



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<https://ecopri.ru>

№ 1 (43). Март, 2022

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

**Редакционная
коллегия**

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugolek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Ленина, 33.

E-mail: ecopri@petsu.ru

<https://ecopri.ru>





УДК 598.289.1:[591.521+574.91](470.2)

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ГНЕЗДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (*PARUS MAJOR*) В РАЗНЫХ ТИПАХ МЕСТООБИТАНИЙ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

АРТЕМЬЕВ
Александр
Владимирович

д. б. н., Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ Карельский научный центр РАН (ИБ КарНЦ РАН) (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, ИБ КарНЦ РАН), ficedul@gmail.com

ТОЛСТОГУЗОВ
Андрей Олегович

Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ Карельский научный центр РАН (ИБ КарНЦ РАН) (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, ИБ КарНЦ РАН), edrenlimon1@rambler.ru

Ключевые слова: большая синица, лесные и урбанизированные местообитания, возрастная структура популяции

Получена:
18 марта 2022 года
Подписана к печати:
15 апреля 2022 года

Аннотация. Проанализирована возрастная структура гнездового населения большой синицы (*Parus major*) в двух типах местообитаний южной Карелии: в удаленных от населенных пунктов таежных лесах стационара «Маячино» ИБ КарНЦ РАН и в насаждениях Ботанического сада ПетрГУ, расположенного на окраине г. Петрозаводска. В лесах стационара «Маячино» преобладали годовалые особи – 59 % гнездящихся ($n = 118$). В район прежнего гнездования возвращалось 7.2 % самцов и 5.8 % самок, а в район рождения – 0.3 % птенцов. Гнездовое население ежегодно почти полностью обновлялось и на 96 % состояло из птиц-иммигрантов. Гнездовая группировка насаждений Ботанического сада состояла преимущественно из особей старших возрастов (72 %, $n = 129$) и по многим показателям была близка к оседлым популяциям Западной Европы. Доля иммигрантов составляла 57.8 %, резидентов – 33.8 %, птиц местного происхождения – 8.4 %. Уровень филопатрии был значительно выше, чем в лесах стационара «Маячино», в район прежнего гнездования возвращалось 34.7 % самцов и 20 % самок, а в район рождения – 0.8 % птенцов. Установлено, что гнездовое население большой синицы в удаленных от поселений человека таежных лесах и пригородных древостоях формируют птицы с разным отношением к миграциям. Вблизи мест зимовки у населенных пунктов гнездится оседлая часть региональной популяции, в которой преобладают представители старших возрастных классов с высоким уровнем филопатрии, а вдали от урбанизированных территорий гнездятся птицы, склонные к сезонным перемещениям разной дальности, среди которых много первогодков со слабыми территориальными связями.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Большая синица – широко распространенный политипический вид, освоивший разнообразные лесные местообитания в нескольких природно-климатических зонах Палеарктики и Индо-Малайской зоогеографической области. В разных частях ареала отмечают различные формы отношения птиц к территории – от полной оседлости, кочевок и локальных перемещений до регулярных сезонных миграций средней дальности. Освоение видом северных широт шло по двум направлениям: приспособлению к зимовке поблизости от мест гнездования и развитию миграций. В умеренных и высоких широтах эти птицы становятся частичными мигрантами: часть особей в таких популяциях ведет оседлый образ жизни, другая – перемещается в пределах региона или улетает за его пределы на территории с более мягкими зимами, причем соотношение оседлых и перелетных птиц в популяции зависит от региональных особенностей климата (Glutz von Blotzheim, Bauer, 1993). В таежных лесах северо-запада России большая синица зимой практически не встречается: птицы перемещаются на зимовку в окрестные населенные пункты или мигрируют на расстояние до 2000 км. Данные кольцевания указывают на то, что в пределах Северо-Западного региона зимует около 80 % населения большой синицы, 10–15 % особей проводят зиму на сопредельных территориях Финляндии и Эстонии, а около 5 % мигрируют на более значительные дистанции (Носков, Смирнов, 2020). Освоение видом высоких широт шло по селитебным территориям, и значительное расширение ареала, зарегистрированное на севере Фенноскандии за последние 150 лет, связывают с ростом урбанизации (Haftorn, 1971; Бианки, Шутова, 1978; Karvonen et al., 2012). Тяготение птиц к поселениям человека отмечают и в гнездовой период. В южной и средней тайге северо-запада России большая синица является обычным, или фоновым, видом, но наиболее высокую плотность гнездового населения демонстрирует в древостоях, расположенных поблизости от мест зимовки на территории и в окрестностях населенных пунктов, а на крайнем севере ареала на гнездовании встречается лишь в таких местообитаниях (Артемьев, 2020; Носков, Смирнов, 2020).

В последние десятилетия проводят интенсивные исследования влияния урбанизации на большую синицу, при этом основное внимание уделяют вопросам гнездовой биологии, динамике численности или изучению фенотипических и генетических особенностей птиц и редко анализируют возрастную структуру гнездового населения, хотя она является одной из основных характеристик локальной популяции, по которой можно судить об уровне смертности, качестве местообитания и других особенностях экологии (Hôrak, Lebreton, 1998; Solonen, 2001; Blank et al., 2007; Куранов, 2009; Seress et al., 2020; Caizergues et al., 2021; Markowski et al., 2021). Заполнению этого пробела посвящено настоящее сообщение. Цель работы – выяснить возрастную структуру гнездового населения большой синицы в разных по удаленности от мест зимовки и по составу древостоев местообитаниях на северо-западе России.

Материалы

Материалом для работы послужили результаты мониторинга гнездового населения большой синицы, собранные в двух пунктах южной Карелии в 2015–2021 гг. На стационаре ИБ КарНЦ РАН «Маячино», расположенном на побережье Ладожского озера (60°46′ с. ш., 32°48′ в. д.), работы по изучению птиц-дуплогнездников ведутся с 1979 г. В его окрестностях в характерных для средней тайги типах леса в 1979–1980 гг. на территории около 10 кв. км было вывешено 350 дощатых синичников. Большинство из них располагались линиями в спелых сосновых и сосново-березовых лесах разного возраста, часть в спелых ельниках, елово-сосновых и лиственнично-еловых лесах и черноольшанике. В ходе исследований вышедшие из строя искусственные гнездовья (ИГ) заменяли новыми, и в 2015–2021 гг. их число колебалось от 325 до 340. Участок развески ИГ располагался в сплошном лесном массиве вдали от населенных пунктов. Расстояние от его центра до ближайшей деревни Обжа (менее 20 жителей), где могли зимовать птицы, составляло 6 км, а до ближайшего небольшого города

Олонец (около 8 тыс. жителей) – около 25 км. Детальное описание района проведения работ и данные по экологии обследованной популяции опубликованы ранее (Artemyev, 2008).

Второй пункт исследований был организован близ побережья Онежского озера в Ботаническом саду ПетрГУ (61°51' с. ш. 34°20' в. д.). На территории выставочной и заповедной зон Ботанического сада, существенно отличающихся по облику растительности, в 2015 г. было вывешено 53 ИГ. В 2016 г. их число увеличили до 118, в 2017 г. – до 123, а с 2018 г. – довели до 126 (по 63 ИГ в каждой зоне). Насаждения выставочной зоны сформированы древесными интродуцентами с участием аборигенных видов и зарослями кустарников, лиственные породы составляли немногим более половины состава первого яруса, и по своему внешнему облику этот участок напоминал смешанные леса средней полосы России. Большую часть заповедной зоны занимал характерный для побережий Онежского озера скальный сосняк черничный с примесью мелколиственных пород деревьев. Участок развески ИГ располагался близ северной окраины г. Петрозаводска (население около 280.7 тыс. жителей), расстояние от его центра до границы ближайшего микрорайона составляло около 800 м. Подробная характеристика растительности Ботанического сада и предварительные данные по биологии модельного вида опубликованы (Лантратова и др., 2001; Толстогузов, 2019).

Методы

В контролируемых группах ИГ ежегодно прослеживали судьбу всех гнезд и проводили практически сплошное мечение птенцов. Взрослых птиц отлавливали на гнездах во время выкармливания 7–14-дневных птенцов и метили стандартными кольцами. За 2015–2021 гг. на стационаре «Маячино» было отловлено и обследовано 59 самцов и 59 самок большой синицы (89 % гнездившихся), в Ботаническом саду – 59 самцов и 70 самок (64 % и 76 % гнездившихся соответственно). Возраст птиц определяли по контрасту кроющих перьев крыла и делили их на две категории – годоводки и особи старше года (Swensson, 1992). При расчете плотности гнездового населения учитывали только площадь ближайших окрестностей ИГ: при развеске гнездовой линией в расчет включали 100 м полосу вдоль нее (по 50 м с каждой стороны), а к ее протяженности добавляли 100 м (по 50 м от крайних ИГ). Для характеристики некоторых показателей были привлечены материалы, собранные на стационаре «Маячино» в 1979–2021 гг. При обработке данных пользовались обычными методами элементарной статистики, для сравнения процентов использовали критерий Фишера с угловым преобразованием исходных значений (Ивантер, Коросов, 2011).

Результаты

Динамика возрастной структуры гнездового населения большой синицы в окрестностях стационара «Маячино» и на территории Ботанического сада представлена в табл. 1. Несмотря на то что соотношение годоводков и особей старше года в каждом из пунктов исследований менялось по годам, обнаружены заметные различия в доле молодых птиц, участвующих в размножении на этих территориях. В таежных лесах стационара «Маячино» преобладали годовалые птицы (59 % среди птиц обоих полов), в то время как в насаждениях и окрестных лесах Ботанического сада их доля была значительно меньше и составляла всего 28 % ($F = 15.7, p < 0.01, df1 = 1, df2 = 235$). Данная тенденция была более выражена и достоверна у самок ($F = 32.5, p < 0.01, df1 = 1, df2 = 127$), тогда как у самцов различия были невелики, и их статистическая оценка не показала достаточного уровня значимости ($F = 2.2, p > 0.05, df1 = 1, df2 = 116$).

Таблица 1. Возрастная структура гнездового населения большой синицы в искусственных гнездовьях стационара «Маячино» и Ботанического сада в 2015–2021 гг.

| Год | Гнезилось пар | Самцы | | Самки | | |
|---------------------|---------------|-------------|---------------|-------------|---------------|--|
| | | обследовано | первогодки, % | обследовано | первогодки, % | |
| Стационар «Маячино» | | | | | | |
| 2015 | 13 | 11 | 9.1 | 11 | 54.5 | |
| 2016 | 10 | 10 | 60.0 | 10 | 70.0 | |
| 2017 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 2018 | 7 | 5 | 60.0 | 5 | 80.0 | |
| 2019 | 7 | 4 | 50.0 | 6 | 66.7 | |
| 2020 | 15 | 16 | 68.8 | 15 | 73.3 | |
| 2021 | 14 | 13 | 61.5 | 12 | 58.3 | |
| Всего | 66 | 59 | 52.5 | 59 | 66.1 | |
| Ботанический сад | | | | | | |
| 2015 | 4 | 4 | 25.0 | 4 | 25.0 | |
| 2016 | 9 | 2 | 50.0 | 6 | 16.7 | |
| 2017 | 11 | 2 | 0 | 5 | 0 | |
| 2018 | 15 | 11 | 54.5 | 12 | 16.7 | |
| 2019 | 21 | 12 | 50.0 | 14 | 21.4 | |
| 2020 | 22 | 18 | 50.0 | 19 | 26.3 | |
| 2021 | 10 | 10 | 0 | 10 | 10.0 | |
| Всего | 92 | 59 | 39.0 | 70 | 18.6 | |

Существенные различия возрастной структуры гнездового населения большой синицы в лесах стационара «Маячино», удаленного от населенных пунктов, и в насаждениях и прилегающих лесах Ботанического сада, расположенного на окраине Петрозаводска, указывают на то, эти местообитания заселяли птицы с разным отношением к территории. Основу населения на стационаре «Маячино» формировали мигрирующие на разные дистанции особи, часть из них, по-видимому, проводили зиму в немногочисленных окрестных населенных пунктах, а часть – на значительном удалении от мест гнездования. Это подтверждают возвраты колец от гнездившихся здесь птиц, среди которых 5 самцов и 4 самки проводили зиму в ближайших населенных пунктах на расстоянии до 10 км от мест гнездования, а еще один самец и самка были помечены предшествующей осенью на территории Финляндии и Эстонии в 450 км и 690 км. Анализ возрастной структуры весенних мигрантов, отловленных на побережье Ладожского озера в окрестностях Ладожской орнитологической станции в марте – апреле 1970-х гг., показал, что первогодки составляли около 53 % среди самцов и 72 % среди самок (Смирнов, Носков, 1975). По-видимому, именно мигранты ежегодно формировали местное население стационара «Маячино», поскольку в 1979–2021 гг. доля первогодков среди гнездящихся на его территории самцов и самок была почти такой же – 51.2 % и 71.5 % соответственно. Население большой синицы на территории Ботанического сада отличалось преобладанием особей старших возрастных классов. Очевидно, его основу составляли оседлые птицы, зимовавшие в г. Петрозаводске и близлежащих поселках, и возрастная структура отражала состав зимующей группировки.

Существенные различия в отношении к территории больших синиц, гнездящихся на стационаре «Маячино» и в Ботаническом саду, проявлялись и в уровне их филопатрии (табл. 2). Для птиц, населяющих леса стационара «Маячино», была

характерна довольно низкая верность территории прежнего гнездования, тогда как у птиц, гнездившихся в насаждениях Ботанического сада, показатели возврата в гнездовой район приближались к значениям, характерным для оседлых популяций Западной Европы. Население стационара «Маячино» ежегодно почти полностью обновлялось: из 66 птиц, обследованных в 2019–2021 гг., 95.5 % были иммигрантами, появившимися на свет за пределами контролируемого участка и впервые поселившимися на нем, 3 % – резидентами, гнездившимися здесь ранее, и 1.5 % – особями местного происхождения. Среди 83 птиц, гнездившихся в те же годы на территории Ботанического сада, на долю иммигрантов приходилось 57.8 %, резидентов – 33.8 %, птиц местного происхождения – 8.4 %, и все показатели значительно отличались от приведенных выше (соответствующие значения $F = 35.5, p < 0.01, F = 32.5, p < 0.01, F = 4.3, p < 0.05, df1 = 1, df2 = 147$). По соотношению этих групп птиц структура населения большой синицы в Ботаническом саду близка к оседлым популяциям европейских широколиственных лесов, где основу гнездового населения составляли резиденты, на долю иммигрантов приходилось от 20 до 57 %, а на особей местного происхождения – от 10 до 25 % (Kluyver, 1951; Perrins, 1965; Balen et al., 1987; McCleery, Clobert, 1990). Близкое к нашему соотношение данных групп птиц отмечено и в северной Финляндии в оседлой группировке большой синицы в пригороде Оулу, где иммигранты составляли около 53 % населения, резиденты – 35 % и птицы местного происхождения – 12 % (Orell, 1989).

Таблица 2. Показатели возврата больших синиц в район прежнего гнездования и рождения в лесах стационара «Маячино» и на территории Ботанического сада

| Группа птиц | Маячино (1979–2021 гг.) | | Ботанический сад (2015–2021 гг.) | | Значение и уровень значимости критерия Фишера | |
|-------------|-------------------------|--------------|----------------------------------|--------------|---|--------|
| | помечено | вернулись, % | помечено | вернулись, % | F | p |
| Самцы | 237 | 7.2 | 49 | 34.7 | 20.9 | < 0.01 |
| Самки | 243 | 5.8 | 60 | 20 | 9.4 | < 0.01 |
| Птенцы | 2657 | 0.3 | 750 | 0.8 | 2.8 | > 0.05 |

В каждом из пунктов исследований отмечены небольшие и, как правило, не значимые биотопические различия возрастной структуры гнездового населения. На стационаре «Маячино» наиболее низкая доля первогодков среди самцов была в сосново-березовых лесах, а наиболее высокая – в черноольшанике ($F = 5.4, p < 0.05, df1 = 1, df2 = 114$), в остальных случаях различия были не значимыми (табл. 3). Среди самок преобладание первогодков отмечено в ельнике и лиственнично-еловом лесу. В древостоях с участием сосны и черноольшанике их доля была сходной, но значимые различия выявлены лишь между лиственнично-еловым и сосново-березовым лесами ($F = 4.3, p < 0.05, df1 = 1, df2 = 196$). Судя по приведенным данным, самцы старших возрастных классов при выборе места гнездования предпочитали леса с участием сосны и лиственнично-еловые древостои и менее охотно селились в ельнике и черноольшанике. Самки этой возрастной группы наряду с лесами с участием сосны охотно заселяли черноольшанику, но в меньшем числе встречались в ельнике и лиственнично-еловом лесу.

Плотность гнездового населения большой синицы в ИГ стационара «Маячино» в 1979–2021 гг. варьировала от 0 до 13.4 пары / кв. км и в среднем составляла 4.9 пары / кв. км. С учетом того что ежегодно на территории развески ИГ от 0 до 3 пар птиц гнездились в естественных дуплах, плотность населения птиц на контролируемом участке была несколько выше и составляла около 5.8 пары / кв. км. Дистанция между гнездами соседних пар варьировала от 60 до 2800 м и в среднем составляла около 730 м. В условиях столь низкой численности конкуренции птиц за местообитания не

отмечено: обычно они ограничивались лишь акустическими контактами, а иногда и не знали о существовании соседей (Artemyev, 2008). Для птиц-дуплогнездников фактором, лимитирующим плотность населения, может выступать недостаток дупел (Haartman, 1971). Но в районе исследований более половины ИГ ежегодно оставались не занятыми птицами, и их наличие не ограничивало возможности поселения первогодков в наиболее привлекательных стациях. Очевидно, отмеченные нами различия возрастной структуры населения большой синицы в некоторых биотопах стационара «Маячино» обусловлены не конкуренцией птиц за территорию, а другими факторами. Возможно, это связано с разной способностью молодых и старых птиц оценивать пригодность места будущего гнездования или с другими особенностями их биологии. Известно, что в нашем регионе в первой половине весенней миграции летят преимущественно взрослые большие синицы, среди которых преобладают самцы, а основу второй волны мигрантов составляют молодые птицы, и среди них преобладают самки (Смирнов, Носков, 1975). Привлекательность биотопов может меняться в ходе весны, поэтому не исключено, что биотопические предпочтения птиц разного пола и возраста обусловлены разными сроками их прилета в район гнездования.

Таблица 3. Возрастная структура гнездового населения большой синицы в различных местообитаниях стационара «Маячино» в 1979–2021 гг.

| Биотоп | Самцы | | Самки | |
|-------------------------|-------------|---------------|-------------|---------------|
| | обследовано | первогодки, % | обследовано | первогодки, % |
| Сосняк | 24 | 54.2 | 28 | 64.3 |
| Сосново-березовый лес | 98 | 42.9 | 99 | 65.7 |
| Ельник | 13 | 61.5 | 13 | 84.6 |
| Лиственнично-еловый лес | 97 | 53.6 | 99 | 78.8 |
| Черноольшаник | 18 | 72.2 | 17 | 64.7 |
| Все биотопы | 250 | 51.2 | 256 | 71.5 |

В Ботаническом саду на разных по характеру растительности участках развески ИГ гнездовое население большой синицы практически не отличалось по возрасту: в местообитаниях выставочной зоны с преобладанием лиственных пород деревьев доля первогодков среди птиц обоих полов составляла 26 % ($n = 73$) и была чуть ниже, чем в сосновом лесу заповедной зоны (30.4 %, $n = 56$), но эти различия не были значимыми. Значимых различий в соотношении годовалых и более старых птиц не выявлено и при раздельном анализе показателей у представителей каждого пола. В выставочной зоне первогодки составляли 31.4 % среди самцов ($n = 35$) и 21.1 % среди самок ($n = 38$), а в заповедной – 50 % ($n = 24$) и 15.6 % ($n = 32$) соответственно.

Плотность гнездового населения большой синицы на территории Ботанического сада была значительно выше, чем в лесах стационара «Маячино»: в 2015–2021 гг. она варьировала от 12.6 до 36.9 пары / кв. км и в среднем составляла 23.8 пары / кв. км. Небольшим было и расстояние между гнездами соседних пар, варьировавшее от 25 до 407 м и в среднем составившее около 170 м. В условиях столь высокой плотности населения вполне вероятно обострение конкуренции птиц за привлекательные местообитания и вытеснение первогодков в субоптимальные стаии, но наши материалы этого не показали. На контрастно различающихся по составу древостоя участках развески ИГ на территории Ботанического сада выраженного предпочтения птицами старших возрастных групп какого-либо из биотопов не обнаружено. Сходный возрастной состав населения большой синицы в насаждениях выставочной зоны с преобладанием лиственных пород деревьев и в сосновом лесу заповедной зоны

свидетельствует о том, что данные местообитания были одинаково привлекательными для птиц. Это подтверждается и сходством плотности гнездового населения на обоих участках, составлявшей в среднем 23.2 и 24.8 пары / кв. км. Значительные межгодовые колебания этого показателя, варьировавшего на первом участке от 9.5 до 38.3 пары / кв. км, а на втором – от 10.6 до 42.4 пары / кв. км, указывают на то, что в большинстве сезонов численность птиц не достигала критических для контролируемых территорий значений, и оставалась возможной для гнездования новых особей. Вселению новых птиц не препятствовал и недостаток мест, пригодных для гнездования, т. к. ежегодно от 35 до 53 % ИГ оставались свободными. Однако заметного притока первогодков не наблюдали даже в годы низкой численности, а показатели плотности населения на контролируемой территории, по-видимому, отражали уровень выживаемости птиц в зимующей на территории г. Петрозаводска группировке.

Обсуждение

Существенные отличия многих демографических параметров большой синицы в урбанизированных и естественных ландшафтах связаны не только с разным уровнем антропогенной трансформации местообитаний, на что указывают в большинстве работ по экологии этого вида (Hôrak, Lebreton, 1998; Solonen, 2001; Hinsley et al., 2008; Куранов, 2009; Vaugouyeau et al., 2016; de Satge et al., 2019; Seress et al., 2020 и др.), но и с тем, что их населяют птицы с разными стратегиями территориального поведения. Полиморфизм по отношению к перелетности и разное соотношение мигрирующих и оседлых особей в разных биотопах позволили эстонским исследователям выделить три экологические группировки птиц: оседлую, обитающую в городах, промежуточную, населяющую культурный ландшафт, и перелетную, гнездящуюся в естественных ландшафтах (Вильбасте, Лейвитс, 1983). Полученные нами результаты укладываются в эту концепцию. Известно, что у данного вида в осенних миграциях участвуют в основном молодые птицы и среди них численно преобладают самки, в то время как большинство взрослых особей ведут оседлый образ жизни или перемещаются на небольшие расстояния (Ефремов, 1975; Смирнов, Носков, 1975; Носков, Смирнов, 1981; Vojarinova et al., 2002). В Ленинградской области и Карелии на осеннем пролете первогодки составляли около 89.4 %. Они же преобладали и при весенних перемещениях вдоль направляющих линий миграций, в которых участвовали как особи, зимовавшие в пределах региона и не сумевшие найти мест гнездования на зимовочных участках, так и мигранты из удаленных мест зимовки (Носков, Смирнов, 2020). Наши материалы показывают, что гнездовое население таежных лесов региона формируют перелетные, преимущественно молодые птицы, которые помимо участия в миграциях отличаются более слабыми связями с территорией гнездования и рождения, а основу гнездового населения урбанизированных территорий и их ближайших окрестностей составляют взрослые особи с высоким уровнем филопатрии, ведущие оседлый образ жизни.

Биотопические предпочтения у птиц разного возраста на обследуемых территориях выражены слабо. Известно, что вариации соотношения первогодков и особей старших возрастных групп в различных биотопах могут быть результатом конкуренции птиц за гнездовые территории. На разных видах птиц показано, что представители старших возрастных классов обычно занимают оптимальные местообитания, и при их заполнении молодые, впервые гнездящиеся особи вытесняются в субоптимальные станции (Kluver, Tinbergen, 1953; Lack, 1966; Хохлова, Яковлева, 2012; Gamelon et al., 2016). Следует отметить, что социальный статус у большой синицы связан не только с возрастом, но и с другими характеристиками особи: полом, размерами, особенностями окраски оперения, уровнем базального метаболизма (Керимов и др., 1994). Поэтому часть первогодков может входить в число доминантов в зимних группировках синиц и успешно конкурировать со старшими особями в период весеннего распределения по территории. Заметной конкуренции за местообитания у птиц разного возраста на наших материалах не прослеживалось. По-видимому, это связано с невысокой плотностью гнездового населения большой

синицы, не превышающей экологическую емкость контролируемых участков. Изменения соотношения особей разного возраста в некоторых лесных биотопах стационара «Маячино», скорее всего, обусловлены разными сроками их появления в районе гнездования и изменением привлекательности этих местообитаний в ходе весны.

Заключение

Полученные материалы свидетельствуют о том, что гнездовое население большой синицы в удаленных от поселений человека таежных лесах и в пригородных древостоях формируют разные по отношению к миграциям группы птиц. Оседлая часть региональной популяции, в которой преобладают представители старших возрастных классов с высоким уровнем филопатрии, гнездится неподалеку от мест зимовки на территории и в ближайших окрестностях населенных пунктов. А птицы, для которых характерны сезонные перемещения разной дальности, представленные в основном первогодками со слабыми территориальными связями, освоили все типы лесов региона далеко за пределами селитебных территорий. Различия возрастной структуры гнездового населения птиц в двух пунктах исследований, отличающихся как по характеру растительности, так и по удаленности от поселений человека, были связаны с близостью зимовочных местообитаний. Биотопические предпочтения особей разного возраста в лесах региона выражены слабо. В условиях невысокой плотности гнездового населения конкуренции птиц за территории не отмечено, предполагается, что распределение по местообитаниям особей разного пола и возраста связано со сроками их появления в районе гнездования.

Библиография

- Артемьев А. В. Большая синица *Parus major* // Атлас гнездящихся птиц европейской части России / Ред.-сост. М. В. Калякин, О. В. Волцит. М.: Фитон XXI, 2020. С. 763–766.
- Бианки В. В., Шутова Е. В. К экологии большой синицы в Мурманской области // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. 1978. Т. 83, № 2. С. 63–70.
- Вильбасте Х., Лейвитс А. Размер кладки у большой синицы: роль плотности и полиморфизма в разных биотопах // Тезисы докл. XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, 1983. С. 70–71.
- Ефремов В. Д. Возрастной и половой состав больших синиц *Parus major*, проходящих Куршскую косу в период осенней миграции // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. 1975. № 9. С. 83–90.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биометрию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Керимов А. Б., Иванкина Е. В., Ильина Т. А., Гаврилов В. М. Динамика морфофизиологических коррелятов социального статуса в годовом цикле большой синицы (*Parus major*, Passeriformes; Aves) // Доклады Академии наук. 1994. Т. 334, № 2. С. 249–252.
- Куранов Б. Д. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнездников // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 3. С. 429–438.
- Лантратова А. С., Марковская Е. Ф., Обухова Е. Л., Платонова Е. А., Прохоров А. А. 50-летняя история Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus botanicus. 2001. Т. 1. URL: http://hb.karelia.ru/files/redaktor_pdf/1366058631.pdf
- Носков Г. А., Смирнов О. П. Территориальное поведение и миграции большой синицы (*Parus m. major* L.) // Экология птиц Приладожья. Труды БИНИИ ЛГУ. 1981. Вып. 32. С. 100–130.
- Носков Г. А., Смирнов О. П. Большая синица *Parus major* // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Ред. Г. А. Носков, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинская. СПб.: Реноме, 2020. С. 346–355.

- Смирнов О. П., Носков Г. А. Структура популяции большой синицы в Ленинградской области // Экология. 1975. № 6. С. 79–83.
- Толстогузов А. О. Мониторинг популяции большой синицы (*Parus major*) на территории Ботанического сада ПетрГУ // Научные труды Национального парка «Хвалынский»: Сборник научных статей. Саратов; Хвалынский: ООО «Амирит», 2019. Вып. 11. С. 49–55.
- Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В. Динамика численности белобровика *Turdus iliacus* и степень возврата птиц на места предыдущего гнездования в Карелии (по данным индивидуального мечения) // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21, № 753. С. 987–996.
- Artemyev A. V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast // Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. P. 1–33.
- Balen J. H. van, Noordwijk A. J. van, Visser J. Lifetime reproductive success and recruitment in two Great Tit populations // Ardea. 1987. Vol. 75, No 1. P. 1–11.
- Blank J., Staus M. J., Tomiuk J., Fietz J., Segelbacher G. Habitat type does not affect population genetic structure in sympatric great tits (*Parus major*) and blue tits (*P. caeruleus*) // Journal of Negative Results. 2007. Vol. 4. P. 1–14.
- Bojarinova J. G., Rymkevich T. A., Smirnov O. P. Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia // Ardea. 2002. Vol. 90, No 3. P. 401–409.
- Caizergues A. E., Charmantier A., Lambrechts M. M., Perret S., Demeyrier V., Lucas A., Grégoire A. An avian urban morphotype: how the city environment shapes great tit morphology at different life stages // Urban Ecosystems. 2021. Vol. 24. P. 929–941. DOI: 10.1007/s11252-020-01077-0
- de Satgé J., Strubbe D., Elst Joris L., Jenny D., Adriaensen F., Matthysen E. Urbanisation lowers great tit *Parus major* breeding success at multiple spatial scales // Journal Avian Biology. 2019. Vol. 50, No 11. DOI: 10.1111/jav.02108
- Gamelon M., Grotan V., Engen S., Bjorkvoll E., Visser M. E., Saether B.-E. Density dependence in an age-structured population of great tits: Identifying the critical age classes // Ecology. 2016. Vol. 97, No 9. P. 2479–2490. DOI: 10.1002/ecy.1442
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. Muscicapidae – Paridae // Handbuch der Vogel Mitteleuropas. 1993. Bd. 13. Teil 1. S. 165–263.
- Haartman L. von. Population dynamics // Avian biology. Vol. 1 / Eds. D. S. Farner, J. R. King. London: Academic Press, 1971. P. 391–459.
- Haftorn S. Norges fugler. Oslo: Universitetsforlaget, 1971. 862 p.
- Hinsley S. A., Hill R. A., Bellamy P. E., Harrison N. M., Speakman J. R., et al. Effects of structural and functional habitat gaps on breeding woodland birds: working harder for less // Landscape Ecology. 2008. Vol. 23, No 5. P. 615–626. DOI: 10.1007/s10980-008-9225-8
- Hôrak P., Lebreton J.-D. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations // Ibis. 1998. Vol. 140, No 2. P. 205–209. DOI: 10.1111/j.1474-919x.1998.tb04380.x
- Karvonen J., Orell M., Rytönen S., Broggi J., Belda E. Population dynamics of an expanding passerine at the distribution margin // Journal Avian Biology. 2012. Vol. 43, No 2. P. 102–108. DOI: 10.1111/j.1600-048x.2011.05376
- Kluyver H. N. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. // Ardea. 1951. Vol. 39, No 1-3. P. 1–135.
- Kluyver H. N., Tinbergen L. Territory and the Regulation of Density in Titmice // Netherlands Journal of Zoology. 1953. Vol. 10, No 3. P. 265–289.
- Lack D. Population studies of birds. Oxford: Clarendon Press, 1966. 341 p.
- Markowski M., Minias P., Bańbura M., Gładalski M., Kaliński A., et al. Genetic structure of urban and non-urban populations differs between two common parid species // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. P. 10428. DOI: 10.1038/s41598-021-89847-4
- McCleery R. H., Clobert J. Differences in recruitment of young by immigrant and resident Great Tits in Wytham Wood // Population biology of passerine birds. NATO ASI Series. V. G 21. Berlin: Springer, 1990. P. 423–439.

Orell M. Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter // *Ibis*. 1989. Vol. 131, No 1. P. 112–127.

Perrins C. M. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. // *Journal Animal Ecology*. 1965. Vol. 34, No 3. P. 601–647. DOI: 10.2307/2453

Seress G., Sándor K., Evans K. L., Liker A. Food availability limits avian reproduction in the city: An experimental study on great tits *Parus major* // *Journal Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, No 7. P. 1570–1580. DOI: 10.1111/1365-2656.13211

Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // *Ornis Fennica*. 2001. Vol. 78, No 2. P. 49–60.

Svensson L. Identification Guide to European Passerines. Stockholm, 1992. 368 p.

Vaugoyeau M., Adriaensen F., Artemyev A., Bańbura J., Barba E. et al. Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting birds // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No 16. P. 5907–5920. DOI: 10.1002/ece3.2335

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН № FMEN-2022-0003. Авторы приносят искреннюю благодарность Т. Ю. Хохловой за конструктивные замечания по содержанию рукописи и М. В. Матанцевой за помощь в переводе резюме.

AGE STRUCTURE OF THE GREAT TIT (*PARUS MAJOR*) BREEDING POPULATION IN DIFFERENT TYPES OF HABITATS IN THE TAIGA ZONE OF EUROPEAN RUSSIA

**ARTEMYEV
Alexander**

*D.Sc., Institut of biology KRC RAS (185910 Petrozavodsk,
Pushkinskaya st., 11), ficedul@gmail.com*

**TOLSTOGUZOV
Andrey**

*Institut of biology KRC RAS (185910 Petrozavodsk,
Pushkinskaya st., 11), edrenlimon1@rambler.ru*

Keywords: Great Tit, forest and urbanized habitats, age structure of population

Received on:
18 March 2022
Published on:
15 April 2022

Summary: The paper presents an analysis of the age structure of the Great Tit (*Parus major*) breeding population in two types of habitats with various compositions of forest stands and different distances from wintering places in Southern Karelia. We used data from monitoring birds nesting in artificial nest-boxes in the taiga forests of the Ladoga region at the Mayachino field station (60°46' N, 32°48' E) and forest stands in the territory of the PetrSU Botanical Garden in the outskirts of Petrozavodsk (61°51' N 34°20' E) in 2015–2021. It was estimated that there were differences in the structure of the bird population associated with the proximity of their wintering sites. One-year-olds predominated - 59 % of nesting birds ($n = 118$) in the taiga forests located far from human settlements. The level of philopatry there was low: 7.2 % of males and 5.8 % of females returned to the previous breeding area, and 0.3 % of marked chicks returned to the birth area. The breeding population of the study area was almost completely renewed every year and the proportion of immigrant birds was 96 %. The breeding population of plantings of the Botanical Garden consisted mainly of older individuals (72 %, $n = 129$) and by many indicators was close to the sedentary populations of Western Europe. The share of immigrants was only 57.8 %, residents - 33.8 %, birds of local origin - 8.4%. The level of philopatry was significantly higher than in the forests of the Mayachino field station: 34.7 % of males, 20 % of females returned to the former nesting area, and 0.8% of chicks returned to the birth area. The habitat preferences of individuals of different ages are weakly expressed and noticeable only in the taiga forests of the Mayachino field station. In conditions of low breeding density, the competition for territory was not observed. The distribution of individuals of different sexes and ages across the habitats may be associated with different time of their arrival in the breeding area. The results of the analysis show that the breeding population of the Great Tit in taiga forests far from human settlements and in suburban forests is formed by birds with different attitudes towards migration. A sedentary part of the regional population nests near wintering sites near settlements. Birds of older age classes with a high level of philopatry predominate there. Birds prone to seasonal movements of different distances nest away from urbanized territories, among them there are many first-year individuals with weak territorial ties.