

УДК 598.288:591.543(470.22)

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ЭКОЛОГИЮ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA* В КАРЕЛИИ*

А.В. Артемьев

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра Карельский научный центр РАН, Петрозаводск

В ходе 38-летних исследований экологии мухоловки-пеструшки в северной зоне видового ареала (Республика Карелия, Россия) выявлены связи многих популяционных параметров с динамикой ряда климатических факторов. Установлено, что погода конца апреля – первой половины мая оказывала влияние не только на сроки прибытия птиц в гнездовую область, но и на уровень их выживаемости, систему спаривания и плотность гнездового населения. Ход температур воздуха во второй половине мая влиял на сроки массового начала гнездования и послебрачной линьки, а также на основные показатели размножения, включая его продуктивность. Погода в период выкармливания птенцов влияла на успешность размножения и будущую выживаемость потомства. Кроме того, она корректировала сроки начала послебрачной линьки птиц. Несмотря на неустойчивость весенне-летней погоды в регионе, в обследованной популяции не выявлено негативных тенденций основных репродуктивных показателей и динамики численности птиц.

Ключевые слова: климатические факторы, экология птиц, мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*.

DOI: 10.26456/vtbio47

Введение. Известно, что климатические факторы определяют многие стороны экологии птиц, однако в большинстве исследований основное внимание уделяется анализу влияния изменений климата на ход фенологических явлений в их жизни и значительно реже анализируются связи с другими биологическими показателями, например, отражающими продуктивность популяции и др. (Newton, 1998; Sokolov, 2000; Соколов, 2006; Johansson et al., 2014; Bitterlin, van Buskirk, 2014; Valtonen et al., 2016; Halupka, Halupka, 2017; van de Pol et al., 2017 и др.). Исследования мухоловки-пеструшки в разных частях ареала выявили ряд изменений в экологии птиц, которые произошли в связи с современным потеплением климата. Помимо сдвигов сроков

* Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН (проект № 0221-2017-0046).

прилета и начала гнездования на более ранние календарные даты в ряде популяций, отмечено снижение величины кладки, изменение успешности и продуктивности размножения, а также заметное сокращение численности птиц в центральных и южных популяциях (Sanz, 2003; Both et al., 2006; Goodenough et al., 2009; Burger et al., 2012; Tomotani et al., 2017). Однако, несмотря на активное исследование влияния климата на экологию мухоловки-пеструшки в разных регионах Европы, остаются недостаточно изученными северные популяции, где не наблюдается выраженного положительного тренда весенних температур воздуха в последние десятилетия. Цель настоящей работы – анализ влияния некоторых климатических факторов на самые разные стороны экологии птиц в северной зоне ареала – на территории Карелии, в регионе, где не произошло столь значительного, как в центральной и южной Европе, повышения весенних температур воздуха.

Методика. Материалом для данной работы послужили результаты 38-летнего мониторинга (1980–2017 гг.) гнездового населения мухоловки-пеструшки на стационаре Маячино ИБ КарНЦ РАН, расположенном на юге Республики Карелия на побережье Ладожского озера (60° 46' с.ш., 32° 48' в.д.). Для привлечения дуплогнездников здесь в 1979–1980 гг. было вывешено 350 дощатых синичников, в дальнейшем их число варьировало по годам от 267 до 401. Искусственные гнездовья были размещены в типичных для региона таежных лесах на участке площадью около 10 км². Подробное описание района проведения работ, а также общие сведения по экологии обследованной популяции и основные методы исследований опубликованы ранее (Артемьев, 2008; 2013).

Характерной особенностью климата Карелии является его неустойчивость, связанная с высокой циклонической активностью и частыми чередованиями вторжений атлантических и арктических воздушных масс. Поэтому весенняя погода и сроки фенологических явлений здесь отличаются повышенной нестабильностью и значительными колебаниями по годам (Романов, 1961; Минин, 2000). Средняя годовая температура воздуха в районе исследований за вторую половину 20 века повысилась на 1,3°C, это произошло за счет небольшого увеличения средних температур большинства месяцев, однако весной значимое потепление отмечено лишь в марте (Филатов, 2004). Основная же масса мухоловок-пеструшек появляется в районе исследования только в конце апреля – первой половине мая и держится осенью до конца сентября. Для характеристики погоды в эти месяцы были использованы данные метеостанции «Олонец», расположенной в 25 км к северо-востоку от стационара «Маячино» (<http://rp5.ru/>). Анализ

среднемесячных температур воздуха показал, что в период с 1980 по 2017 гг. значимо потеплели только июль, август и сентябрь. Согласно моделей линейной регрессии, градиент изменения температур июля и августа составил $0,06^{\circ}\text{C}$ в год, сентября – $0,05^{\circ}\text{C}$ (во всех случаях $p < 0,05$). Тенденция незначительного потепления (на $0,04^{\circ}\text{C}$ в год) прослеживалась также в апреле и мае, но на фоне сильных межгодовых перепадов температур тренды были незначимыми.

В основу анализа легли подробные сведения о судьбе 3724 гнезд мухоловки-пеструшки и данные обследования 3388 самок (90% гнездившихся) и 2909 самцов (81% гнездившихся), включающие информацию о характере спаривания, продуктивности размножения, сроках послебрачной линьки и некоторые другие характеристики птиц. Для расчета медианы начала гнездования мухоловки-пеструшки использованы кладки, начатые в течение 30 дней после появления наиболее ранней в данном сезоне.

При обработке материала использованы обычные статистические методы. Связь переменных оценивали по величине коэффициента ранговой корреляции Спирмена, корреляционный и линейный регрессионный анализ проводили с помощью STATGRAPHICS.

Результаты и обсуждение. В ходе данного исследования экологии мухоловки-пеструшки в северной зоне видового ареала были выявлены связи многих популяционных параметров с динамикой некоторых климатических факторов. Как и в других частях ареала этого вида (Sokolov, 2000; Botch et al., 2004; Ahola et al., 2012), была выявлена значимая связь **сроков прилета птиц** в район гнездования с характером локальной погоды весной. Даты прилета первых особей в наш район исследования сильно варьировали по годам – от 27 апреля до 17 мая, они наиболее сильно коррелировали с показателями среднесуточных температур воздуха в период с 26 апреля по 20 мая ($r_s = -0,51$, $p < 0,01$). При изменении этого показателя на 1°C сроки прилета птиц сдвигались примерно на 1,8 дня ($p < 0,05$).

С характером погоды также были тесно связаны основные параметры размножения птиц. Весенняя погода оказывала влияние на **систему спаривания** птиц. У мухоловки-пеструшки наряду с преобладающей моногамией существует регулярная полигиния (Lundberg, Alatalo, 1992), в нашей популяции около 5,3% самцов участвовали в формировании бигамных трио. Доля бигамных самцов варьировала по годам от 0 до 18,3%, причем чаще такая форма спаривания регистрировалась в холодные поздние весны. Наиболее тесно частота полигинии была связана со значениями среднесуточных температур воздуха в период с 26 апреля по 20 мая ($r_s = -0,33$, $p < 0,05$).

Вероятно, эта связь обусловлена гендерными различиями выживаемости птиц в период прилета и распределения их по территории гнездовой области. Самцы этого вида прилетают на места гнездования примерно на неделю раньше самок. В условиях неустойчивой весенней погоды, с характерными для Карелии частыми возвратами холодов, в первые дни пребывания в районе размножения их смертность может повышаться и приводить к изменению соотношения полов в пользу самок и росту числа полигинных связей. Частота полигинии была связана также со значениями среднесуточных температур воздуха в период массового начала кладки (медиана начала кладки ± 2 дня) ($r_s = 0,32$, $p < 0,05$). Даты медианы начала кладки варьировали по годам от 21 мая до 6 июня. В теплую погоду в этот период повышалась токовая активность самцов на вторичных территориях и, соответственно, возрастала вероятность формирования полигинных трио.

Как и в других частях ареала, погодные условия отражались на **сроках размножения** птиц. Даты начала первых кладок наиболее тесно коррелировали со среднесуточной температурой воздуха в период с 1 по 20 мая ($r_s = -0,71$, $p < 0,001$), а медиана начала гнездования – со среднемесячной температурой мая ($r_s = -0,8$, $p < 0,001$). Как было установлено ранее (Артемьев, 2002), наиболее точным предиктором медианы начала размножения обследованной популяции выступала дата накопления суммы эффективных температур 150°C ($r_s = 0,66$, $p < 0,01$). Этот показатель оказался хорошим индикатором сроков массового гнездования мухоловки-пеструшки на сходных широтах на обширном пространстве Фенноскандии, что подтвердили исследования биологии птиц в юго-западной Финляндии (Laaksonen et al., 2006; Ahola et al., 2012).

При анализе многолетней динамики сроков размножения обследованной популяции обнаружен постепенный сдвиг дат начала первой кладки и медианы начала размножения на более ранние, со скоростью 0,16 и 0,14 дня в год ($p < 0,05$). Очевидно, на фоне слабого (и не значимого) повышения майских температур воздуха в районе исследований происходили и некоторые другие изменения весенних фенологических явлений, на которые, вероятно, реагировали птицы.

Характер весенней погоды во многом определял **основные репродуктивные показатели** птиц. Со средними суточными температурами второй половины мая были связаны величина кладки ($r_s = 0,5$, $p < 0,001$), выводка ($r_s = 0,41$, $p < 0,01$) и продуктивность размножения (число слетков на гнездящуюся самку) ($r_s = 0,44$, $p < 0,01$). При изменении среднесуточной температуры на 1°C , продуктивность размножения самки менялась на 0,09 слетка ($p < 0,01$). Учитывая, что этот показатель в среднем составлял 4,6 слетка на самку за сезон,

повышение температуры на 1°C вело к росту продуктивности размножения на 2%. Значения среднесуточных температур второй половины мая колебались по годам от 6,5 до 16,7°C, и нередко вели к изменениям продуктивности размножения птиц в смежные сезоны на 10-15%.

Значимое влияние на размножение птиц оказывала и погода июня в период выкармливания птенцов. Медиана вылупления птенцов в среднем приходилась на 16 июня с вариациями по годам от 9 до 25 июня. Продуктивность размножения птиц была значимо связана со среднесуточной температурой в течение 10 дней после этих дат ($r_s = 0,27$, $p < 0,05$) и с суммой осадков за третью декаду июня ($r_s = -0,27$, $p < 0,05$). Показатель возврата птиц в район рождения, также позитивно коррелировал со среднесуточной температурой в течение 10 дней после медианы их вылупления ($r_s = 0,31$, $p < 0,05$). Т.е. вероятность достижения птенцами годовалого возраста зависела от погоды в период их выкармливания. Очевидно, описанные связи отражают влияние погодных условий на птиц через динамику их кормовой базы. Температура и осадки являются важными факторами, определяющими жизнедеятельность беспозвоночных животных. В холодную дождливую погоду при снижении их активности и уходе в укрытия, птицы испытывали затруднения в сборе корма для своих выводков. В такие сезоны наблюдался значительный отход птенцов в гнездах и снижение массы тела слетков. А с кондицией слетков перед вылетом из гнезда связана их будущая выживаемость.

Анализ многолетней динамики основных параметров репродукции обследуемой популяции показал, что несмотря на существенные межгодовые колебания величины кладки, выводка, продуктивности размножения и частоты возврата птиц в район рождения, направленного изменения этих показателей на протяжении исследованного периода не произошло.

Показано, что в ряде популяций мухоловки-пеструшки происходит отставание сроков гнездования от хода фенологических явлений в природе, и это негативно отражается на величине кладки, выводка, успешности размножения и качестве потомства (Sanz, 2003; Both et al., 2006; Goodenough et al., 2009; Botch, 2010). Подобные тенденции отмечены не только в центральных и южных частях видового ареала, где существенно повысились весенние температуры воздуха, но и в регионах слабо затронутых потеплением. Так, в юго-западной Финляндии у мухоловки-пеструшки уменьшилась средняя величина кладки и началось постепенное расхождение медианы начала гнездования с датой накопления суммы эффективных температур 150°C, что привело к снижению частоты возврата птиц в район рождения (Laaksonen et al., 2006; Ahola et al., 2012). Но в нашей

популяции птицы адекватно реагировали на изменения фенологии в гнездовой области и достаточно точно подстраивали ход размножения к изменениям среды обитания, не снижая его продуктивности и качества потомства. Свидетельством относительно благополучного состояния популяции служит и отсутствие значимого отрицательного тренда динамики плотности гнездового населения за 38-летний период мониторинга.

Важным этапом годового цикла птиц является **послебрачная линька**. Мухоловки-пеструшки проводят ее в гнездовой области в июне – августе. Сроки смены оперения у данного вида контролируются эндогенно и настройка цирканного цикла происходит на зимовках на основе фотопериода в предмиграционный период (Gwinner, 1996). Помимо этого, в корректировке сроков линьки участвует ряд модифицирующих факторов, действующих в гнездовой области (Артемьев, 2008). К числу таких факторов относится и характер весенне-летней погоды. В районе исследований самцы приступали к смене оперения с 30 мая по 11 июля, (медиана – 19 июня), а самки – с 5 июня по 22 июля (медиана – 28 июня). Ежегодные даты медианы начала линьки самцов были связаны с температурами последней декады мая ($r_s = -0,75$, $p < 0,001$). Столь же тесно этот показатель был связан и с датой накопления суммы эффективных температур 150°C ($r_s = 0,7$, $p < 0,001$). Погода июня также отражалась на сроках линьки птиц. Медиана начала линьки самцов слабо, но значимо коррелировала с суммой осадков за первую декаду июня и со среднесуточной температурой в этот период ($r_s = 0,28$, и $r_s = -0,34$ $p < 0,05$). С последним показателем была связана и медиана начала линьки самок ($r_s = -0,28$, $p < 0,05$). Влияние весенней погоды на сроки линьки отчасти опосредовано через ее тесную связь со сроками размножения. Известно, что участие птиц в размножении сдерживает наступление линьки и сдвигает сроки ее начала. Это подтверждают прямые связи медианы начала линьки самцов с медианами начала кладки ($r_s = 0,74$, $p < 0,001$) и вылупления птенцов ($r_s = 0,83$, $p < 0,001$). Помимо этого, весенняя погода могла влиять на состояние кормовой базы птиц. Известно, что в умеренных и высоких широтах критическим периодом для листогрызущих насекомых являются первые дни после выхода гусениц из яиц: в это время они наиболее чувствительны к температуре, и после холодных весен их численность сокращается в 5–6 раз по сравнению с обычным уровнем (Иноземцев, 1978). Вероятно, рост весенних температур способствовал формированию богатой кормовой базы птиц в летний период и этим инициировал раннее начало линьки. Погода начала июня, по-видимому, влияла на активность и доступность для птиц их пищевых объектов, и таким образом стимулировала или сдерживала начало этого энергоемкого процесса.

Плотность гнездового населения птиц также зависела от характера весенней погоды и хода фенологических явлений в апреле – мае. Теплые ранние весны способствовали росту численности мухоловки-пеструшки, а холодные поздние приводили к ее падению. Наиболее важным для птиц был период прилета и распределения их по территории – изменения плотности населения были связаны со значениями среднесуточных температур воздуха в период с 21 апреля по 10 мая ($r_s = 0,32$, $p < 0,05$). Среди других фенологических показателей анализируемый параметр наиболее тесно коррелировал со средней датой начала первых кладок большой синицы ($r_s = -0,44$, $p < 0,01$). При сдвиге сроков начала гнездования больших синиц на 1 день, плотность населения мухоловки-пеструшки изменялась на 1,2% от уровня предшествующего сезона ($p < 0,05$). Сроки массового начала размножения синиц выступают как фенологический показатель, отражающий время наступления благоприятной экологической обстановки для насекомоядных птиц (комфортная погода и достаточная для продуцирования кладки синиц кормовая база). Средняя дата начала первых кладок больших синиц в 1980-2017 гг. – 11 мая, первые мухоловки-пеструшки прилетали в район исследований в близкие с этим событием сроки, в среднем 6 мая, состояние погоды и кормовой базы в это время, по-видимому, отражалось на выживаемости птиц. Прямое влияние весенней погоды на плотность гнездового населения мухоловки-пеструшки, обнаружено и в других частях ареала. Так, в финской Лапландии погода мая и начала июня была главным фактором, определяющим динамику популяции (Järvinen, 1989), а на Куршской косе численность птиц была связана с температурами апреля (Sokolov, 2000).

Для перелетных птиц умеренных и высоких широт период прилета в гнездовую область и распределения их по территории является одним из критических этапов годового цикла, т.к. из-за нестабильности внешних условий он может сопровождаться повышенной смертностью (Newton, 1998; Паевский, 1999). В обследованной нами популяции это подтверждают прямые связи весенней погоды с показателями, отражающими ежегодную **выживаемость птиц**, – частотой возврата самцов на места прежнего гнездования и первогодков в район рождения. Названные переменные коррелировали со среднесуточной температурой воздуха в период с 26 апреля по 20 мая ($r_s = 0,32$ и $r_s = 0,31$, $p < 0,05$, соответственно). Для самцов мухоловки-пеструшки характерны устойчивые связи с гнездовой территорией в течение жизни: в разных частях ареала почти все выжившие птицы возвращаются в район своего прежнего размножения (von Haartman, 1960; Lundberg, Alatalo, 1992). Поэтому, межгодовые вариации частоты возврата самцов в район гнездования

отражают колебания их выживаемости. Полученные нами результаты регрессионного анализа связи этого показателя с погодой в период с 26 апреля по 20 мая свидетельствуют о том, что с повышением среднесуточной температуры воздуха в этот период на 1°C выживаемость птиц увеличивается на 1,5% ($p < 0,05$).

Птицы автохтонного происхождения играли незначительную роль в динамике местного населения – на их долю приходилось менее 8% гнездящихся птиц. Однако, возврат первогодков в район рождения положительно коррелировал с долей первогодков среди вселяющихся на контролируемую территорию птиц неизвестного происхождения (как самцов $r_s = 0,59$, так и самок $r_s = 0,61$, $p < 0,01$), по-видимому, изменчивость этого показателя отражала уровень выживаемости птиц на первом году жизни.

Влияние весенней погоды на межгодовые перепады численности может быть связано не только с изменением выживаемости птиц разных возрастных групп, но и с вариациями доли участвующих в размножении первогодков и интенсивности притока иммигрантов. Известно, что у птиц разных видов, в том числе и у мухоловки-пеструшки, часть особей не участвует в размножении и образует популяционный резерв. В Германии в окрестностях Брауншвейга около 60% самцов и 40% самок мухоловки-пеструшки не приступали к гнездованию и оставались холостыми, причем основную массу среди них составляли первогодки (Sternberg, 1989). Предполагается, что на вступление в размножение молодых птиц влияет плотность гнездового населения, наличие свободных дупел или гнездовых, а также весенняя погода (Чаун 1958; Стернберг и др., 2001; Sternberg et al., 2002). Помимо этого, на ход физиологических процессов, связанных с размножением, влияет температурный режим весны (Silverin, 1995; Meijer et al., 1999). Погодные условия в период прилета и распределения по территории отражаются на физиологии птиц, стимулируя или угнетая ход репродуктивных процессов, и через изменение соотношения холостых и участвующих в размножении первогодков могут влиять на плотность гнездового населения.

Влияние весенней погоды на динамику численности птиц может быть связано и с перераспределением их по ареалу. Известно, что низкие температуры могут задерживать перелетных птиц на трассе весенней миграции, и способствовать оседанию части особей на подходе к району гнездования. В крайних северных областях ареалов флуктуации численности часто бывают связаны с погодой: в холодные весны птицы не долетают до своих территорий и размножаются южнее, где плотность населения возрастает (Рябицев, 1993). Не исключено, что подобное перераспределение по территории происходит и у мухоловки-пеструшки в нашем регионе.

Заключение. В Карелии климатические факторы влияли на все основные этапы годового цикла мухоловки пеструшки, проходящие в гнездовой области. Критическим периодом для птиц исследуемого региона является конец апреля – первая половина мая – время прилета и распределения их по территории. Погода в этот период, помимо корректировки сроков прилета и начала размножения, влияла на выживаемость птиц, характер спаривания и плотность гнездового населения.

Температурный режим второй половины мая влиял на сроки массового начала гнездования и послебрачной линьки, а также на основные показатели размножения, включая его продуктивность. Погода в период выкармливания птенцов отражалась на продуктивности размножения и влияла на будущую выживаемость потомства. Кроме того, она корректировала сроки начала послебрачной линьки птиц.

Несмотря на неустойчивость весенне-летней погоды в регионе, в обследованной популяции не выявлено негативных тенденций динамики основных репродуктивных показателей и плотности гнездового населения. Это свидетельствует о достаточно широкой норме реакции птиц на климатические факторы, действующие в гнездовой области, позволяющей популяции поддерживать свое стабильное существование в неустойчивой среде обитания. Вероятно, в большинстве случаев влияние погоды на птиц было опосредованным, через динамику их кормовой базы, но для подтверждения этого предположения необходимо проводить специальные детальные исследования.

Список литературы

- Артемов А.В.* 2002. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca*, (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. Т. 81. № 7. С. 84-849.
- Артемов А.В.* 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 268 с.
- Артемов А.В.* 2013. Влияние изменений климата на экологию мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии // Экология. Т. 44. № 3. С. 221-229.
- Минин А.А.* 2000. Фенология Русской равнины: материалы и обобщения. М.: Изд-во АБФ. 160 с.
- Паевский В.А.* 1999. Адаптивная сущность сезонных миграций: опасны ли для птиц их ежегодные перелеты? // Зоол. журн. Т. 78. № 3. С. 303-310.
- Романов А.А.* 1961. О климате Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР. 140 с.

- Рябицев В.К.* 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука Урал. отделение. 296 с.
- Соколов Л.В.* 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 317-341.
- Стернберг Х., Гриньков В.Г., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Шварц А., Керимов А.Б.* 2001. Экспериментальное изучение популяционного резерва у мухоловки-пеструшки в России и в Германии // Матер. конф., посв. 250-летию МГУ им. Ломоносова и 90-летию Звенигородской биостанции им. Скадовского. М. С. 150-152.
- Чаун М.Г.* 1958. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР. С. 73-99.
- Филатов Н.Н. (ред.)* 2004. Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Изд-во Кар НЦ РАН. 224 с.
- Ahola M., Laaksonen T., Eeva T., Lehikoinen E.* 2012. Selection on laying date is connected to breeding density in the Pied flycatcher// *Oecologia*. V. 168. №3. P. 703-710.
- Bitterlin L.R., van Buskirk J.* 2014. Ecological and life history correlates of changes in avian migration timing in response to climate change // *Climate Research*. V. 61. № 2. P. 109-121.
- Both C.* 2010. Food availability, mistiming and climatic change // *Effects of climate change on birds*. Møller A.P., Fiedler W. and Berthold P. (eds.). Oxford: Oxford University Press. P. 129-147.
- Both C., Artemyev A.V., Blaauw B. Cowie R.J., Dekhuizen A.J., Eeva T., Enemar A., Gustafsson L., Ivankina E.V., Jarvinen A., Metcalfe N.B., Nyholm N.E.I., Potti J., Ravussin P.-A., Sanz J.J., Silverin B, Slater F.M., Sokolov L.V., Torok J., Winkel W., Wright J., Zang H., Visser M.E.* 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier// *Proceedings of the Royal Society B*. V. 271. P. 1657-1662.
- Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M. Visser M.* 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird // *Nature*. V. 441. P. 81-83.
- Burger C., Belskii E., Eeva T., Laaksonen T., Magi M., Mand R., Qvarnstrom A., Slagsvold T., Veen T., Visser M., Wiebe K.L., Wiley C., Wright J., Both C.* 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation // *Journal of Animal Ecology* 2012. V. 81. № 4. P. 926-936
- Goodenough A.E., Elliot S.L., Hart A.G.* 2009. The challenges of conservation for declining migrants: are reserve-based initiatives during the breeding season appropriate for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*? // *Ibis* V. 151. P. 429-439.
- Gwinner E.* 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration // *Ibis*. V. 138. P. 47-63.

- Halupka L., Halupka K.* 2017. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis // *Proceedings of the Royal Society B*. V. 284. № 1867. 20171710 DOI: 10.1098/rspb.2017.1710
- Järvinen A.* 1989. Patterns and causes of long-term variation in reproductive traits of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ornis Fennica*. V. 66. P. 24–31.
- Johansson J., Smith H.G., Jonzén N.* 2014. Adaptation of reproductive phenology to climate change with ecological feedback via dominance hierarchies // *Journal of Animal Ecology*. V. 83. № 2. P. 440-449
- Laaksonen T., Ahola M., Eeva T., Väisänen R.A., Lehikoinen E.* 2006. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the Pied flycatcher // *Oikos*. V. 114. P. 277-290.
- Lundberg A., Alatalo R.V.* 1992. *The Pied Flycatcher*. London: T. and A.D. Poyser. 267 p.
- Meijer T., Nienaber U., Lancer U., Trillmich F.* 1999. Temperature and timing of egg-laying of European starlings // *Condor*. V. 101. P. 124-132.
- Newton I.* 1998. *Population Limitation in Birds*. London: Academic Press. 597 p.
- Sanz J.J.* 2003. Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe // *Ecography*. V. 26. P. 45-50.
- Silverin B.* 1995. Reproductive adaptations to breeding in the North // *American Zoologist*. V. 35. P. 191-202.
- Sokolov L.V.* 2000. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // *Avian Ecology and Behaviour*. V. 5. P. 79-104.
- Sternberg H.* 1989. *Pied Flycatcher* // *Newton I. (ed.) Lifetime reproduction in birds*. London: Academic Press. P. 55-74.
- Sternberg H., Grinkov V., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kerimov 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 (spec. issue). P. 461-470.
- Tomotani B.M., van der Jeugd H., Gienapp P., de la Hera I., Pilzecker J., Teichmann C., Visser M.E.* 2017. Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. // *Global Change Biology*. 2017.V. 24. № 2. P. 823-835.
- Valtonen A., Latja R., Leinonen R., Pöysä H.* 2016. Arrival and onset of breeding of three passerine birds in Eastern Finland tracks climatic variation and phenology of insects // *Journal of Avian Biology*. V. 48. № 6. P. 785-795
- van de Pol M., Jenouvrier S., Cornelissen J.H.C., Visser M.E.* 2017. Behavioural, ecological and evolutionary responses to extreme climatic events: challenges and directions // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. V. 372. №1723. 20160134. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0134>
- von Haartman L.* 1960. The ortstreue of the Pied Flycatcher // *Proceedings XII International Ornithological Congress*. V. 1. Helsinki. S. 226-273

**INFLUENCE OF CLIMATE ON THE ECOLOGY
OF THE PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA*
IN KARELIA**

A.V. Artemyev

Institute of Biology of the Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk

38-years long research of Pied flycatcher in the northern part of the species range (Karelia, Russia) revealed the link of many populational characteristics with the dynamics of a number of climatic factors. The weather in the end of April - the first half of May influenced not only the timing of birds' arrival in the breeding area, but also their survival rate, mating system and density of the nesting population. The ambient temperature during the second half of May influenced the time when the mass breeding starts as well as the time of the postnuptial molt. The temperature of the second half of May also influenced breeding parameters of pied flycatcher, including their productivity. Weather conditions during the feeding of chicks affected the breeding success and survival of the offsprings. The weather also affected the time of the beginning of the postnuptial molt. Despite the instability of spring-summer weather in the region, the surveyed population showed negative trends neither in basic reproductive indicators nor in the number dynamics.

Ключевые слова: *climatic factors, the ecology of birds, Pied flycatcher, Ficedula hypoleuca.*

Об авторе

АРТЕМЬЕВ Александр Владимирович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН, 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, e-mail: ficedul@gmail.com.

Артемьев А.В. Влияние климата на экологию мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии / А.В. Артемьев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 31-42.