

УДК 598.288:591.543(470.22)
DOI: 10.7868/S25000640220207

**МУХОЛОВКА-ПЕСТРУШКА *FICEDULA HYPOLEUCA* (PALLAS, 1764)
В ВОРОНЕЖСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ:
ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОГО АРЕАЛА
В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

© 2022 г. П.Д. Венгеров^{1,2}

Аннотация. Экологию размножения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) изучали на птицах, гнездящихся в искусственных гнездовьях. Материал собран в 1986–1996 и 2012–2021 гг. в Воронежском заповеднике (50°21′–52°02′ с.ш., и 39°21′–39°47′ в.д.). Под наблюдением находилось 512 гнезд. Весенний прилет в разные годы происходит с 12 апреля по 5 мая, средняя дата – 23 апреля ($n = 34$), сроки прилета коррелируют с температурой воздуха в апреле ($r = -0,42, p < 0,05$). Откладка яиц начинается в узком временном диапазоне – с 5 по 9 мая. Начало и синхронность откладки яиц отрицательно коррелируют с температурой воздуха в первой декаде мая ($r = -0,72, -0,81, p < 0,01$). Линейные тренды в многолетней динамике дат прилета и сроков размножения отсутствуют. Величина кладки от 3 до 9 яиц, среднее значение $6,63 \pm 0,05$ ($n = 466$). Доля успешных попыток размножения – 15–96,3 %, общая успешность размножения – 9,8–93,2 %; среднее число вылетевших птенцов на одну попытку размножения – 4,41. Главным фактором смертности яиц и птенцов является хищничество лесной совы *Dryomys nitedula* Pallas, 1778 в лиственных лесах. В текущем веке уровень хищничества существенно снизился. Доля эмбриональной смертности – 0,8–14,4 %, она отрицательно коррелирует с температурой воздуха в период откладки яиц ($r = -0,7, p < 0,05$). Популяция на юге ареала характеризуется большой плотностью заселения искусственных гнездовий в сосновых лесах, стабильными сроками и высокой продуктивностью размножения. Межгодовые колебания погодно-климатических параметров оказывают влияние на сроки и продуктивность размножения, но оно несущественно. Потепление климата происходит в основном за счет роста температуры зимой и в первую половину весны, что мало значит для исследуемого вида как позднего мигранта, размножающегося в мае и июне.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, экология размножения птиц, изменения климата.

**PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* (PALLAS, 1764)
IN THE VORONEZH STATE NATURE RESERVE: THE BREEDING ECOLOGY
IN THE SOUTHERN PART OF THE EUROPEAN RANGE IN A CHANGING CLIMATE**

P.D. Vengerov^{1,2}

Abstract. The breeding ecology of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) was examined on the birds nesting in artificial nests. The material was gathered from 1986 to 1996 and from 2012 to 2021 in the Voronezh State Nature Biosphere Reserve (50°21′–52°02′ N, 39°21′–39°47′ E). Five hundred twelve nests were observed. The spring bird arrival varies over the years from the 12th of April to the 5th of May. The average date is the 23th of April ($n = 34$), the time frame of the bird arrival correlates with the temperature in April ($r = -0.42, p < 0.05$). Oviposition begins in a narrow time range from

¹ Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В.М. Пескова (V.M. Peskov Voronezh State Nature Biosphere Reserve, Voronezh, Russian Federation), Российская Федерация, 394080, г. Воронеж, Центральная усадьба, Госзаповедник, e-mail: pvengerov@yandex.ru

² Воронежский государственный педагогический университет (Voronezh State Pedagogical University, Voronezh, Russian Federation), Российская Федерация, 394043, г. Воронеж, ул. Ленина, 86

the 5th to the 9th of May. The beginning and the synchronism of oviposition negatively correlate with the air temperature in the first ten days of May ($r = -0.72, -0.81, p < 0.01$). The long-term dynamics of bird arrival and oviposition time frames lack any linear trends. The clutch size varies from 3 to 9 eggs, 6.63 ± 0.05 on average ($n = 466$). The proportion of successful breeding attempts is 15–96.3%, the general breeding success is 9.8–93.2%; the average number of fledglings per one breeding attempt is 4.41. The major factor of egg and nestling mortality is predation of a forest dormouse *Dryomys nitedula* Pallas, 1778 in deciduous forests. In the current century the level of predation lowered substantially. The embryonic mortality proportion is 0.8–14.5% and negatively correlates with the air temperature during the oviposition period ($r = -0.7, p < 0.05$). The population in the south of the range is marked by a high density of the artificial nests colonization in pine forests, stable breeding time frames and high breeding productivity. The inter-annual fluctuations of climatic variables have no crucial bearing on the breeding time frames and productivity. The climate grows warmer mainly due to the temperature rise in winter and in the first half of spring, that means little for the researched species as it is a late migrant breeding in May and June.

Keywords: pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*, bird breeding ecology, climate change.

ВВЕДЕНИЕ

Мухоловка-пеструшка входит в число наиболее изученных видов птиц Евразии, на ее примере разрабатываются различные направления экологии и поведения, в том числе проблемы влияния изменений климата на птиц [1–4]. Такое внимание обусловлено широким распространением вида, высокой численностью, доступностью для изучения и устойчивостью к регулярному беспокойству со стороны человека в период размножения [5].

Климатические изменения, происходящие в настоящее время в Европе [6; 7], регистрируются и в Воронежском заповеднике. Особенно они заметны в начальный период весны. Установлен четкий положительный тренд роста среднесуточной температуры в марте, в меньшей степени он выражен в апреле [8]. Эти изменения в определенной степени повлияли на сроки и продуктивность размножения некоторых видов птиц, прежде всего ближних мигрантов [9; 10]. Мухоловка-пеструшка относится к дальним мигрантам с относительно поздним прилетом и размножением, влияние изменений климата на ее экологию в Европейской России, за исключением некоторых регионов, остается малоизученным. В Южной Карелии небольшой и неустойчивый рост майских температур сопровождается увеличением величины кладки и успешности размножения, но четкие тренды за длительный промежуток времени не выявлены. При этом связь ряда параметров размножения с частыми межгодовыми колебаниями температуры воздуха вполне отчетливая и статистически значимая [4; 5]. Не обнаружена связь между многолетним трендом весенней температуры и сроками размножения в си-

бирской части ареала в районе г. Томска [11]. Более значительные изменения в экологии размножения мухоловки-пеструшки в связи с потеплением климата наблюдаются в некоторых странах Западной Европы. Это смещение сроков прилета и гнездования, нарушения синхронности размножения с фенологией экосистем, изменения в успешности размножения, участвовавшие регистрации вторых выводков. Однако они неодинаковы по силе и характеру в разных популяциях [12–18].

Цель настоящей работы – изучение особенностей размножения мухоловки-пеструшки у южной границы ареала в Европейской России и влияния на него погодно-климатических параметров на длительном промежутке времени.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в зоне типичной лесостепи Европейской России на территории Воронежского заповедника, расположенного в северной части крупного островного лесного массива – Усманского бора. Географические координаты лежат в пределах $50^{\circ}21'–52^{\circ}02'$ с.ш. и $39^{\circ}21'–39^{\circ}47'$ в.д. Климат умеренно континентальный с относительно жарким летом и умеренно холодной зимой. Весна наступает (переход среднесуточной температуры воздуха через 0°C в сторону повышения) в среднем 21 марта. Лето начинается (переход среднесуточной температуры воздуха через $+15^{\circ}\text{C}$ в сторону повышения) в среднем 25 мая. Погодно-климатические параметры получены на основе наблюдений метеостанции Воронежского заповедника, функционирующей с 1932 г.

Экологию размножения мухоловки-пеструшки изучали в 1986, 1987 (сроки размножения), 1990–1994, 1996 и в 2012–2021 гг. на птицах, гнездящихся в искусственных гнездовьях, преимущественно в стандартных дощатых синичниках (площадь дна 100 см², диаметр летка 30–35 мм), размещенных линиями в разных типах леса на высоте 3–4 м. Расстояние между соседними гнездовьями составляло 30–40 м. Гнезда осматривали повторно через каждые 5–6 дней. Сроки размножения определяли по дате откладки первого яйца в каждом гнезде. Ее регистрировали непосредственными наблюдениями в ходе строительства гнезд и откладки яиц (чаще) или рассчитывали исходя из возраста птенцов. При расчете средней величины кладки использовали гнезда с установленной величиной кладки за весь период размножения. Успешность размножения определяли несколькими способами:

1) модифицированный метод Мэйфилда [19], его итоговый показатель – вероятность выживания индивида от стадии отложенного яйца до вылета из гнезда (в процентах);

2) доля успешных гнезд (попыток размножения) от общего числа находившихся под наблюдением; успешными считали гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец;

3) среднее число птенцов, вылетевших из гнезд, на одну попытку размножения, включая гнезда, которые были разорены хищниками или погибли по иным причинам;

4) среднее число птенцов, вылетевших из гнезд, на одну успешную попытку размножения.

Уровень эмбриональной смертности рассчитывали как отношение суммарного количества неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами к общему количеству яиц с известным результатом вылупливания (в процентах). Также определяли долю гнезд с наличием эмбриональной смертности от общего количества гнезд с известным результатом вылупливания.

Всего за годы исследований под наблюдением находилось 512 гнезд, в среднем 30 гнезд ежегодно.

Статистическая обработка материала произведена стандартными параметрическими методами. Для расчетов использовали компьютерную программу Microsoft Office Excel 2003 и пакет прикладных статистических программ STADIA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным учетов птиц на маршрутах в гнездовой период, в старовозрастных дубравах и суборях плотность населения мухоловки-пеструшки небольшая, от 8 до 17 пар на 1 км², что значительно уступает доминирующей мухоловке-белошейке *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815), а также большой синице *Parus major* Linnaeus, 1758. Наряду с этим мухоловка-пеструшка является преобладающим видом в искусственных гнездовьях, прежде всего в сосняках. Доля гнездовых – дощатых синичников, – в разные годы и в различных местообитаниях занятых мухоловкой-пеструшкой, колеблется от 40 до 90 %. Известно, что мухоловки-пеструшки способны быстро создавать плотные размножающиеся группировки в местах, где их раньше не было. Вероятно, это происходит как за счет концентрации на ограниченной территории особей из размножающейся из-за нехватки гнездовых дупел части популяции, теперь получивших возможность реализовать свой репродуктивный потенциал, так и благодаря дисперсии преимущественно молодых птиц на дальние расстояния, свойственной данному виду [5].

На плотность гнездящихся группировок в какой-либо местности большое влияние оказывают наличие пригодных для поселения дупел и уровень освещенности, птицы стараются избегать высокополотных темных лесов, отдавая предпочтение светлым разреженным участкам, что хорошо видно по заселяемости искусственных гнездовий. Так, в 2013–2021 гг. в сосняке с одноярусным древостоем из сосны обыкновенной возрастом около 90 лет с редким подлеском мухоловка-пеструшка занимала 46,2–69,2, в среднем 61,6 % от всех гнездовий (рис. 1). Участие других видов было намного ниже: у мухоловки-белошейки в отдельные годы оно не превышало 2,6 %, у поползня *Sitta europaea* Linnaeus, 1758 – 7,7 %, у большой синицы – 20,5 %, у москочки *Parus ater* Linnaeus, 1758 – 12,8 %.

В смешанном лесу с двухъярусным древостоем (субори), где первый ярус формирует сосна возрастом около 200 лет, а второй ярус – лиственные породы (дуб, береза, клен остролистный и др.) с густым подлеском из лещины, черемухи, липы, ситуация иная. Здесь на долю мухоловки-пеструшки приходилось от 0 до 31,3, в среднем 15,3 % от всех гнездовий, то есть в данной местообитании заселенность примерно в 4 раза ниже, чем в со-

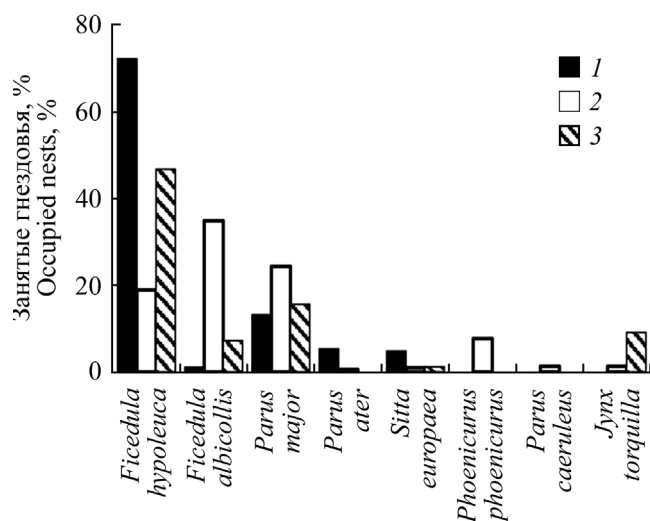


Рис. 1. Средние многолетние доли занятых искусственных гнездовий различными видами птиц в одноярусном сосняке (1), смешанном лесу (2) и средневозрастной разреженной дубраве (3).

Fig. 1. The average long-term proportion of the artificial nests occupied by various bird species in one-layered pine forests (1), mixed forest (2) and mature sparse oak forests (3).

сняке с отсутствием второго яруса из лиственных пород и редким подлеском. Вместе с тем в субори существенно увеличивается доля гнездовий, занятых мухоловкой-белошейкой и большой синицей, и еще в небольшом числе поселяются поползень, московка, обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758) и лазоревка *Parus caeruleus* Linnaeus, 1758.

Мухоловка-пеструшка вполне охотно заселяет и средневозрастные дубравы с примесью осины и березы, но только разреженные, хорошо освещенные, с относительно слабо развитым подлеском. Однако здесь она разделяет гнездовья не только с большой синицей и мухоловкой-белошейкой, как в суборях, но еще и с вертишейкой *Jynx torquilla* Linnaeus, 1758. Что касается высокополнотных старовозрастных дубрав, достаточно широко распространенных в Воронежском заповеднике, то здесь мухоловка-пеструшка поселяется в гнездовьях очень редко, уступая первенство большой синице и мухоловке-белошейке. Например, в 2021 г. в данном местообитании мухоловка-пеструшка заняла только 4 % гнездовий.

Весенний прилет мухоловки-пеструшки с мест зимовок в разные годы (1956–2021), с учетом данных, взятых из Летописи природы Воронежского заповедника, происходит с 12 апреля по 5 мая, средняя дата 23 апреля $\pm 0,9$ ($n = 34$), медиана 24 апре-

ля, стандартное отклонение 5,2 дня. Коэффициент корреляции между датой прилета и средней температурой в апреле составляет $-0,42$ ($p < 0,05$, $n = 34$). Апрель с относительно высокими температурами в целом способствует более раннему прилету птиц. Наиболее ранние даты прилета (12 апреля) зарегистрированы в 1970 (Летопись природы заповедника) и 1992 гг., средняя температура апреля была $+8,5$ и $+6,2$ °C соответственно. Наиболее поздний прилет наблюдался в 1987 г. (5 мая), средняя температура апреля составляла только $+2$ °C. Однако нередко случаи, когда при теплой погоде пеструшки прилетали сравнительно поздно. Так, в 2000 г. среднесуточная температура в апреле составила $+11,2$ °C, но прилет отмечен только 22 апреля, то есть очень близко к среднему значению.

Корреляция сроков прилета с суммой осадков в апреле не выявлена. Линейный тренд в динамике дат прилета отсутствует ($R^2 = 0,015$), то есть сроки прилета за расчетный период практически не изменились, как и среднесуточная температура в апреле. Вместе с тем за более длительный промежуток времени (1932–2021 гг.) в изменчивости средней температуры воздуха есть небольшой, но статистически значимый линейный положительный тренд ($R^2 = 0,09$, $p < 0,01$), то есть постепенный рост температуры воздуха в апреле существует. Гораздо сильнее он выражен в марте ($R^2 = 0,22$, $p < 0,01$). Средняя температура марта в 1932–1965 гг. составляла $-4,4$ °C, в 1973–2000 гг. $-2,4$ °C, в 2001–2021 гг. $-0,7$ °C. В текущем веке 10 лет из 21 года (47,6 %) март был с положительной средней температурой воздуха, тогда как за период 1932–2000 гг. только 6 из 69 лет (8,7 %) были в марте теплыми. Приход весны в 1947–2000 гг. наблюдался в среднем 25 марта, а в 2001–2021 гг. – 14 марта. Средняя температура апреля в 1932–1965 гг. составляла $+5,9$ °C, в 1973–2000 гг. $+7,3$ °C, в 2001–2021 гг. $+7,8$ °C. Приведенные данные свидетельствуют о выраженном потеплении климата в первую половину весны.

Ко времени прилета обычно наступают благоприятные погодные условия, обеспечивающие нормальное существование мухоловки-пеструшки и скорую подготовку к размножению. Среднесуточная температура в третьей декаде апреля в годы регистраций прилета составляла в среднем $+9,7$ °C, что соответствует уровню, наблюдаемому в Германии, Голландии и Южной Англии [20]. В третьей декаде апреля отцветают эфемероиды, начинается процесс формирования листьев на деревьях и кустарниках,

восстанавливается активность многих групп беспозвоночных животных – кормовых объектов насекомоядных птиц.

Мухоловки-пеструшки занимают гнездовые участки вскоре или сразу же после прилета. Брачные пары образуются быстро, и уже в конце апреля птицы приступают к постройке гнезд. Откладка яиц начинается, как правило, в первой декаде мая, причем в узком временном диапазоне – с 5 по 9 мая, то есть с разницей всего в 4 дня. Но и она в значительной степени определяется температурными условиями. Коэффициент корреляции между среднесуточной температурой воздуха в первой декаде мая и датой откладки первого яйца составляет $-0,72$ ($p < 0,01$, $n = 15$). Среднесуточная температура в указанный период в годы наблюдений изменялась в значительных пределах – от $+8,6$ до $+19,2$ °С, однако за ней не следовали сильные изменения в датах откладки первого яйца. Отсюда есть основания полагать, что ведущая роль в наступлении половой активности в изучаемой популяции принадлежит фотопериоду, длина светового дня в первой декаде мая достигает необходимых значений [21]. Далее начало откладки яиц корректируется в соответствии с конкретными погодными условиями, которые, несмотря на значительную межгодовую изменчивость, в целом остаются приемлемыми. Начало размножения мало зависит от времени прилета, за исключением аномально холодного апреля 1987 г., когда первые мухоловки-пеструшки, как отмечалось, появились 5 мая, а к откладке яиц приступили только 14 мая. Тренд в динамике среднесуточной температуры в первой декаде мая за период 1956–2021 гг. отсутствует ($R^2 = 0,008$, $p > 0,05$), максимальная температура ($+19,2$ °С) отмечена в текущем веке (2018 г.), а минимальная – в конце прошлого ($+6,5$ °С, 1999 г.).

В Центральной Европе и Южной Англии откладка яиц начинается в конце апреля [5; 20], следовательно, при потеплении климата сдвиг начала половой активности на более ранний период в исследуемой нами популяции, вероятно, возможен. Севернее Воронежской области, в Европейской России, и в Сибири мухоловки-пеструшки приступают к откладке яиц обычно в середине или во второй половине мая, при этом диапазон изменчивости этого параметра в разные годы увеличивается до 10–20 дней [5; 11; 22–24]. Перерывы в откладке яиц у отдельных самок по причине сильного и длительного похолодания, наблюдаемые на севере ареала [24], нами не отмечены.

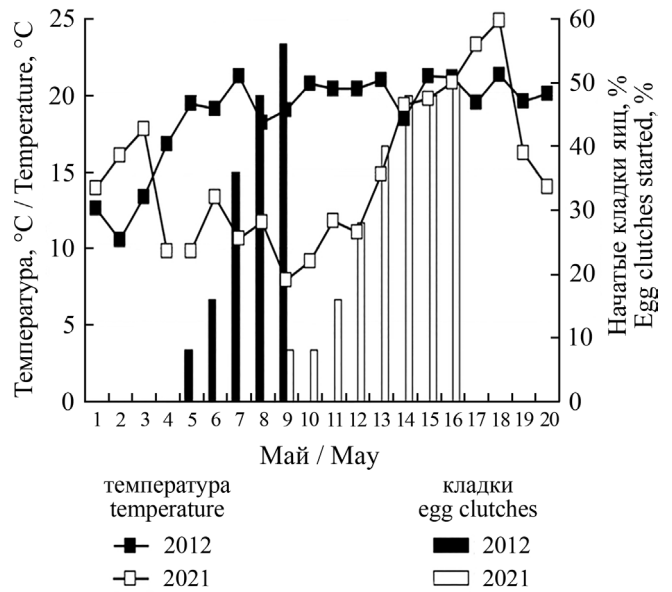


Рис. 2. Динамика среднесуточных температур и ход откладки яиц в популяции мухоловки-пеструшки в 2012 и 2021 гг.

Fig. 2. Dynamics of daily mean temperature and oviposition process in population of the pied flycatcher in 2012 and 2021.

Следующей важной характеристикой сроков размножения является синхронность откладки яиц у разных самок. Ее показателем может служить число дней от откладки первого яйца в популяции до начала откладки яиц у 50 % самок. Этот период в годы исследований колебался от 5 до 12 дней и также в определенной степени связан с температурой воздуха. Коэффициент корреляции между среднесуточной температурой в первой декаде мая и указанным периодом составляет $-0,81$ ($p < 0,01$, $n = 14$).

Более подробно связь начала и синхронности откладки яиц с температурой воздуха рассмотрим на примере двух контрастных лет – очень теплой погоды в мае 2012 г. и относительно холодной в мае 2021 г. (рис. 2). В 2012 г. откладка яиц началась в самую раннюю дату, 5 мая, после сильного подъема среднесуточной температуры с $+10,5$ °С 2 мая до $+19,4$ °С 5 мая. Далее, вплоть до 20 мая, среднесуточная температура слабо колебалась около отметки $+20$ °С, среднее значение в первой декаде мая составило $+17,1$ °С, что заметно превышает норму (средняя температура за период 1943–2021 гг. $+12,6$ °С). На этом фоне синхронность откладки яиц оказалась высокой, уже 9 мая (через 4 дня) преодолен рубеж в 50 % особей, приступивших к размножению.

В 2021 г. температура в первой декаде мая была значительно ниже, средняя за декаду $+12$ °С, то

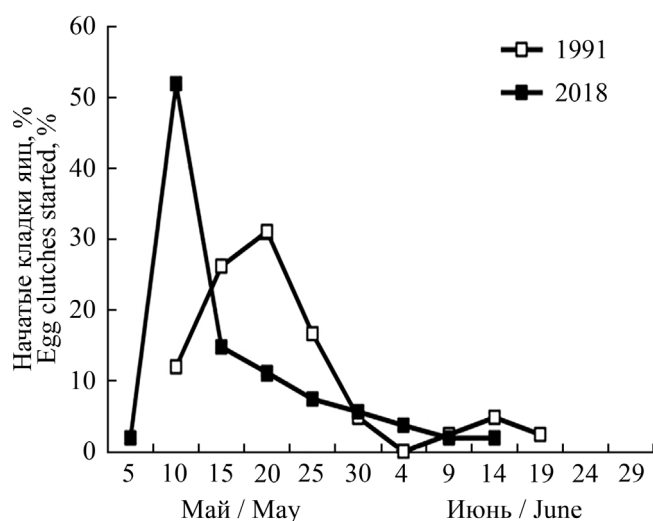


Рис. 3. Распределение дат откладки первого яйца у мухоловки-пеструшки по пятидневкам при разной температуре воздуха в первой декаде мая. 1991 г. – нормальный температурный режим; 2018 г. – высокая температура.

Fig. 3. Distribution of the dates of the pied flycatcher first-egg oviposition during five-day period at different air temperature in the first ten days of May. 1991 – normal temperature; 2018 – high temperature.

есть немного меньше нормы, откладка яиц началась 9 мая при температуре всего $+7,9^{\circ}\text{C}$, затем ее интенсивность постепенно росла, но уровня 2012 г. достигла только 14 мая. В данном случае синхронность размножения заметно меньше, 50%-й уровень в популяции достигнут 16 мая, то есть через 7 дней.

Распределение дат откладки первого яйца по пятидневкам в течение всего сезона размножения имеет вид асимметричной кривой с острой высокой вершиной в ее левой части и пологим длинным «хвостом» в правой части, образующим еще один небольшой пик (рис. 3). Также рассмотрим его на примере двух различных по погодным условиям лет. В 1991 г. средняя температура в первой декаде мая практически соответствовала норме ($+12,9^{\circ}\text{C}$). Откладка яиц началась 7 мая, достигла пика в пятидневку 16–20 мая, потом ее интенсивность резко снизилась. В конце мая и начале июня наблюдался небольшой перерыв, а затем откладка яиц вновь возобновилась с небольшим пиком в период 10–14 июня. Самая поздняя кладка началась 19 июня. Итого длительность откладки яиц составила 44 дня. Этого времени достаточно, чтобы произвести один выводок и начать откладку яиц второго выводка, однако наличие второго цикла размножения не доказано кольцеванием. Скорее всего, второй пик размножения сформирован

возобновленными кладками взамен утраченных по причине разорения гнезд хищничающими животными, часто случавшегося в этот год. На изученном пространстве ареала для мухоловки-пеструшки характерно воспитание только одного выводка [5], хотя выявлены достоверные случаи двух успешных циклов гнездования у некоторых особей в разных географических точках [11; 15].

В первой декаде мая 2018 г. средняя температура воздуха была максимальной за все время наблюдений ($+19,2^{\circ}\text{C}$), первое яйцо отложено 5 мая. Пик откладки яиц наступил в следующую пятидневку, причем с высокой долей размножающихся самок – 51,8 %. После этого произошел быстрый спад репродуктивной активности, и затем она продолжала плавно снижаться в течение всего периода размножения. Самое позднее начало откладки зарегистрировано 12 июня. Весь период откладки яиц длился 39 дней.

На большом пространстве ареала мухоловки-пеструшки преобладающая часть популяции размножается в сжатые сроки, а их межгодовая динамика увеличивается при продвижении с юга на север [5]. Слабая межгодовая изменчивость начала откладки яиц и ее высокая синхронность свидетельствуют об относительно стабильных и благоприятных условиях размножения в Воронежском заповеднике, складывающихся в первой декаде мая. Только сильная погодная аномалия в виде холодного апреля, случающаяся очень редко (1987 г.), может сместить начало размножения на середину мая в связи с поздним прилетом.

Величина кладки колеблется в значительных пределах, от 3 до 9 яиц, однако крайние варианты встречаются редко (табл. 1). Доля кладок из 3 яиц всего 0,6 %, а из 9 яиц – 1,1 %. Преобладают кладки из 7 яиц, их почти половина (46,4 %), примерно четверть кладок содержит 6 яиц, довольно высока доля крупных кладок из 8 яиц (15,1 %). Совместная частота кладок из 6–8 яиц составляет 87 %. Средняя величина кладки $6,63 \pm 0,05$ ($n = 466$), стандартное отклонение 1,02, коэффициент вариации 9,2 %.

В 33 исследованных точках европейского ареала, от Великобритании до Свердловской области России, средняя величина кладки у мухоловки-пеструшки изменяется от 5,3 до 7,1 яиц, но только в 4 точках она достигает значения 6,6 и выше [19]. Следовательно, популяция мухоловки-пеструшки в Воронежском заповеднике характеризуется высокой начальной продуктивностью размножения и, судя по этому показателю, обитает в оптимальной

среде. Для сравнения отметим, что в других точках европейской части России, расположенных севернее нашего района исследований, средняя величина кладки, по многолетним данным, меньше: в Московской области – 6,51 [22]; в Ленинградской и Псковской областях – 6,06 [23]; в Пермской области – 6,2 [25]; в Южной Карелии – 6,28 [5]; в разных частях Мурманской области – 6,2 [24] и 5,85 яиц [26] и др.

Средняя величина кладки в Воронежском заповеднике не остается постоянной и в различные годы изменяется от $6,15 \pm 0,24$ до $6,97 \pm 0,17$ (табл. 2), медиана – 6,65. Различия между крайними значениями статистически значимы ($p < 0,01$). В годы с высокими средними значениями существенно увеличивается доля кладок из 8 яиц. Так, в 2018 г., при среднем значении 6,43, она составляла 5,8 %, а в 1992 г., при среднем значении 6,97, – 25 %. Кладки из 9 яиц встречаются единично и обычно в годы с высокими значениями средней величины или близкими к ним. Средняя величина кладки не коррелирует со средней температурой в предгнездовой период в последней декаде апреля и в период откладки яиц в первой и второй декадах мая. Наиболее высокие ее значения наблюдались в 1992 и 1993 гг., когда она вплотную приблизилась к 7 яйцам, что, скорее всего, было обусловлено кормовыми условиями. В эти годы в месте расположения гнездовий

Таблица 1. Распределение количества яиц в полной кладке мухоловки-пеструшки
Table 1. Distribution of the number of eggs in a full clutch of the pied flycatcher

Величина кладки Clutch size	Число гнезд Number of nests	% гнезд % of nests
3	3	0,6
4	16	3,4
5	37	7,9
6	119	25,5
7	216	46,4
8	70	15,1
9	5	1,1
Итого / Total	466	100

наблюдалась вспышка численности зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* Linnaeus, 1758, ее личинки выходят из яиц в конце апреля и начале мая, создавая обильную кормовую базу для мухоловки-пеструшки в период откладки яиц.

Успешность размножения в различные годы колеблется в значительных пределах: доля успешных попыток размножения – от 15 до 96,3 %; вероятность выживания индивида, или общая успешность размножения, – от 9,8 до 93,2 %; среднее число вылетевших птенцов на одну попытку размножения – от 0,75 до 6,17 (табл. 3). В межгодовой изменчивости отчетливо выделяются два периода: с низкими (1986–1996 гг.) и высокими (2012–2021 гг.) значе-

Таблица 2. Годовая изменчивость величины кладки мухоловки-пеструшки
Table 2. Annual variability of the pied flycatcher egg clutch

Годы Years	Число гнезд Number of nests	Максимальная величина кладки / Min clutch size	Минимальная величина кладки / Max clutch size	Среднее значение величины кладки / Average clutch size
1986	20	4	7	$6,15 \pm 0,24$
1990	30	4	8	$6,6 \pm 0,24$
1991	30	3	9	$6,87 \pm 0,22$
1992	32	5	9	$6,97 \pm 0,17$
1993	19	5	8	$6,95 \pm 0,16$
1994	24	4	8	$6,67 \pm 0,21$
1996	20	5	8	$6,4 \pm 0,17$
2012	26	5	9	$6,77 \pm 0,17$
2013	24	4	8	$6,63 \pm 0,24$
2014	17	4	8	$6,47 \pm 0,26$
2016	29	4	8	$6,59 \pm 0,18$
2017	29	5	8	$6,45 \pm 0,18$
2018	51	4	8	$6,43 \pm 0,13$
2019	51	4	9	$6,67 \pm 0,12$
2020	37	4	8	$6,78 \pm 0,15$
2021	27	4	9	$6,67 \pm 0,2$
1986–2021	466	3	9	$6,63 \pm 0,05$

Таблица 3. Успешность размножения мухоловки-пеструшки
Table 3. Breeding success of the pied flycatcher

Годы, <i>n</i> Years, <i>n</i>	<i>Se</i> , %	<i>Sp</i> , %	<i>Sb</i> , %	<i>Sa</i> , %	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>
1986, <i>n</i> = 25	47,9	20,4	9,8	15	0,75	–
1990, <i>n</i> = 24	67,6	50,4	34,1	40,9	2,41 ± 0,68	5,89 ± 0,61
1991, <i>n</i> = 30	78,4	63,1	49,5	51,9	3,07 ± 0,63	5,93 ± 0,45
1992, <i>n</i> = 30	80,8	37,1	30	53,8	3,38 ± 0,93	6,29 ± 0,42
1994, <i>n</i> = 21	81,4	52	42,3	57,9	3,63 ± 0,75	6,27 ± 0,33
1996, <i>n</i> = 20	73,9	46,7	34,5	60	3,13 ± 0,74	5,22 ± 0,52
2012, <i>n</i> = 25	96,2	94,7	91,1	92	5,84 ± 0,42	6,35 ± 0,24
2013, <i>n</i> = 23	96,8	96,3	93,2	91,3	6,17 ± 0,45	6,41 ± 0,23
2014, <i>n</i> = 20	91	90	81,9	94,4	5,5 ± 0,45	5,82 ± 0,33
2016, <i>n</i> = 28	91,8	88,9	81,6	92,9	5,3 ± 0,42	5,72 ± 0,32
2017, <i>n</i> = 29	89,1	98,1	87,4	93,1	5,81 ± 0,36	5,81 ± 0,24
2018, <i>n</i> = 54	85,4	91,9	78,5	81,5	4,76 ± 0,35	5,84 ± 0,19
2019, <i>n</i> = 54	87,6	88,4	77,4	83,3	5,0 ± 0,36	6,0 ± 0,22
2020, <i>n</i> = 38	95,5	87,6	83,7	92,1	5,52 ± 0,3	6,0 ± 0,21
2021, <i>n</i> = 27	93,3	95	88,6	96,3	5,81 ± 0,35	6,04 ± 0,28

Примечание. *n* – число гнезд; *Se* – вероятность выживания яйца; *Sp* – вероятность выживания птенца; *Sb* – общая успешность размножения; *Sa* – доля успешных попыток размножения; *Sf* – среднее число вылетевших птенцов на одну попытку размножения; *Ss* – среднее число вылетевших птенцов на одну успешную попытку размножения.

Note. *n* – number of nests; *Se* – survival probability of an egg; *Sp* – survival probability of a nestling; *Sb* – general breeding success; *Sa* – the proportion of successful breeding attempts; *Sf* – the average number of fledglings per one breeding attempt; *Ss* – the average number of fledglings per one successful breeding attempt.

ниями рассматриваемых параметров. Различия существенны и обусловлены следующими причинами. В прошлом веке искусственные гнездовья в основном располагались в разреженной дубраве и смешанном сосново-лиственном лесу, а в текущем веке – в сосновом и смешанном лесу (субори) и в меньшей степени в дубраве. От типа леса зависит уровень пресса хищничающих животных, прежде всего лесной соны *Dryomys nitedula* Pallas, 1778, выступающей главным фактором смертности яиц и птенцов.

Лесная сона проникает в гнездовья на всех стадиях цикла размножения, убивает и съедает находящиеся там птиц, будь то самцы или насиживающие самки, выпивает свежие яйца, съедает развивающиеся эмбрионы или вылупившихся птенцов разного возраста. Грызун не только хищничает в гнездовьях, но и использует их в качестве логова для выведения потомства. Негативная роль лесной соны в практике привлечения птиц в Воронежском заповеднике издавна отмечалась разными исследователями. Так, в 1944 г. лесной соной было заселено 28,6 % гнездовий, а на некоторых участках – 70 %. В 1953 г. из 1000 осмотренных гнездовий зверек занимал 182, или 18,2 %, при этом в 67 случаях им разорены гнезда мухоловки-пеструшки, умерщвлены 26 взрослых птиц [27]. Наиболее сильно страдали

птицы от хищничества лесной соны в лиственных лесах, в меньшей степени – в смешанных насаждениях, и почти не разорялись гнезда в сосняках. Очевидно, это обусловлено предпочтениями самого грызуна, биотопически и трофически связанного с широколиственными лесами. Названные обстоятельства вынудили отказаться от привлечения птиц в лиственные леса, сконцентрировав усилия только на сосновых, к тому же наиболее бедных естественными дуплами.

Особенно высока хищническая деятельность лесной соны в отдельные годы, видимо, в периоды ее высокой численности и дефицита другой пищи. Например, в 1986 г. из 25 гнезд мухоловки-пеструшки, находившихся под наблюдением, зверьком разорены 19 (76 %), из них 8 гнезд в субори и 11 в разреженной дубраве. В 1990-е гг. пресс хищников хотя и уменьшился, но по-прежнему оставался высоким, что негативно сказывалось на всех параметрах успешности размножения.

Помимо лесной соны гнезда мухоловки-пеструшки разоряют большой пестрый дятел *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758) и вертишейка. Первый из них проникает в гнездовье, расширяя леток или продельвая отверстие сбоку на уровне гнезда хозяина, вытаскивает и съедает птенцов. Вертишейка как гнездовой конкурент выбрасывает содержимое

гнезда, будь то яйца или птенцы (которых, возможно, съедает), вместе с гнездовым материалом и откладывает собственные яйца.

По наблюдениям в текущем столетии, общая успешность размножения мухоловки-пеструшки изменялась от 77,4 до 93,2 %, в среднем 86,8 %. Это практически полностью соответствует значению, полученному на Куршской косе в Калининградской области (83,6 %), рассчитанному по модифицированному методу Мэйфилда [19]. На большей части ареала успешность размножения, рассчитанная по традиционному методу как доля вылетевших птенцов от общего количества отложенных яиц, укладывается в пределы 70–90 % [11; 23; 24; 28; 29]. Отметим, что успешность размножения, определенная по традиционному методу, дает более высокие значения по сравнению с модифицированным методом Мэйфилда [19].

На одну попытку размножения вылетает от 4,76 до 6,17, в среднем 5,52 птенцов, а на одну успешную попытку размножения 5,72, 6,41 и 6 птенцов соответственно, что превышает значения во многих других частях ареала [5] и обусловлено, при сходной успешности размножения, большей величиной кладки в исследуемой нами популяции.

В XXI веке в сосновом лесу с одноярусным древостоем и редким подлеском гнезда почти не разорялись, сони в гнездовых не обнаружены, за 7 лет наблюдений только из одного синичника бесследно исчезла кладка, и этот случай был причислен нами к разряду хищничества. В смешанном лесу и дубраве лесная соя по-прежнему хищничает, но значительно реже, чем в прошлом столетии. Общая успешность размножения, рассчитанная только для этих двух местообитаний, составляет 74,5 %, доля успешных гнезд – 84,1 %, на одну попытку размножения вылетает $4,78 \pm 0,23$ птенцов ($n = 115$ по суммарным данным за 2013–2021 гг.). Приведенные данные существенно превышают соответствующие значения в прошлом веке (табл. 3). Таким образом, можно говорить об увеличении успешности размножения мухоловки-пеструшки в текущем столетии, произошедшем благодаря снижению пресса хищничества, прежде всего лесной сони. Скорее всего, это связано с уменьшением численности зверька, о чем свидетельствуют наблюдения последних лет. Например, в 2021 г. из 25 синичников, развешенных в высокополотной дубраве с хорошо развитым подлеском, соя не заняла ни одного гнездовья, так же как и не разорила ни одного гнезда поселившихся здесь трех пар больших

синиц, трех пар мухоловок-белошеек и одной пары мухоловок-пеструшек. В субори в 2020 г. из 60 искусственных гнездовых птицы заняли 46, это были, помимо трех перечисленных выше видов, еще в небольшом числе обыкновенная горихвостка и единично лазоревка и московка. Лесная соя разорила только 3 гнезда, по одному у мухоловки-белошейки, обыкновенной горихвостки и большой синицы, поселившись в последнем. В 2021 г. здесь же ни одно гнездо по указанной причине не пострадало.

Доля неоплодотворенных яиц и погибших эмбрионов от общего числа отложенных яиц в разные годы колебалась от 0,8 до 14,4 %, в среднем $6,0 \pm 1,1$ ($n = 10$). При этом доля гнезд с наличием эмбриональной смертности изменялась от 5,6 до 41,4 %, в среднем $24,2 \pm 3,7$ ($n = 10$). Ее уровень в изучаемой популяции примерно такой же, как и в других частях ареала [5; 11; 19; 24; 29; 30].

Эмбриональная смертность проявляет обратную зависимость от температуры воздуха в период откладки яиц, а именно во второй декаде мая, когда откладка яиц идет у большей части популяции. Коэффициент корреляции между средней температурой воздуха во второй декаде мая и долей неоплодотворенных яиц и погибших эмбрионов составляет $-0,7$ ($p < 0,05$, $n = 10$). Следовательно, низкая температура воздуха способствует росту эмбриональной смертности. Приведем конкретные данные в наиболее контрастные по температурным условиям годы. В 2013 г. средняя температура воздуха во второй декаде мая была наибольшей ($+21$ °C), из 18 прослеженных гнезд эмбриональная смертность обнаружена только в одном гнезде (5,6 %), из 130 отложенных яиц одно оказалось неоплодотворенным (0,8 %). В 2017 г. вторая декада мая была очень холодной, средняя температура составляла всего $+9$ °C, под наблюдением находились 29 гнезд, эмбриональная смертность присутствовала в 12 гнездах (41,4 %), отложено 187 яиц, из них 27 яиц (14,4 %) были неоплодотворенными или с погибшими эмбрионами. В этом году в двух гнездах все яйца (кладки по 6 яиц) оказались неоплодотворенными (не исключено, что погибли эмбрионы на начальных стадиях развития), по истечении нормального срока инкубации самки продолжали их упорно насиживать еще минимум 12 дней, потом бросали. Сходную гибель некоторых кладок при неблагоприятных погодных условиях наблюдали в Костромской области в 2020 г. [31]. Для мухоловки-пеструшки критической является среднесуточная температура ниже $+5$ °C [5], во второй

декаде мая 2017 г. она опускалась в течение двух дней до +5,7 и +5,9 °С, то есть была близкой к минимально допустимому порогу выносливости.

В годы с холодной и дождливой погодой в период откладки яиц у мухоловки-пеструшки уменьшаются и их размеры. В некоторых случаях яйца уменьшаются до минимальной величины и теряют жизнеспособность. В одном из гнезд в 2017 г. в кладке из 8 яиц 2 яйца были карликовыми (средние размеры нормальных яиц – 16,9 × 13,2 мм, двух карликовых – 11,3 × 9,4 и 12,6 × 9,7 мм). Откладка яиц в этом гнезде началась 7 мая при среднесуточной температуре +13,4 °С, а 10 мая она понизилась до +6,1 °С и держалась на сходном уровне до 14 мая, то есть до окончания кладки. Одно карликовое яйцо оказалось без желтка, второе – неоплодотворенным. В одном нормальном по размерам яйце погиб зародыш, в результате из гнезда вылетели только 5 птенцов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мухоловка-пеструшка в Воронежском заповеднике обитает у южной границы ареала, эту территорию она освоила примерно в 30-х гг. прошлого века, в том числе в связи с широким внедрением практики привлечения птиц. Наиболее плотно заселяет искусственные гнездовья, размещенные в чистых сосняках среднего возраста с редким или отсутствующим кустарниковым ярусом. Это отличает местную группировку от популяций в центральной и северной части ареала, отдающих предпочтение лиственным или смешанным лесам [5]. Вероятной причиной данного явления могут быть не столько биотопические предпочтения, сколько результат конкуренции за гнездовые дупла с мухоловкой-белошейкой, избегающей селиться в сосняках без наличия лиственных деревьев и кустарников. В чистых сосняках мухоловка-пеструшка может занимать почти все оставшиеся гнездовья от поселившихся ранее больших синиц, поползней и москочек и не разделяет их с мухоловкой-белошейкой.

Из года в год ход размножения остается постоянным, изменяясь в узком диапазоне под влиянием погодных условий. В теплую первую декаду мая откладка яиц начинается немного ранее и она более синхронна, а при холодной погоде начало откладки яиц немного запаздывает и она потом не столь одновременная у разных самок, хотя последнее происходит не всегда. При резком и длительном потеплении после низких температур

синхронность откладки яиц также высока. Сроки появления наиболее поздних кладок в исследуемой популяции примерно такие же, как и в других частях европейского ареала – середина июня. В итоге сезон размножения мухоловки-пеструшки, регистрируемый по откладке яиц, длится довольно долго, около 40 дней. Однако преобладающая часть популяции размножается в очень короткие сроки, более 50 % самок могут приступать к откладке яиц в течение 4–7 дней, наиболее короткий этот период при теплой погоде.

Мухоловка-пеструшка в Воронежском заповеднике характеризуется высокой величиной кладки, превышающей таковую во многих других частях ареала, расположенных как в широтном, так и в долготном направлении. Очевидно, что птицы находят здесь оптимальные условия для размножения, поскольку величина кладки определяется качеством местообитаний, прежде всего обеспеченностью кормами. Она в районе нашего исследования может заметно колебаться по годам, но четкой связи с погодными условиями не обнаруживается. Можно полагать, что ко времени прилета птиц с мест зимовок в третьей декаде апреля и начала откладки яиц в первой декаде мая общий ход весенних фенологических процессов достигает такого уровня, что птицы всегда обеспечены достаточным количеством корма. При его избытке и высокой доступности, например при массовом размножении зеленой дубовой листовертки, величина кладки достигает максимальных значений.

Как и в других частях ареала, исследуемой популяции мухоловки-пеструшки свойственна высокая успешность размножения. Однако в полной мере это наблюдается только в чистых сосновых лесах со слабо развитым подлеском. В лиственных и смешанных лесах успешность размножения меньше примерно в 2–2,5 раза. Основная причина – гибель гнезд от хищничающих животных, прежде всего лесной совы, предпочитающей лиственные леса с хорошо развитым подлеском. В текущем веке уровень хищничества снизился, вероятно, в связи с уменьшением численности самого зверька, причины которого не установлены, однако не исключено, что в связи с климатическими изменениями зимой и ранней весной. Корреляция гибели гнезд с погодными условиями в период откладки яиц и выкармливания птенцов не выявлена. Вместе с тем она существует с уровнем эмбриональной смертности – долей неоплодотворенных яиц и погибших эмбрионов. При холодной и дождливой погоде в пе-

риод откладки яиц данный вид смертности увеличивается, причем у отдельных, вероятно, наименее устойчивых особей, может погибнуть полностью вся кладка. Здесь уместно упомянуть, что потепление климата сопровождается не только ростом температуры воздуха, но и увеличением амплитуды ее колебаний по годам, учащением всякого рода погодных аномалий [32]. К ним вполне может относиться возврат холодов в мае, в период откладки и инкубации яиц у мухоловки-пеструшки, негативно сказывающийся на ее репродукции.

В целом влияние погодно-климатических факторов, прежде всего температуры воздуха, на размножение мухоловки-пеструшки в исследуемой популяции невелико. Низкие температуры в апреле могут служить причиной сильного запаздывания прилета птиц, смещая его дату со второй половины апреля на начало мая, а старт размножения с начала мая на его середину, но случается это редко. От температурных условий зависит начало откладки яиц и ее синхронность, но, как правило, в узком временном диапазоне, ограничивающемся несколькими днями. Однако низкие температуры в период откладки яиц и инкубации, проявляющиеся как возврат холодов, увеличивают риск эмбриональной смертности. На выкармливание птенцов погодные условия значительного влияния не оказывают, этот период приходится на последнюю декаду мая и первую половину июня, характеризующиеся стабильной теплой погодой. Случающиеся дождливые дни с относительно низкими температурами не создают сильных препятствий для обеспечения птенцов пищей, тем более мухоловке-пеструшке свойствен

весьма широкий набор потребляемых животных кормов и способов их добывания. О достаточной кормовой базе для мухоловки-пеструшки свидетельствует способность выкармливать большие выводки. За годы исследований зарегистрировано 5 случаев максимальных кладок из 9 яиц, судьбу четырех удалось проследить – благополучно вылетели все птенцы. Успешность размножения в основном определяется уровнем хищничества, который в настоящее время снизился.

Потепление климата в Воронежском заповеднике происходит в основном за счет роста температуры зимой и ранней весной, поэтому оно пока не оказывает заметного прямого влияния на биологические процессы у мухоловки-пеструшки, размножающейся в мае и июне. Вместе с тем они возможны, о чем свидетельствуют данные из Центральной и Южной Европы. В Швейцарии сроки начала откладки яиц в 2000–2006 гг. сместились более чем на 10 дней в сравнении с 70–80 гг. прошлого века [15].

В конце прошлого века на одну гнездившуюся самку в лиственных и смешанных лесах вылетало менее четырех птенцов, что не компенсирует естественную убыль популяции при смертности 50 % взрослых особей и 75 % первогодков [5]. В текущем веке в названных местообитаниях в связи со снижением пресса хищничества этот порог преодолен, а в сосновых лесах на одну самку, как правило, вылетает более 5, а в отдельные годы более 6 птенцов. Следовательно, популяция мухоловки-пеструшки в Воронежском заповеднике может выступать в качестве донора для других популяций, где продуктивность размножения не столь высока.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sanz J.J. 2003. Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe. *Ecography*. 26: 45–50. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03251.x
2. Both C., Bouwuis S., Lessells C.M., Visser M. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*. 441: 81–83. doi: 10.1038/nature04539
3. Burger C., Belskii E., Eeva T., Laaksonen T., Magi M., Mänd 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*. 81(4): 926–936. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01968.x
4. Artemyev A.V. 2013. The influence of climate change on the ecology of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Southern Karelia. *Russian Journal of Ecology*. 44(3): 239–246. doi: 10.1134/S1067413613030041
5. Артемьев А.В. 2008. *Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала*. М., Наука: 268 с.
6. Груза Г.Н., Ранькова Э.Я. 2012. *Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России*. Обнинск, ФГБУ ВНИИГМИ-МЦД: 194 с.
7. Zolina O., Simmer C., Belyaev K., Gulev S.K., Koltermann P. 2013. Changes in the duration of European wet and dry spells during the last 60 years. *Journal of Climate*. 26(6): 2022–2047. doi: 10.1175/JCLI-D-11-00498.1
8. Сапельникова И.И., Базильская И.В. 2015. Долговременные изменения некоторых фенологических параметров календарного года в Воронежском биосферном заповеднике. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 26(1): 49–67.
9. Венгеров П.Д. 2014. Особенности сроков размножения зяблика (*Fringilla coelebs*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в условиях высоких весенних температур. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки*. 17(188): 76–81.

10. Vengerov P.D. 2017. Effect of rise in spring air temperature on the arrival dates and reproductive success of the Song Thrush, *Turdus philomelos* (C.L. Brehm, 1831) in the Forest-Steppe of the Russian Plain. *Russian Journal of Ecology*. 48(2): 122–128. doi: 10.1134/S1067413617020102
11. Куранов Б.Д. 2018. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала. *Зоологический журнал*. 97(3): 321–336. doi: 10.7868/S0044513418030066
12. Both Ch., Visser M.E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*. 411(6835): 296–298. doi: org/10.1038/35077063
13. Sanz J.J., Potti J., Moreno J., Merino S., Frias O. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology*. 9(3): 461–472. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00575.x
14. Ahola M., Laaksonen T., Sippola K., Eeva T., Rainio K., Lehikoinen E. 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*. 10(9): 1610–1617. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00823.x
15. Ravussin P.-A., Arrigo D., Roulin A. 2007. Secondes pontes ches le gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca* en Suisse. *Alauda*. 75(4): 418–421.
16. Both Ch. 2008. Climate change and the advance of laying dates in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: The Harz and the rest of Europe. *Vogelk. Ber. Niedersachs*. 40(1–2): 91–97.
17. Tomotani B.M., Jeugd H., Gienapp P., Hera I., Pilzecker J., Teichmann C., Visser M.E. 2018. Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. *Global Change Biology*. 24(2): 823–835. doi: 10.1111/gcb.14006
18. Samplonius J.M., Bartošová L., Burgess M.D., Bushuev A.V., Eeva T., Ivankina E.V., Kerimov A.B., Krams I., Laaksonen T., Mägi M., Mänd R., Potti J., Török J., Trnka M., Visser M.E., Zang H., Both Ch. 2018. Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*. 24(8): 3780–3790. doi: 10.1111/gcb.14160
19. Паевский В.А. 1985. *Труды ЗИН АН СССР. Т. 125. Демография птиц*. Л., Наука: 285 с.
20. Slagsvold T. 1976. Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. *Ornis Scandinavica*. 7: 127–145.
21. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц. *Успехи современной биологии*. 130(4): 346–359.
22. Лихачев Г.Н. 1967. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР. *Орнитология*. 8: 165–174.
23. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2*. Л., изд-во Ленинградского университета: 504 с.
24. Шутова Е.В. 2003. Биология мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* на юге Мурманской области. *Русский орнитологический журнал*. 12(233): 914–923.
25. Фуфаев А.А. 1982. Величина кладки и успех размножения у воробьиных птиц Камского Предуралья. В кн.: *Гнездовая жизнь птиц*. Пермь, ПГПИ: 38–47.
26. Зацаринный И.В., Константинов В.М. 2007. Особенности размножения птиц-дуплогнездников на северной границе распространения сосновых лесов. *Русский орнитологический журнал*. 16(353): 471–485.
27. Семенов С.М. 1956. Лесная соя как истребитель птиц в искусственных гнездовьях. В кн.: *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М., Министерство сельского хозяйства СССР: 101–102.
28. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. 2004. Биология размножения птиц-дуплогнездников на юго-востоке Западной Сибири. *Русский орнитологический журнал*. 13(266): 629–648.
29. Чернышов В.М. 2012. Биология мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и серой мухоловки *Muscicapa striata* в Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири). *Русский орнитологический журнал*. 21(716): 3–9.
30. Лихачев Г.Н. 1978. Размножение и численность мухоловки-пеструшки на юге Московской области. В кн.: *Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 17*. М., Зоомузей МГУ: 119–140.
31. Преображенская Е.С. 2021. Необычно высокая гибель кладок и птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* летом 2020 года в Костромской области. *Русский орнитологический журнал*. 30(2053): 1559–1565.
32. Киселев А.А., Кароль И.Л. 2017. Череда погодных аномалий – случайность или закономерность? *Природа*. 7: 9–16.

REFERENCES

1. Sanz J.J. 2003. Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe. *Ecography*. 26: 45–50. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03251.x
2. Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M., Visser M. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*. 441: 81–83. doi: 10.1038/nature04539
3. Burger C., Belskii E., Eeva T., Laaksonen T., Magi M., Mänd 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*. 81(4): 926–936. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01968.x
4. Artemyev A.V. 2013. The influence of climate change on the ecology of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Southern Karelia. *Russian Journal of Ecology*. 44(3): 239–246. doi: 10.1134/S1067413613030041
5. Artemyev A.V. 2008. *Populyatsionnaya ekologiya mukholovki-pestrushki v severnoy zone areala. [Population ecology of the Pied Flycatcher in the northern part of the range]*. Moscow, Nauka: 268 p. (In Russian).
6. Gruza G.N., Ran'kova E.Ya. 2012. *Nablyudaemye i ozhidaemye izmeneniya klimata Rossii. [Observed and expected climate changes in Russia]*. Obninsk, All-Russian Research Institute of Hydrometeorological Information – World Data Center: 194 p. (In Russian).
7. Zolina O., Simmer C., Belyaev K., Gulev S.K., Koltermann P. 2013. Changes in the duration of European wet and dry spells during the last 60 years. *Journal of Climate*. 26(6): 2022–2047. doi: 10.1175/JCLI-D-11-00498.1

8. Sapelnikova I.I., Basilskaia I.V. 2015. [Long-term changes in some phenological parameters of the calendar year in Voronezh Biosphere Reserve]. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*. 26(1): 49–67. (In Russian).
9. Vengerov P.D. 2014. [Peculiarities of the reproduction period of Finch (*Fringilla coelebs*) and the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) under the conditions of high spring temperatures]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*. 17(188): 76–81. (In Russian).
10. Vengerov P.D. 2017. Effect of rise in spring air temperature on the arrival dates and reproductive success of the Song Thrush, *Turdus philomelos* (C.L. Brehm, 1831) in the Forest-Steppe of the Russian Plain. *Russian Journal of Ecology*. 48(2): 122–128. doi: 10.1134/S1067413617020102
11. Kuranov B.D. 2018. [Nesting biology of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) in the southeastern part of its distribution area]. *Zoologicheskii zhurnal*. 97(3): 321–336. (In Russian). doi: 10.7868/S0044513418030066
12. Both Ch., Visser M.E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*. 411(6835): 296–298. doi: org/10.1038/35077063
13. Sanz J.J., Potti J., Moreno J., Merino S., Frias O. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology*. 9(3): 461–472. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00575.x
14. Ahola M., Laaksonen T., Sippola K., Eeva T., Rainio K., Lehikoinen E. 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*. 10(9): 1610–1617. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00823.x
15. Ravussin P.-A., Arrigo D., Roulin A. 2007. Secondes pontes ches le gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca* en Suisse. *Alauda*. 75 (4): 418–421.
16. Both Ch. 2008. Climate change and the advance of laying dates in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: The Harz and the rest of Europe. *Vogelk. Ber. Niedersachs.* 40(1–2): 91–97.
17. Tomotani B.M., Jeugd H., Gienapp P., Hera I., Pilzecker J., Teichmann C., Visser M.E. 2018. Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. *Global Change Biology*. 24(2): 823–835. doi: 10.1111/gcb.14006
18. Samplonius J.M., Bartošová L., Burgess M.D., Bushuev A.V., Eeva T., Ivankina E.V., Kerimov A.B., Krams I., Laaksonen T., Mägi M., Mänd R., Potti J., Török J., Trnka M., Visser M.E., Zang H., Both Ch. 2018. Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Global Change Biology*. 24(8): 3780–3790. doi: 10.1111/gcb.14160
19. Paevskiy V.A. 1985. *Trudy ZIN AN SSSR. T. 125. Demografiya ptits. [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Vol. 125. Demographics of birds]*. Leningrad, Nauka: 285 p. (In Russian).
20. Slagsvold T. 1976. Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. *Ornis Scandinavica*. 7: 127–145.
21. Noskov G.A., Rymkevich T.A. 2010. [Regulation of annual cycle parameters and its role in microevolution of birds]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 130(4): 346–359. (In Russian).
22. Likhachev G.N. 1967. [About the clutch size of some birds in the center of the European part of the Soviet Union]. *Ornitologiya*. 8: 165–174. (In Russian).
23. Mal'chevskiy A.S., Pukinskiy Yu.B. 1983. *Ptitsy Leningradskoy oblasti i soprodel'nykh territoriy: Istoriya, biologiya, okhrana. T. 2. [Birds of the Leningrad Region and neighboring regions: History, biology, preservation. Vol. 2]*. Leningrad, Leningrad University: 504 p. (In Russian).
24. Shutova E.V. 2003. [Biology of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the south of Murmansk Region]. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 12(233): 914–923. (In Russian).
25. Fufaev A.A. 1982. [The clutch size and breeding success of passerines to the west of the Ural Mountains]. In: *Gnezdovaya zhizn' ptits. [Nesting life of birds]*. Perm, Perm State Pedagogical University: 38–47. (In Russian).
26. Zatsarinnyy I.V., Konstantinov V.M. 2007. [Breeding features of hollow-nesting birds on the northern border of pine forest]. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 16(353): 471–485. (In Russian).
27. Semenov S.M. 1956. [The forest dormouse as a bird exterminator in artificial nests]. In: *Puti i metody ispol'zovaniya ptits v bor'be s vrednymi nasekomyimi. [Ways and methods of using birds in the fight against harmful insects]*. Moscow, Ministry of Agriculture of the USSR: 101–102. (In Russian).
28. Rodimtsev A.S., Vanicheva L.K. 2004. [Breeding biology of hollow-nesting birds in the South-East of Western Siberia]. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 13 (266): 629–648. (In Russian).
29. Chernyshov V.M. 2012. [Biology of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and the spotted flycatcher *Muscicapa striata* in the Baraba forest steppe (south of Western Siberia)]. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 21(716): 3–9. (In Russian).
30. Likhachev G.N. 1978. [Reproduction and abundance of the pied flycatcher in the south of Moscow Region]. In: *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU. T. 17. [Collection of works of the Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 17]*. Moscow, Moscow State University Zoomuseum: 119–140. (In Russian).
31. Preobrazhenskaya E.S. 2021. [Unusually high death of egg clutches and chicks of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the summer of 2020 in Kostroma Region]. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal*. 30(2053): 1559–1565. (In Russian).
32. Kiselev A.A., Karol' I.L. 2017. [The sequence of weather anomalies – an accident or a pattern?]. *Priroda*. 7: 9–16. (In Russian).

Поступила 18.03.2022