхождения (табл. 1) и  $\phi(\sim \text{age})$ ,  $p(\sim \text{age})$  — для самок и самцов автохтонов (табл. 2). Расчеты  $\phi_x$  и  $p_x$  были выполнены отдельно для четырех групп особей: самок аллохтонов, самцов аллохтонов, самок автохтонов и самцов автохтонов. Такой способ расчета был наиболее предпочтителен для целей нашего исследования.

Соотношение размножающихся и неразмножающихся особей в том или ином возрасте можно оценить на основе таблиц дожития, но для этого в расчетах нужно либо использовать уже имеющиеся оценки возрастной смертности (Sternberg et al., 2002), либо определенным образом строить таблицы дожития (Sternberg, 1989). В данной работе мы попытались оценить соотношение гнездящихся и негнездящихся особей на основе анализа истории встреч в пакете программ MARK, что позволяет получить более точные оценки демографических параметров.

Средняя возрастная плодовитость рассчитывалась для всех особей известного происхождения, включая нерезультативные попытки гнездования, где число слетков было нулевым. Это позволило учесть успешность гнездования при построении проекционных матриц.

Значения видимой выживаемости, вероятности отлова и значения средней возрастной плодовитости особей с точно определенным возрастом (автохтонов) были использованы для построения проекционных матриц популяции (Логофет, Уланова, 2021; Caswell, 2001; Noon, Sauer, 1992; Goodman, 1969). Проекционные матрицы (матрицы Лесли) использованы для расчета всех основных демографических параметров популяции. Конечную (дискретную) скорость роста популяции за период наблюдений ( $\lambda$ ), равновесную (стабильную) возрастную структуру, среднюю продолжительность поколения (generation time) и матрицы чувствительности (sensitivities) и эластичности (elasticities) рассчитывали с помощью библиотеки popbio (Stubben, Milligan, 2007). Чувствительность и эластичность количественно определяют влияние абсолютного и относительного (пропорционального) изменения элементов проекционной матрицы (демографических параметров) на конечную скорость роста популяции. Эти характеристики используются для определения элементов проекционной матрицы, оказывающих наибольшее влияние на  $\lambda$ . Ожидаемую среднюю

**Таблица 1.** Результаты моделирования видимой возрастной выживаемости ( $\phi_x$ ) и вероятности отлова ( $p_x$ ) в зависимости от возраста (age), пола (sex) и происхождения (origin) особей

| № строки | № модели | Модель                                                                                   | Число параметров | AIC <sub>c</sub> | DAIC <sub>c</sub> | w         | Отклонение (deviance) | Вероятность модели |
|----------|----------|------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|------------------|-------------------|-----------|-----------------------|--------------------|
| 1        | 9        | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim 1)$                                                       | 9                | 10460.26         | 0.00              | 0.1341787 | 121.47                | 1.0000             |
| 2        | 49       | $\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim 1)$                                       | 10               | 10460.80         | 0.55              | 0.1020920 | 120.01                | 0.7609             |
| 3        | 41       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim 1)$                                          | 10               | 10460.82         | 0.56              | 0.1013799 | 120.02                | 0.7556             |
| 4        | 12       | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{origin})$                                           | 10               | 10460.85         | 0.60              | 0.0995714 | 120.06                | 0.7421             |
| 5        | 44       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{origin})$                              | 11               | 10461.48         | 1.22              | 0.0728059 | 118.68                | 0.5426             |
| 6        | 33       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim 1)$                          | 11               | 10461.59         | 1.34              | 0.0687033 | 118.79                | 0.5120             |
| 7        | 52       | $\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{origin})$                           | 11               | 10461.97         | 1.71              | 0.0569286 | 119.17                | 0.4243             |
| 8        | 11       | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{sex})$                                              | 10               | 10462.22         | 1.97              | 0.0501930 | 121.43                | 0.3741             |
| 9        | 36       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{origin})$              | 12               | 10462.77         | 2.51              | 0.0382231 | 117.96                | 0.2849             |
| 10       | 51       | $\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{sex})$                              | 11               | 10462.78         | 2.52              | 0.0379700 | 119.98                | 0.2830             |
| 11       | 43       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{sex})$                                 | 11               | 10462.81         | 2.55              | 0.0374234 | 120.01                | 0.2789             |
| 12       | 16       | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$                              | 11               | 10462.83         | 2.57              | 0.0370325 | 120.03                | 0.2760             |
| 13       | 48       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$                 | 12               | 10463.47         | 3.21              | 0.0269488 | 118.66                | 0.2008             |
| 14       | 35       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex})$                 | 12               | 10463.59         | 3.33              | 0.0253541 | 118.78                | 0.1890             |
| 15       | 56       | $\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$              | 12               | 10463.96         | 3.70              | 0.0211035 | 119.15                | 0.1573             |
| 16       | 40       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$ | 13               | 10464.76         | 4.50              | 0.0141371 | 117.94                | 0.1054             |
| 17       | 7        | $\phi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{origin})$                                       | 10               | 10466.06         | 5.81              | 0.0073550 | 125.27                | 0.0548             |
| 18       | 23       | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$                              | 11               | 10466.76         | 6.51              | 0.0051800 | 123.96                | 0.0386             |
| 19       | 15       | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$                              | 17               | 10466.92         | 6.66              | 0.0047991 | 112.07                | 0.0358             |
| 20       | 10       | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age})$                                              | 16               | 10467.18         | 6.92              | 0.0042173 | 114.34                | 0.0314             |
| 21       | 2        | $\phi(\sim 1), p(\sim \text{age})$                                                       | 9                | 10467.43         | 7.17              | 0.0037198 | 128.64                | 0.0277             |
| 22       | 47       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$                 | 18               | 10467.59         | 7.33              | 0.0034363 | 110.73                | 0.0256             |
| 23       | 31       | $\phi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$                           | 11               | 10467.63         | 7.37              | 0.0033679 | 124.82                | 0.0251             |
| 24       | 50       | $\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age})$                              | 17               | 10467.74         | 7.48              | 0.0031881 | 112.89                | 0.0238             |
| 25       | 5        | $\phi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$                          | 11               | 10467.74         | 7.49              | 0.0031781 | 124.94                | 0.0237             |
| 26       | 42       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age})$                                 | 17               | 10467.75         | 7.49              | 0.0031675 | 112.90                | 0.0236             |
| 27       | 18       | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age})$                                              | 10               | 10468.01         | 7.75              | 0.0027784 | 127.22                | 0.0207             |
| 28       | 26       | $\phi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age})$                                           | 10               | 10468.05         | 7.80              | 0.0027220 | 127.26                | 0.0203             |
| 29       | 55       | $\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$              | 18               | 10468.21         | 7.96              | 0.0025128 | 111.35                | 0.0187             |
| 30       | 63       | $\phi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$              | 12               | 10468.44         | 8.19              | 0.0022399 | 123.63                | 0.0167             |
| 31       | 34       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age})$                 | 18               | 10468.55         | 8.29              | 0.0021253 | 111.69                | 0.0158             |
| 32       | 21       | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$                 | 12               | 10468.71         | 8.46              | 0.0019551 | 123.91                | 0.0146             |
| 33       | 13       | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$                 | 18               | 10468.80         | 8.55              | 0.0018699 | 111.94                | 0.0139             |

Таблица 1. Окончание

| № строки | № модели | Модель                                                                                                   | Число параметров | AIC <sub>c</sub> | DAIC <sub>c</sub> | w         | Отклонение (deviance) | Вероятность модели |
|----------|----------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|------------------|-------------------|-----------|-----------------------|--------------------|
| 34       | 58       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age})$                                           | 11               | 10468.86         | 8.60              | 0.0018172 | 126.06                | 0.0135             |
| 35       | 6        | $\varphi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                                                       | 10               | 10469.02         | 8.76              | 0.0016810 | 128.22                | 0.0125             |
| 36       | 39       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$              | 19               | 10469.03         | 8.77              | 0.0016687 | 110.16                | 0.0124             |
| 37       | 14       | $\varphi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                                              | 17               | 10469.04         | 8.78              | 0.0016602 | 114.19                | 0.0124             |
| 38       | 29       | $\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$                           | 12               | 10469.32         | 9.06              | 0.0014455 | 124.51                | 0.0108             |
| 39       | 54       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                              | 18               | 10469.59         | 9.34              | 0.0012597 | 112.73                | 0.0094             |
| 40       | 45       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$                 | 19               | 10469.59         | 9.34              | 0.0012587 | 110.72                | 0.0094             |
| 41       | 30       | $\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                                           | 11               | 10469.68         | 9.43              | 0.0012042 | 126.88                | 0.0090             |
| 42       | 46       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                                 | 18               | 10469.76         | 9.51              | 0.0011571 | 112.90                | 0.0086             |
| 43       | 22       | $\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                                              | 11               | 10469.92         | 9.67              | 0.0010669 | 127.12                | 0.0080             |
| 44       | 53       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$              | 19               | 10470.11         | 9.85              | 0.0009725 | 111.24                | 0.0072             |
| 45       | 61       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$              | 13               | 10470.39         | 10.13             | 0.0008460 | 123.57                | 0.0063             |
| 46       | 38       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                 | 19               | 10470.51         | 10.25             | 0.0007962 | 111.64                | 0.0059             |
| 47       | 62       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                              | 12               | 10470.78         | 10.52             | 0.0006969 | 125.97                | 0.0052             |
| 48       | 37       | $\varphi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$ | 20               | 10471.04         | 10.78             | 0.0006114 | 110.16                | 0.0046             |
| 49       | 1        | $\varphi(\sim 1), p(\sim 1)$                                                                             | 2                | 10491.49         | 31.23             | 0.0000000 | 166.72                | 0.0000             |
| 50       | 4        | $\varphi(\sim 1), p(\sim \text{origin})$                                                                 | 3                | 10492.08         | 31.83             | 0.0000000 | 165.31                | 0.0000             |
| 51       | 17       | $\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim 1)$                                                                    | 3                | 10492.14         | 31.89             | 0.0000000 | 165.38                | 0.0000             |
| 52       | 25       | $\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim 1)$                                                                 | 3                | 10492.27         | 32.01             | 0.0000000 | 165.50                | 0.0000             |
| 53       | 20       | $\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{origin})$                                                        | 4                | 10492.80         | 32.55             | 0.0000000 | 164.03                | 0.0000             |
| 54       | 57       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim 1)$                                                    | 4                | 10493.13         | 32.87             | 0.0000000 | 164.36                | 0.0000             |
| 55       | 28       | $\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{origin})$                                                     | 4                | 10493.37         | 33.11             | 0.0000000 | 164.60                | 0.0000             |
| 56       | 3        | $\varphi(\sim 1), p(\sim \text{sex})$                                                                    | 3                | 10493.44         | 33.18             | 0.0000000 | 166.67                | 0.0000             |
| 57       | 8        | $\varphi(\sim 1), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$                                                    | 4                | 10494.05         | 33.79             | 0.0000000 | 165.28                | 0.0000             |
| 58       | 19       | $\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{sex})$                                                           | 4                | 10494.14         | 33.89             | 0.0000000 | 165.37                | 0.0000             |
| 59       | 27       | $\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{sex})$                                                        | 4                | 10494.23         | 33.97             | 0.0000000 | 165.46                | 0.0000             |
| 60       | 60       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{origin})$                                        | 5                | 10494.24         | 33.98             | 0.0000000 | 163.47                | 0.0000             |
| 61       | 24       | $\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$                                           | 5                | 10494.80         | 34.54             | 0.0000000 | 164.03                | 0.0000             |
| 62       | 59       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex})$                                           | 5                | 10495.13         | 34.87             | 0.0000000 | 164.35                | 0.0000             |
| 63       | 32       | $\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$                                        | 5                | 10495.34         | 35.08             | 0.0000000 | 164.57                | 0.0000             |
| 64       | 64       | $\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$                           | 6                | 10496.23         | 35.98             | 0.0000000 | 163.46                | 0.0000             |

Примечания. Модели приведены в формулировке RMark. Происхождение (origin) – это категориальная переменная, включающая две группы птиц: неизвестного происхождения и автохтонов (истории встреч последних приведены к историям встреч птиц неизвестного происхождения, см. “Материалы и методы”). AIC<sub>c</sub> – скорректированный информационный критерий Акаике, DAIC<sub>c</sub> – разница между скорректированными информационными критериями Акаике лучшей и текущей моделей, w – нормированный вес Акаике.

**Таблица 2.** Результаты моделирования видимой возрастной выживаемости ( $\phi_x$ ) и вероятности отлова ( $p_x$ ) в зависимости от возраста (age) и пола (sex) автохтонов (птиц известного происхождения)

| № строки | № модели | Модель                                                                | Число параметров | AIC <sub>c</sub> | DAIC <sub>c</sub> | w         | Отклонение (deviance) | Вероятность модели |
|----------|----------|-----------------------------------------------------------------------|------------------|------------------|-------------------|-----------|-----------------------|--------------------|
| 1        | 8        | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$              | 19               | 17475.98         | 0.00              | 0.7168537 | 242.32                | 1.0000             |
| 2        | 16       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$ | 20               | 17477.84         | 1.86              | 0.2828909 | 242.18                | 0.3946             |
| 3        | 14       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age})$              | 19               | 17492.68         | 16.69             | 0.0001700 | 259.02                | 0.0002             |
| 4        | 6        | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age})$                           | 18               | 17494.05         | 18.07             | 0.0000854 | 262.40                | 0.0001             |
| 5        | 7        | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{sex})$                           | 11               | 17653.13         | 177.15            | 0.0000000 | 435.50                | 0.0000             |
| 6        | 15       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{sex})$              | 12               | 17654.72         | 178.74            | 0.0000000 | 435.09                | 0.0000             |
| 7        | 13       | $\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim 1)$                       | 11               | 17659.27         | 183.29            | 0.0000000 | 441.63                | 0.0000             |
| 8        | 5        | $\phi(\sim \text{age}), p(\sim 1)$                                    | 10               | 17660.91         | 184.93            | 0.0000000 | 445.28                | 0.0000             |
| 9        | 4        | $\phi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{sex})$                       | 11               | 17966.32         | 490.34            | 0.0000000 | 748.68                | 0.0000             |
| 10       | 12       | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$              | 12               | 17967.96         | 491.97            | 0.0000000 | 748.32                | 0.0000             |
| 11       | 10       | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age})$                           | 11               | 17988.45         | 512.47            | 0.0000000 | 770.82                | 0.0000             |
| 12       | 2        | $\phi(\sim 1), p(\sim \text{age})$                                    | 10               | 17990.44         | 514.46            | 0.0000000 | 774.81                | 0.0000             |
| 13       | 11       | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{sex})$                           | 4                | 19263.69         | 1787.71           | 0.0000000 | 2060.07               | 0.0000             |
| 14       | 3        | $\phi(\sim 1), p(\sim \text{sex})$                                    | 3                | 19264.98         | 1789.00           | 0.0000000 | 2063.35               | 0.0000             |
| 15       | 9        | $\phi(\sim \text{sex}), p(\sim 1)$                                    | 3                | 19278.56         | 1802.58           | 0.0000000 | 2076.94               | 0.0000             |
| 16       | 1        | $\phi(\sim 1), p(\sim 1)$                                             | 2                | 19281.64         | 1805.66           | 0.0000000 | 2082.02               | 0.0000             |

Примечания. Модели приведены в формулировке RMark. AIC<sub>c</sub> – скорректированный информационный критерий Акаике, DAIC<sub>c</sub> – разница между скорректированными информационными критериями Акаике лучшей и текущей моделей, w – нормированный вес Акаике.

продолжительность жизни (life expectancy) мы рассчитывали в библиотеке Rage (Jones et al., 2022).

Для оценки истинной выживаемости слетков ( $\phi_0^*$ ) мы использовали значения конечной скорости роста популяции ( $\lambda^*$ ), рассчитанные по динамике ее численности, с 2001 по 2018 г. (эти когорты были использованы для оценки демографических параметров). Численность оценивали в виде числа гнезд в 250 искусственных гнездовьях, используя среднюю заселенность в данном сезоне.  $\lambda^*$  рассчитывали по тренду численности и остаточной дисперсии, которые получали в результате регрессионного анализа (Dennis et al., 1991; Morris et al., 1999). Используя проекционные матрицы и все ее параметры, кроме  $\phi_0$ , и полученное значение  $\lambda^*$ , мы рассчитывали  $\phi_0^*$  для самцов и самок (решали характеристический полином детерминанта проекционной матрицы относительно  $\phi_0^*$ ).

Расчет 95% доверительного интервала для биномиальных пропорций (например, вероятность дожития, доля вернувшихся в район рождения особей) выполнялся по методу Уилсона (Wilson) с помощью функции BinomCI (... , method = wilson), а расчет 95% доверительного интервала для мультиномиальных пропорций – с помощью функции MultinomCI (... , method = wilson) библиотеки DescTools (Signorell et al., 2022). Расчет 95% доверительного интервала для асимметрично

распределенных величин выполнялся бутстрэп-методом с помощью функции ci\_mean (... , type = bootstrap) библиотеки confintr. Корреляция Спирмена,  $r_s$ , была использована в качестве меры линейной связи между величинами и рассчитывалась с помощью функции cor.test (... , method = spearman).

Для проверки равенства мер центральной тенденции для распределений величины в двух выборках использовали критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney–Wilcoxon test) с помощью функции wilcox.test. Функцию prop.test использовали для проверки эквивалентности биномиальных пропорций, функцию xmonte из библиотеки XNomial – для проверки совпадения мультиномиальных пропорций. Для сравнения распределений числа особей, доживших до определенного возраста, использовали логарифмический ранговый критерий (log-rank test), реализованный в функции survdiff библиотеки survival (Therneau, 2022).

Выбор из нескольких моделей той, которая лучше всего описывает данные, делали на основе скорректированного информационного критерия Акаике, AIC<sub>c</sub>, и нормированного веса Акаике (normalized Akaike weight), w. Отношение веса одной модели к весу другой модели показывает, во сколько раз одна из них лучше другой поддерживается данными среди конкретного набора кон-

курирующих моделей (Cooch, White, 2019; Wagenmakers, Farrell, 2004; White, Burnham, 1999). Мы также учитывали эмпирическое правило о величине разницы между  $AIC_c$  сравниваемых моделей. Если разница в  $AIC_c$  между двумя моделями,  $DAIC_c < 2$ , то можно с достаточной уверенностью утверждать, что обе модели имеют приблизительно равный вес в данных. Если  $2 < DAIC_c < 7$ , то существует значительная поддержка данными реальной разницы между моделями, а если  $DAIC_c > 7$ , то существуют веские доказательства различий между моделями (Anderson, Burnham, 1976; Cooch, White, 2019).

Для визуализации полученных результатов мы использовали библиотеку ggplot2 (Wickham, 2009).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Численность и успех гнездования

В искусственных укрытиях для гнезд, размещённых на контролируемых участках леса, поселялась почти исключительно мухоловка-пеструшка. Другие птицы-дуплогнезники (большая синица (*Parus major*), московка (*Parus ater*), поползень (*Sitta europaea*), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*)), гнездившиеся в естественных местообитаниях, лишь спорадически заселяли в количестве 1–3 пар гнездовые домики.

С 2001 по 2003 годы число площадок, на которых располагались искусственные укрытия для гнезд, увеличивалось, поэтому численность гнездящихся птиц росла (рис. 1). С 2003 по 2009 г. плотность гнездования на контролируемых территориях была очень высокой и относительно стабильной. На экспериментальной площадке в эти годы плотность гнездования достигала 13.1 гнезд/га. Средняя плотность гнездования по всем площадкам в разные годы на этом интервале изменялась от 7.3 до 10.5 гнезд/га. Доля занятых искусственных гнездовий на отдельных площадках в эти годы могла достигать до 97%. Средние значения заселённости гнездовых домиков по всем площадкам с 2001 по 2009 годы изменялись от 65 до 95%. После 2009 г. происходило постепенное падение численности мухоловки-пеструшки. Численность гнездящихся особей достигла минимальных значений к 2018–2019 годам. В эти годы плотность гнездования в среднем была 4.1–4.3 гнезда/га, т.е. в 2–3 раза меньше, чем в годы с максимальной численностью. Заселённость гнездовых домиков снизилась до 39–41%. После 2019 г. численность мухоловки-пеструшки несколько увеличилась. В 2020–2022 годах заселённость искусственных гнездовий составляла 53–61% (см. рис. 1). В целом на протяжении всего периода исследований наблюдалось снижение численности мухоловки-пеструшки (рис. 1). Отрицательная

корреляция между заселённостью искусственных гнездовий и годом наблюдения показывает, что заселённость сильно и статистически значительно снижалась в период с 2001 по 2022 годы (корреляция Спирмена  $r_s = -0.76$ ,  $p = 0.00004$ ).

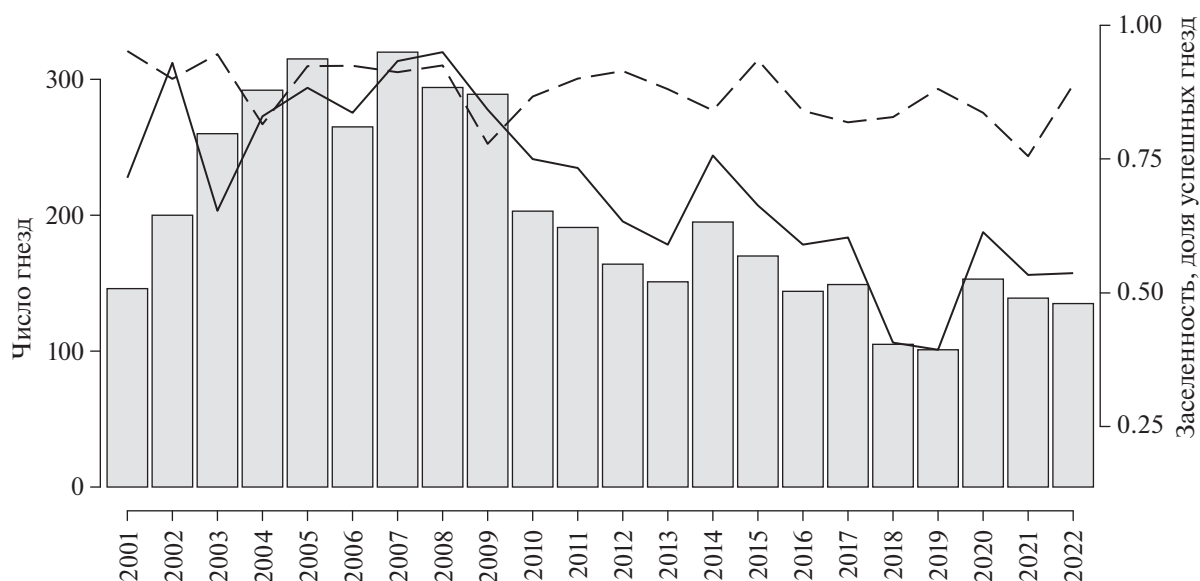
В большинстве гнезд в исследуемой популяции мухоловки-пеструшки хотя бы один птенец доживал до вылета. Минимальная доля результативных гнезд составила 75.5%, а максимальная — 95.2%. В среднем в 87.6% ( $SD = 5.5$ ) гнезд птенцы доживали до вылета. Результативность гнездования снижалась в течение периода исследований (корреляция Спирмена,  $r_s = -0.52$ ,  $p = 0.015$ ). В целом, вероятность отлова особей  $x$  после их первой регистрации на площадке среди гнездящихся птиц равна 0.892 ( $SE = 0.0092$ ,  $CI_{95\%} \in [0.873, 0.909]$ ) (модель № 9, табл. 1).

### Статичная возрастная структура гнездящейся группировки

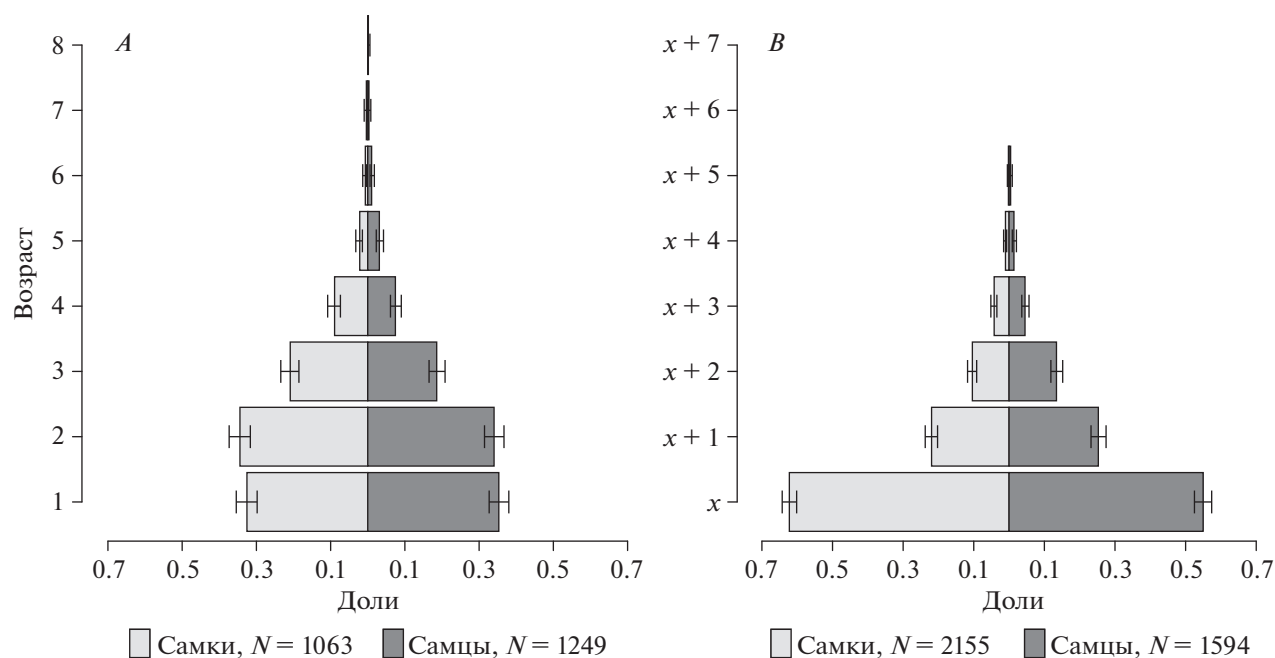
В целом, среди самок на долю иммигрантов приходилось около 41.7 ( $CI_{95\%} \in [40.0, 43.4]$ ) особей в каждом сезоне гнездования, резиденты составляли 25.3 ( $CI_{95\%} \in [23.8, 26.8]$ ), а автохтоны — 33.0% ( $CI_{95\%} \in [31.4, 34.7]$ ). Среди самцов доля автохтонов выше ( $\chi^2 = 75.5$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$ ), а доля иммигрантов меньше ( $\chi^2 = 76.3$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$ ) на 10.9 процентных пункта по сравнению с самками. Представленность резидентов практически идентична ( $\chi^2 = 4.0 \times 10^{-5}$ ,  $p = 0.995$ ). Доля иммигрантов, резидентов и автохтонов среди самцов в репродуктивном сезоне составила 30.8 ( $CI_{95\%} \in [29.1, 32.5]$ ), 25.3 ( $CI_{95\%} \in [23.7, 26.9]$ ) и 43.9% ( $CI_{95\%} \in [42.1, 45.8]$ ), соответственно.

Статичное возрастное распределение птиц представлено на рис. 2. Возрастная структура самцов и самок, как среди автохтонов, так и среди птиц неизвестного происхождения, статистически значимо различается. Среди автохтонов статистическая значимость различий в соотношении возрастов самцов и самок наблюдается при относительно небольших расхождениях в абсолютных значениях долей возрастных классов. Например, доля самцов-первогодков среди автохтонов составляла 35.3% ( $CI_{95\%} \in [32.7, 38.0]$ ), что на 2.8 процентных пункта выше доли самок-первогодков 32.5% ( $CI_{95\%} \in [29.8, 35.4]$ ). Доля самцов в возрасте 2 года (34.03%,  $CI_{95\%} \in [31.5, 36.7]$ ) всего на 0.37 процентных пункта ниже доли самок этого возраста (34.4%,  $CI_{95\%} \in [31.6, 37.3]$ ) и т.д. по всем возрастам (рис. 2), однако, эти различия статистически достоверны  $\chi^2 = 17.5$ ,  $p = 0.009 \pm 0.0003$  (асимптотический уровень значимости  $p = 0.008$ ).

Среди птиц неизвестного происхождения расхождение долей самцов и самок в разных возрастных группах гораздо существенней. Группа  $x$  у са-



**Рис. 1.** Заселенность искусственных укрытий для гнезд, число и доля успешных попыток гнездования в период проведения исследований. Гистограмма — число гнезд в каждом сезоне гнездования, сплошная линия — траектория заселенности в течение периода исследований, пунктирная линия — траектория доли успешных попыток гнездования.



**Рис. 2.** Статичная возрастная структура мухоловки-пеструшки (возрастная пирамида) для автохтонов (А) и птиц неизвестного происхождения (В). В расчетах были использованы данные с 2005 по 2022 гг. Данные с 2001 по 2004 гг были исключены из расчетов, т.к. в этот период шло формирование возрастных классов (например, в 2001 г. все гнездившиеся птицы принадлежали к группе  $x$ ). Горизонтальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

мок-иммигрантов составляла 62.2% ( $CI_{95\%} \in [60.2, 64.3]$ ), что на 7.24 процентных пункта выше, чем класс  $x$  у самцов (54.96%,  $CI_{95\%} \in [52.5, 57.4]$ ). Доля группы  $x + 1$  у самок составляла 21.9% ( $CI_{95\%} \in [20.3, 23.7]$ ). Среди самцов доля группы  $x + 1$  составляла 25.3% ( $CI_{95\%} \in [23.2, 27.5]$ ), что

больше на 3.4 процентных пункта доли этой группы у самок, и т.д. (рис. 2,  $\chi^2 = 43.56$ ,  $p = 0.0 \pm 0.0$  (асимптотический уровень значимости  $p = 3.0 \times 10^{-8}$ )).

В целом, распределение особей по возрастным классам очень разное у автохтонов и птиц неизвестного происхождения (рис. 2). Мы не прово-

дили расчеты статистической достоверности различий, т.к. не вполне ясен биологический смысл подобных сравнений (возрастные классы 1, 2, 3 и т.д. автохтонов не эквивалентны возрастным классам иммигрантов  $x$ ,  $x + 1$ ,  $x + 2$ , и т.д.). Кроме того, априори ясно, что из-за больших по численности выборок и очень сильных различий, все возможные сравнения будут в высшей степени значимыми, если их формально провести. С нашей точки зрения, корректное сравнение возрастной структуры птиц неизвестного происхождения и автохтонов возможно только после преобразования возрастной структуры автохтонов в возрастную структуру аллохтонов (см. ниже).

### Оценки выживаемости особей, возраст первого размножения

Расчет различных оценок выживаемости особей мы также проводили отдельно для птиц неизвестного происхождения и отдельно для автохтонов. На рис. 3 показаны результаты расчетов для птиц неизвестного происхождения, а на рис. 4 — результаты расчетов для автохтонов. Среди автохтонов максимальный зарегистрированный возраст самок составил 7 лет (четыре особи), самцов — 8 лет (две особи). Среди резидентов отмечены одна самка в возрасте  $x + 7$  и шесть самцов возраста  $x + 5$ .

Среди птиц неизвестного происхождения оценки вероятности дожития ( $s_x$ ) и видимой выживаемости ( $\phi_x$ ) оказались очень близкими как для самцов, так и для самок (рис. 3C, 3D). Распределения стандартизированного числа особей, доживших до определенного возраста ( $l_x$ ), и кривые дожития ( $\log_{10}(l_x)$ ) хорошо соответствуют аналогичным характеристикам ( $l_x^*$  и  $\log_{10}(l_x^*)$ ), рассчитанным с использованием видимой выживаемости  $\phi_x$  (рис. 3A, 3B). Сравнение с помощью логарифмического рангового критерия показало, что кривые выживания, полученные разными методами, достоверно не различаются как для самок ( $\chi^2 = 0.8$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.4$ ), так и для самцов ( $\chi^2 = 1.3$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.3$ ) аллохтонов.

Оценки выживаемости самок неизвестного происхождения имеют тенденцию быть ниже таковых для самцов неизвестного происхождения (рис. 3C, 3D). Сравнение вероятности дожития самцов и самок среди аллохтонов, впрочем, не продемонстрировало статистически значимых различий (логранговый критерий,  $\chi^2 = 2.8$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.1$ ). Моделирование в пакете программ MARK показало, что введение пола особей в виде группирующей переменной в расчеты видимой выживаемости особей неизвестного происхождения улучшает описание данных ( $\phi(\sim \text{age} + \text{sex})$ ,  $p(\sim 1)$ ;  $AIC_c = 6762.35$ , нормированный вес  $AIC_c$ ,

$w = 0.608$ ) примерно в 1.6 раз по сравнению с ситуацией, когда пол не учитывается ( $\phi(\sim \text{age})$ ,  $p(\sim 1)$ ;  $AIC_c = 6763.23$ ,  $w = 0.392$ ). Однако для этих моделей  $DAIC_c = 0.88$ . Модели очень близки, т.е. могут иметь приблизительно равный вес в данных.

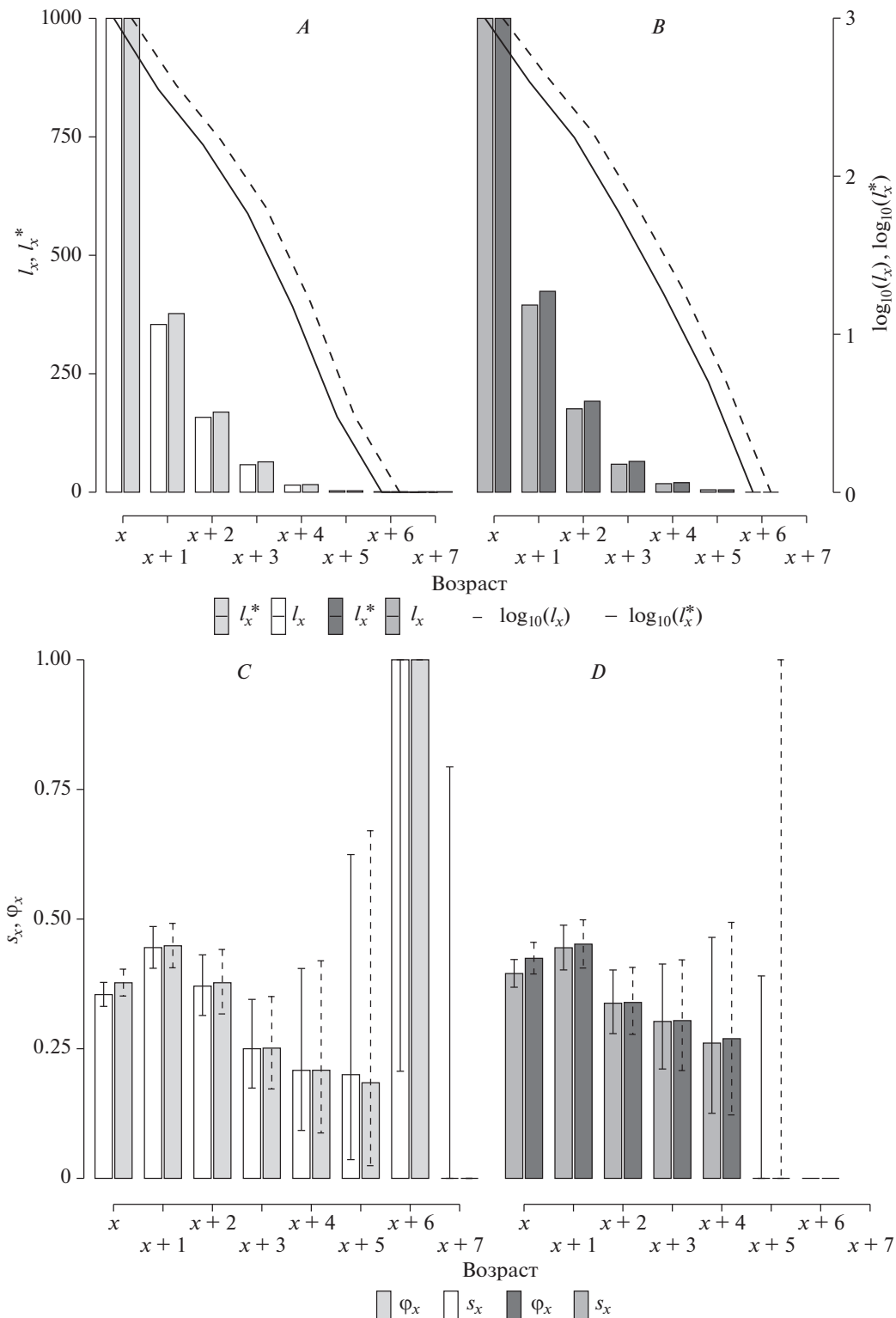
Для автохтонов оценки вероятности дожития ( $s_x$ ) и видимой выживаемости ( $\phi_x$ ) оказались, напротив, существенно разными как для самцов, так и для самок (рис. 4C, 4D). Расхождение в оценках выживаемости хорошо видно в распределениях стандартизированного числа особей, доживших до определенного возраста, и кривых дожития (рис. 4A, 4B). Кривые выживания автохтонов, полученные разными методами, достоверно различаются как для самок (логранговый критерий,  $\chi^2 = 17.5$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.00003$ ), так и для самцов (логранговый критерий,  $\chi^2 = 4.2$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.04$ ). Поэтому ниже для сравнения самок и самцов мы использовали значения видимой выживаемости,  $\phi_x$ , т.к. эти оценки являются более точными (Cooch, White, 2019; White, Burnham, 1999).

Моделирование в пакете программ MARK показало, что у автохтонов введение пола особей в качестве группирующей переменной в расчеты видимой выживаемости не улучшает описание данных (модель № 16, табл. 2) по сравнению с вариантом, когда пол не учитывается (модель № 8, табл. 2). Модель без учета пола в 2.5 раза лучше описывает данные, чем модель с учетом пола. Однако полученные статистики показывают, что модели довольно близки ( $DAIC_c = 1.86$ , табл. 2). Среди автохтонов, таким образом, различия между самцами и самками в уровне видимой выживаемости если и есть, то небольшие.

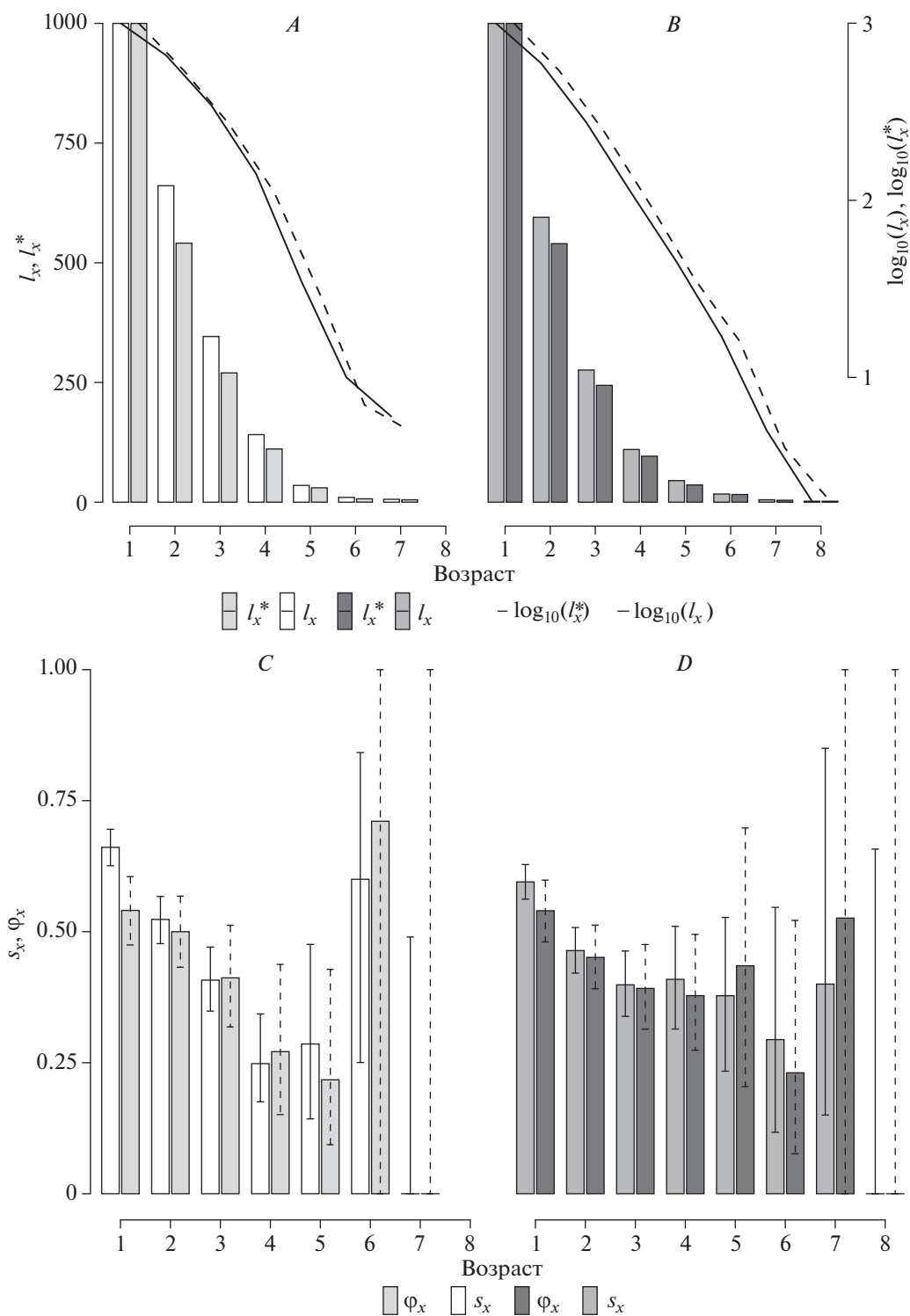
Рисунки 3 и 4 демонстрируют существенные различия в оценках выживаемости особей среди птиц неизвестного происхождения и автохтонов. Характеристики выживаемости некоторых возрастных классов у автохтонов были очень высокими. Например, вероятность дожития самок-первогодков у автохтонов составила 0.661 ( $CI_{95\%} \in [0.626, 0.695]$ ), самцов-первогодков — 0.595 ( $CI_{95\%} \in [0.562, 0.628]$ ) (рис. 4C, 4D). Эти значения приближаются к максимальной известной для мухоловки-пеструшки доле возврата особей (67%) в некоторых местообитаниях в районах зимовки в Африке (Salewski et al., 2000). Видимая выживаемость самок-первогодков среди автохтонов была 0.541 ( $CI_{95\%} \in [0.475, 0.605]$ ), самцов-первогодков — 0.54 ( $CI_{95\%} \in [0.481, 0.598]$ ) (рис. 4C, 4D).

Прямое сравнение возрастных распределений автохтонов и аллохтонов, как отмечалось в методике, вряд ли возможно. Поэтому мы проводили сравнения с трансформированными историями встреч птиц известного происхождения.

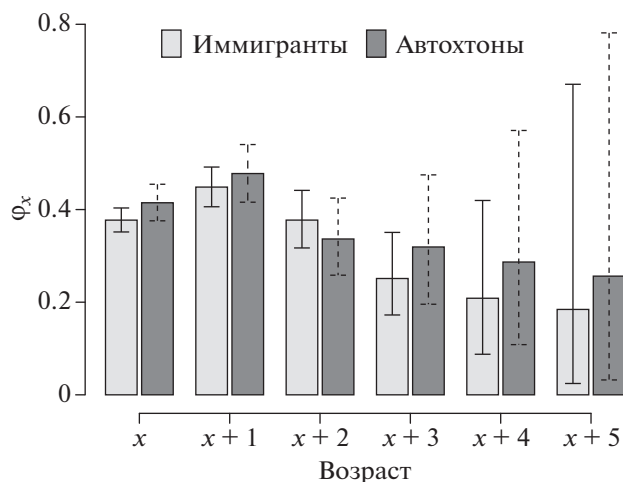
Моделирование в пакете программ MARK показало, что введение в модель для расчета види-



**Рис. 3.** Оценки выживаемости особей неизвестного происхождения у мухоловки-пеструшки. *A, B* — дожитие особей и кривые дожития для самок и самцов, соответственно; *C, D* — вероятность дожития и видимая выживаемость самок и самцов, соответственно.  $l_x, \log_{10}(l_x)$  — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с помощью построения таблиц дожития.  $l_x^*, \log_{10}(l_x^*)$  — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с использованием видимой возрастной выживаемости  $\phi_x$ .  $l_x$  и  $l_x^*$  стандартизированы (рассчитаны для 1000 особей).  $s_x$  — возрастная вероятность дожития, рассчитанная с помощью таблиц дожития.  $\phi_x$  — видимая возрастная выживаемость, рассчитанная на основе истории встреч меченых особей в пакете программ MARK. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.



**Рис. 4.** Оценки выживаемости автохтонов у мухоловки-пеструшки. *A, B* — дожитие особей и кривые дожития для самок и самцов, соответственно; *C, D* — вероятность дожития и видимая выживаемость самок и самцов, соответственно.  $l_x, \log_{10}(l_x)$  — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с помощью построения таблиц дожития.  $l_x^*, \log_{10}(l_x^*)$  — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с использованием видимой возрастной выживаемости  $\phi_x$ .  $l_x$  и  $l_x^*$  стандартизованы (рассчитаны для 1000 особей).  $s_x$  — возрастная вероятность дожития, рассчитанная с помощью таблиц дожития.  $\phi_x$  — видимая возрастная выживаемость, рассчитанная на основе истории встреч меченных особей в пакете программ MARK. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.



**Рис. 5.** Выживаемость птиц неизвестного происхождения и автохтонов среди самок мухоловки-пеструшки. Представлены только те возрастные группы, для которых имеется репрезентативное число особей.  $\phi_x$  — видимая возрастная выживаемость, рассчитанная на основе истории встреч меченных особей в пакете программ MARK. Истории встреч самок-автохтонов были трансформированы в истории встреч самок неизвестного происхождения. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

мой выживаемости самцов двух групп аллохтонов (реальных и полученных в результате трансформирования автохтонов) не улучшает описание данных ( $\phi(\sim \text{age} + \text{origin})$ ,  $p(\sim 1)$ ;  $AIC_c = 5072.2$ ,  $w = 0.265$ ) по сравнению с вариантом, когда разделение на две группы аллохтонов среди самцов не проводилось ( $\phi(\sim \text{age})$ ,  $p(\sim 1)$ ;  $AIC_c = 5070.2$ ,  $w = 0.717$ ). Более простая модель примерно в 2.7 раза лучше описывает данные ( $DAIC_c = 2$ ). Иными словами, оценки выживаемости самцов неизвестного происхождения являются результатом специфической процедуры формирования классов в этой группе особей (результатом комбинации особей с точным возрастом) и выводятся из истории встреч самцов-автохтонов.

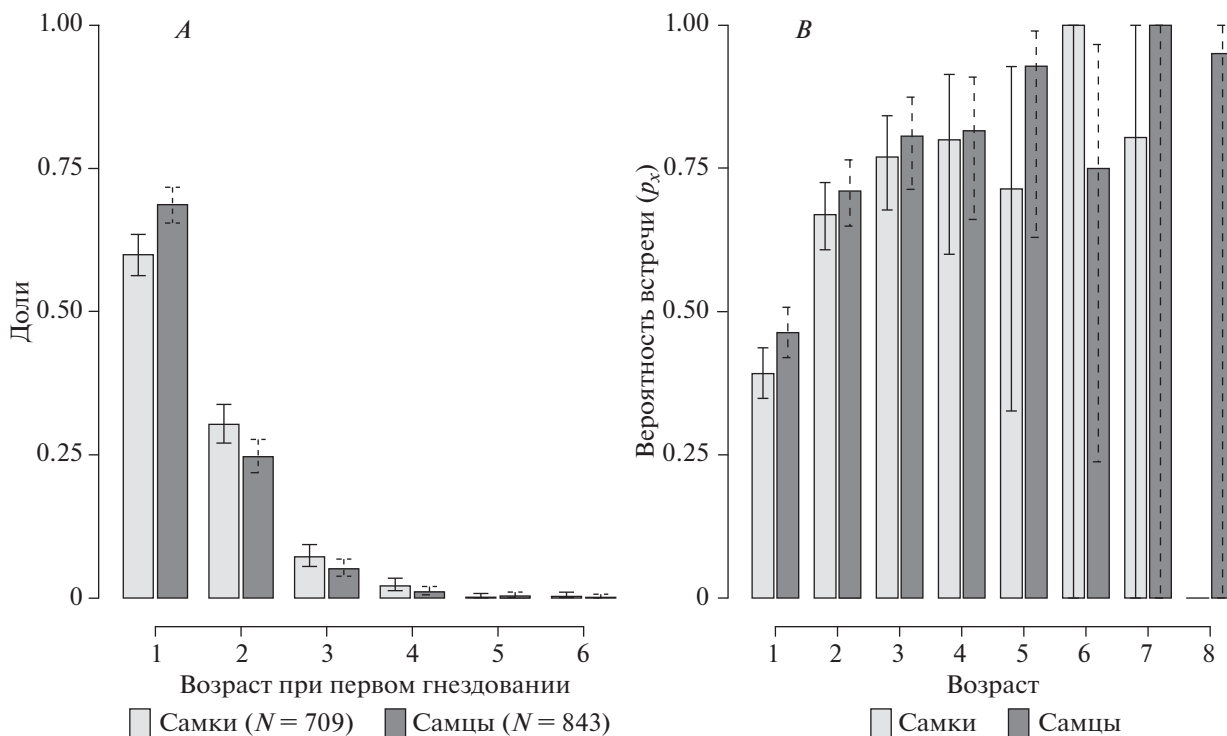
Для самок аналогичные расчеты привели к иному результату. Моделирование в пакете программ MARK показало, что введение двух групп аллохтонов (реальных и трансформированных из автохтонов) в модель для расчета видимой выживаемости самок улучшает описание данных ( $\phi(\sim \text{age} + \text{origin})$ ,  $p(\sim 1)$ ;  $AIC_c = 5358.5$ ,  $w = 0.669$ ) по сравнению с вариантом, когда разделение на две группы аллохтонов не проводилось ( $\phi(\sim \text{age})$ ,  $p(\sim 1)$ ;  $AIC_c = 5359.9$ ,  $w = 0.331$ ). Модель с учетом двух групп аллохтонов у самок примерно в 2 раза лучше описывает данные, однако модели все же очень близки (значение  $DAIC_c = 1$ ). Более низкие оценки выживаемости самок неизвестного происхождения не вполне соответствовали значениям выживаемости самок-автохтонов, рассчитанным по трансформированным историям встреч

самок-автохтонов. Видимая выживаемость самок неизвестного происхождения имеет тенденцию быть ниже видимой выживаемости самок-автохтонов (рис. 5).

Таким образом, видимая выживаемость самцов-автохтонов и аллохтонов одинакова. Самцы и самки среди автохтонов, по-видимому, также характеризуются сходной видимой выживаемостью, но самки неизвестного происхождения демонстрируют самую низкую видимую выживаемость (рис. 3, 4 и 5). В целом, эти выводы подтверждаются при построении общих моделей, когда все группы особей в зависимости от их пола и происхождения вводятся в модель одновременно (табл. 1). Самая простая модель без учета пола и возраста птиц лучше всего описывает данные, однако имеется целый ряд альтернативных моделей (табл. 1. строки 1–8), которые не могут быть до конца отвергнуты.

Мечение и повторный отлов птенцов в последующие годы показали, что в исследуемой популяции у мухоловки-пеструшки существенная доля автохтонов не приступает к гнездованию сразу же по достижении возраста одного года (рис. 6). Возраст, в котором самцы и самки среди автохтонов впервые в жизни гнездятся (входят в репродуктивную часть популяции), может меняться от одного до шести лет (рис. 6A). Впрочем, доля особей, приступающих к первому в своей жизни гнездованию в возрасте более трех лет, не превышала нескольких процентов (1.5 и 2.5% для самцов и самок, соответственно). Среди самцов доля особей, гнездящихся с первого года жизни (68.9%,  $CI_{95\%} \in [65.5, 71.7]$ ), была на 9 процентных пунктов больше, чем среди самок (59.9%,  $CI_{95\%} \in [56.3, 63.5]$ ). В целом, распределение самок по возрасту первого гнездования достоверно отличается от такового у самцов ( $\chi^2 = 32.7$ ,  $p = 0.0002 \pm 4.6 \times 10^{-5}$  (асимптотический уровень значимости  $p = 4.35 \times 10^{-6}$ ))(рис. 6A). Самцы впервые начинают гнездиться, когда их возраст в среднем составляет 1.4 года ( $CI_{95\%} \in [1.36, 1.45]$ ), а самки — 1.53 года ( $CI_{95\%} \in [1.47, 1.59]$ ) (критерий Манна–Уитни:  $W = 326159$ ,  $p = 0.0002$ ).

Соотношение размножающихся и неразмножающихся особей в том или ином возрасте представлено на рис. 6B. Из рисунка видно, что только 39.2% ( $CI_{95\%} \in [34.91, 43.7]$ ) выживших и вернувшихся на контролируемые участки самок-первогодков и 46.3% ( $CI_{95\%} \in [42.0, 50.8]$ ) выживших и вернувшихся самцов-первогодков приступали к размножению. Среди птиц, доживших до двухлетнего возраста и вернувшихся на контролируемые участки, приступали к гнездованию 66.9% ( $CI_{95\%} \in [60.8, 72.5]$ ) самок и 71.1% ( $CI_{95\%} \in [64.9, 76.5]$ ) самцов. В трехлетнем возрасте 77.0% ( $CI_{95\%} \in [67.8, 84.2]$ ) самок и 80.6% ( $CI_{95\%} \in [71.4, 87.5]$ ) самцов входят в состав репродуктивной части популяции. Различия между самцами и самками в



**Рис. 6.** Участие особей мухоловки-пеструшки в гнездовании в зависимости от возраста. *A* — распределение возраста первого гнездования среди особей, окольцованных птенцами на контролируемой территории. *B* — вероятность гнездования (вероятность поимки на гнезде,  $p_x$ ) особи, окольцованной птенцом и дожившей до данного возраста по данным моделирования в программе MARK. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

возрастной вероятности отлова в репродуктивной части популяции существенны (рис. 6*B*). Модели, учитывающие пол особей (табл. 2, модели №№ 8 и 16), значительно лучше описывают данные, чем модели, в которых пол особей не учитывался (табл. 2, модели №№ 14 и 6).

#### Возврат особей в район рождения

Оценка доли вернувшихся в район рождения особей на основе таблиц дожития и вероятностных моделей привела к разным количественным показателям этих долей и разным результатам их сравнения. На основе таблиц дожития легко рассчитать, что доля рекрутирования самок (доля вернувшихся самок от общего количества слетков женского пола) составляла 7.2% ( $CI_{95\%} \in [6.7, 7.8]$ ), а самцов — 8.6% ( $CI_{95\%} \in [8.1, 9.2]$ ). Данные различия статистически значимы ( $\chi^2 = 12.4$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.00043$ ). Расчеты в пакете программ MARK показывают, что доля рекрутирования самок составляла 10.9% ( $CI_{95\%} \in [9.8, 12.0]$ ) и самцов 11.3% ( $CI_{95\%} \in [10.3, 12.3]$ ). Эти различия статистически не достоверны ( $\chi^2 = 0.709$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.4$ ). Моделирование в пакете программ MARK также показывает, что модель с учетом пола (модель № 16, табл. 2) в 2.5 раза хуже подтверждается данными, чем модель без учета половых различий в види-

мой выживаемости (модель № 8, табл. 2). Вероятно, долю вернувшихся в район рождения и самцов и самок, можно считать примерно одинаковой и равной в среднем 11.1% ( $CI_{95\%} \in [10.4, 11.9]$ ).

#### Совокупный (в течение всей жизни) успех размножения особей, связь с продолжительностью жизни и возрастом первого размножения

Успех размножения в течение всей жизни особи может быть очень разным. Среди автохтонов самка за всю жизнь может производить от 0 до 41 слетка. Совокупный успех размножения самца может меняться от 0 до 52 слетков. Медиана совокупного числа слетков была равна 7 потомкам у обоих полов. Наиболее часто встречающееся совокупное число потомков (мода), равное 6 слеткам, также было одинаково для самцов и самок. В среднем, самка в течение жизни производила 9.1 слетка ( $CI_{95\%} \in [8.7, 9.6]$ ), что примерно эквивалентно совокупному успеху самца — 9.6 слетка ( $CI_{95\%} \in [9.2, 10.1]$ ) (критерий Манна–Уитни:  $W = 235804$ ,  $p = 0.34$ ). Если известна истинная выживаемость слетков (см. ниже), то среднее совокупное число птенцов всех особей, включая не доживших до первого репродуктивного сезона, будет равен 2.4 слетка для самца и 2.9 слетков для самки.

В исследуемой группировке мухоловки-пеструшки очень небольшое число особей вносило основной вклад в воспроизводство популяции в целом. Всего 23.4% самок (166 из 709) и только 24% самцов (202 из 843) выращивали половину от общего числа слетков, производимых всеми автохтонами — единственной группы, позволяющей судить о состоянии популяции в целом.

Совокупный успех гнездования птиц был прямо пропорционально связан с продолжительностью жизни самок и самцов (корреляция Спирмена,  $r_s = 0.61$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$  и  $r_s = 0.68$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$  соответственно) и не был связан с возрастом, в котором самки и самцы впервые приступали к гнездованию (корреляция Спирмена,  $r_s = -0.052$ ,  $p = 0.19$  и  $r_s = -0.028$ ,  $p = 0.43$  соот-

ветственно). Это обусловлено тем, что возраст первого гнездования был прямо пропорционален продолжительности жизни как среди самок, так и среди самцов (корреляция Спирмена,  $r_s = 0.54$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$  и  $r_s = 0.50$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$  соответственно для самок и самцов).

#### Проекционная матрица популяции, чувствительность (sensitivity) и эластичность (elasticity), истинная выживаемость слетков

На основе полученных оценок возрастной плодовитости, видимой выживаемости особей ( $\phi_x$ ) и вовлеченности особей каждого возраста в размножение ( $p_x$ ) мы построили матрицы Лесли для самцов ( $P_m$ ) и самок ( $P_f$ ):

$$P_m = \begin{bmatrix} 0 & 1.28 & 2.10 & 2.35 & 2.59 & 2.86 & 1.90 & 2.63 & 3.09 \\ 0.113 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.540 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.451 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.392 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.378 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.435 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.231 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.526 & 0 \end{bmatrix},$$

$$P_f = \begin{bmatrix} 0 & 0.88 & 1.75 & 2.01 & 2.10 & 1.91 & 2.07 & 1.31 \\ 0.109 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.541 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.412 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.271 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.217 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.711 & 0 \end{bmatrix}.$$

Данные матрицы позволяют достаточно просто рассчитывать все интересующие демографические параметры популяции. Конечная скорость роста популяции автохтонов за период наблюдений, рассчитанная для самцов и самок, составила  $\lambda_m = 0.748$  и  $\lambda_f = 0.695$  соответственно. Доли птиц в равновесной (стабильной) возрастной структуре самцов равны 0.718, 0.108, 0.078, 0.047, 0.025, 0.012, 0.007, 0.002 и 0.0016, соответственно для слетков, годовиков, второгодков и так далее — до самцов в возрасте восьми лет. Доли самок в их равновесной возрастной структуре равны 0.689, 0.108, 0.084, 0.060, 0.036, 0.014, 0.004 и 0.004, соответственно для слетков, годовиков, второгодков и так далее — до самок в возрасте семи лет. Продолжительность поколения (generation time) равна 3.32 и 3.39 года, соответственно для самцов и самок.

Слетки обладали минимальной ожидаемой средней продолжительностью жизни (life expectancy) вне зависимости от пола: 1.22 ( $\sigma_m^2 = 5.97$ ) и 1.21 ( $\sigma_f^2 = 5.6$ ) года соответственно для слетков-самцов и слетков-самок. Особи, дожившие до первого года, имели максимальную ожидаемую продолжительность жизни: 1.94 ( $\sigma_m^2 = 3.7$ ) и 1.96 ( $\sigma_f^2 = 3.22$ ) года соответственно для самцов и для самок. С увеличением возраста ожидаемая продолжительность жизни постепенно снижается, доходя до минимума у самок в возрасте пяти лет (1.37,  $\sigma_f^2 = 5.2$ ) и у самцов — в возрасте шести лет (1.35,  $\sigma_m^2 = 5.62$ ).

Влияние элементов проекционной матрицы (демографических параметров) на конечную скорость роста можно оценить с помощью расчета чувствительности (sensitivities) и эластичности

(elasticities). Матрицы чувствительности для самцов ( $S_m$ ) и самок ( $S_f$ ) приведены ниже (не имеющие биологического смысла элементы матриц не указаны и обозначены точкой):

$$S_m = \begin{bmatrix} . & 0.042 & 0.030 & 0.018 & 0.010 & 0.005 & 0.003 & 0.001 & 0.001 \\ 1.843 & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & 0.286 & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & 0.201 & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & 0.122 & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & 0.062 & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & 0.022 & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & 0.018 & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & 0.004 & . \end{bmatrix},$$

$$S_f = \begin{bmatrix} . & 0.043 & 0.033 & 0.024 & 0.014 & 0.006 & 0.002 & 0.002 \\ 1.738 & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & 0.281 & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & 0.188 & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & 0.112 & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & 0.061 & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & 0.027 & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & 0.003 & . & . \end{bmatrix}.$$

Приведенные ниже матрицы эластичности для самцов и самок обозначены соответственно  $E_m$  и  $E_f$ :

$$E_m = \begin{bmatrix} 0 & 0.072 & 0.085 & 0.057 & 0.033 & 0.018 & 0.007 & 0.003 & 0.003 \\ 0.278 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.206 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.121 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.064 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.031 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.013 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.006 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.003 & 0 \end{bmatrix},$$

$$E_f = \begin{bmatrix} 0 & 0.054 & 0.083 & 0.069 & 0.043 & 0.015 & 0.005 & 0.003 \\ 0.272 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.218 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.135 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.066 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.024 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.008 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.003 & 0 \end{bmatrix}.$$

Чувствительность и эластичность хорошо демонстрируют, что ключевое значение для воспроиз-

водства популяции имеет выживаемость ювенильных особей (слетков). Выживаемость поло-

возрелых особей в возрасте одного и двух лет также существенно влияет на возобновление популяции. Выживаемость половозрелых особей старше двух лет вносит заметно меньший вклад в поддержание численности популяции.

Очевидно, что оценки видимой выживаемости слетков  $\phi_0$  ниже, чем их возможная истинная выживаемость (что отражено в низких значениях  $\lambda_m$  и  $\lambda_f$ ), т.к. именно в этом возрастном классе происходит основное расселение особей и часть из них безвозвратно эмигрирует из популяции (см. “Связь особей с территорией гнездования и рождения” в “Материалах и методах”). Поэтому мы попытались оценить истинную выживаемость слетков. Конечная скорость роста  $\lambda^*$ , оцененная по динамике численности популяции, была равна 0.95. Для поддержания такой  $\lambda^*$  истинная выживаемость слетков мужского пола  $\phi_{0,m}^*$  должна быть 0.252, а слетков женского пола  $\phi_{0,f}^* = 0.317$ . Такие обобщающие характеристики популяции как стабильное возрастное распределение и продолжительность поколения зависят от всех демографических параметров, включая параметр, оценивающий выживаемость слетков. Стабильное возрастное распределение, полученное на основе  $\phi_0^*$ , для самцов 0.651, 0.173, 0.098, 0.047, 0.019, 0.008, 0.004, 0.0009, 0.0005 и самок 0.594, 0.198, 0.113, 0.059, 0.026, 0.007, 0.002, 0.001 (доли возрастных классов от слетков до особей максимального возраста). Продолжительность поколения, рассчитанная на основе истинной выживаемости слетков, равна 3.13 и 3.18 года, соответственно для самцов и самок. Ожидаемая средняя продолжительность жизни слетков при этом увеличилась до 1.49 ( $\sigma_m^2 = 5.1$ ) и 1.62 ( $\sigma_f^2 = 4.3$ ) года соответственно для слетков-самцов и слетков-самок.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В представленном исследовании описаны наиболее важные демографические характеристики изученной группировки мухоловки-пеструшки. Некоторые из полученных оценок очень сильно отличаются от аналогичных демографических показателей, полученных для этого вида в других частях гнездового ареала.

Пожалуй, одной из самых заметных особенностей западносибирской популяции мухоловки-пеструшки является способность формировать сверхплотные поселения. Трудно найти другую такую популяцию, в которой заселенность искусственных укрытий для гнезд доходила бы до рекордных величин в 97% при плотности гнездования до 13.1 пар/га. Даже минимальные зарегистрированные значения заселенности гнездовых домиков ~ 40% и плотности гнездования ~ 4 гнезд/га

в исследованной группировке соответствуют средним и даже максимальным значениям аналогичных показателей в некоторых других популяциях мухоловки-пеструшки в других частях ее гнездового ареала (Артемьев, 2008). Например, в Приладожье за 26 лет исследований (с 1979 по 2004 годы) заселенность искусственных гнездовых мест менялась от 9.9 до 41.8%, составляя в среднем примерно 31% (Артемьев, 2008). Формированию сверхплотных поселений мухоловки-пеструшки на юго-востоке Западной Сибири отчасти способствует практически полное отсутствие межвидовой конкуренции за искусственные места гнездования. В Германии в Нижней Саксонии, например, мухоловка-пеструшка занимает лишь 50% гнездовых домиков (Sternberg et al., 2002), в то время как оставшаяся половина искусственных укрытий для гнезд заселяется другими видами птиц-дуплогнезdnиков, преимущественно синицами.

Очень высокой и мало отличающейся от успешности гнездования мухоловки-пеструшки в других частях ареала (64.3–93.9%) остается результативность попыток размножения в исследованной группировке (Артемьев, 2008), несмотря на очень высокую плотность гнездования.

Статичное возрастное распределение исследуемой группировки птиц укладывается в границы очень высокой изменчивости состава населения птиц по соотношению возрастных классов, описанному для других популяций на обширном пространстве видового ареала (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). В целом, по соотношению возрастных классов западносибирская популяция вида ближе к центрально-европейским популяциям, в которых доля иммигрантов несколько ниже, чем в североευропейских (Артемьев, 2008). Например, иммигранты в зависимости от пола составляют в Карелии 65–80% гнездового населения, на Куршской косе 50–70%, в северо-западной Германии 40–60% (Артемьев, 2008). Количество иммигрантов зависит от того, насколько хорошо в локальную популяцию возвращаются как птицы местного происхождения (рекрутирование), так и взрослые птицы после первого гнездования (автохтоны и иммигранты, становящиеся резидентами). Соотношение иммигрантов, резидентов и автохтонов таким образом отражает разную степень верности птиц территории гнездования и рождения в разных популяциях вида (Артемьев, 2008).

Работ, в которых для характеристики выживаемости особей мухоловки-пеструшки использовались вероятностные модели, очень мало (Артемьев, 2008; Chernetsov et al., 2009). По этой причине в представленном исследовании приводятся расчеты различных оценок выживаемости особей с использованием как таблиц дожития, так и ве-

роятностных моделей, чтобы расширить возможности для сравнения популяций.

Любой из этих методов в случае открытых популяций не позволяет оценить истинную выживаемость особей только на основе мечения и повторного отлова меченых особей на ограниченных участках. Такой подход не позволяет регистрировать безвозвратно эмигрировавших птиц и занижает тем самым показатели выживаемости особей. Оба способа оценки выживаемости особей — и вероятность дожития ( $s_x$ ), и видимая выживаемость ( $\phi_x$ ) — являются результатом двух вероятностных процессов: вероятности выживания (истинной выживаемости) особей и вероятности их возврата на контролируемую территорию (site fidelity) (Lebreton et al., 1992). Вероятность регистрации птицы на конкретной территории при отлове особей на гнездах также зависит от способности особи войти в репродуктивную часть популяции (отстранение от гнездования из-за конкуренции за места для гнезд), вероятности гибели гнезд (хищники и неблагоприятные условия погоды) и собственно вероятности быть пойманной исследователем (определяется усилиями, направленными на отлов птиц, и используемыми методиками). Все эти факторы будут оказывать влияние на оценки выживаемости особей. Однако, как отмечалось выше, только способность птиц войти в репродуктивную часть популяции будет вносить основной вклад в вариацию вероятности регистрации птиц в репродуктивный период в зависимости от возраста особей. Вероятность гибели гнезд до отлова птицы на гнезде в целом низка, вероятность поимки очень высокая, и обе вероятности примерно одинаковы для всех возрастов и относительно постоянны в ходе исследования. Безусловно, некоторые птицы могут гнездиться за пределами контролируемого участка, а потом возвращаться на него (например, Высоцкий, 2000). Поэтому получаемые оценки доли неразмножающихся птиц с помощью расчета возрастной вероятности отлова определяют их максимальные возможные значения.

При построении таблиц дожития для некоторых групп особей, повторно отлавливаемых после мечения лишь через несколько лет, фактически предполагается нулевая смертность, что эквивалентно 100% возрастной выживаемости. В расчетах видимой выживаемости на основе истории встреч делается попытка оценить долю реально живших особей, но так и не зарегистрированных в данном возрасте. Поэтому чем менее заполнены истории встреч (определяется меньшей вероятностью регистрации особи в том или ином возрасте), тем существеннее будут различия в  $s_x$  и  $\phi_x$  при прочих равных условиях. Однако верно и обратное: чем более заполнены истории встреч (выше вероятность регистрации особи в том или

ином возрасте), тем ближе будут значения  $s_x$  и  $\phi_x$ . Результаты, приведенные в настоящем исследовании, напрямую демонстрируют оба варианта.

В историях встреч птиц неизвестного происхождения не отражена их жизнь от вылупления до первого гнездования. Истории встреч аллохтонов не содержат сведений о тех особях, которые не смогли гнездиться в течение первых лет их жизни. После первого же гнездования истории встреч автохтонов и особей неизвестного происхождения становятся очень близкими. Это приводит к тому, что вероятность их дожития и видимая выживаемость фактически совпадают. Следовательно, в тех популяциях, в которых большинство населения мухоловки-пеструшки представлено особями неизвестного происхождения (например, в североευропейских), процент возврата может давать хорошую и мало смещенную оценку возрастной выживаемости особей для данной группы птиц (особенно для самцов, у которых верность территории гнездования максимальна). Среди автохтонов, напротив, имеется значительное число особей, приступающих к гнездованию лишь через несколько лет после своего рождения. Среди них именно особи, не гнездящиеся в течение первых лет жизни, вносят основной вклад в несовпадение оценок вероятности дожития и видимой выживаемости.

В первые годы жизни птиц в изучаемой популяции, как среди самцов, так и среди самок, доля негнездящихся особей очень существенна, и тем не менее она остается в пределах минимальных и максимальных значений этого показателя, отмеченных для вида в целом: 51–91% самцов и 44–74% самок могут не гнездиться в возрасте года (Both et al., 2017). Однако, в отличие от большинства других популяций, на юго-востоке Западной Сибири доля негнездящихся самок существенно выше доли негнездящихся самцов (Both et al., 2017). Косвенно это может указывать на то, что конкуренция за самца между самками может быть не менее сильной, чем конкуренция между самцами за места для гнездования и за самок.

Характеристики выживаемости половозрелых особей мухоловки-пеструшки в западносибирской популяции, в целом, также расположены в пределах границ изменчивости данных показателей, известных для других популяций вида (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). Доля возврата птиц при очень большой изменчивости (4.3–50.8% для самок и 19.6–58.9% для самцов), в целом, снижается от южных к северным популяциям (Sanz, 2001; Артемьев, 2008). Однако вероятность дожития и видимая выживаемость особей для некоторых возрастных классов в исследуемой популяции достигают очень высоких значений. Так, среди автохтонов для самок-первогодков вероятность дожития достигала 66.1% и для самцов-первогод-

ков — 59.5% (рис. 4). Эти значения приближаются к максимальным оценкам выживаемости, известным для мухоловки-пеструшки: в оптимальных лесных местообитаниях в зимовочном ареале в Западной Африке доля возврата мухоловок-пеструшек в некоторые годы может достигать до 67% (Salewski et al., 2000). По-видимому, оценки видимой выживаемости особей, полученные в настоящем исследовании, очень близки к истинной физической выживаемости птиц (Chernetsov et al., 2009).

Известно, что самцы мухоловки-пеструшки верны территории гнездования: практически все выжившие особи возвращаются на прежние места гнездования (Артемьев, 2008). В популяции мухоловки-пеструшки на юго-востоке Западной Сибири среди автохтонов и самцы, и самки демонстрируют одинаковую видимую выживаемость. Таким образом, в данной части ареала у самок меняется отношение к территории гнездования: по степени верности территории гнездования они приближаются к самцам (Гашков, 2003а). Верность территории гнездования самок является второй наиболее заметной особенностью изучаемой популяции мухоловки-пеструшки.

В исследовании, в котором применялся аналогичный метод оценки видимой выживаемости особей на Курушской косе Балтийского моря, было показано существенное различие в видимой выживаемости как между самцами и самками, так и между автохтонами и птицами неизвестного происхождения (Chernetsov et al., 2009). Авторами сделан вывод о том, что основной вклад в различия видимой выживаемости между особями разного пола и происхождения вносят не разные истинные выживаемости особей, а различия в верности птиц территории. Результаты нашего исследования можно рассматривать в качестве подтверждения их выводов: в тех популяциях, в которых верность территории гнездования для самцов и для самок одинаковы и средние значения гнездовой дисперсии равны (Гашков, 2003а), видимая выживаемость должна быть одинакова для самцов и самок (Chernetsov et al., 2009). Самкам неизвестного происхождения могут быть известны места для гнездования как на контролируемых нами участках, так и за их пределами, поэтому они могут менять их в течение жизни (Berndt, Sternberg, 1969), что в итоге выражается в несколько более низких значениях их видимой выживаемости.

Различные оценки выживаемости неполовозрелых особей для западносибирской популяции мухоловки-пеструшки также в целом не выходят за пределы варьирования этих показателей, оцененных в других популяциях: для самцов доля возврата ювенильных особей могла меняться от 0 до 16.6%, для самок — от 0.3 до 15% (Артемьев,

2008; Соколов, 1991; Nater et al., 2023). Видимая выживаемость слетков на юго-востоке Западной Сибири одна из самых высоких среди всех изученных популяций вида (Артемьев, 2008; Nater et al., 2023). В целом, возрастное распределение половозрелых и неполовозрелых особей в исследованной популяции ближе к центральноевропейским популяциям мухоловки-пеструшки, нежели к североευропейским (Артемьев, 2008).

Совокупный (за всю жизнь) репродуктивный успех особей можно сравнить только с аналогичным показателем нижнесаксонской популяции мухоловки-пеструшки в Германии, для которой подобные оценки были опубликованы (Sternberg, 1989). Западносибирская популяция мухоловки-пеструшки превосходит нижнесаксонскую по многим характеристикам совокупного репродуктивного успеха особей: в первой выше максимальное (в 1.1–1.4 раза), среднее и медианное число слетков. Вероятно, за счет менее сильной межвидовой конкуренции за места гнездования большая доля птиц западносибирской популяции может приступить к размножению раньше и практически непрерывно реализовывать попытки размножения в течение всей жизни, что и приводит к увеличению показателей совокупного репродуктивного успеха.

Проекционные матрицы популяций позволяют рассчитывать практически все демографические характеристики. Ожидаемая средняя продолжительность жизни особей в западносибирской популяции вида выше, чем в североευропейских популяциях (Артемьев, 2008). Мухоловка-пеструшка юго-востока Западной Сибири демонстрирует менее “быстрый” жизненный цикл по сравнению с многими другими видами мелких воробьиных птиц. Средняя продолжительность поколения мухоловки-пеструшки оказалась больше продолжительности поколения 61% видов птиц (Bird et al., 2020), причем нередко более крупных (в публикации продолжительность поколения мухоловки-пеструшки оценена в 4.1 года). Проекционные матрицы также позволяют рассчитывать необходимую истинную выживаемость неполовозрелых особей. По нашим расчетам, для поддержания наблюдавшейся динамики численности популяции истинная выживаемость слетков должна быть в пределах от 25.2 до 31.7% в зависимости от пола особей. По имеющимся оценкам, в стабильных европейских популяциях мухоловки-пеструшки от 23 до 29% слетков должны доживать до второго календарного года, т.е. до возраста первого гнездования (Lundberg, Alatalo, 1992). Считается, что для мелких воробьиных птиц в целом выживаемость неполовозрелых особей в пределах от 25 до 30% должна обеспечивать стабильное поддержание численности их популяций (Паевский, 1985). Если наши оценки истинной выживаемости верны, то это означает, что

55–56% самцов и 65–66% самок, вылетевших из гнезд на контролируемой территории, безвозвратно эмигрируют из локальной популяции и живут за ее пределами.

Чувствительность и эластичность конечной скорости роста, рассчитанные по проекционным матрицам популяции, позволили получить нетривиальный результат. Оказалось, что плодовитость и участие птиц в размножении (первая строка проекционных матриц  $P_m$  и  $P_f$ ) не вносят основной вклад в  $\lambda$ . Наиболее влиятельными параметрами проекционных матриц популяции оказались только показатели возрастной выживаемости особей не старше двух лет. Самым влиятельным из этих демографических параметров популяции мухоловки-пеструшки на юго-востоке Западной Сибири является выживаемость неполовозрелых особей в период от вылета из гнезда до первого года жизни. Аналогичный вывод был сделан на основе анализа данных, полученных при многолетнем (34–64 года) мониторинге семи популяций мухоловки-пеструшки в Великобритании (Nater et al., 2023). В исследовании изменения в краткосрочных и долгосрочных темпах роста популяции в основном объяснялись вариациями в ежегодной выживаемости особей и их дисперсией (Nater et al., 2023). По-видимому, выживаемость слетков и особей в возрасте от одного до двух лет являются одними из самых существенных демографических параметров, определяющих динамику численности популяций мухоловки-пеструшки в целом во всех частях ее ареала (Артемьев, 2008; Паевский, 1985).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В популяционных исследованиях часто возникает потребность сравнить состояния популяций, как в разные периоды наблюдений и в разных частях ареала, так и в разных местообитаниях в пределах одной популяции. Для Томской обл. имеются данные о гнездовании мухоловки-пеструшки в городе и санитарно-защитной зоне Сибирского химического комбината (Гашков, 2003а; Куранов, 2017, 2018). Некоторые демографические характеристики данных группировок на урбанизированных и подверженных техногенному влиянию территориях резко отличаются от демографических параметров, полученных в настоящем исследовании (Гашков, 2003а; Куранов, 2017, 2018). Основные показатели выживаемости особей на этих территориях значительно ниже показателей выживаемости птиц в естественных местообитаниях. Возврат самок составлял 23–24%, самцов — 29–31%. Эти величины даже ниже доли возврата иммигрантов на нашей территории (35–40%). Возврат птенцов варьировал в пределах 2.4–8.4%, т.е. был в 1.3–4.6 раз ниже возврата птенцов в нашем исследовании. В итоге, в популяции на долю

автохтонов могло приходиться всего 6% самок и 15% самцов, в 2.9–5.5 раз меньше этих показателей, полученных в нашем исследовании. Имеющиеся в настоящее время данные не позволяют сделать однозначные выводы о состоянии этих группировок, поскольку демографические параметры характеризуют их состояние в конкретный момент времени, для которого они и были получены. Для того чтобы сделать обоснованные выводы о том, оказывают ли влияние антропогенные местообитания на состояние живущих в них группировок птиц, необходимо иметь количественную оценку состояния популяции, вычисляемую по общей методике. Такой методикой может служить матричное моделирование динамики популяций, и эта методика позволяет получить необходимый количественный показатель — меру приспособленности локальной популяции (Логофет, Уланова, 2021). Мы считаем, что приведенные в настоящей публикации сведения и использованные методы могут быть с успехом применены для решения подобных и аналогичных задач.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны С.С. Москвитину, Н.С. Москвитиной и С.И. Гашкову за постоянную помощь и поддержку при организации и проведении полевых работ в Томской области, Н.С. Москвитиной за обсуждение текста рукописи и ценные замечания к нему.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование в период с 2001 по 2021 годы проводилось в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121031600198-2. Первичные данные 2022 года и результаты исследований, представленные в данной публикации, получены за счет средств Российского научного фонда, РНФ (проект № 22-24-00468).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что конфликт интересов отсутствует.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Наша работа соответствует требованиям законодательства Российской Федерации, а также международным требованиям к этическим стандартам. Все наши процедуры были прижизненными для птиц и не требовали их длительного изъятия из природы. После отлова, описания и мечения кольцами все птицы немедленно возвращались в природу. Исследуемый нами вид не включен в Список угрожаемых видов птиц Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Соответствие исследования меж-

дународным этическим стандартам подтверждено Комиссией МГУ по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии № 89-о от 22 марта 2018 года).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемов А.В., 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала / под ред. В.Б. Зиминой. М.: Наука. 266 с.
- Высоцкий В.Г., 2000. Структура локальной популяции у птиц на примере мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 27 с.
- Гашков С.И., 2003. Динамика миграционного процесса и характеристика индивидуальных сроков прилета в популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции “Проблемы популяционной экологии животных”, посвященной памяти академика И.А. Шиловой / редкол.: Н.С. Москвитина (глав. ред.) и др. Томск: ТГУ. С. 219–222.
- Гашков С.И., 2003а. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Биолого-почвенный факультет: прошлое, настоящее и будущее. Материалы научной конференции, посвященной 125-летию основания ТГУ и 70-летию биолого-почвенного факультета, 23–24 апреля 2003 г. / редкол.: В.И. Гриднева (науч. ред.) и др. / под ред. С.П. Кулижского (науч. ред.) Томск: ТГУ. С. 34–39. (Вестн. Том. гос. ун-та. Серия “Биологические науки”. Приложение № 8. Материалы научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ).
- Гашков С.И., Бланк Е.В., 2003. Политерриториальность и полигиния мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) восточной периферии ареала // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Материалы 2 Междунар. орнитол. конф., (Россия, Улан-Удэ, 16–19 мая 2003 г.): [в 2 ч. / редкол.: Ц.З. Доржиев (отв. ред.) и др.] Ч. 1. Улан-Удэ: Бурят. гос. ун-т. С. 161–166.
- Зимин В.Б., 1988. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР / под ред. Э. В. Ивантера. Л.: Наука. 184 с.
- Куранов Б.Д., 2017. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // Русский орнитологический журнал. Т. 26. № 1425. С. 1291–1300.
- Куранов Б.Д., 2018. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscipidae) в юго-восточной части ареала // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 321–336. <https://doi.org/10.7868/S0044513418030066>
- Лихачёв Г.Н., 1955. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и её связь с гнездовой территорией // Труды Бюро кольцевания. Вып. 8. М.: Министерство сельского хозяйства СССР. С. 123–156.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2021. От мониторинга популяции к математической модели: новая парадигма популяционного исследования // Журнал общей биологии. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/s0044459621040035>
- Натыканец В.В., 2019. Встречи мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и чернозобого дрозда *Turdus atrogularis* в окрестностях г. Братска (Иркутской обл.) в мае 2019 г. // Байкальский зоологический журнал. Т. 25. № 2. С. 123–124.
- Натыканец В.В., 2022. Дополненный список видов птиц в г. Братске (Иркутская обл.) и его окрестностях, встреченных в конце мая–первой половине июня (2019, 2021 и 2022 гг.) // Байкальский зоологический журнал. Т. 32. № 2. С. 51–57.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. Т. 125 / под ред. О.А. Скарлато. Л.: Наука. 285 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР).
- Паевский В.А., 2020. Половая структура и поло-специфическая выживаемость в популяциях птиц (обзор) // Журнал общей биологии. Т. 81. № 4. С. 272–284.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Т. 230 / под ред. В.А. Паевского. Л.: Наука. 233 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР).
- Чаун М.Г., 1958. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // Привлечение полезных птиц-дуплогнезников в лесах Латвийской ССР. Рига: АН ЛатвССР. С. 73–99.
- Anderson D.R., Burnham K.P., 1976. Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival: Report / U.S. Fish; Wildlife Service. 66 p. № 128.
- Berndt R., Sternberg H., 1969. Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) // Journal für Ornithologie. V. 110. № 1. P. 22–26. <https://doi.org/10.1007/BF01671133>
- Bird J.P., Martin R., Akçakaya H.R., Gilroy J., Burfield I.J., Garnett S.T., Symes A., Taylor J., Şekercioglu Ç.H., Butchart S.H.M., 2020. Generation lengths of the world's birds and their implications for extinction risk // Conservation Biology. V. 34. № 5. P. 1252–1261. <https://doi.org/10.1111/cobi.13486>
- Both C., Burger C., Ouweland J., Samplonius J.M., Ubels R., Bijlsma R.G., 2017. Delayed age at first breeding and experimental removals show large non-breeding surplus in Pied Flycatchers // Ardea. V. 105. № 1. P. 43–60. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i1.a2>
- Bowers E. K., Munclinger P., Bureš S., Kučerová L., Nádvorník P., Krist M., 2013. Cross-fostering eggs reveals that female collared flycatchers adjust clutch sex ratios according to parental ability to invest in offspring // Molecular Ecology. V. 22. № 1. P. 215–228. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.12106>
- Caswell H., 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Inc. 722 p.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Gashkov S., Kosarev V., Bolshakov C.V., 2008. Migratory programme of juvenile pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia // Animal Behaviour. V. 75. № 2. P. 539–545. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007>
- Chernetsov N., Sokolov L.V., Kosarev V., 2009. Local survival rates of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* depend on

- their immigration status // *Avian Ecology & Behaviour*. V. 16. P. 11–20.
- Cormack R.M., 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals // *Biometrika*. V. 51. № 3/4. P. 429–438.  
<https://doi.org/10.1093/biomet/51.3-4.429>
- Dennis B., Munholland P.L., Scott J.M., 1991. Estimation of growth and extinction parameters for endangered species // *Ecological Monographs*. June. V. 61. № 2. P. 115–143.  
<https://doi.org/10.2307/1943004>
- Goodman L.A., 1969. The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics*. V. 25. № 4. P. 659–681.  
<https://doi.org/10.2307/2528566>
- Grant P.R., Grant B.R., 1992. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's finches // *Ecology*. V. 73. № 3. P. 766–784.  
<https://doi.org/10.2307/1940156>
- Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I., Sternberg H., Wink M., 2018. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // *PeerJ*. V. 6. № 8. e6059.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.6059>
- Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M., 2020. Heritability of the extra-pair mating behaviour of the pied flycatcher in Western Siberia // *PeerJ*. V. 8. e9571.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.9571>
- Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M., 2022. Understanding extra-pair mating behaviour: a case study of socially monogamous European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Western Siberia // *Diversity*. V. 14. № 4. P. 283.  
<https://doi.org/10.3390/d14040283>
- Grinkov V.G., Sternberg H., 2018. Delayed start of first-time breeding and non-breeders surplus in the Western Siberian population of the European Pied Flycatcher // *bioRxiv*.  
<https://doi.org/10.1101/387829>
- Hjernquist M.B., Thuman Hjernquist K.A., Forsman J.T., Gustafsson L., 2009. Sex allocation in response to local resource competition over breeding territories // *Behavioral Ecology*. V. 20. № 2. P. 335–339.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arp002>
- Järvinen A., 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. V. 131, no. 4. P. 572–577.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1989.tb04792.x>
- Jolly G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model // *Biometrika*. June. V. 52. № 1/2. P. 225–248.  
<https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.225>
- Jones O.R., Barks P., Stott I., James T.D., Levin S., Petry W.K., Capdevila P., Che-Castaldo J., Jackson J., Römer G., Schuette C., Thomas C.C., Salguero-Gómez R., 2022. Rcompadre and Rage – Two R packages to facilitate the use of the COMPADRE and COMADRE databases and calculation of life-history traits from matrix population models // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 13. № 4. P. 770–781.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13792>
- Laake J.L., 2013. RMark: An R interface for analysis of capture-recapture data with MARK: AFSC Processed Rep. / Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv. Seattle, WA. 25 p. № 2013-01.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. V. 62. № 1. P. 67–118.  
<https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lifetime Reproduction in Birds, 1989. / Ed. by I. Newton. London: Academic Press Ltd. 480 p.
- Lundberg A., Alatalo R.V., 1992. The pied flycatcher. London: T & AD Poyser Ltd. 267 p.
- Morris W., Doak D., Groom M., Kareiva P., Fieberg J., Gerber L., Murphy P., Thomson D., 1999. A practical handbook for population viability analysis. The Nature Conservancy. 80 p.
- Nater C.R., Burgess M.D., Coffey P., Harris B., Lander F., Price D., Reed M., Robinson R.A., 2023. Spatial consistency in drivers of population dynamics of a declining migratory bird // *Journal of Animal Ecology*. V. 92. № 1. P. 97–111.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13834>
- Noon B.R., Sauer J.R., 1992. Population models for passerine birds: structure, parameterization, and analysis // *Wildlife 2001: Populations*. Springer Netherlands. P. 441–464.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-011-2868-1\\_34](https://doi.org/10.1007/978-94-011-2868-1_34)
- Program MARK: A gentle introduction, 2019. / Ed. by E.G. Cooch, G.C. White. 1201 p.
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. Vienna: Austria.
- RStudio Team, 2022. RStudio: Integrated Development Environment for R / RStudio, PBC. Boston, MA.
- Salewski V., Bairlein F., Leisler B., 2000. Recurrence of some palaearctic migrant passerine species in West Africa // *Ringed & Migration*. V. 20. № 1. P. 29–30.  
<https://doi.org/10.1080/03078698.2000.9674224>
- Sanz J.J., 1997. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. V. 139, # 1. P. 107–114.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04509.x>
- Sanz J.J., 2001. Latitudinal variation in female local return rate in the philopatric pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *The Auk*. V. 118. № 2. P. 539–543.  
<https://doi.org/10.1093/auk/118.2.539>
- Seber G.A.F., 1965. A note on the multiple-recapture census // *Biometrika*. V. 52. № 1/2. P. 249–260.  
<https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.249>
- Signorell A., et al., 2022. DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.47.
- Slagsvold T., Roskaft E., Engen S., 1986. Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care: Fisher's theory applied to birds // *Ornis Scandinavica*. V. 17. № 2. P. 117–125.  
<https://doi.org/10.2307/3676860>

- Sternberg H., 1989. Pied flycatcher // Lifetime reproduction in birds / ed. by I. Newton. London: Academic Press Ltd. Chap. Pied flycatcher. P. 55–74.
- Sternberg H., Grinkov V.G., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kermov A.B., Schwarz A., 2002. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: removal experiments in Germany and Russia // *Ardea*. V. 90. № 3. P. 461–470.
- Stubben C., Milligan B., 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R // *Journal of Statistical Software*. V. 22. № 11. P. 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i11>
- Therneau T.M., 2022. A package for survival analysis in R. R package version 3.4-0.
- Wagenmakers E.-J., Farrell S., 2004. AIC model selection using Akaike weights // *Psychonomic bulletin & review*. V. 11. № 1. P. 192–196. <https://doi.org/10.3758/bf03206482>
- White G.C., Burnham K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. V. 46, suppl1. S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Wickham H., 2009. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. First edition. New York: Springer New York. 213 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>

## FROM POPULATIONAL OBSERVATIONS TO AN ASSESSMENT OF THEIR STATE: EXPERIENCE FROM A COMPREHENSIVE STUDY ON THE DEMOGRAPHIC PARAMETERS OF THE WESTERN SIBERIAN POPULATION OF THE EUROPEAN PIED FLYCATCHER, *FICEDULA HYPOLEUCA* (MUSCICAPIDAE, PASSERIFORMES)

V. G. Grinkov<sup>1, 2, \*</sup>, H. Sternberg<sup>3, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, 1, p. 12, Moscow, 119234 Russia

<sup>2</sup>Biology Institute, Tomsk State University, Leninsky prospekt, 36, Tomsk, 634050 Russia

<sup>3</sup>Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Populationsforschung Braunschweig, Braunschweig, 38104 Germany

\*e-mail: v.grinkov@gmail.com

\*\*e-mail: helmut.sternberg@t-online.de

Key demographic parameters were calculated using the European pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) as a model species for the study of bird population ecology. In the Tomsk Region, southeastern part of western Siberia, birds nesting in nest boxes situated in natural forests for 22 years were continuously studied. Where possible, life tables, probability models (CJS), and population matrix models were employed in the calculation of demographics. A comprehensive study of population characteristics made it possible to compare them with the results of other research and to demonstrate the degree of divergence in the estimation of demographic parameters obtained using different methods. On average, nestlings successfully left their nests in 87.6% of breeding attempts. The percentage of immigrants, residents, and autochthons in the static age distribution of females amounted to 41.7, 25.3, and 33.0%, respectively, vs 30.8, 25.3, and 43.9% in males. The maximum age for female autochthons was 7 years, compared to 8 years for male autochthons. Male residents lived to be  $x + 5$  years old, while female residents lived to be  $x + 7$  years old. Autochthonous males and females showed about the same local survival rates. These were the highest in yearlings (0.54) and gradually decreased with the age of individuals. The local survival rate of males of unknown origins is comparable to that of autochthonous males. Females of unknown origins had the lowest local survival rates. Birds could start nesting as young as one year old and as old as six years. Ringing revealed that 68.9% of males started breeding in their first year of life, compared to 59.9% of females that started in their first year. Only 39.2% of females and 46.3% of males among the birds that survived and returned to our control sites started breeding as yearlings, vs 66.9% of two-year-old females and 71.1% of males. The proportion of the birds that returned to their birth place amounted to 11.1%. Females produced 9.1 fledglings on average per lifetime, vs 9.6 fledglings for males. The minimum life expectancy for fledglings was 1.2–1.49 and 1.2–1.62 years, vs the maximum life expectancy for individuals that survived for one year, which was 1.94 and 1.96 years for males and females, respectively. For males and females, the generation time was 3.13–3.32 and 3.18–3.39 years, respectively. The sensitivity and elasticity analysis of the population growth rate based on the constructed projection matrix revealed that it was the survival rate of juvenile and sexually mature individuals between one and two years of age that primarily drove the population growth rate. Using the demographic data obtained for the species' population in natural habitats in the Southeast of western Siberia and the population matrix model constructed on its basis, we believe it is possible to compare the state of populations inhabiting ecosystems, both unspoiled and disturbed (transformed), in various areas across the distribution range of the European pied flycatcher.

**Keywords:** population ecology, matrix model, demographic parameters, *Ficedula hypoleuca*, pied flycatcher, Western Siberia.