

ОЦЕНКА ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ САМОПОДДЕРЖИВАЮЩИХСЯ ГРУППИРОВОК МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA* (PASSERIFORMES: MUSCICAPIDAE) С УЧЕТОМ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ, ГНЕЗДЯЩЕЙСЯ В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2024 г. В. Г. Гриньков^{a, b, *}, Х. Штернберг^c

^a Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Россия 119234 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

^b Биологический институт Томского государственного университета, Россия 634050 Томск, просп. Ленина, 36

^c Рабочая группа по орнитологическим популяционным исследованиям Брауншвейга, Германия 38104 Брауншвейг
*e-mail: v.grinkov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.09.2023 г.

После доработки 06.03.2024 г.

Принята к публикации 26.03.2024 г.

Представлены основные демографические параметры группировки западно-сибирской популяции мухоловки-пеструшки, гнездящейся в естественных местообитаниях, в различные периоды динамики численности. Проанализированы средние значения, диапазон, границы и направление изменений выживаемости половозрелых особей, плодовитости и вероятности их отлова в разном возрасте. С использованием матричных моделей популяционной структуры и динамики численности популяции дана оценка истинной выживаемости слетков. Указан диапазон значений демографических параметров, который характеризует жизнеспособные группировки исследованного вида птиц.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, состояние популяции, периоды динамики численности, демографические параметры, истинная выживаемость слетков, матричная модель, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059724040065 EDN: BIRKKT

При популяционных исследованиях возникает потребность сравнить состояние популяций как в разные периоды наблюдений и в различных частях ареала, так и в разных местообитаниях в пределах одной популяции [1]. Очень часто такая необходимость появляется, когда требуется сравнительная оценка состояния популяций, обитающих в различных условиях среды — как в естественных (или мало трансформированных), так и в измененных человеком местообитаниях [2]. Естественными показателями состояния популяции являются ее демографические параметры. Однако их использование для сравнительного анализа имеет ряд уязвимых мест: они характеризуют состояние популяции только в том месте и в тот период исследований, для которых данные параметры были получены [1]. Кроме того, использование этих параметров осложняется тем, что большинство

из них взаимосвязаны и взаимозависимы: изменение одного из них может приводить к большим изменениям других [1, 3, 4].

Известно, что такие характеристики популяций, как темпы размножения, смертность, иммиграция и эмиграция, подвержены значительным колебаниям [5–8], которые сопровождают разные периоды в динамике численности природных популяций. Следовательно, сравнительная оценка состояния популяций путем прямого сопоставления параметров, полученных на разных этапах динамики численности, затруднительна. Даже в тех случаях, когда удастся продемонстрировать негативное влияние поллютантов на организм животных [9–11] и есть связь между уровнем загрязнения ландшафтов и некоторыми популяционными показателями [9, 12–16], трудно оценить состояние популяции, используя только данные о выживаемости и плодовитости особей. Метапопуляции различных видов животных, состоящие

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по doi статьи.

из взаимодействующих популяций, представляют собой устойчивые живые системы, способные обитать в широком спектре внешних условий среды [17, 18]. Для оценки состояния популяций в различных местообитаниях необходимо понимание значимости изменений наиболее важных демографических показателей, определяющих динамику численности популяции изучаемого вида. Количество и размеры трансформированных человеком территорий постоянно растут, поэтому формирование экологически устойчивой антропогенно измененной среды становится одной из основных целей многих международных программ в области охраны окружающей среды и сохранения биоразнообразия [19, 20]. В этой связи исследования пределов устойчивости природных популяций разных видов птиц, способных в том числе заселять урбанизированные и подверженные техногенному влиянию местообитания, могут иметь большое прикладное значение.

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) — один из модельных видов птиц в популяционной экологии. В лесных биоценозах или их аналогах в урбанизированной среде вид предъявляет простые требования к условиям обитания — наличие укрытий для строительства гнезда. Эта особенность мухоловки-пеструшки позволяет легко привлекать ее для гнездования на любые лесные территории, включая измененные человеком местообитания [21–23]. Вместе с тем по имеющимся в литературе сведениям можно сделать вывод о том, что демографические характеристики группировок птиц в городских условиях и при техногенной нагрузке отличаются от таковых в естественных местообитаниях [2, 21–23]. Эти группировки не теряют жизнеспособности, но ответ на вопрос о том, что обеспечивает их устойчивость, еще не дан.

Ответ на этот вопрос может быть получен, если будут известны пределы колебаний демографических параметров популяций, обитающих в естественной среде, не отягощенной антропогенной нагрузкой. Более чем 20-летний мониторинг популяции мухоловки-пеструшки в Западной Сибири в естественном местообитании позволил получить данные о наиболее важных демографических параметрах на фоне естественных колебаний численности вида. Характеристики, полученные для каждого из двух выделенных периодов — относительно стабильной численности и достаточно сильного ее падения, дают возможность оценить как диапазон их изменчивости, так и выявить те их значения, которые могут обеспечивать относительно устойчивое существование группировки.

Цель настоящей работы — рассчитать средние значения выживаемости, плодовитости и вовлеченности птиц в размножение, а также установить диапазон их изменчивости в группировке мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), гнездящейся в естественном местообитании, в разные периоды динамики численности западно-сибирской популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мухоловка-пеструшка — небольшая, массой ~12 г, насекомоядная мигрирующая лесная птица. Вид зимует в субэкваториальной Африке [24, 25] и размножается в лесах Евразии: гнездовой ареал мухоловки-пеструшки простирается от Испании на западе до р. Енисей на востоке. Сибирские популяции продолжают расширять ареал на восток [26, 27]. В то же время численность европейских популяций значительно сократилась за последние десятилетия: на 29% — по всей Европе (с 1980 г.) и на 43% — в Великобритании (с 1995 г.) [28]. Птицы размножаются один раз в год. Мухоловка-пеструшка — облигатный дуплогнездник. При наличии искусственных укрытий (гнездовых домиков) практически все птицы, обитающие на данной территории, поселяются в них. Самцы находят места для гнезд, охраняют прилегающую к ним территорию и привлекают самок. Самки строят гнезда и насиживают кладку [24, 25]. Полная кладка в среднем насчитывает 6–7 яиц. Самец и самка вместе выкармливают примерно 5–6 птенцов [23, 25, 29, 30]. Доминирующая система спаривания у мухоловки-пеструшки — социальная моногамия в каждом сезоне гнездования [31–33]. В настоящее время мухоловка-пеструшка *de facto* стала одним из главных модельных объектов в популяционной экологии птиц.

Представленные в настоящей работе результаты были получены в ходе долговременных исследований вида, начатых в 2001 г. и продолжающихся до настоящего времени. В 13 км южнее г. Томска (56°21' с.ш., 84°56' в.д.) для привлечения птиц на разные по площади участки леса были размещены искусственные гнездовья. Участки расположены на правом берегу р. Томь, покрытом смешанным лесом, характерным для подзоны осиново-березовых лесов таежной зоны Западной Сибири. Число искусственных гнездовий, находящихся под контролем, менялось от 200 до 381 [2], расстояние между ними составляло примерно 30 м. Подробное описание объекта исследований, карту места проведения исследований и детальное его описание можно найти в наших публикациях [2, 31–33].

В течение гнездового периода каждый гнездовой домик проверяли один раз в пять дней, чтобы зафиксировать дату начала кладки, число яиц в полной кладке, размер выводка и количество успешно вылетевших птенцов. Идентификацию и кольцевание особей проводили при их отлове на гнездах, птенцов кольцевали в возрасте 9–11 дней [2, 31–33].

За период наблюдений (с 2001 г. по 2022 г.) была прослежена судьба 4381 гнезда, 2621 самки и 2342 самцов; окольцовано 22 852 птенца, из которых 1669 особей (755 самок и 914 самцов) впоследствии гнездились на контролируемых участках. Полнота отлова самцов составила 91.85%, самок – 99.33% (от числа успешных гнезд). Гнездом или попыткой гнездования считали только те случаи, когда самки откладывали в гнездо хотя бы одно яйцо. Попытка гнездования была успешной (результативной), если из гнезда вылетал хотя бы один птенец. Автохтонами мы называем особей, окольцованных на контролируемых площадках птенцами, т.е. птиц известного происхождения, выращенных родителями на исследуемых участках. Возраст птенцов (слетков) принимался равным нулю [34]. 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. В настоящей публикации для расчета всех демографических параметров были использованы только данные по автохтонам. Анализ данных выполнен с помощью языка программирования R (версия 4.1.1) [35] в среде RStudio [36].

В многолетней динамике численности популяции были выделены два периода: 2001–2008 гг. (стабильная численность) и 2009–2018 гг. (снижающаяся численность) [2]. Периоды выделяли визуально по динамике численности птиц в группировке [2] с учетом конечной скорости роста популяции (лямбды) (см. табл. 1). Все интересующие нас демографические параметры были рассчитаны для каждого из этих периодов отдельно.

Видимую возрастную выживаемость (ϕ_x , age specific apparent survival rate) и вероятность отлова по возрастам (p_x , age specific encounter probability) рассчитывали на основе истории встреч особей в модели Кормака-Джолли-Себера (Cormack-Joll-Seber, CJS) [37–39] в пакете программ MARK [40] с использованием библиотеки RMark [41]. Возрастная вероятность отлова отражает в основном

способность птиц войти в репродуктивную часть популяции [2]. Показатель $1-p_x$ дает максимальную оценку неразмножающейся части особей данного возраста в изучаемой популяции. Их вклад в среднюю возрастную плодовитость в популяции равен нулю. Среднюю возрастную плодовитость особи f_x (половина от числа слетков) рассчитывали для всех гнездившихся птиц известного происхождения, включая нерезультативные попытки гнездования, где число слетков было нулевым.

Оценки возрастной вероятности отлова птиц и видимой возрастной выживаемости половозрелых птиц, получаемых непосредственно из историй их встреч, в изучаемой популяции, по-видимому, близки к их реальным, физическим значениям [2]. Однако оценки видимой выживаемости слетков (ϕ_0), получаемые из истории встреч особей, заведомо ниже их истинной выживаемости, так как именно в этом возрасте происходит основное расселение птиц (безвозвратная эмиграция), при которой они навсегда уходят из-под контроля исследователя [42]. Оценить истинную выживаемость слетков (ϕ'_0) можно лишь косвенным способом [3, 43, 44]. Для этого необходимо рассчитать наблюдающуюся конечную скорость роста популяции (λ') и использовать матричные модели популяционной структуры, которые связывают все анализируемые демографические параметры, включая λ' .

Значения конечной скорости роста популяции λ' для периодов стабильной и снижающейся численности рассчитывали по динамике численности с помощью регрессионного анализа [45, 46]. Численность – число гнезд в 250 искусственных гнездовьях, рассчитанное с помощью средней заселенности гнездовых домиков в конкретном сезоне [2]. Для расчета истинной выживаемости слетков (ϕ'_0) были использованы проекционные матрицы популяции, структурированные по возрасту особи (матрицы Лесли) [1, 3, 4, 47] в виде:

$$\begin{bmatrix} 0 & f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ \phi'_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_3 & \phi_4 \end{bmatrix} \text{ или } \begin{bmatrix} 0 & f_1 p_1 & f_2 p_2 & f_3 p_3 & f_4 p_4 \\ \phi'_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_3 & \phi_4 \end{bmatrix}$$

для вероятности отлова $p_x = 1$ или $p_x \neq 1$ соответственно. В приведенных матрицах f'_x – средняя возрастная плодовитость для возраста x ($x = 1, 2, \dots, \geq 4$), ϕ'_0 – истинная выживаемость слетков, ϕ_x – видимая выживаемость половозрелых особей в возрастном классе x , где x равен 1, 2, 3, 4 года и старше, p_x – возрастная вероятность отлова для возрастного класса x ($x = 1, 2, 3, 4$ года и старше).

Параметры указанных проекционных матриц и λ' связаны характеристическими уравнениями $\lambda^5 - \lambda^4\phi_4 - \lambda^3f_1\phi'_0 + \lambda^2(f_1\phi'_0\phi_4 - f_2\phi'_0\phi_1) + \lambda(f_2\phi'_0\phi_1\phi_4 - f_3\phi'_0\phi_1\phi_2) + f_3\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_4 - f_4\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_3 = 0$ в случае $p_x = 1$ и

$$\lambda^5 - \lambda^4\phi_4 - \lambda^3f_1p_1\phi'_0 + \lambda^2(f_1p_1\phi'_0\phi_4 - f_2p_2\phi'_0\phi_1) + \lambda(f_2p_2\phi'_0\phi_1\phi_4 - f_3p_3\phi'_0\phi_1\phi_2) + f_3p_3\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_4 - f_4p_4\phi'_0\phi_1\phi_2\phi_3 = 0 \text{ в случае } p_x \neq 1.$$

Вид характеристического уравнения мы получили с помощью программы GNU Octave версии 7.3.0 [48]. Данные уравнения позволяют рассчитать искомые значения ϕ'_0 подстановкой значений других параметров, оцененных описанными выше методами.

При построении проекционных матриц использовали значения ϕ_x и p_x тех возрастных классов, которые оказывали наибольшее влияние на конечную скорость роста популяции [2]. Кроме того, оценки видимой выживаемости для особей старших возрастных классов (5 лет и более) не точны (95%-ный доверительный интервал для них может охватывать фактически всю область допустимых значений – от нуля до единицы) [2]. Поэтому в проекционных матрицах возрастной класс 4 года включает всех особей в возрасте от 4 лет и старше.

Удельное отклонение, показывающее масштабы изменения средних значений параметров между двумя периодами в процентах, рассчитывали по формуле:

$$|m_{st} - m_d| / ((m_{st} + m_d) / 2) \times 100\%,$$

где m_{st} и m_d – средние значения параметра для периодов стабильной и снижающейся численности соответственно.

Расчет 95%-ного доверительного интервала для средних значений распределенных величин (средние значения возрастной плодовитости) выполняли бутстрэп-методом с помощью функции `ci_mean` библиотеки `confintr`. Для проверки гипотезы о том,

что распределения переменной в двух группах различаются по мерам центральной тенденции (математическое ожидание, медиана), мы использовали критерий Манна-Уитни (Mann-Whitney-Wilcoxon test) (функция `wilcox.test`). Корректировку уровня значимости p при множественных сравнениях выполняли по методу Бенджамини-Хохберга (the false discovery rate [49]) с помощью функции `p.adjust`. Выбор из нескольких моделей той, которая лучше всего описывает данные, делали на основе скорректированного информационного критерия Акаике (AIC_c), разницы между ними (DAIC_c) и нормированного веса Акаике (w) (normalized Akaike weight) [40, 44, 50].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе изучения мухоловки-пеструшки в Западной Сибири в естественном местообитании наблюдали два периода динамики ее численности – относительно стабильной численности и ее падения [2]. Результаты расчетов основных демографических параметров изучаемой популяции для каждого из этих периодов приведены в табл. 1. Таблица содержит демографические характеристики возрастных классов, сильнее всего влияющих на изменения конечной скорости роста популяции [2].

Максимальные изменения динамики численности между разными периодами отмечены для возрастной выживаемости особей, при этом сильнее большинства остальных показателей изменялись истинная и видимая выживаемости слетков (см. табл. 1). Видимая выживаемость самок рассмотренных возрастов менялась без какой-либо четкой тенденции между периодами: в возрасте 1 и 3 года она была меньше в период падения численности, а в возрасте 2 года – в период стабильной численности. Выживаемость половозрелых самцов изменялась в меньшей степени (меньше удельное отклонение для этих параметров) по сравнению с показателями выживаемости половозрелых самок. Все возрастные показатели видимой выживаемости у самцов были несколько больше в период падения численности популяции.

Изменения вероятности отлова по возрастам, которые фактически характеризуют долю птиц данного возраста, вошедших в репродуктивную часть популяции, аналогичны вариации видимой выживаемости половозрелых птиц: нет односторонних изменений между периодами, 95%-ные доверительные интервалы возрастных оценок для разных периодов фактически полностью перекрываются. Кроме того, удельное отклонение вероятности

Таблица 1. Демографические параметры группировки мухоловки-пеструшки, гнездящейся в естественном местообитании, в разные периоды динамики численности западно-сибирской популяции

Характеристика	Возраст x , лет	Пол	Постоянная численность (2001–2008 гг.)	Снижающаяся численность (2009–2018 гг.)	Удельное отклонение, %
λ'			1.019 [0.83, 1.251]	0.907 [0.787, 1.045]	11.6
Истинная выживаемость слетков, ϕ'_0	$0_{(p=1)}$	♀	0.204	0.106	63.7
		♂	0.208	0.128	47.5
	$0_{(p \neq 1)}$	♀	0.355	0.179	65.8
		♂	0.353	0.205	52.9
Видимая выживаемость, ϕ_x	0	♀	0.120 [0.106, 0.136]	0.098 [0.082, 0.116]	20.2
		♂	0.145 [0.129, 0.162]	0.104 [0.090, 0.120]	32.9
	1	♀	0.563 [0.476, 0.646]	0.487 [0.393, 0.582]	14.5
		♂	0.529 [0.448, 0.608]	0.556 [0.468, 0.641]	5.0
	2	♀	0.453 [0.379, 0.530]	0.501 [0.399, 0.603]	10.1
		♂	0.448 [0.361, 0.538]	0.457 [0.375, 0.542]	2.0
	3	♀	0.454 [0.335, 0.578]	0.321 [0.207, 0.461]	34.3
		♂	0.350 [0.252, 0.463]	0.436 [0.319, 0.561]	21.9
Вероятность отлова, p_x	1	♀	0.412 [0.355, 0.471]	0.382 [0.315, 0.454]	7.6
		♂	0.479 [0.419, 0.540]	0.446 [0.383, 0.511]	7.1
	2	♀	0.699 [0.616, 0.770]	0.690 [0.593, 0.773]	1.3
		♂	0.697 [0.610, 0.772]	0.726 [0.636, 0.800]	4.1
	3	♀	0.847 [0.732, 0.919]	0.844 [0.675, 0.933]	0.4
		♂	0.778 [0.634, 0.876]	0.833 [0.701, 0.914]	6.8
Плодовитость, f_x	1	♀	2.59 [2.46, 2.70]**	2.30 [2.14, 2.44]**	12.0
		♂	2.84 [2.74, 2.95]*	2.72 [2.61, 2.82]*	4.4
	2	♀	2.77 [2.63, 2.89]	2.79 [2.62, 2.92]	0.8
		♂	2.86 [2.71, 2.98]*	3.08 [2.97, 3.20]*	7.5
	3	♀	2.78 [2.60, 2.94]	2.90 [2.68, 3.06]	4.3
		♂	2.85 [2.67, 3.02]	3.01 [2.82, 3.18]	5.4

Примечание. В квадратных скобках указан 95%-ный доверительный интервал. Истинная выживаемость слетков (ϕ'_0) рассчитана как с учетом наблюдавшейся вероятности отлова особей ($\phi'_{0(p \neq 1)}$; $1 - p_x$ особей данного возраста не принимают участия в размножении), так и для ситуации, как если бы все особи в данном возрасте могли размножиться ($\phi'_{0(p=1)}$; $1 - p_x = 0$, неразмножающихся особей нет). Звездочками обозначены уровни значимости различий: ** (для самок f_1) $p = 0.00064$ ($p = 0.0019$ после коррекции на множественные сравнения), * (для самцов f_1) $-p = 0.046$ ($p = 0.069$ после коррекции на множественные сравнения); (для самцов f_2) $-p = 0.033$ ($p = 0.069$ после коррекции на множественные сравнения).

отлова является одним из самых низких среди всех рассмотренных характеристик (см. табл. 1).

Моделирование в MARK показало, что рассматриваемые периоды динамики численности популяций достоверно различаются по показателям видимой выживаемости птиц и их вероятностям отлова в репродуктивной части популяции (При-

ложение, табл. S1). Например, различия в скорректированных информационных критериях Акаике ($DAIC_c$) между лучшими моделями (учитывают изменения в видимой выживаемости и вероятности отлова особей разного возраста, пола и периода динамики численности, включая взаимодействия; Приложение, табл. S1, строки 1 и 2), и моделью, в которой период динамики численности не учитывался

(Приложение, табл. S1, строка 28), составляют 28.45 и 28.57 соответственно. Это означает, что вероятность реализации второй модели по сравнению с первыми для данного набора данных фактически равна нулю (Приложение, табл. S1) [44, 51].

Средние значения числа слетков у самцов всех рассмотренных возрастов и самок старше одного года мало различаются между разными периодами динамики численности популяции (см. табл. 1). Лишь плодовитость самок-первогодок статистически достоверно снижалась в период падения численности популяции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ чувствительности и эластичности проекционных матриц популяции показал, что наиболее важными демографическими параметрами, оказывающими наибольшее влияние на конечную скорость роста популяции, являются оценки видимой выживаемости слетков и особей в возрасте до 2 лет. Выживаемость и плодовитость особей старше 4 лет очень мало влияют на динамику численности популяции [2]. В исследовании, в котором моделировали динамику численности семи популяций мухоловки-пеструшки в Великобритании, изменения в краткосрочных и долгосрочных темпах роста популяций также объясняли вариациями ежегодной выживаемости особей и их дисперсией [28]. В целом оценки видимой выживаемости половозрелых птиц (ϕ_1 , ϕ_2 и ϕ_3) неоднонаправленно изменялись между разными периодами, а их 95%-ные доверительные интервалы сильно перекрываются, в отличие от оценок выживаемости слетков.

В разных частях ареала мухоловки-пеструшки было показано, что доля птиц, не принимающих участия в размножении, остается примерно одинаковой как при относительно высокой, так и при низкой плотности гнездования популяции [52–54]. По-видимому, наблюдавшиеся в нашем исследовании колебания численности вида в естественном местообитании все еще недостаточны для того, чтобы повлиять на соотношение гнездящихся и негнездящихся птиц. Причины того, что в популяции часть птиц не принимает участия в размножении при наличии свободных мест для гнездования, не ясны [54]. Величина репродуктивного резерва в популяциях мухоловки-пеструшки может быть действительно впечатляющей: только среди первогодок в размножении могут не принимать участия 51–91% самцов и 44–74% самок [53, 54].

В европейских популяциях мухоловки-пеструшки для поддержания относительно стабильной численности популяции, по разным оценкам, должно выживать от 23 до 29% слетков [24, 52]. Считается, что для мелких воробьиных птиц в целом выживаемость неполовозрелых особей от 25 до 30% может обеспечивать устойчивое поддержание численности популяции [5].

По-видимому, основной вклад в то, что моделирование в MARK демонстрирует достоверные различия по показателям видимой выживаемости птиц и их вероятностям отлова в репродуктивной части популяции (см. Приложение 1, табл. S1), вносит выживаемость слетков (см. табл. 1).

Сопоставимые с нашими данные по возрастной плодовитости птиц в разные периоды динамики численности популяции мухоловки-пеструшки нам не известны. Обширные данные по средним значениям числа слетков у птиц разного возраста из других частей ареала показывают, что пары с самками-первогодками чаще отличаются меньшими выводками [25, 55]. В целом для мухоловки-пеструшки характерна очень высокая успешность гнездования в искусственных укрытиях для гнезд и стабильность в средних значениях плодовитости популяций в пределах ее обширного ареала [2, 25, 29, 30].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценки демографических параметров показывают, что исследуемая популяция мухоловки-пеструшки обладает высокой устойчивостью. Важнейшим параметром, сильнее всего влияющим на конечную скорость роста популяции, является выживаемость слетков. Следовательно, жизнеспособность изучаемой группировки мухоловки-пеструшки определяется прежде всего выживаемостью неполовозрелых птиц. Ее значение на уровне ~20% может поддерживать численность популяции, если все птицы будут принимать участие в размножении, а их успех гнездования будет сохраняться на очень высоком уровне. Неучастие в размножении части особей и снижение репродуктивного успеха должно быть скомпенсировано выживаемостью неполовозрелых птиц. При высоком успехе гнездования выживаемость слетков выше ~20% формирует избыток особей, которые не принимают участия в размножении. При наблюдавшемся числе негнездящихся птиц в естественном местообитании выживаемость неполовозрелых птиц в самоподдерживающейся группировке должна быть на уровне ~30%.

По нашему мнению, полученные оценки выживаемости, плодовитости и вероятности отлова птиц в популяции мухоловки-пеструшки в разные периоды динамики ее численности, а также использование проекционных матриц популяции для расчета истинной выживаемости слетков и прогнозирования динамики численности популяции позволят в будущем сделать обоснованный вывод об устойчивости различных популяций данного вида, обитающих в том числе в урбанизированных и подверженных техногенному влиянию местообитаниях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование в период с 2001 по 2021 г. проводилось в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121031600198-2. Сбор данных в 2022 и 2023 гг. и результаты исследований, представленные в данной публикации, получены за счет средств Российского научного фонда (проект № 22-24-00468).

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.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работа соответствует требованиям законодательства Российской Федерации, а также международным требованиям к этическим стандартам. Все 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 международным этическим стандартам подтверждено Комиссией МГУ по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии № 89-о от 22 марта 2018 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Логофет Д.О., Уланова Н.Г. От мониторинга популяции к математической модели: новая парадигма популяционного исследования // Журнал общ. биол. 2021. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/s0044459621040035>
2. Гриньков В.Г., Штернберг Х. От наблюдений за популяциями к оценке их состояния: опыт комплексного изучения демографических параметров западно-сибирской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Muscicapidae, Passeriformes) // Зоол. журн. 2023. Т. 102. № 8. С. 890–913. <https://doi.org/10.31857/S0044513423080056>
3. Noon B.R., Sauer J.R. Population models for passerine birds: structure, parameterization, and analysis // Wildlife 2001: Populations. Springer Netherlands, 1992. P. 441–464. https://doi.org/10.1007/978-94011-2868-1_34
4. Caswell H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2-nd ed. Sinauer Associates, Inc., 2001. 722 p.
5. Паевский В.А. Демография птиц. Т. 125 / Под ред. Скарлато О.А. Л.: Наука, 1985. 285 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР).
6. Begon M., Mortimer M., Thompson D.J. Population ecology: A unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell Science Ltd., 1996. 247 p.
7. Pianka E.R. Evolutionary ecology. 2011.
8. Vandermeer J.H., Goldberg D.E. Population Ecology: First Principles. Princeton & Oxford: Princeton University Press, 2013. 288 p.
9. Бельский Е.А. Экология птиц импактных регионов: Дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 274 с.
10. Berglund Å.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H., Nyholm N.E.I. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environmental Pollution. 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.01.005>
11. Rainio M.J., Kanerva M., Salminen J.-P. et al. Oxidative status in nestlings of three small passerine species exposed to metal pollution // Science of The Total Environment. 2013. V. 454/455. P. 466–473. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.03.033>
12. Eeva T., Lehikoinen E. Recovery of breeding success in wild birds // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 851–852. <https://doi.org/10.1038/35002672>
13. Рыбкин А.И., Рыбкина Д.О. Оценка уровня загрязненности хлорорганическими соединениями крови мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на территории крупного промышленного центра // Поволжский экологич. журн. 2006. № 1. С. 51–60.

14. Eeva T., Hakkarainen H., Belskii E. Local survival of pied flycatcher males and females in a pollution gradient of a Cu smelter // *Environmental Pollution*. 2009. V. 157. № 6. P. 1857–1861. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.01.015>
15. Eeva T., Lehikoinen E. Polluted environment and cold weather induce laying gaps in great tit and pied flycatcher // *Oecologia*. 2010. V. 162. № 2. P. 533–539. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1468-9>
16. Belskii E., Lyakhov A. Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // *Environmental Pollution*. 2022. V. 302. Art. 119089. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119089>
17. Howe R.W., Davis G.J., Mosca V. The demographic significance of ‘sink’ populations // *Biological Conservation*. 1991. V. 57. № 3. P. 239–255. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90071-G](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90071-G)
18. Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1999. 313 p.
19. UN Department of Public Information. *Earth Summit: Agenda 21: UN Conference on Environment and Development (1992: Rio de Janeiro, Brazil)*. New York: United Nations Department of Public Information, 1992. 351 p.
20. Fernández-Sánchez G., Rodríguez-López F. A methodology to identify sustainability indicators in construction project management – Application to infrastructure projects in Spain // *Ecological Indicators*. 2010. V. 10. № 6. P. 1193–1201. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.04.009>
21. Гаишков С.И. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Биолого-почвенный факультет: прошлое, настоящее и будущее: Мат-лы научн. конф., посвященной 125-летию основания ТГУ и 70-летию биолого-почвенного факультета (23–24 апреля 2003 г.) / Под ред. Кулижского С.П. Томск: ТГУ, 2003. С. 35–40. (Вестн. Том. гос. ун-та. Серия “Биологические науки”. Приложение № 8. Материалы научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ).
22. Куранов Б.Д. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // *Русский орнитологич. журн.* 2017. Т. 26. № 1425. С. 1291–1300.
23. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // *Зоол. журн.* 2018. Т. 97. № 3. С. 321–336. <https://doi.org/10.7868/S0044513418030066>
24. Lundberg A., Alatalo R.V. *The pied flycatcher*. London: T & AD Poyser Ltd., 1992. 267 p.
25. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала / Под ред. Зимины В.Б. М.: Наука, 2008. 266 с.
26. Натыканец В.В. Встречи мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и чернозобого дрозда *Turdus atrogularis* в окрестностях г. Братска (Иркутская обл.) в мае 2019 г // *Байкальский зоол. журн.* 2019. Т. 25. № 2. С. 123–124.
27. Натыканец В.В. 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 зоол. журн.* 2022. Т. 32. № 2. С. 51–57.
28. Nater C.R., Burgess M.D., Coffey P. et al. Spatial consistency in drivers of population dynamics of a declining migratory bird // *Journal of Animal Ecology*. 2023. V. 92. № 1. P. 97–111. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13834>
29. Järvinen A. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. 1989. V. 131. № 4. P. 572–577. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1989.tb04792.x>
30. Sanz J.J. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. 1997. V. 139. № 1. P. 107–114. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04509.x>
31. Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I. et al. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // *Peer J*. 2018. V. 6. № 8. Art. 6059. <https://doi.org/10.7717/peerj.6059>
32. Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M. Heritability of the extra-pair mating behaviour of the pied flycatcher in Western Siberia // *Peer J*. 2020. V. 8. Art. 9571. <https://doi.org/10.7717/peerj.9571>
33. Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M. Understanding extrapair mating behaviour: a case study of socially monogamous European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Western Siberia // *Diversity*. 2022. V. 14. № 4. Art. 283. <https://doi.org/10.3390/d14040283>
34. Grant P.R., Grant B.R. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin’s finches // *Ecology*. 1992. V. 73. № 3. P. 766–784. <https://doi.org/10.2307/1940156>
35. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* / R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2021.
36. RStudio Team. *RStudio: Integrated Development Environment for R* / RStudio, PBC. Boston, MA, 2022.
37. Cormack R.M. Estimates of survival from the sighting of marked animals // *Biometrika*. 1964. V. 51. № 3/4. P. 429–438. <https://doi.org/10.1093/biomet/51.3-4.429>
38. Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model // *Biometrika*. 1965. V. 52. № 1/2. P. 225–248. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.225>

39. *Seber G.A.F.* A note on the multiple-recapture census // *Biometrika*. 1965. V. 52. № 1/2. P. 249–260. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.249>
40. *White G.C., Burnham K.P.* Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. 1999. V. 46. Sup. 1. P. S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
41. *Laake J.L.* 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, 2013. 25 p. N. 2013–01.
42. *Соколов Л.В.* Филопатрия и дисперсия птиц. Т. 230 / Под ред. Паевского В.А. Л.: Наука, 1991. 233 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР).
43. *Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R.* Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. 1992. V. 62. № 1. P. 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
44. Program MARK: A gentle introduction / Ed. Cooch E.G., White G.C. 2019. 1201 p.
45. *Dennis B., Munholland P.L., Scott J.M.* Estimation of growth and extinction parameters for endangered species // *Ecological Monographs*. 1991. V. 61. № 2. P. 115–143. <https://doi.org/10.2307/1943004>
46. *Morris W., Doak D., Groom M.* et al. A practical handbook for population viability analysis // *The Nature Conservancy*, 1999. 80 p.
47. *Goodman L.A.* The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics*. 1969. V. 25. № 4. P. 659–681. <https://doi.org/10.2307/2528566>
48. *Eaton J.W., Bateman D., Hauberg S., Wehring R.* GNU Octave: A high-level interactive language for numerical computations. Edition 7 for Octave version 7.3.0. The Octave Project Developers, 2022. 1142 p.
49. *Benjamini Y., Hochberg Y.* Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*. 1995. V. 57. № 1. P. 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
50. *Wagenmakers E.-J., Farrell S.* AIC model selection using Akaike weights // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2004. V. 11. № 1. P. 192–196. <https://doi.org/10.3758/bf03206482>
51. *Anderson D.R., Burnham K.P.* Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival: Report / U.S. Fish; Wildlife Service. 1976. № 128. 66 p.
52. *Sternberg H.* Pied flycatcher // *Lifetime reproduction in birds* / Ed. by Newton I. London: Acad. Press Ltd., 1989. Chap. Pied flycatcher. P. 55–74.
53. *Sternberg H., Grinkov V.G., Ivankina E.V.* et al. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: removal experiments in Germany and Russia // *Ardea*. 2002. V. 90. № 3. P. 461–470.
54. *Both C., Burger C., Ouweland J.* et al. Delayed age at first breeding and experimental removals show large nonbreeding surplus in Pied Flycatchers // *Ardea*. 2017. V. 105. № 1. P. 43–60. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i1.a2>
55. *Sternberg H.* Der Fortpflanzungserfolg beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zum Partneralter // *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens*. 2004. V. 57. № 2. P. 45–54.

ESTIMATION OF DEMOGRAPHICS OF SELF-SUSTAINING GROUPS OF PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* (PASSERIFORMES: MUSCIPAPIDAE) TAKING INTO ACCOUNT THE LONG-TERM DYNAMICS OF THE POPULATION BREEDING IN THE TOMSK OBLAST (WESTERN SIBERIA)

V. G. Grinkov^{a, b, *}, and H. Sternberg^c

^aMoscow State University, M.V. Lomonosova, 119234 Moscow, Russia

^bBiological Institute of Tomsk State University, 634050 Tomsk, Russia

^cWorking Group for Ornithological Population Research Braunschweig, 38104 Braunschweig, Germany

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

Abstract — We present the main demographic parameters of the Western Siberian pied flycatcher population, nesting in natural habitats, at different stages of population dynamics. The average values, range, boundaries, and direction of changes in the survival of sexually mature individuals, fecundity, and the encounter probability at different ages were analyzed. Using matrix models of population structure and population dynamics, an estimate of the true survival rate of fledglings is given. The range of values of demographic parameters that characterize viable groups of the studied bird species is indicated.

Keywords: pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, population status, periods of population dynamics, demographic parameters, true survival of fledglings, matrix model, Western Siberia