

Санкт-Петербургский государственный университет

**НИКИШИНА Анна Константиновна**

**Выпускная квалификационная работа**

*Межгодовая динамика численности и экология миграций  
«инвазионных» видов птиц*

Уровень образования: магистратура

Направление *05.04.06 «Экология и природопользование»*

Основная образовательная программа *ВМ.5532 «Экология.*

*Биоразнообразие и охрана природы»*

Научный руководитель:

ассистент кафедры

Прикладной экологии СПбГУ,

кандидат биологических наук,

Иовченко Наталья Петровна

Рецензент:

ведущий научный сотрудник

Лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН,

доцент, доктор биологических наук,

Артемьев Александр Владимирович

Санкт-Петербург

2021

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ .....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>6</b>
1.1. Инвазии птиц .....	6
1.2. Очерки по биологии модельных видов .....	11
1.2.1. Большой пёстрый дятел <i>Dendrocopos major</i> .....	11
1.2.2. Сойка <i>Garrulus glandarius</i> .....	18
1.2.3. Московка <i>Parus ater</i> .....	24
<b>Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА .....</b>	<b>29</b>
2.1. Место исследования и сбор данных .....	29
2.2. Кольцевание и прижизненное обследование .....	31
2.3. Журналы отловов и электронная база данных .....	32
<b>Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....</b>	<b>34</b>
3.1. Периоды миграционной активности на первом году жизни.....	34
3.2. Межгодовая динамика численности и возрастной состав мигрантов.....	38
3.3. Жировые резервы мигрирующих птиц .....	45
<b>ВЫВОДЫ.....</b>	<b>50</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>52</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Орнитологи давно обратили внимание на такое явление, когда у некоторых видов птиц в разные годы в осенний период происходят массовые вспышки численности мигрирующих особей, чаще всего молодых. Такие вспышки численности обычно регистрировались при визуальных наблюдениях или отловах птиц на станциях кольцевания, и получили название «инвазии» (invasion, irruption).

Виды птиц, которым свойственны инвазии, получили, соответственно, название «инвазионные» (invasive, irruptive) – это обычно оседлые или кочующие птицы, но иногда они могут совершать массовые сезонные нашествия. Такие перемещения не являются постоянными ни во времени, ни в пространстве, то есть, в отличие от регулярных миграций, которые происходят ежегодно в относительно постоянные сроки и в определенных направлениях, инвазии нерегулярны, наблюдаются не ежегодно, и пути передвижения этих птиц зачастую непредсказуемы.

У дальних и ближних мигрантов контроль начала миграции происходит на эндогенной основе (Berthold, 1996), в то время как для инвазионных видов птиц мотивацией и стимулом к движению являются внешние факторы. К таким факторам обычно относят: перенаселенность в местах гнездования в годы высокой успешности размножения (внутривидовая конкуренция приводит к вытеснению части особей за пределы обычного ареала) и/или недостаток кормовой базы (вследствие неурожая семян и т. п.) (Лэк, 1957). В таких случаях часть особей меняет свое поведение (возможно, из-за стресса), перестают быть оседлыми и включаются в миграцию. Считается, что у инвазионных видов с мест рождения в первую очередь уходят особи с низким социальным статусом, который определяется размерами особей и сроками появления на свет (Schwabl, Silverin, 1990).

Существуют различные взгляды на причины и значение массового выселения молодых особей из районов гнездования у видов, которые ведут оседлый, кочевой или номадный образ жизни. Некоторые орнитологи выдвигают гипотезу «выброса излишка особей из популяции на верную смерть» (Дольник, 1975), в то время как другие учёные предлагают рассматривать инвазию не как качественно особую форму перемещений, а как проявление изменчивости обычных форм миграции птиц (Бардин, Резвый, 1988; Носков, Рымкевич, 2008).

Инвазии хорошо известны для различных видов птиц Голарктики (белая сова *Nyctea scandiaca*, кедровка *Nucifraga caryocatactes*, клёст-еловик *Loxia curvirostra*, ополовник *Aegithalos caudatus* и др.) Но, несмотря на достаточно длительную историю изучения так называемых инвазий как особого типа сезонных перемещений птиц, многие аспекты этого явления и его причины остаются неясными (Iovchenko, Newton, 2006). Экология осенних

перемещений «инвазионных» видов, в отличие от экологии миграции регулярных мигрантов, очень слабо изучена, и её детальное исследование в разных группах птиц позволит лучше понять видовые особенности адаптаций к окружающей среде и суть этого явления.

Данная выпускная работа направлена на проверку гипотезы о существовании инвазий как отдельного типа сезонных перемещений птиц. Цель работы – охарактеризовать основные параметры и выявить видовые особенности инвазий модельных видов. По результатам исследований сравнить инвазии с другими типами миграционной активности и дать оценку этого явления.

Для достижения цели поставлены следующие задачи:

- охарактеризовать сроки и продолжительность миграций;
- оценить межгодовую динамику численности и возрастной состав мигрантов;
- сравнить энергетические резервы (по жирности) птиц для разных периодов миграции.

В качестве объектов исследования выбраны модельные виды птиц:

1. московка *Parus ater*;
2. сойка *Garrulus glandarius*;
3. большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*.

Русские и латинские названия видов приводятся в работе в соответствии с Е. А. Коблик и др. (2006). Данные виды представляют различные отряды (воробьинообразные и дятлообразные) и семейства (синицевые, врановые и дятловые) птиц. Для этих видов характерны следующие общие особенности экологии:

1) Сходное территориальное поведение, в половозрелом возрасте они преимущественно оседлы.

2) Сезонная смена кормов: в теплое время года питаются сами и выкармливают птенцов животными кормами (в основном насекомыми и другими беспозвоночными), а в зимний период специализируются на питании разными семенами древесных пород, урожай которых крайне нестабилен.

Местом сбора материала является Ладожская орнитологическая станция (далее – ЛОС), которая находится в Ленинградской области на территории Нижне-Свирского государственного заповедника. Станция расположена на берегу Ладожского озера, где проходят миграционные пути многих видов птиц, что позволяет отлавливать их в большом количестве. С 1968 года и по настоящее время на станции осуществляется массовый отлов птиц в большие ловушки «рыбачинского» типа с целью кольцевания и прижизненного обследования птиц. Данные более чем за 50 лет работы, собранные в одном месте, позволяют наиболее полно оценить все параметры изучаемого явления.

Личный вклад автора состоял в помощи в сборе данных на ЛОС в сентябре 2019 г. и мае 2020 г., ввод в электронную базу данных результатов отловов соек за период 1971–1989 гг., а также обработка данных по всем модельным видам за весь период отловов на ЛОС.

# Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1. Инвазии птиц

Одной из самых ярких особенностей миграции птиц является её регулярность. Большинство популяций птиц мигрируют примерно в одни и те же сроки, в одних и тех же направлениях и на одинаковые расстояния каждый год, причем многие особи возвращаются из года в год в одни и те же места гнездования и зимовки. Однако такие миграции выгодны только в предсказуемых условиях, когда птицы могут быть уверены в том, что из года в год находят подходящие условия в одних и тех же местах.

Некоторые виды птиц используют пищевые ресурсы, обилие которых сильно варьируется год от года в различных районах. К таким видам относятся инвазионные виды птиц, которые вынуждены оставлять свои места гнездования и перелетать в разные годы в разных направлениях в места, где имеются запасы корма. Значительные перемещения инвазионных мигрантов по большей части носят факультативный (необязательный) характер и происходят непосредственно в ответ на внешние условия (Newton, 2006).

Типичные инвазионные мигранты северных регионов включают (Newton, 2008):

1. бореальных вьюрковых и других воробьиных птиц, которые зависят от урожая семян деревьев и плодовых культур;
2. сов и других хищных птиц, которые зависят от колебания численности грызунов;
3. водоплавающих птиц, которые зависят от недолговечных водно-болотных угодий, создаваемых нерегулярными дождями.

В данной работе мы затронем только одну группу инвазионных видов птиц. Среди птиц, специализирующихся на питании семенами и плодами древесно-кустарниковых пород, большинство особей остаются на севере в те годы, когда там много еды, зимуют в пределах или чуть южнее своих мест размножения, но продвигаются на юг, либо перемещаются в широтном направлении в годы, когда пищи мало. Их так называемые инвазии или вторжения, когда они появляются в больших количествах далеко за пределами их обычного ареала, следуют за периодическими неурожаями. Следовательно, инвазии происходят в ответ на межгодовое, а также сезонное сокращение кормовой базы (Newton, 2008).

Эффект нехватки пищи часто усиливается, потому что сами птицы, как правило, многочисленны в такие времена в результате успешного размножения и выживания в предыдущие годы, когда пищи было много (Лэк, 1957; Формозов, 1965). Чем больше дисбаланс между численностью птиц и количеством их пищи, тем больше доля особей, которые улетают, предположительно в результате конкуренции. Такая зависимость отмечена

для свиристеля *Bombycilla garrulus* (Cornwallis, 1961), большой синицы *Parus major* (Ulfstrand, 1962; Perrins, 1966) и других видов птиц. Например, в Финляндии отмечено, что рябинники *Turdus pilaris* покинули район на юге страны, когда их основной источник пищи (ягоды рябины *Sorbus aucuparia*) сократился в среднем до двух плодов на соцветие. Дата, когда это произошло, зависела как от первоначального размера урожая, так и от количества потребителей (Tutvainen, 1975).

Типично инвазионными видами в Европе обычно считают кедровку *Nucifraga caryocatactes*, клестов – еловика *Loxia curvirostra* и сосновика, *L. pytyopsittacus*, москovicу *Parus ater*, ополовника *Aegithalos caudatus*, свиристеля *Bombycilla garrulus*. К инвазионным нередко относят и целый ряд других видов, представителей разных систематических групп – большого пёстрого дятла *Dendrocopos major*, сойку *Garrulus glandarius*, синиц – пухляка *Parus montanus* и сероголовую гаичку *Parus cinctus*, обыкновенного поползня *Sitta europaea*, обыкновенную пищуху *Certhia familiaris*, рябинника *Turdus pilaris*, пуночку *Plectrophenax nivalis*, обыкновенную чечётку *Acanthis flammea*, щура *Pinicola enucleator*, обыкновенного снегиря *Pyrrhula pyrrhula* (Лэк, 1957; Newton, 2006, 2008).

Первый задокументированный (имеется подтвержденная запись) факт инвазии клеста в Англию датируется 1251 г. и описывается это так: «В течение этого года, во время сезона урожая фруктов, в садах в основном появлялись замечательные птицы, которых никогда прежде не видели в Англии: они несколько больше жаворонков, ели ядро плода и больше ничего, в результате чего деревья оказались бесплодные и многие из них погибли. Клювы этих птиц были скрещены, и таким образом они открывали плоды, как будто клешнями или ножом» (Newton, 2008). Уже в наше время, в XX веке, в Европе было зарегистрировано более 70 инвазий клеста-еловика *Loxia curvirostra*, пик которых приходился на разные месяцы – с мая по октябрь. По общему мнению орнитологов, причиной таких перемещений является нерегулярность урожаев семян хвойных деревьев, в первую очередь ели *Picea abies*, семена которой являются основным источником пищи для клестов. Недостаток кормовых ресурсов при увеличивающейся численности популяции после очень удачного размножения и вызывает необходимость поисков новых территорий с обильным плодоношением. Клесты находят такие места и начинают там гнездиться. Согласно исследованию, в одном районе Финляндии плотность гнездящихся клестов тесно коррелировала с размером урожая шишек за одиннадцатилетний период (Reinikainen, 1937). Расстояния между последовательными областями размножения могут достигать тысячи и более километров в различных направлениях (однако преобладает южное направление движения), но цикличности в таких массовых перемещениях не наблюдается (Шульпин, 1939; Шукуров, 1986). Например, в Юго-Западной Европе за 68 лет наблюдений (с 1900 по 1968 гг.) было зарегистрировано 17 инвазий

клевцов-еловиков (Newton, 1970). Однако существует мнение, что перелёты северных популяций клевцов по сути являются такими же ежегодными миграциями, что и у других перелетных птиц, но имеют свою специфику. В зависимости от обилия кормов в местах гнездования, в годы с успешным размножением миграция очень массовая и начинается ещё летом (носит характер инвазии), а в годы с низким репродуктивным успехом сезонные перелёты клевцов могут и не наблюдаться, из-за чего создается впечатление не ежегодных инвазий в разных частях ареала (Нанкинов, 2013).

Другой впечатляющий исторический пример – инвазия саджи *Syrhaptus paradoxus*. Саджа, или копытка обитает в пустынях и нагорных степях, но во время своих неперидических странствий эти птицы улетают далеко за пределы своего естественного ареала. В XIX веке было несколько чрезвычайно массовых выселений саджи в Европу, которые описываются так: «... в 1863 году, в мае и июне, они в большом количестве появились в Европе, достигли Архангельска, Швеции, Норвегии, Фарерских островов и Ирландии на севере и Адриатического моря и Бискайского залива на юге. Некоторые пары пробовали гнездиться на песчаных дюнах Дании и Голландии, но преследования чужеземных гостей со стороны охотников шло столь энергично, что последние особи их были истреблены здесь в ближайшую зиму и весну... В 1888 году саджа опять посетила Европу в огромном количестве. Стайки перелетали с места на место в поисках корма, и очевидно в большинстве случаев образовались пары, готовые гнездиться, но преследование продолжалось, и к осени большая часть садж в Европе была истреблена». Причиной таких инвазий саджи считается успешное размножение её в течение нескольких лет и последующий за ними год с отсутствием необходимой пищи (Мензбир, 1934).

Ещё один типичный представитель инвазионных видов птиц – сибирский подвид кедровки *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*. Сибирская кедровка является стенофагом, питается преимущественно орехами сибирского кедра, или сосны сибирской *Pinus sibirica*, а зимой кедровые орешки являются основным её кормом. Такая узкая пищевая специализация приводит к зависимости динамики численности кедровок от колебаний величины урожая кедровых орехов (Формозов, 1933; Реймерс, 1954; Ananin, Sokolov, 2009 и др.). В связи с недостаточным урожаем кедра и возникают инвазии сибирской кедровки, которые обычно направлены из Сибири на запад, но в некоторые годы имеет южное направление (Кумари, 1957, 1972). Например, крупная инвазия кедровок в 2008-2009 гг. была направлена на юго-запад и простиралась до Предкавказья, а затем дошла и до западного Закавказья (Белик и др., 2009), а на Украине за период 1974-2001 гг. (27 лет наблюдений) кедровки регистрировались в течение 11 осенних сезонов (Полуда, 2017). Некоторые исследователи видят причину массовых перелетов кедровок не только в неурожае кедровых орехов, но также в увеличении



численности птиц благодаря успешному размножению в прошлые годы (Йогансен, 1912; цит. по: Соколов, 2010). Существует также мнение, что повышенная миграционная активность при недостатке корма – это характерная черта поведения кочующих птиц, к которым в том числе относится и кедровка (Носков и др., 2005).

Как понятно из вышесказанного, однозначного и общепринятого мнения об инвазиях до сих пор нет, несмотря на длительное изучение. Наиболее популярна теория (Svardson, 1957), согласно которой инвазионные виды могут осуществлять перелеты каждый год, но при обилии кормов в области гнездования миграции могут сильно ограничиваться, или даже совсем прекращаться. Тем не менее, многочисленные наблюдения показывают, что инвазионные виды зачастую начинают свои миграции достаточно рано, до возникновения проблемы с недостатком пищи (Sokolov et al., 2002). Это объясняется тем, что инвазионные виды птиц каждый год стимулируются к миграции теми же факторами, что и перелетные виды, но длительность и интенсивность их перелётов определяются в основном встречаемостью территорий с достаточными кормовыми ресурсами. То есть отличие инвазий от миграций в том, что при обилии пищи инвазии у этих видов не происходят (Svardson, 1957).

Согласно мнению других учёных, инвазии более выражены в годы нехватки корма (семян, плодов, орехов и т. д.) для конкретного вида птиц. При перелете в другие районы, молодые птицы повышают свои шансы выжить зимой и не погибнуть от голода (Alerstam, 1990). Считается, что многие инвазионные мигранты больше никогда не возвращаются в места своего рождения, где гнездились их родители, а в новых районах своего обитания лишь малая часть из них приступает к размножению. Массовые выселения молодых птиц за пределы своего ареала, таким образом, являются естественным регулятором численности популяции в соответствии с достаточностью кормов, т. к. для многих особей инвазионный перелёт – это путь в одну сторону, без возврата (Curry-Lindahl, 1975; цит. по: Sokolov et al., 2002). Однако по отловам на станции кольцевания обнаружено, что у некоторых инвазионных видов птиц (в частности, у ополовника, сойки и московки) в годы массовых осенних перелётов молодых особей наблюдается обратная весенняя миграция. Эти результаты свидетельствуют о том, что после инвазии определенная часть молодых птиц не только выживает после зимы, но и перемещается весной в обратном направлении (Sokolov et al., 2002).

Распространена гипотеза о триггерном (или спусковом) включении миграционного состояния у инвазионных видов птиц, связанного с напряженными социальными контактами среди молодых птиц. Из-за высокой плотности молодняка в местах успешного гнездования возникает повышенная частота конфликтов, что включает миграционное поведение у птиц. В итоге большинство особей покидает район рождения, отправляясь в дальнейшее путешествие (Svardson, 1957; Alerstam, 1990).

Позиция некоторых орнитологов (Бардин, Резвый, 1988) такова, что инвазии – это не отдельная форма перемещений, а лишь проявление изменчивости одной из форм миграционного поведения у некоторых видов птиц, что выражается в количестве мигрантов, направлении и дальности перелётов и т. п. Эта изменчивость объясняется обитанием в районах, где жизненные ресурсы испытывают сезонные и межгодовые флуктуации (Svardson 1957; Baker 1978; Gauthreaux 1982). Например, это характерно для видов с узкой пищевой специализацией (для стено- и монофагов) при колебаниях обилия основного корма, что и наблюдается у типичных инвазионных видов.

Существует мнение, что кочевой тип миграционных передвижений часто путают с инвазиями. Это связано с тем, что до границ своего ареала (например, до Западной Европы) некоторые виды птиц долетают не ежегодно, однако в примыкающих к гнездовым территориям районах (например, в южном Приладожье) такие виды птиц появляются каждый год как в весеннее, так и в осеннее время (Носков, Рымкевич, 2008). Настоящие же инвазии – это те миграции, которые приводят к резкому и необычному для вида расширению особями территории своей жизнедеятельности, что проявляется в вылете большой части особей одного вида или популяции далеко за пределы своего существующего ареала (Носков и др., 1975).

Разные точки зрения существуют и на биологический смысл инвазий. Одна из них заключается в том, что массовые перелёты птиц служат для удаления «лишних» особей из популяции и таким образом уменьшения её численности до уровня, соответствующего имеющимся кормовым ресурсам (Дольник, 1975; Wynne-Edwards, 1962). При этом у инвазионных видов птиц места гнездования покидают в первую очередь особи низкого иерархического ранга, с низким социальным статусом, который определяется размерными характеристиками и сроками рождения (Schwabl, Silverin, 1990). Считается, что у некоторых инвазионных видов выселяемые особи слабо приспособлены к перемещениям географического масштаба и испытывают физиологический стресс (Tiainen, 1980; Silverin, 2003), однако некоторые исследования этого не подтверждают (Бояринова, Бабушкина, 2010).

Вспышки численности птиц лучше всего регистрируются при систематических визуальных учетах или отловах птиц у экологических барьеров – на побережьях крупных водоёмов, в долинах рек и на горных перевалах (Кумари, 1957). На протяжении многих лет за динамикой численности инвазионных и других видов птиц следят на старейших станциях кольцевания, которые расположены в разных странах мира (Россия, Германия, Швеция, Эстония, Латвия, Литва и др.). За время наблюдения, кольцевания и описания, были составлены карты сезонного распределения мигрирующих птиц, изучены многие экологические и физиологические особенности миграций (Паевский, 1971; Резвый и др., 1995; Fransson, Pettersson, 2001; Wernham et al., 2002 и др.). На станциях отлов и обработка

производятся по общепризнанным методикам, что дает общую картину о многолетней динамике численности птиц.

Необходимо отметить, что большинство инвазионных видов птиц сложны в изучении, потому что они размножаются в основном в высокоширотных регионах, где плотность населения низкая и где вероятность получения возвратов окольцованных птиц крайне мала. Более того, из-за их инвазионного поведения многие такие виды редко бывают в одном и том же районе достаточно долго для детального изучения. По этим причинам понимание закономерностей их передвижений составляется из обрывков информации, собранной в течение длительного периода и разбросанной по орнитологической литературе, хотя возвраты окольцованных птиц также медленно добавляют новую информацию (Newton, 2008).

## **1.2. Очерки по биологии модельных видов**

В видовых очерках отражены распространение вида, предпочитаемые местообитания (биотопы), рацион питания, сроки сезонных явлений годового цикла, а также имеющаяся информация о миграциях модельных видов.

### **1.2.1. Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major***

Систематически относится к семейству Дятловые (Picidae) отряда Дятлообразные – Piciformes. Насчитывается 14 подвидов (Winkler, Christie, 2002), по другим данным – 18 подвидов (Гладков, 1951).

Распространение и численность. Широко распространенный палеарктический вид (рис. 1). Ареал охватывает всю Европу от Британских островов, кроме Исландии, арктического побережья и северных островов, а также северо-запад Африки (Марокко) и Переднюю Азию. К северу распространен в Скандинавии, до Канина полуострова, в Азии – бассейны Вилюя и Нижней Тунгуски, Кавказ и Крым, север Казахстана, горы на востоке Средней Азии, север Монголии, центральный, восточный и северо-восточный Китай, Бирма, остров Хайнань, Япония, Курильские острова, Камчатка и западная Чукотка (Гладков, 1951; Ковалёв, 2020).

Ареал простирается на площадь 57,8 млн кв. км. Размеры мировой популяции оценивают в 36,8–55,2 млн пар, и численность постепенно растёт. В Европейской части России численность составляет около 5,6 млн пар (Ковалёв, 2020; BirdLife International, 2021a).



Рис. 1. Карта распространения большого пёстрого дятла (BirdLife International, 2016).

На Северо-Западе России и на соседних территориях большой пёстрый дятел достаточно обычен как летом, так и зимой (Носков и др., 1981, Мальчевский, Пукинский, 1983а; Семёнов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Зимин и др., 1993; Хохлова и др., 2009; Яковлева, Сухов, 2020). Распространен на севере вплоть до границ древесной растительности на Кольском полуострове (Степанян, 2003), однако вдоль северной границы ареала встречается не каждый год (Семёнов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Численность, по данным из Карелии, подвержена сильным годовым колебаниям в зависимости от урожая семян хвойных (основного зимнего корма), но в целом остается относительно стабильной (Зимин и др., 1993). В Финляндии дятел продвигается в своем гнездовании всё дальше на север, численность его возросла за последние 30 лет, сейчас число гнездящихся пар в стране – от 350 до 700 тыс. особей (Valkama et al., 2011).

Местообитания. Вид отличается высокой эвритопностью. Большие пёстрые дятлы – обитатели разнообразных лесов, преимущественно смешанных и хвойных. Поселяется везде, где есть достаточно высокие для размещения дупел деревья любого вида, – от арктической тайги и бореальных умеренных лесов до средиземноморских и альпийских лесных зон. Среди широколиственных, хвойных и смешанных лесов чаще выбирает последние и избегает темных глухих лесов. При этом излюбленной породой дерева является сосна (Рябицев, 2020а; Cramp, 1985). Для гнездования в таежной зоне выбирает участки леса с наличием осин, а в широколиственных лесах предпочитает полидоминантные дубравы (Ковалёв, 2020). Иногда встречается в несвойственных им местообитаниях, таких как прибрежные кустарники и тростниковые заросли, что в основном происходит в осеннее время (Wernham et al., 2002).

В Ленинградской области большой пёстрый дятел распространен повсеместно и везде обычен во все сезоны года. Гнездится в различных типах леса: в сухих борах, в заболоченных ельниках, а также в произрастающих на возвышенных местах темнохвойных, смешанных и широколиственных лесах и т. д. Также может гнездиться в черте крупных городов в парках, на кладбищах и в других зеленых массивах (Мальчевский, Пукинский, 1983а). В Карелии гнездится и зимует в лесах разного типа на территории всей республики (Зимин в др., 1993). По многолетним данным в заповеднике «Кивач» максимальная численность гнездящихся пар наблюдается в лиственных лесах, реже встречается в смешанных лесах а также ельниках и сосняках с примесью лиственных пород, чистых сосняков избегает (Яковлева, Сухов, 2020). Зимой предпочитает то сосняки, то ельники в зависимости от их урожайности в данном году (Зимин, 1968; Яковлева, 2007).

Питание. Большой пёстрый дятел имеет пластичное кормовое поведение, он потенциально всеяден и его питание включает как животную (насекомые), так и растительную (семена) пищу (Гладков, 1951; Stamp, 1985).

Летом дятлы питаются и кормят птенцов разнообразными насекомыми, которых собирают на стволах деревьев и на земле, также для поиска корма дятлы раскапывают муравейники, обдирают пораженные вредителями деревья, но долбят мало. Основную часть рациона составляют муравьи и их куколки, жуки и их личинки, гусеницы бабочек (пядениц, коконопрядов, боярышниц, совок и др.), также часто употребляют тлю, комаров, цикадок, а птенцов выкармливают в том числе пауками, стрекозами, долгоносиками и златоглазками (Бутьев, Фридман, 2005; Рябицев, 2020а). В Ленинградской области дятлы питаются в основном открыто живущими насекомыми, среди которых около половины рациона составляют различные виды муравьев и их куколки (Поспелов, 1956; Прокофьева, 1971). Ближе к осени дятлы также охотно начинают поедать ягоды малины, черемухи, крушины, черники, брусники, рябины, бузины, а также желуди и орехи лещины (Гладков, 1951; Мальчевский, Пукинский, 1983а).

В питании больших пёстрых дятлов особое место занимают семена хвойных пород, которые они используют большую часть года, а с конца октября по март их пища практически полностью состоит из высококалорийных семян хвойных: сосны, ели, кедра, лиственницы и пихты (Бутьев, Фридман, 2005; Рябицев, 2020а; Яковлева, Сухов, 2020). В таежных лесах Европы основу их питания составляют семена сосны *Pinus sylvestris* и ели *Picea abies et P. obovata* (Формозов, 1976). Чтобы добыть семена из шишек сосны и ели дятел устраивает «станок» или «кузницу», то есть выдалбливает в коре или сухой вершине дерева продолговатый глубокий желобок или ямку, в которую вставляется шишка (Гладков, 1951).

Насекомые в зимнем питании дятлов являются лишь дополнительным кормом и встречаются как исключение – в основном это клопы, личинки жуков-ксилофагов и т. д., которых дятлы достают из-под коры и из древесины гниющих деревьев (Бутьев, Фридман, 2005; Рябицев, 2020а). Помимо естественных кормов, дятлы, обитающие в осенне-зимний период у поселений людей, употребляют также антропогенные корма: они часто посещают кормушки, где едят сало, семена подсолнечника, куски хлеба и др., а также появляются на свалках, где кормятся пищевыми отходами (Мальчевский, Пукинский, 1983а).

С момента, когда ели и сосны начинают раскрываться (на Северо-Западе России этот период наступает с середины марта для ели и с конца апреля – начала мая для сосны), семена хвойных уже не играют ведущую роль в питании этих птиц (Бардин, 1996). Ранней весной, как только начинается сокодвижение, дятлы систематически «кольцуют» деревья и пьют древесный сок, который является важным компонентом их питания в наиболее голодный период жизни этих птиц. Дятлы пьют сок не менее 14 пород деревьев – в основном ели, березы, пихты, клена (Осмоловская, 1946), для этого они пробивают в коре правильные горизонтальные ряды отверстий и ждут появления сока (Гладков, 1951).

Отдельно стоит отметить хищническое поведение большого пёстрого дятла, при котором они разоряют гнёзда мелких птиц, в т. ч. дуплогнёздников, для чего раздалбливают дупла (Рябицев, 2020а). При разорении похищаются яйца или птенцы – яйца обычно поедаются прямо в гнезде, а птенцов дятлы раздалбливают, вставив в щель, как шишку (Мальчевский, Пукинский, 1983а; Бутьев, Фридман, 2005). Период, в течение которого дятлы разоряют гнёзда, довольно растянут и составляет более 2-х месяцев. Всего отмечено не менее 42 видов птиц, у которых большой пёстрый дятел разорял гнёзда – это мухоловки-пеструшки, зяблики, синицы, дятлы, другие дятлы и т. д. (Иванчев, 2000).

Размножение. В целом сроки размножения большого пёстрого дятла поздние. В марте «дробь» больших пёстрых дятлов звучит часто и повсеместно, а в апреле – мае заканчивается формирование пар. Строительство гнёзд заканчивается к началу кладки – в первых числах мая, участие в долблении дупла принимают обе птицы. Для дупла выбирают деревья разных пород – как лиственные (предпочитают осину), так и хвойные. В полной кладке от 3 до 8 яиц, чаще всего 5–6. Насиживают яйца и кормят птенцов как самец, так и самка. Известны случаи «сдвоенного гнездования», когда пара имеет одновременно два гнезда, о каждом из которых заботится один из родителей. Вылупление птенцов происходит в основном в конце мая – в начале июня, а во второй половине июня (изредка – в июле) слетки покидают гнёзда. Родители продолжают кормить птенцов в течение пары недель, после чего оставляют их, и примерно с середины июля молодые птицы начинают самостоятельно добывать себе пищу (Мальчевский, Пукинский, 1983а; Рябицев, 2020а).

Миграции. Большой пёстрый дятел большую часть года ведет оседлый образ жизни, но поздней осенью и зимой часто совершает выраженные кочевки в поисках корма (Гладков, 1951; Cramp, 1985).

В Северо-Западной части России, где большой пёстрый дятел достаточно обычен в течение всего года, у первогодков наблюдается три периода миграционной активности, при этом у разных особей эти периоды отличаются по срокам и направленности. Ювенальная миграция является обязательной в жизненном цикле большого пёстрого дятла и проявляется как расселение молодняка, в результате которого, по данным кольцевания, ни одна особь не остается в месте своего рождения. Послелиночная миграция, которая проходит в осеннее время, может начаться в случае недостатка зимнего корма – шишек сосны и ели. Предбрачная миграция вызвана поисками подходящего места для гнездования, где имеются деревья, пригодные для устройства дупла. На территориях с обильным плодоношением сосны и ели большинство половозрелых особей ведут оседлый образ жизни, однако в годы полного неурожая семян хвойных или при полном разрушении местообитаний взрослые дятлы участвуют в массовых перемещениях – инвазиях (Носков и др., 2016).

Судя по данным повторных отловов, взрослые дятлы могут обитать на постоянном участке на протяжении всей своей жизни, совершая лишь незначительные перемещения между биотопами (Фридман, 1990; Ковалёв, Смирнов, 1995). Так, в с. Кратово Московской области взрослые самцы и самки жили на своих участках на протяжении 3–5 лет (Симкин, 1976), а окольцованные на Ладужской станции в Ленинградской области птицы попадались в этом же месте через 12 и 23 месяца (Мальчевский, Пукинский, 1983а).

Массовые летне-осенние инвазии большого пёстрого дятла многие учёные связывают с неурожаем семян хвойных (Формозов, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983а; Eriksson, 1971; Newton, 2008). Инвазии этих птиц наблюдались на территории Ленинградской области (Беломоро-Балтийский пролетный путь) в 1956, 1962, 1968, 1972 и 1976 гг. (Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983а), что совпадает с 3–4-летним циклом урожайности ели и сосны (Svardson, 1957; Формозов, 1976; Бутьев, Фридман, 2005). Большие вспышки численности этого вида регистрировались также в эти годы на севере Европы. Например, во время инвазии в 1962 г. в Финляндии на о. Сяппи численность мигрирующих дятлов достигала пика 17 августа – примерно 10 тыс. особей (Cramp, 1985).

Во время инвазий отмечались залеты дятлов в тундру вплоть до арктического побережья и к югу в степные районы (Гладков, 1951; Галушин и др., 1963; Рябицев, 2020а). Зимующих птиц иногда встречали в островных лесах тундровой зоны значительно севернее гнездовой части ареала (Соколов и др., 2014). Значительная часть птиц, попав в несвойственные местообитания, умирают от голода и по другим причинам. Например, в

тундре п-ова Ямал большие пёстрые дятлы избирательно истреблялись сапсанами (Галушин и др., 1963). Также показателем инвазионного года является появление большого числа дятлов осенью на побережьях водоёмов, а зимой – в городах и вблизи поселков (Мальчевский, Пукинский, 1983а).

Дальность перемещений больших пёстрых дятлов различна. По данным кольцевания на Куршской косе, самые дальние возвраты были из точек, удалённых на 760 км (Германия; через 2,5 месяца), на 1030 км (Тульская область; через 1 год 3 месяца) и на 1200 км (Франция; более чем через 2 года) (Паевский, 1971). По результатам кольцевания в Финляндии, максимальная дальность перемещений больших пёстрых дятлов во время инвазий может достигать примерно 2000 км (Hilden, 1974).

Возрастной состав инвазионных мигрантов среди больших пёстрых дятлов может различаться по годам. Основу перемещающихся птиц составляет молодняк – около 90–95% всех отловленных, что связывают с выселением молодых птиц из более северных районов при неурожае еловых семян и отсутствии зрелой сосновой шишки (Носков и др., 1981). Взрослые особи, пойманные большими ловушками на Ладожской станции, составляют в разные годы от 0,5 до 5% от общего числа (Носков и др., 2016). Похожее соотношение взрослых и молодых птиц наблюдалось и в Финляндии в 1968 г.: взрослые птицы из 1050 окольцованных составляли 9% (Eriksson, 1971). Очевидно, в отдельные годы помимо молодых в миграцию включается и большинство взрослых птиц, что происходит лишь в годы полного неурожая семян хвойных, или при разрушении биотопов (Носков и др., 2016).

В годы массового осеннего пролета обратная весенняя миграция больших пёстрых дятлов обычно выражена слабо или не наблюдается совсем, но иногда они в большом количестве летят в обратном направлении в следующую весну или через год. Так, весенний обратный пролет дятлов наблюдался на южном побережье Финского залива в 1970 г., через год после инвазии 1968 г. (Мальчевский, Пукинский, 1983а). На биостанции «Рыбачий» на Куршской косе в 1963 г. также отмечалась повышенная численность мигрантов после инвазии 1962 г. Это говорит о том, что некоторая часть больших пёстрых дятлов, возможно, возвращается после своих инвазий теми же путями, по которым следовала к ним (Белопольский, 1967).

Численность большого пёстрого дятла имеет значительные годовые колебания как в зимний, так и в гнездовой и послегнездовой периоды, однако общая численность его остается относительно стабильной (Зимин и др., 1993; Соколов и др., 2014; Яковлева, Сухов, 2020). После инвазий закономерно наступает депрессия численности этих птиц, которая восстанавливается в течение от 1 до 3 лет. Так, после инвазии 1976 г. число гнездящихся и зимующих в 1977–1978 гг. больших пёстрых дятлов в районе Ладожской станции оставалось



на низком уровне, но в отдельные годы численность гнездящихся птиц восстанавливается уже в следующем гнездовом сезоне (Носков и др., 1981). В заказнике «Раковые озера» в период 1999–2001 гг. численность в сезон размножения была высокой и постоянно увеличивалась не только за счёт размножения, но и притока птиц во время весенней миграции 2000 г. В августе–сентябре 2001 г. отмечалась массовая эмиграция, связанная с неурожаем ели и сосны (Иовченко, 2011). После этого в 2002–2003 гг. наблюдалось резкое снижение численности размножающихся птиц. Однако в 2004 г. на некоторых контрольных участках гнездились уже почти столько же пар, сколько и в 1999 г. Очевидно, восстановление численности произошло в результате иммиграции.

Стоит отметить также откочёвки большей части особей в некоторые годы на северной границе ареала – на границе лесной зоны – в более южные районы (Бутьев, Фридман, 2005). В Лапландском заповеднике в Мурманской области отмечено, что в некоторые годы птицы полностью исчезают с территории, иногда на период в 2–5 лет. Такие передвижения крайне нерегулярны: за 47 лет наблюдений 16 лет большие пёстрые дятлы вообще не встречались, при этом исчезали птицы в разное время – иногда после распада выводка летом, а иногда осенью или даже зимой. После своего отсутствия через некоторое время дятлы вновь заселяли эту территорию (Семёнов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Подобные скачки численности дятлов отмечались в заповеднике «Кивач» в Карелии, где, например, в зимний сезон 2000/2001 гг. на 100 км маршрутов было учтено 166 особей, а следующей зимой – всего 3 особи (Яковлева, Сухов, 2020).

Причины инвазий большого пёстрого дятла до сих пор неизвестны. Многие орнитологи считают, что инвазии большого пёстрого дятла вызваны неурожаем семян хвойных в местах их рождения, однако некоторые исследования не подтверждают связь между плотностью популяции этого вида с урожайностью хвойных (Соколов и др., 2014; Nilsson et al., 1992; Saari, Mikusinski, 1996). Например, из 10 наиболее крупных инвазий дятла в Балтийском регионе половина пришлась на годы с плохим урожаем ели (1962, 1972, 1974, 1990, 1999 гг.), и половина – на урожайные годы (1968, 1981, 2001, 2009, 2011 гг.), что говорит о том, что молодых птиц стимулирует к инвазиям не отсутствие корма, а другие причины (Соколов и др., 2014). Гипотеза о влиянии климата на долговременную динамику численности большого пёстрого дятла также не подтверждается (Соколов и др., 2014; Nilsson et al., 1992). Однако прослеживается следующая связь: инвазии у большого пёстрого дятла наблюдаются после лет с высоким урожаем ели (Соколов и др., 2014; Linden et al., 2011). Из этого можно предположить, что численность гнездящихся дятлов значительно возрастает после урожайных для ели лет, что приводит к появлению на свет большого количества молодых особей, которые участвуют в инвазии. Возможно, что после успешного размножения из-за роста численности

и плотности популяции возрастает также частота конфликтов между молодыми птицами, что вынуждает их не просто распределяться по территории (как при послегнездовой дисперсии), а мигрировать далеко (Соколов и др., 2014), что характерно и для других инвазионных видов птиц (Sokolov et al., 2002).

### 1.2.2. Сойка *Garrulus glandarius*

Систематически относится к семейству Врановые (Corvidae) отряда Воробьинообразные – Passeriformes. Включает около 34 подвидов (Степанян, 1978), по другим данным – от 30 до 60 подвидов (Wernham et al., 2002).

Распространение и численность. Ареал широк и охватывает следующие территории: Европа (за исключением севера Скандинавии), Северная Африка (Марокко и Алжир), Малая Азия, Кавказ, северный Иран, южная половина Сибири, Сахалин, Корея, Маньчжурия, северная Монголия, Китай, Япония (Рустамов, 1954; BirdLife International, 2021b) (рис. 2).

В последние десятилетия наблюдается расширение гнездового ареала сойки в Шотландии, Финляндии, России и Израиле (Маловичко, 2020; Cramp, Perrins, 1994; Valkama et al., 2011).

Общая площадь ареала составляет около 43,1 млн кв. км. Численность мировой популяции велика и стабильна, оценивается в 33–65 млн пар, из них в Европейской части России насчитывается от 1 до 2 млн пар (Маловичко, 2020; BirdLife International, 2021b).

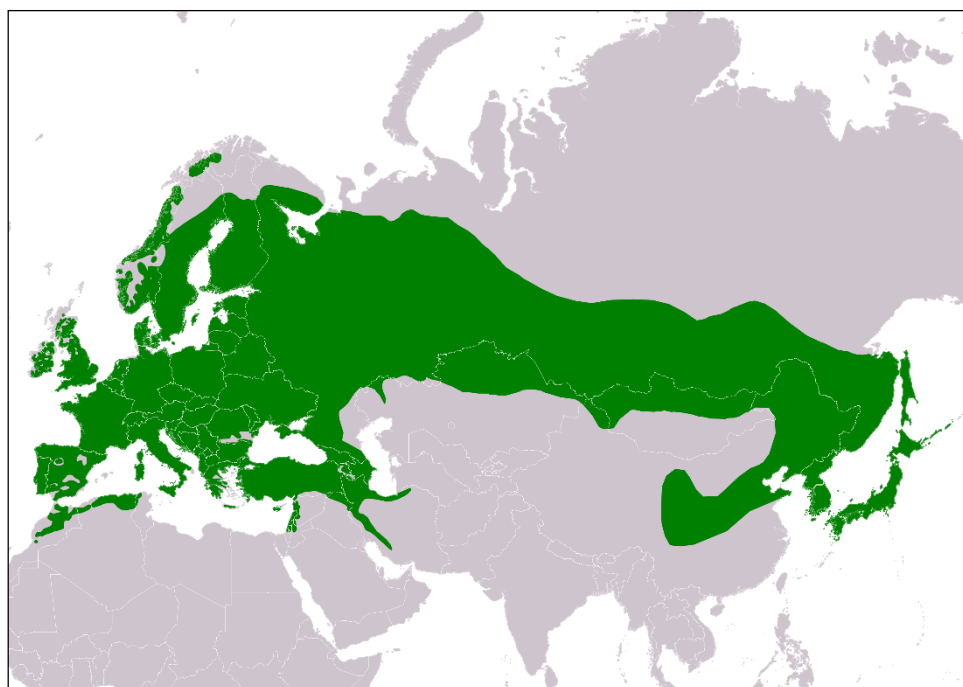


Рис. 2. Карта распространения сойки (BirdLife International, 2017a).

На Северо-Западе России и в соседних регионах сойка является обычной, местами многочисленной птицей: часто встречается в южных частях Карелии и Финляндии, однако в

северных районах редка. Северная граница проходит до 66-й параллели и до южной части Кольского полуострова. Численность сойки на Северо-Западе в большинстве районов непостоянна (наблюдаются как регулярные (сезонные), так и нерегулярные (апериодические) изменения численности), но в многолетнем аспекте стабильна (Носков, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983б; Зимин и др., 1993; Степанян, 2003; Valkama et al., 2011). Например, в Финляндии численность гнездящихся соек стабильна и составляет 120–180 тыс. пар, наблюдается тенденция к расширению гнездового ареала на север страны (Valkama et al., 2011).

Местообитания. Во время гнездования сойка – исключительно лесная птица. Преимущественно занимает смешанные светлохвойные и лиственные леса с хорошим подлеском, неподалеку от сельскохозяйственных угодий, что обеспечивает этому виду оптимальные условия для существования летом и зимой. Особенно предпочитает приспевающие и спелые дубово-липовые, а также буковые леса и ореховые насаждения. На зимний период концентрируются у постоянных источников корма, которыми служат поселки и деревни, огороды и поля (Носков и др., 1981; Зимин и др., 1993; Маловичко, 2020; Рябицев, 2020а).

Имеется тенденция к синантропизации: часто поселяется в городских парках и скверах, на дачных участках и в заброшенных садах, отмечается гнездование вдоль автомобильных и железных дорог. В таежной зоне сойка населяет преимущественно освоенную часть тайги, где имеются районы с аграрной освоенностью и плотной сетью населенных пунктов. Широко расселилась также в степных и полупустынных ландшафтах благодаря наличию поλεзащитных лесных полос (Сазонов, 2011; Маловичко, 2020).

На Северо-Западе России населяет леса подзоны южной тайги, реже – леса подзоны средней тайги (Носков, 1976). Например, в Карелии гнездование сойки ограничивается среднетаежными лесами, а в южной части республики обычно гнездится в лиственных и смешанных лесах, изредка – в хвойно-лиственных молодняках (Зимин и др., 1993). В Ленинградской области поселяется в лесах разного типа: еловые, сосновые, лиственные и смешанные (Мальчевский, Пукинский, 1983б; Прокофьева, 2002а).

Питание. Сойку можно отнести к всеядным птицам: она в равной степени растительная, насекомоядная и плотоядная. Во время сезона размножения её рацион состоит преимущественно из насекомых и других беспозвоночных, которыми она выкармливает птенцов. В основном это различные жуки и чешуекрылые (гусеницы и бабочки), второстепенное значение имеют прочие насекомые – пилильщики, муравьи, клопы и стрекозы. Большая часть корма собирается с листьев деревьев (в основном это гусеницы на дубе), но в остальном кормится преимущественно на земле, за исключением осеннего сбора

желудей для хранения. В период гнездования при случае сойки добывают мышевидных грызунов, разоряют гнёзда воробьиных птиц и похищают яйца или птенцов, также нападают на слетков (Мальчевский, Пукинский, 1983б; Прокофьева, 2002а; Рябицев, 2020а; Яковлева, Сухов, 2020; Cramp, Perrins, 1994).

Весьма отчетливо прослеживается связь питания сойки с урожаем желудей дуба *Quercus sp.* на большей части ареала (Bossema, 1979; Cramp, Perrins 1994, Pesendorfer et al., 2016). Ареал дуба черешчатого охватывает большую часть Западной Европы и западную часть европейской России (Меницкий, 1982; цит. по: Комиссарова, 2013), его северную границу распространения условно можно провести по линии Санкт-Петербург – Вологда – Киров и далее, при этом на Северо-Западе он не заходит севернее 63-й параллели (рис. 3) (Комиссарова, 2013). Гнездовой ареал сойки выходит за северные границы ареала дуба (доходит до 66-й параллели), однако на зимовку сойки с севера либо перелетают южнее в зону распространения дуба, либо переселяются ближе к жилью человека, где можно найти корм (Носков, 1976; Зимин и др., 1993; Маловичко, 2020; Рябицев, 2020а). Например, в Карелии на зиму сойка полностью откочевывает из лесов и концентрируется в антропогенных ландшафтах (Зимин и др., 1993).



Рис. 3. Карта распространения дуба черешчатого *Quercus robur* (Википедия, 2006).

Интродуцированный на севере дуб неплохо плодоносит, что отмечено, например, на искусственных посадках в Вологодской области, где подрост дуба составляет до 35,2 тыс. особей на га (Комиссарова, 2013). Хотя плодоносящие деревья дуба можно найти ежегодно,

обильные урожаи желудей повторяются с периодичностью от 2 до 8 лет и в отдельные годы могут достигать 300–800 (2000) кг на 1 га (Добрынин, Комиссарова, 2012). В Ленинградской области в такие урожайные годы наблюдаются массовые налеты соек в старые парки и дубовые рощи. Сбор корма и его запасание в прилегающих лесных массивах идет всю осень до установления постоянного снежного покрова. В это время они набивают ротовую полость и пищевод желудями, летят в лес, где прячут корма в лесной подстилке, под кустами или в других укромных местах, и затем снова отправляются за новой порцией желудей. Незрелые желуди выдергивают с ветки с шапочкой (плюской) и стеблем (плодоножкой), а спелые желуди отделяют от шапочки и проглатывают целиком. Предпочитают самые большие желуди, которые либо съедают немедленно, либо переносят в клюве в тайник (Мальчевский, Пукинский, 1983б).

Другие растительные корма сойки разнообразны и употребляются ими на протяжении всего года. Помимо желудей поедает различные ягоды – чернику, клюкву, морошку, костянику, шиповник, бузину и др., семена травянистых растений – как диких, так и культурных зерновых, а также клубни картофеля и других корнеплодов (Рустамов, 1954; Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983б; Яковлева, Сухов, 2020; Cramp, Perrins, 1994). Наблюдаются сезонные изменения в растительном питании соек – ягоды поедаются ими летом и в первую половину осени, а запасенные желуди употребляются позднее, в самое малокормное время (Прокофьева, 2002а). Зимой сойки поедают свои запасы, но после увеличения глубины снега, когда запасы становятся недоступны, переходят в питании также на падаль и корма антропогенного происхождения, расклеивают приманку у охотников, иногда кормятся на помойках у деревень, посещают кормушки в лесопарках (Носков и др., 1981; Рябицев, 2020а).

Размножение. Первые признаки брачного поведения у соек заметны уже в конце февраля, а с апреля по май пение соек уже слышится на гнездовых участках. Активное строительство гнёзд, в котором участвуют самец и самка, идет в период схода снега с середины апреля. Гнездо располагают на дереве, обычно на ветвях или в развилке ствола. Откладка яиц начинается обычно в начале мая, тогда же птицы становятся исключительно скрытными и у гнёзд держатся осторожно. Полная кладка состоит из 5–8 яиц. Нормальный вылет птенцов из гнёзда происходит в конце июня, однако нередко случается задержка и сдвиг положенных сроков, связанные с разорением гнёзда и повторной кладкой. В Санкт-Петербурге в 2018 и 2019 гг., вероятно, в связи с высоким урожаем желудей в предыдущие два года (2017 и 2018), отмечено необычно раннее размножение: выводки были зарегистрированы в конце мая (Иовченко, 2020). Некоторое время после вылета слетки держатся недалеко от гнёзд (Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983б; Прокофьева, 2002а; Рябицев, 2020а).

Миграции. Часть популяций оседлая и кочующая, часть – перелетная (Рустамов, 1954). На большей части ареала оседла, из северных районов улетает на зимовку южнее, в основном оставаясь в пределах гнездового ареала (Маловичко, 2020).

На Северо-Западе России наблюдаются три периода миграционной активности сойки: ювенальная миграция молодых птиц летом, послелиночная и предбрачная миграции части первогодков и взрослых особей. В период ювенальной миграции молодые сойки покидают гнездовые территории и улетают от них в разных направлениях в пределах лесных массивов. В конце ювенальной линьки начинаются послелиночные перемещения, в которых, однако, участвуют не все особи. Птицы, попавшие после ювенальной миграции на благоприятные участки обитания, запасают в этих местах корма и остаются на зимний период, а иногда и на всю жизнь. Однако особи, попавшие в результате послелиночной миграции в места зимовок, непригодные для гнездования, покидают их и пускаются в предбрачную миграцию. Половозрелые особи в основном всю жизнь остаются на гнездовых участках, расширяя свою территорию жизнедеятельности только в зимнее время. Оставлять эти участки им приходится лишь в годы полного отсутствия кормов (из-за неурожая желудей, лещины и т. д.) или после уничтожения гнездовых биотопов (в результате пожаров, рубки леса и т. п.). В такие годы, помимо массовых миграций первогодков, в передвижениях принимают участие и взрослые особи (Носков и др., 2020а).

В Ленинградской области сойка встречается во все сезоны года, однако численность её в большинстве районов непостоянна. В некоторые годы наблюдаются внезапные появления или исчезновения соек, что объясняется урожаем плодов дуба и лещины. Помимо массовых дальних перемещений типа инвазий, в Ленинградской области почти ежегодно в осеннее время наблюдаются местные перемещения соек, связанные со сменой кормовых участков. Зимой ведут оседлый образ жизни, но с марта возвращаются в гнездовые биотопы (Мальчевский, Пукинский, 1983б).

Сойки в естественных для них биотопах – в широколиственных лесах – ведут более оседлый образ жизни. Большая часть особей привязана к определённому участку леса и преимущественно кормится желудями из своих индивидуальных запасов (Носков, 1976). Главной причиной инвазии соек считается неурожай желудей, что подтверждается наблюдениями. Например, на орнитологической станции «Фальстербо» на юго-западе Швеции отмечено 8 крупномасштабных инвазий соек с начала 1940-х годов, все совпавшие с плохим урожаем желудей (Cramp, Perrins, 1994). Однако доказано, что не менее значимую роль для инвазий соек играют также и погодные условия. На орнитологической станции «Листа» на юге Норвегии в период 1976–2015 гг. пики численности мигрирующих соек совпадали с годами неурожая желудей, но также выявлена связь и со средней температурой

зимой (в январе и феврале) и с осадками весной (в апреле и мае). Предполагается, что большое количество снега снижает выживаемость в зимнее время, делая запасенные сойками желуди менее доступными, тогда как сильные весенние дожди, как известно, оказывают негативное влияние на успех размножения воробьиных птиц в целом. Например, в 1979, 1981 и 2002 годах инвазий не наблюдалось, несмотря на неурожай у дуба – это могло произойти из-за сильных весенних дождей, что привело к плохому результату размножения (Selas, 2017).

Инвазии соек хорошо заметны по количеству отловов на станциях кольцевания. Так, на орнитологической станции «Фрингилла» в Калининградской области за период 1957–2002 гг. число пойманных птиц колебалось от 0 до 814 особей (в 1964 г.) (Sokolov et al., 2002), также на стационаре «Лебедивка» в Украине за 1974–2001 гг. максимум отловлено 327 соек (в 1983 году), а минимум – ни одной (Полуда, 2017).

О численности мигрантов в разных точках также можно судить по результатам визуальных наблюдений. Например, в г. Гданьск в Польше с середины сентября по середину октября 1964 г.двигающиеся на запад вдоль побережья южной Балтики сойки достигали 35 тыс. особей (Nagemeijer, Blair, 1997). Другая инвазия соек была отмечена в 1975 г. в окрестностях деревень Мтеж и Пнёво в Псковской области – тогда количество пролетающих особей составляло свыше 34 тыс. (Мешков и др., 1976). Последняя крупная инвазия соек произошла в 2019 г., тогда максимум был достигнут в начале октября – в городе Юберлинген в Германии более 42 тыс. пролетающих соек было насчитано за один день (Kleinschmidt, 2020).

Масштабы перемещения соек во время инвазий сильно различаются. По результатам кольцевания на Ладужской орнитологической станции в Ленинградской области, на зимние территории сойки перемещаются в различных направлениях на расстояния до 300 км (Шутенко, 1995). Эти данные отличаются от результатов мечения на других орнитологических станциях – «Фрингилла» и «Лебедивка», где многие окольцованные особи были встречены зимой на расстоянии 1000 км и даже более (Паевский, 1971; Полуда, 2017).

Большинство инвазионных мигрантов составляют молодые особи, и значительная их часть возвращается в места рождения весной (Cramp, Perrins, 1994). Данные кольцевания на Куршской косе показали, что максимальный отлов соек во время весенней миграции 1962 г. наблюдался непосредственно на другой год после наибольшего осеннего отлова в 1961 г. (Белопольский, 1967). Анализ количества птиц, отловленных осенью и весной следующего года, в период с 1959 по 1984 гг. подтвердил, что после выраженных осенних перемещений соек всегда наблюдалось обратное движение птиц следующей весной. При этом примерно половина птиц возвращалась следующей весной (Шаповал, 2008). Это же зафиксировано и визуальными наблюдениями, например, в Великобритании, когда после инвазии в 1983 г.

(тогда 17 октября в г. Корнуолл было насчитано 6 тыс. соек) были замечены обратные движения соек весной 1984 г. (John, Roskell, 1985).

### 1.2.3. Московка *Parus ater*

Систематически относится к семейству Синицевые (Paridae) отряда Воробьинообразные. Насчитывается 20 подвигов (Степанян, 1978; Wernham et al., 2002).

Распространение и численность. Широко распространенный палеарктический вид, имеющий протяженный гнездовой ареал – обитает в северо-западной Африке (Атласские горы, северо-западный Тунис) и в Евразии от Скандинавии, Британских островов и Пиренейского полуострова на западе до Камчатки и побережья Охотского, Японского и Желтого морей на востоке (рис. 4). Помимо этого, имеется цепочка изолированных участков ареала в горных массивах Европы и Азии от Крымских гор до восточного Тянь-Шаня, Гималаев, центральных и восточных районов Китая (Воинственский, 1954; Соколов, Преображенская, 2020).

Площадь распространения оценивается в 52,5 млн кв. км. Численность мировой популяции московки оценивается в 45,4–82,1 млн пар, имеется тенденция к уменьшению численности. В Европейской части России размер популяции составляет максимум 2,2 млн. пар (Соколов, Преображенская, 2020; BirdLife International, 2021c).

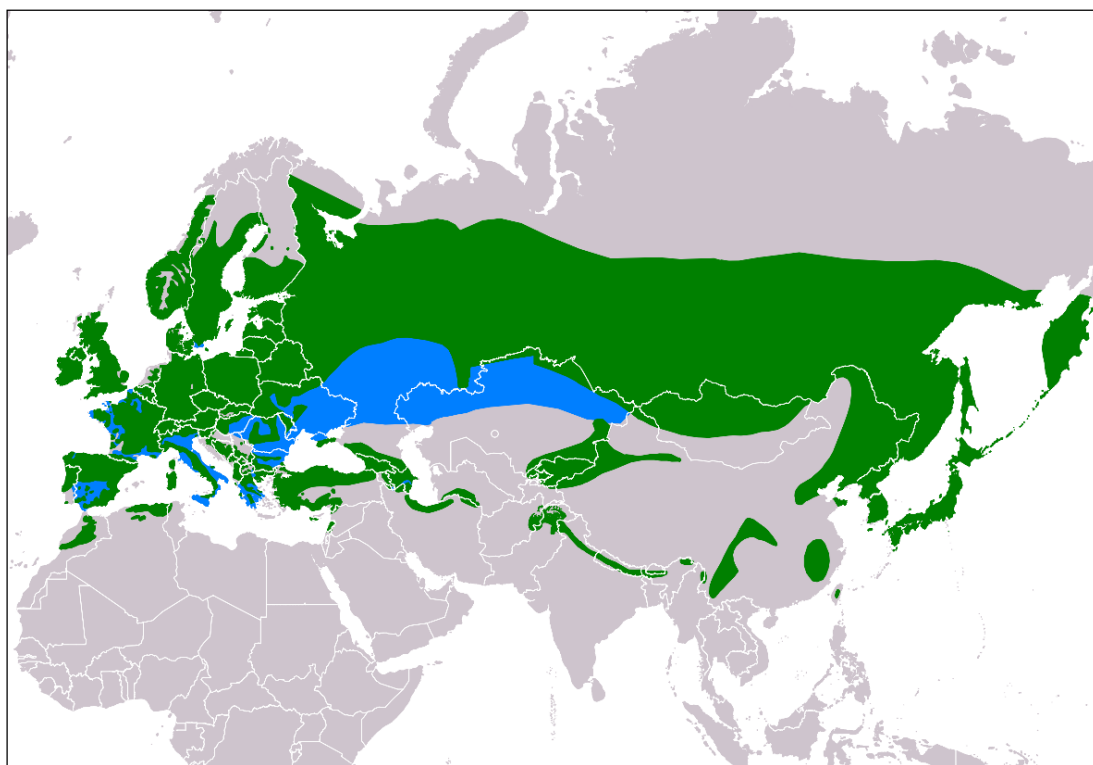


Рис. 4. Карта распространения московки (зеленый – круглогодичное пребывание, синий – районы миграции) (BirdLife International, 2017b).



На Северо-Западе России и на сопредельных территориях москковка встречается во все сезоны года, а временами – при расселении молодняка и осенних миграциях – становится многочисленной птицей. Является обычным для Северо-Запада видом, но становится малочисленной при движении на север (Зимин и др., 1993; Носков и др., 2020б). Северная граница проходит до 67-й параллели в Скандинавии, Финляндии и на Кольском полуострове (Степанян, 2003). Численность москковки колеблется из года в год, также отмечалось общее снижение численности в прошлом веке (Мальчевский, Пукинский, 1983б). В настоящее время гнездится в Ленинградской и Вологодской областях, а также в южных частях Карелии и на юге Финляндии (Зимин и др., 1993; Сазонов, 2011; Valkama et al., 2011). Так, в Финляндии численность гнездящихся пар москковки стабильна и составляет 30–90 тыс. пар, отмечается расширение ареала гнездования в среднюю часть Финляндии (Valkama et al., 2011).

Местообитания. Гнездится в хвойных, преимущественно еловых и сосновых лесах, а также в смешанных лесах с обилием ели, где держится в основном высоко в кронах хвойных деревьев. В периоды миграций отмечается в любых типах лесных биотопов, может также передвигаться вдоль побережий водоёмов по тростниковым и кустарниковым зарослям, по садам и огородам. (Воинственский, 1954; Рябицев, 2020б; Носков и др., 2020б).

На территории Северо-Запада москковка широко распространена, населяет спелые и перестойные леса с преобладанием ели, но также изредка селится в сосняках, избегает молодых насаждений (Мальчевский, Пукинский, 1983б). Так, в Карелии гнездится преимущественно в перестойных и лесопарковых ельниках (Зимин и др., 1993), а в окрестностях Ладожской орнитологической станции, окруженной сосновыми лесами, в некоторые годы не гнездится совсем. В репродуктивный сезон встречается в еловых и смешанных лесах с обилием ели, а в период миграции может быть встречена во всех типах лесных биотопах и даже в безлесной местности (Носков и др., 1981).

Питание. В течение года рацион питания москвовок меняется количественно и качественно: в некоторых условиях москковки используют в качестве корма летом животную пищу, а зимой – растительную (Naftorn, 1956). Однако так бывает не всегда, поскольку урожаем хвойных, семена которых москковки запасают, наблюдается не каждый год.

Питаются москковки насекомыми (а также их личинками, куколками и яйцами), которых разыскивают в кронах хвойных деревьев, обычно во внешних частях крон или среди хвои (Рябицев, 2020а). Основу питания составляют гусеницы, личинки двукрылых, мелкие жуки, тли и пауки, при этом предпочтение отдается гусеницам (Прокофьева, 2002б).

Любимый растительный корм – семена ели *Picea abies*, часто недоступные годами в то время, когда на деревьях нет шишек (Cramp, Perrins, 1993). Семена хвойных, которые москковки достают из раскрывающихся шишек или собирают на снегу и лесной подстилке,

используются в зимнее время в качестве основного корма. Также значительную часть семян сосны и ели московки запасают, пряча их во внешних частях крон (Мальчевский, Пукинский, 1983б; Рябицев, 2020а).

Московки запасают корма в течение всего года, но главным образом осенью (сентябрь и октябрь), когда для этой цели добывают в первую очередь гусениц, и весной (с марта по июнь), когда создают запасы семян сосны и ели (Бардин, 1975). Состав хранимого материала варьируется в зависимости от наличия – в годы, когда ель почти не дает семян, московки отдают предпочтение беспозвоночным. Например, на юго-востоке Норвегии в 1950 г. из 232 шт. запасенного корма 99% составляли семена и 1% беспозвоночные; в 1952 г. из 68 шт. – 100% беспозвоночные. Подавляющее большинство хранимых семян принадлежит ели, в остальном зарегистрированы только сосна *Pinus sylvestris* и крапива *Galeopsis sp.* Среди животной пищи в запасах преобладала тля (Aphididae) (Haftorn, 1956).

Размножение. Первые песни москвонок слышны уже в конце января – начале февраля, однако активнее всего они поют в марте, апреле и начале мая. Начинают кладку в конце апреля – начале мая. Гнёзда в основном устраивают в естественных дуплах и других пустотах деревьев, также находили гнёзда в полых пнях и в земле между корнями. В некоторых местностях охотно занимают дуплянки. Насиживает кладку только самка, в то время как самец её кормит. В кладке в основном 7–9 яиц. Вылет слетков из гнёзда происходит в последних числах мая, хотя чаще это происходит в начале июня. Многие пары в течение гнездового периода часто выращивают два выводка (Мальчевский, Пукинский 1983б; Рябицев, 2020а).

Миграции. Птицы, гнездящиеся в Европе и в средней полосе Европейской части России и южнее, практически оседлы; в северных и восточных районах московки регулярно совершают зимние откочёвки к югу, периодически приобретающие характер массовых инвазий (Воинственский, 1954; Соколов, Преображенская, 2020; Cramp, Perrins, 1993).

На территории Севера-Запада России московка встречается круглогодично, в периоды миграций она также обычна и многочисленна. На первом году жизни у московки отмечается три периода миграционной активности: ювенальная миграция, послелиночная и предбрачная. Ювенальная миграция проходит в летнее время при переходе птенцов к самостоятельной жизни, послелиночная – осенью для перелета к зимовочным местам, а предбрачная – весной к гнездовым территориям. Для половозрелых птиц характерны послелиночная и предбрачная миграции, но часть особей, по-видимому, ведёт оседлый образ жизни и остаются гнездиться на тех же участках обитания (Носков и др., 2020б).

Как было сказано выше, в осенний период происходит расселение молодых особей по местам зимовок. По данным стационарных исследований, часть москвонок живет оседло всю зиму, если имеется достаточное количество корма (в основном семян хвойных). Особи,

ведущие оседлый образ жизни, держатся парами на постоянных участках. Так, например, один из окольцованных самцов держался на одном участке в течение 6 лет (Мальчевский, Пукинский, 1983б). Однако несмотря на то, что москочки занимают определенные участки и держатся там оседло длительное время, при изменении условий происходят их перемещения (Wernham et al., 2002). Так, в Великобритании отмечалось (Glue, 1982; цит. по Cramp, Perrins, 1993), что в годы неурожая бука зимой в садах численность москочек увеличивалась, что показывает, что нехватка пищи в предпочитаемых лесных биотопах заставляет москочек путешествовать в поисках корма, перемещаясь в новые местообитания. На севере ареала, в Карелии, также установлено, что на зиму москочки остаются не каждый год (Зимин и др., 1993).

При неурожае шишек осенью и весной у москочек происходят широкие кочёвки, а временами – массовые миграции, при которых количество мигрантов сильно варьирует по годам (Мальчевский, Пукинский, 1983б; Рябицев, 2020а). В связи с тем, что численность москочки в периоды миграций сильно колеблется в разные годы, её относят к инвазионным видам птиц (Svardson, 1957; Newton, 2008). Установлено, что подавляющее большинство мигрирующих осенью москочек составляют молодые птицы, что характерно для инвазионных видов птиц. Доля взрослых особей в разные годы варьирует от 0 до 5,5%, а в среднем составляет всего около 1,3% (Markovets, Sokolov, 2002).

Во время массовых миграций москочки летят, главным образом, в южном направлении, в связи с чем часто появляются во множестве несвойственных им биотопах. Так, относительно регулярно москочки регистрируются в степной зоне (Рябицев, 2020б). Например, на стационаре «Лебедивка» в Украине за 27 лет наблюдений (с 1974 по 2011 гг.) было зарегистрировано 14 инвазий москочек. Наиболее крупные вспышки численности были в 1993 г. (отловлено 4847 особей), 1990 г. (1460 шт.) и 1997 г. (1398 шт.). Во время таких массовых инвазий, как правило, москочки регистрируются на всей территории Украины (Полуда, 2017).

Дальность инвазий, судя по результатам кольцевания, может сильно варьировать. Например, наиболее удаленный возврат от москочки, окольцованной на Ладожской станции, – 950 км на биостанция «Рыбачий» на Куршской косе (Носков и др., 2020б). По другим данным, осенние миграционные перемещения москочек происходят на расстояния до 2000–3000 км (Bolshakov et al., 2001).

В годы инвазий в Ленинградской области и Санкт-Петербурге часть москочек остается зимовать, часто присоединяясь к смешанным синичьим стайкам и встречаясь группами по 5–10 особей. Вслед за инвазией может возрасти и численность гнездящихся москочек, которые остаются в данной местности (Мальчевский, Пукинский, 1983б). Однако часть особей весной либо возвращаются к местам предыдущего гнездования, либо гнездятся в других районах, что

зависит от состояния кормовых условий. В связи с этим, после массовых осенних перемещений сильнее выражена и весенняя обратная миграция (Рябицев, 2020а). Например, на биостанции «Фрингилла» максимальный отлов москочки во время весенней миграции наблюдался непосредственно на другой год после наибольшего осеннего отлова. Осенью 1958 года количество пойманных москочек составляло 9998 экз., или 67,4%, а весной 1959 года – 481 экз., или 58,5% (Белопольский, 1967).

В осенней численности мигрирующих москочек не наблюдается какой-либо выраженной цикличности и периодичности, что подтверждается данными отловов на станциях кольцевания. На стационаре «Фальстербо» в Швеции численность москочек в период 1950–1960 гг. изменялась от 0 до 18785 особей в разные года (Ulfstrand et al., 1974), а на станции «Кабли» в Эстонии число пойманных большими ловушками на осеннем пролете москочек колебалось в пределах от 21 до 6075 особей за сезон (Sokolov et al., 2003). Численность мигрирующих особей в Ленинградской области также подвержена колебаниям. Так, в некоторые годы москочки могут почти отсутствовать (1978, 1979, 1982 гг.), а в другие годы они массово летят и, соответственно, в большом количестве отлавливаются (1981, 1982, 1990, 1993 гг.). Также в области меняется из года в год численность и размножающихся, и зимующих москочек (Смирнов, Носков, 1995).

На численность москочек в разные годы влияют не только неурожай семян хвойных, но и климатические условия. На биостанции «Фрингилла» на Куршской косе выявили, что существует положительная связь между количеством молодых москочек, отловленных в осеннее время, и глобальным климатическим индексом Северо-Атлантического Колебания (далее – САК) для января и февраля: чем выше был индекс САК в эти месяцы, тем больше было отловлено москочек на осеннем пролете. Отсюда предположение, что в годы с относительно теплыми зимами выживает больше москочек, чем в морозные зимы, что приводит к большему количеству размножающихся особей, и, соответственно, появлению на свет большего числа молодых птиц. Также благоприятные погодные условия могут влиять на доступность кормов – семян ели и сосны, что способствует лучшему выживанию москочек в разные времена года (Sokolov et al., 2003).

## Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### 2.1. Место исследования и сбор данных

Изучение межгодовой динамики численности и экологии миграции «инвазионных» видов птиц проводилось на основе данных, собранных на Ладожской орнитологической станции (далее – ЛОС) СПбГУ. Станция расположена на берегу Свирской губы Ладожского озера на месте бывшей деревни Гумбарицы (60°41' с. ш., 32°57' в. д.), ныне эта территория принадлежит Нижне-Свирскому государственному природному заповеднику (рис. 5). Данное место уникально по своему местоположению – здесь наблюдается большая концентрация птиц во время миграции по Беломоро-Балтийскому пролетному пути. Кроме того, наличие достаточно обширного открытого пространства среди лесов и болот дает возможность функционирования большой ловушки «рыбачинского» типа для отлова птиц во время миграции (Ладожская орнитологическая станция, 2021).

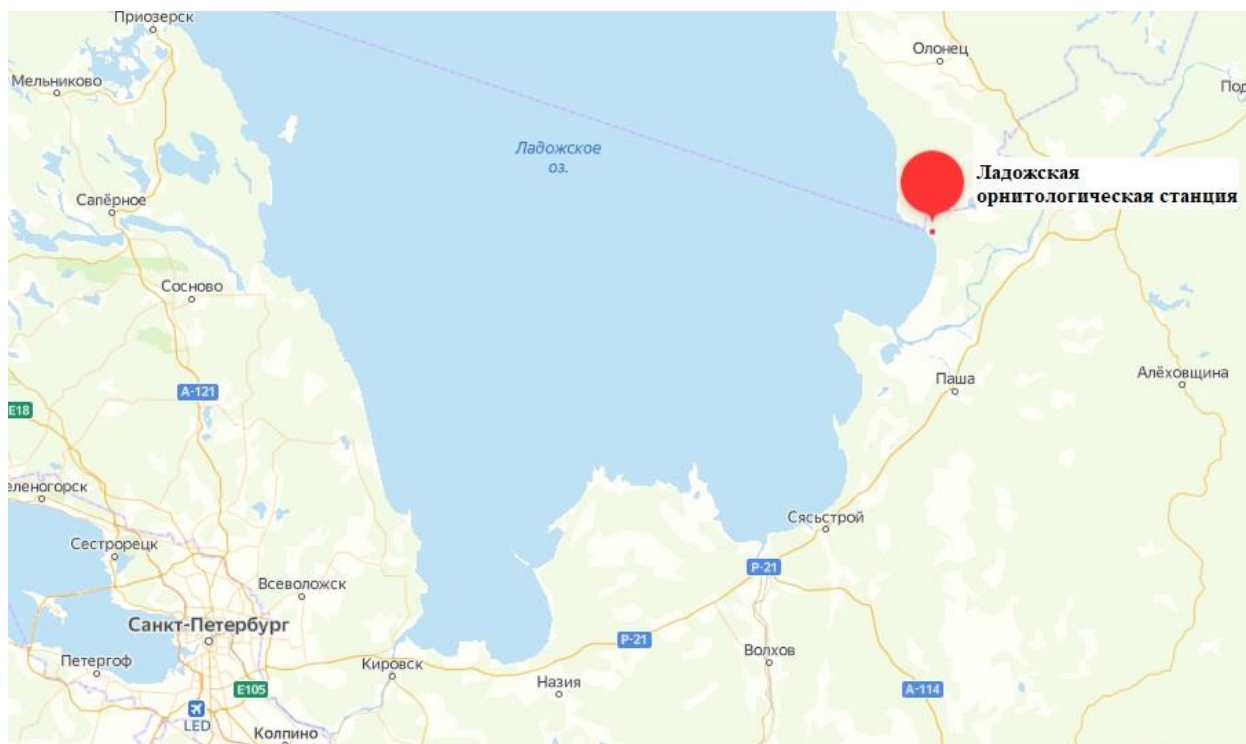


Рис. 5. Местоположение Ладожской орнитологической станции на карте (Яндекс.Карты, 2021).

Работы по массовому отлову птиц были начаты на станции в 1968 г., и с тех пор ежегодно с весны до наступления снегопадов здесь проводится кольцевание птиц. ЛОС – одна из трех станций в России, на которой установлены большие стационарные ловушки «рыбачинского» типа (рис. 6). Такие ловушки являются основным орудием отлова птиц на станции, они имеют конусообразную форму и следующие размеры: длина примерно 90–100 м, ширина 40–50 м, высота 15–20 м (Дольник, Паевский, 1976; Носков и др., 1984). За все годы существования станции отлов большими ловушками не прерывался ни на год, однако

количество работающих ловушек варьировало в разные годы от 2 до 4. Ориентация ловушек выбрана в соответствии с преобладающим направлением миграций на данной территории. Принцип отлова ловушками следующий: часть мигрирующих птиц залетает в ловушку и попадает в приемник, откуда изымается. При этом видовой состав отловленных птиц приблизительно отражает общий состав мигрантов, что подтверждено визуальными наблюдениями. Вторым методом отлова птиц на ЛОС являются паутинные сети, которые устанавливаются преимущественно в период осенней миграции, а в некоторые годы также использовались норвежская ловушка для врановых и различные модификации конусных ловушек (Уфимцева, Рымкевич, 2017; Ладожская орнитологическая станция, 2021).



*Рис. 6.* Большая стационарная ловушка «рыбачинского» типа на ЛОС  
(Ладожская орнитологическая станция, 2021).

Ежегодно отлов проводится по одной и той же методике для более достоверных результатов (Носков и др., 1984). Весной (в конце марта – в начале апреля), после установки ловушек, на станции остается команда орнитологов и обходчиков, которые занимаются отловом, кольцеванием и прижизненной обработкой пойманных птиц. Кольцевание проводится до 7 месяцев в году, и заканчивается осенью (в конце октября). Основная работа на станции проходит в первой половине дня, т. к. максимум пролета мигрантов приходится на утренние часы. В первую очередь происходит установка приемников для птиц на стационарных ловушках, а также поднятие и натягивание паутинных сетей. После проведения подготовительных работ, начинается регулярная проверка всех ловушек и сетей на наличие птиц, обычно интервал между проверками составляет 15–30 минут. Птиц собирают, кладут в мешочки или садки и относят в специальное помещение, где их кольцуют, описывают и

отпускают. В соответствии с временем восхода солнца, ловушки начинают работать в 4–5 утра и закрываются в 12–13 часов дня (Уфимцева, Рымкевич, 2017).

## 2.2. Кольцевание и прижизненное обследование

После отлова в первую очередь птицу кольцуют, для чего надевают на лапу кольцо определенной серии в соответствии с размером и видом птицы. Затем осматривают, определяют, измеряют и все полученные данные заносят в специальные бланки. Для начала определяют видовую принадлежность особи, для чего используют различные определители птиц (Рябицев, 2020б; Svensson, 1992; Svensson et al., 2009 и др.).

Далее, если это возможно, определяют пол и возраст птицы (Виноградова и др., 1976). Для определения пола существует несколько способов:

- по разнице в окраске и/или интенсивности оперения и цвета клюва между самцами и самками, что особенно заметно в брачном наряде;
- по наличию наседного пятна и/или по форме клоакального выступа, что возможно во время половой активности;
- по параметрическим характеристикам, к которым относятся размеры крыла, хвоста и клюва.

При определении возраста используют следующие возрастные категории (Резвый и др., 1995):

- молодые (*juvenis*, сокращенно *juv*) – первогодки до завершения постювенальной линьки;
- неполовозрелые (*immaturus*, сокращенно *imm*) – первогодки после постювенальной линьки до начала половой активности;
- взрослые (*adultus*, сокращенно *ad*) – птицы от момента наступления половой активности.

После определения пола и возраста, у птицы определяют морфологические и физиологические показатели по общепринятым методикам (Виноградова и др., 1976; Svensson, 1992). Для этого птицу взвешивают на весах и определяют массу тела с точностью до 0,1 г, измеряют длину крыла и хвоста (а в некоторых случаях и клюва) с точностью до 1 мм, в весенне-летний период при наличии также отмечают степень развития наседного пятна и т. д. Помимо этого, определяется жирность по шкале от 1 (нет жира) до 10 (очень много жира) (Блюменталь, Дольник, 1962) и описывается состояние оперения в виде стадии линьки (Носков, Гагинская, 1972; Рымкевич и др., 1990). Если у птицы имеются какие-то болезни или особенности, это также записывается в бланк в графу Примечание.

### 2.3. Журналы отловов и электронная база данных

Все бланки сшиваются в специальные журналы отловов, которые хранятся бессрочно. После каждого полевого сезона информация из журналов переносится в электронную базу данных (далее – БД) кольцевания ЛОС в формат Access, что позволяет делать выборки данных и оперативно проводить анализ по любым интересующим параметрам. Информация о птицах, отловленных впервые, заносится в таблицу первичных отловов, а таблица повторных отловов содержит информацию о птицах, пойманных более одного раза на месте кольцевания (Афанасьева, Мытарева, 2005).

При заполнении таблиц БД указывается:

- фамилия оператора и кольцевателя;
- серия и номер кольца;
- название вида на латыни;
- дата и время (с точностью до часа) отлова;
- средство отлова;
- пол и возраст птицы;
- масса тела (в граммах);
- количество подкожного жира (в баллах);
- состояние наседного пятна (стадия) и клоакального выступа (баллы);
- длина крыла и хвоста (в миллиметрах);
- стадия линьки;
- особенности особи (болезни, паразиты, травмы и т. д.);
- название места кольцевания (в данном случае – Гумбарицы, ЛОС).

В анализе участвовало 3 вида птиц с различной продолжительностью и полнотой смены оперения. Количество стадий постювенальной линьки не одинаково у выбранных видов:

- у московки (как и у большой синицы) – 7 стадий (Резвый, 1990),
- у сойки (как и у серой вороны) – 6 стадий (Шутенко, 1990),
- у большого пёстрого дятла (по номеру линяющего махового) – 10 стадий (Ковалёв, 1996б).

Данные по первично и повторно отловленным, окольцованным и обработанным московке и большому пёстрому дятлу за период 1968–2020 гг. и сойке за периоды 1968–1971 и 1990–2020 гг. были предоставлены из БД ЛОС. Автором были оцифрованы недостающие данные по сойки: в БД внесены записи о 204 особях данного вида, пойманных на станции в период 1971–1989 гг. Анализ данных был проведён в программе Microsoft Excel 2013. Помимо этого, автор принимал участие в сборе первичных материалов во время посещения ЛОС в



качестве волонтера-обходчика в сентябре 2019 г. и мае 2020 г. За время пребывания на станции были пойманы и изучены все три модельных вида птиц, освоена методика кольцевания и прижизненного описания птиц, а также получено представление о весенней и осенней миграции птиц на Северо-Западе России.

## Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 3.1. Периоды миграционной активности на первом году жизни

#### Большой пёстрый дятел

В наиболее типичном случае у первогодков больших пёстрых дятлов наблюдается три периода миграционной активности: ювенальная, послелиночная и предбрачная миграции (Носков и др., 2016).

У большого пёстрого дятла в годовом цикле ярко выражена ювенальная миграция – в этот период попадает около половины всех первогодков (рис. 7). Ювенальная миграция протекает между серединой июля и серединой августа, но в годы с высокой численностью может продолжаться до конца августа – начала сентября. Её пик приходится на последнюю пятидневку июля (рис. 8). В данный период происходит расселение первогодков у большинства особей: родившиеся в районе кольцевания птенцы и молодые птицы не остаются на данной территории (Носков и др., 2016).

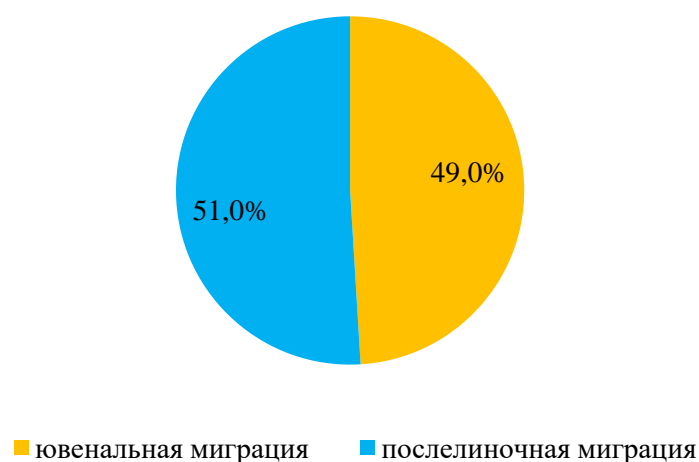


Рис. 7. Количественное соотношение первогодков большого пёстрого дятла, пойманных во время ювенальной и послелиночной миграций (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

Послелиночная миграция больших пёстрых дятлов также выражена, в этот период попадет 51% первогодков (рис. 7). Пролет проходит с конца августа до начала ноября (рис. 8), но наибольшее количество молодых дятлов попадает с 25 августа по 10 сентября.

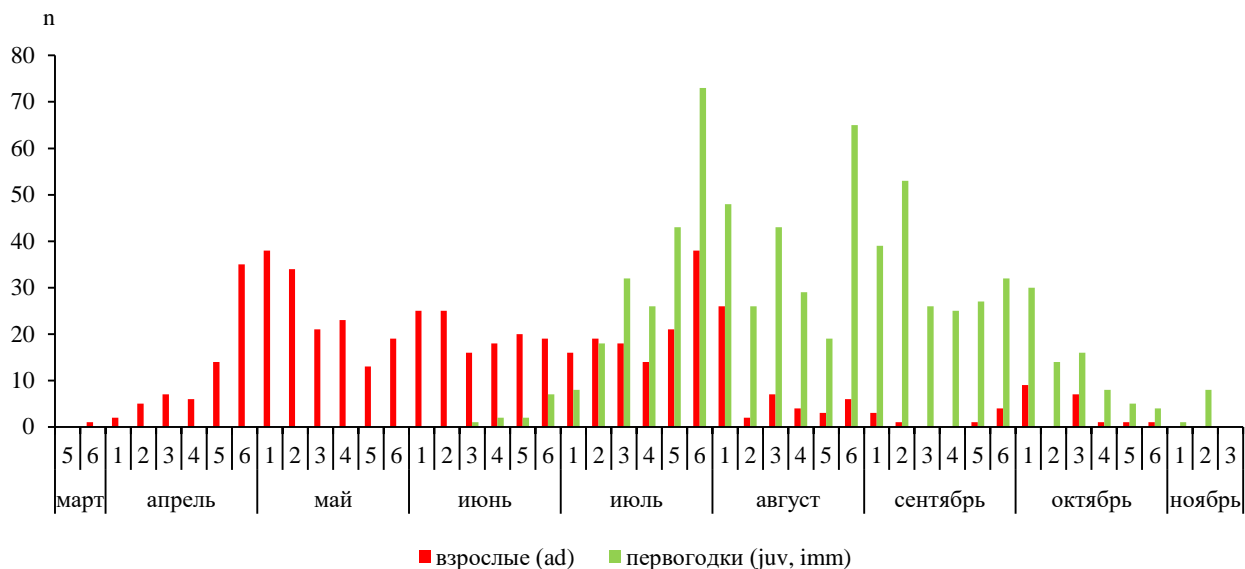


Рис. 8. Динамика миграций большого пёстро́го дятла (по данным отловов ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

Предбрачная миграция дятлов в районе ЛОС начинается во второй пятидневке апреля и может продолжаться до конца июня, однако в среднем заканчивается в середине мая (рис. 8) (Носков и др., 2016).

### **Сойка**

В годовом цикле годовиков сойки прослеживаются три периода миграционной активности: ювенальная, послелиночная и предбрачная миграции (Носков и др., 2020а).

Ювенальная миграция сойки выражена слабо: в отловах в летне-осенний сезон доля молодых птиц, совершающих ювенальные миграции, составила лишь 3,2% птиц за весь период кольцевания (рис. 9). Длится ювенальная миграция около 1,5 месяцев и проходит в период с июля по середину августа без явных пиков численности (рис. 10).



Рис. 9. Количественное соотношение годовиков сойки, пойманных во время ювенальной и послелиночной миграций (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

Основная часть отловленных в летне-осенний период особей приходится на послелиночную миграцию – 96,8% птиц (рис. 9). Послелиночная миграция молодых птиц наблюдается с конца августа по начало ноября и длится чуть более 2 месяцев (рис. 10). Наиболее активный пролет происходит в период с 20 сентября по 10 октября – в это время пролетает до 70% от общего числа мигрирующих соек (Шутенко, 1995).

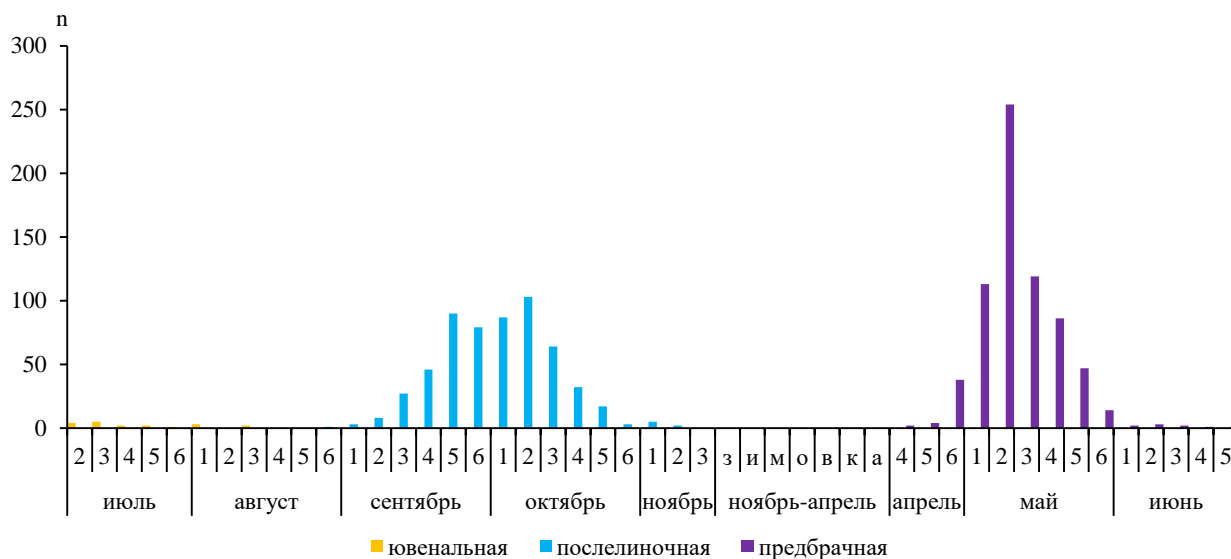


Рис. 10. Миграции сойки на первом году жизни (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

Предбрачная миграция первогодков начинается в конце апреля, достигает пика во второй пятидневке мая, и в основном заканчивается в конце этого месяца. Основной пролет длится в течение одного месяца – в мае, однако единичные особи попадают также в конце апреля и в течение всего июня.

### Московка

В первый год жизни у московки наблюдается три периода миграционной активности: ювенальная, послелиночная и предбрачная миграции (Носков и др., 2020а).

За всё время работы ЛОС в летне-осенний сезон доля отловленных первогодков московки, совершающих ювенальную миграцию, составила всего лишь 0,4% (рис. 11). Такое малое число отловленных молодых птиц связано с низкой численностью гнездящихся пар в районе исследования – московка внесена в Красную книгу Ленинградской области, где она гнездится редко (Бардин, 2018), также лишь эпизодически она гнездится и в границах г. Санкт-Петербург (Иовченко, 2020). Кроме того, в данный период московки передвигаются в основном высоко в кронах деревьев и не выходят за пределы леса, из-за чего редко попадает в орудия лова. Сроки ювенальной миграции московок в районе ЛОС разорваны на две волны: для ранних выводков ювенальная миграция начинается с конца июня и заканчивается в конце июля, у птиц из поздних выводков она проходит с конца августа до середины сентября (Носков и др., 2020а).

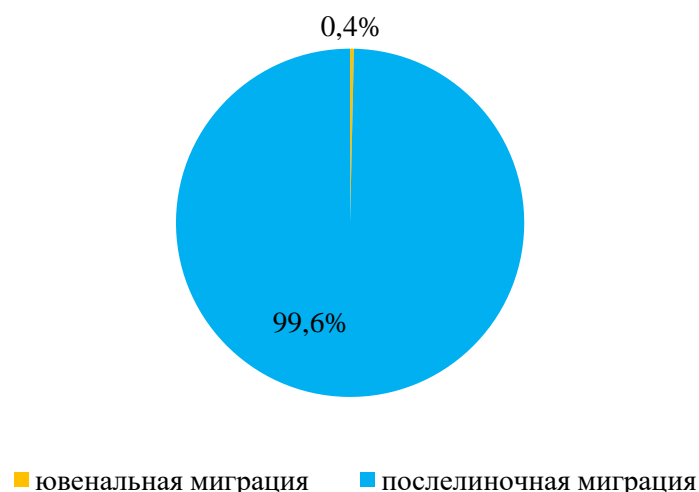


Рис. 11. Количественное соотношение первогодков московки, отловленных во время ювенальной и послелиночной миграций (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

В период послелиночной миграции на ЛОС отлавливается 99,6% первогодков московки (рис. 11). Послелиночная миграция у них проходит с середины августа до первой пятидневки ноября, однако в некоторые годы миграция продолжается и после завершения отлова и наблюдений (Носков и др., 2020а). Максимум птиц отлавливается с 6 по 20 сентября (рис. 12).

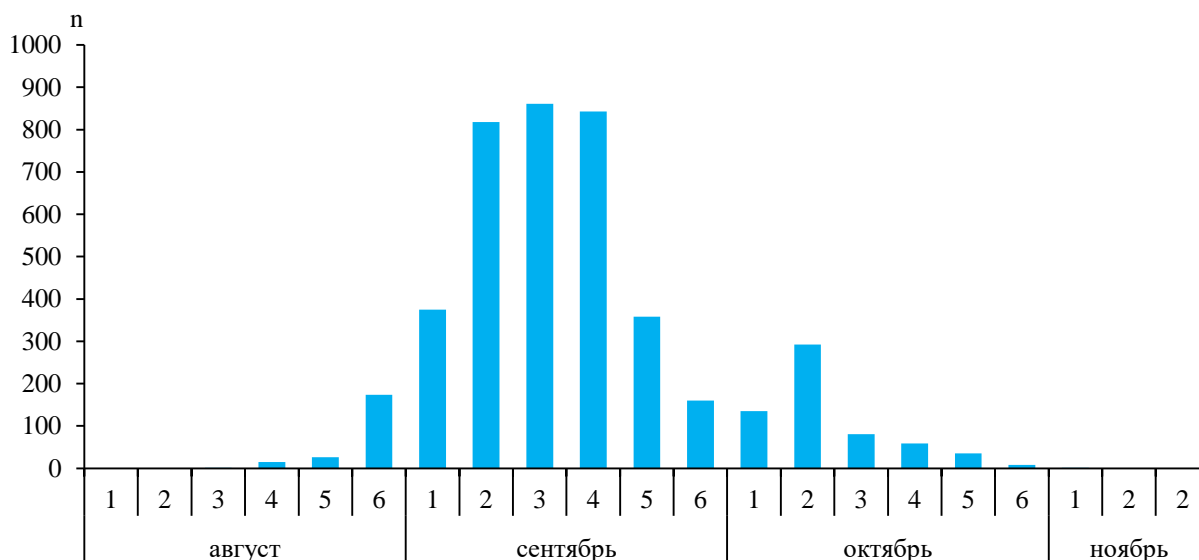


Рис. 12. Сроки послелиночной миграции первогодков московки (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

Предбрачная миграция московок не отражается в отловах, т. к. основной пролет проходит до начала функционирования ЛОС. Начинается предбрачная миграция с конца февраля – начала марта и продолжается до конца апреля (Носков и др., 2020а).

### **Обсуждение**

Таким образом, у выбранных для анализа видов птиц на первом году жизни отмечается три периода миграционной активности: ювенальная, послелиночная и предбрачная миграции,

выраженные в разной степени у данных видов. У большого пёстрого дятла ювенальная миграция сильно выражена, является обязательной в годовом цикле каждой особи и проходит в форме расселения молодняка, а в годы с высокой численностью может продолжаться вплоть до сентября (Носков и др., 2016). У сойки и москочки ювенальная миграция в районе исследования выражена слабо, что может быть связано с низкой численностью гнездящихся пар. Послелиночная миграция на первом году жизни выражена у всех трех видов. При этом вспышки численности мигрирующих первогодков у сойки и москочки наблюдаются именно в период послелиночных миграций, а у большого пёстрого дятла в некоторые годы могут проявляться также и во время ювенальных миграций.

Существует точка зрения, согласно которой инвазионные перелёты летальны для мигрантов (Дольник, 1975; Wynne-Edwards, 1962), однако многими учеными отмечено обратное весеннее движение птиц в годы значительных осенних перемещений для различных инвазионных видов, в том числе для большого пёстрого дятла (Ковалёв, 1996а) и для сойки с москочкой (Sokolov et al., 2002). Кроме того, нашими данными подтверждается, что предбрачная миграция в целом характерна как период миграционной активности в годовом цикле первогодков для всех модельных видов. Для большого пёстрого дятла и сойки она прослеживается по отловам, для москочки – по визуальным наблюдениям в период до начала отловов (Носков и др. 2020б).

### **3.2. Межгодовая динамика численности и возрастной состав мигрантов**

#### **Большой пёстрый дятел**

По данным отловов на ЛОС наблюдаются значительные межгодовые изменения численности мигрирующих больших пёстрых дятлов в летне-осенний сезон. В разные годы число отловленных дятлов варьировалось от нескольких особей до 140 птиц за сезон (рис. 13). Годы с большой численностью дятлов (больше 50 отловленных птиц): 1972 (n=140), 1974 (n=120), 1993 (n=64), 2001 (n=64), 2004 (n=58), 2013 (n=69).

Сравнение наших и литературных данных показывает, что некоторые годы с высокой численностью большого пёстрого дятла на ЛОС совпадают с таковыми на биостанции «Фрингилла» на Куршской косе Балтийского моря. Так, там также в период 1962–2013 гг. были вспышки численности дятлов в 1962 (Белопольский, 1967; Носков и др., 2016), 1972, 1974, 2001 и 2013 гг. (табл. 1) (Соколов и др., 2014; Sokolov et al., 2013).

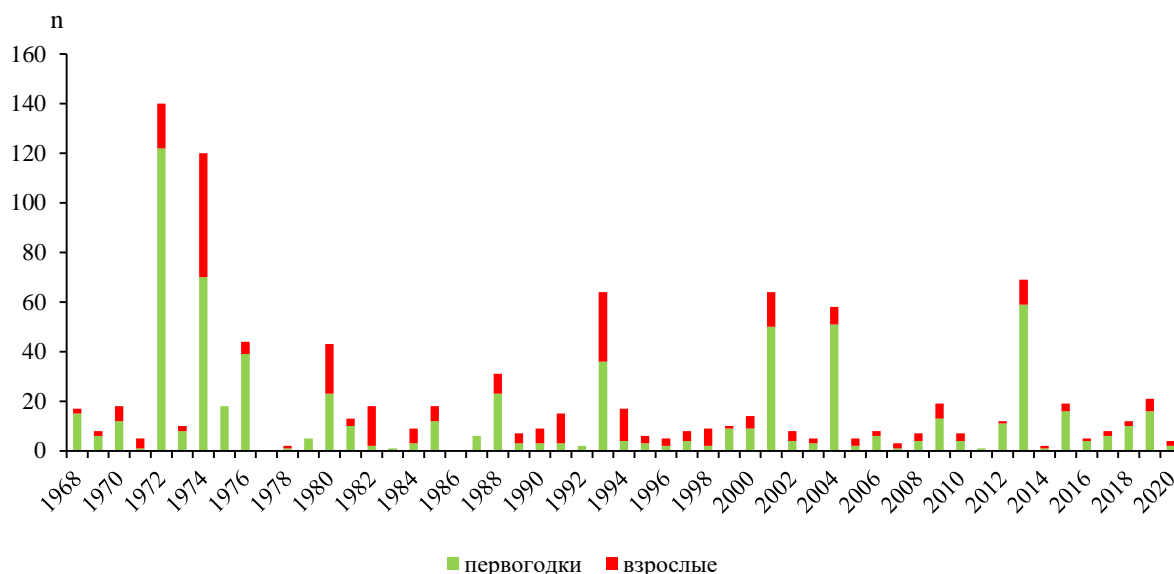


Рис. 13. Межгодовая динамика численности большого пёстрого дятла во время летне-осенних перемещений (по данным отловов на ЛОС).

Однако не все годы с высокой численностью на ЛОС и «Фрингилле» совпадают. Так, в 1993 и 2004 гг. на ЛОС отлавливалось значительное количество дятлов, при этом на Куршской косе их число в эти годы было очень малое ( $n=9$  и  $n=41$  соответственно). Аналогична и обратная ситуация: на «Фрингилле» в 1968 ( $n=181$ ), 1999 ( $n=152$ ), 2009 ( $n=117$ ), 2012 ( $n=178$ ) гг. отмечалось большое число мигрирующих дятлов, а на ЛОС в эти годы всплеск численности не наблюдалось.

Соотношение молодых и взрослых дятлов в период летне-осенних миграций колеблется в разные годы: в некоторые годы взрослые составляют более половины от мигрирующих особей (1982, 1991, 1994 гг. и др.), в некоторые – вообще отсутствуют (1975, 1987, 1979 гг. и др.) (рис. 13). В годы с высокой численностью дятлов через ЛОС мигрирует немного больше взрослых особей, чем через биостанцию «Фрингилла», однако в обеих точках преобладают молодые мигранты (табл. 1).

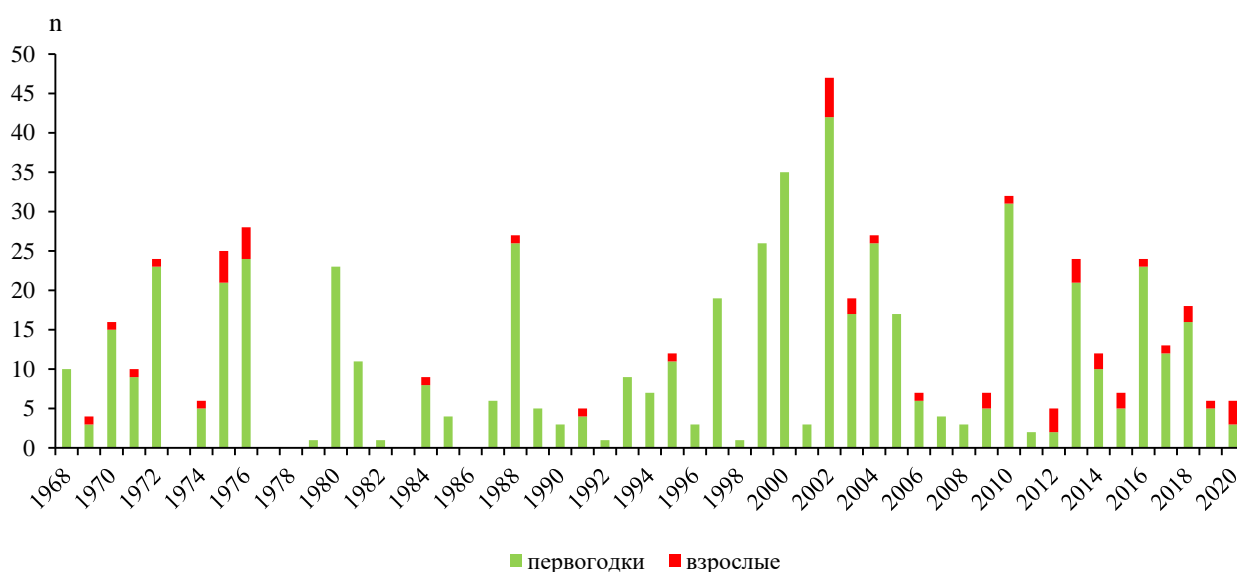
Таблица 1. Количество отловленных молодых и взрослых больших пёстрых дятлов в годы с высокой численностью на ЛОС и биостанции «Фрингилла» (Соколов и др., 2014).

год	место	июнь-июль		август		сентябрь		октябрь		весь период	
		ad	juv	ad	juv	ad	juv	ad	juv	ad	juv
1972	Фрингилла	2	8	0	17	0	93	4	35	6 (4%)	153 (96%)
	ЛОС	9	5	4	36	4	67	1	14	18 (13%)	122 (87%)
1974	Фрингилла	12	18	15	61	8	57	3	22	38 (19%)	158 (81%)
	ЛОС	27	12	10	18	2	29	11	11	50 (42%)	70 (58%)
2001	Фрингилла	19	92	7	151	4	162	1	14	31 (7%)	419 (93%)
	ЛОС	12	18	2	10	0	19	0	3	14 (22%)	50 (78%)
2013	Фрингилла	1	7	0	68	0	27	0	7	1 (1%)	109 (99%)
	ЛОС	9	40	0	11	0	3	1	5	10 (14%)	59 (86%)

## Сойка

На ЛОС численность отлавливаемых соек в период послелиночной миграции колеблется в разные годы от 0 до 47 особей (рис. 14). Наибольшее количество соек в период с середины августа по начало ноября отлавливались в 1975 (n=25), 1976 (n=28), 1988 (n=27), 1999 (n=26), 2000 (n=35), 2002 (n=47), 2004 (n=27), 2010 (n=32) гг.

За период 1968–2002 гг. совпали некоторые годы с высокой численностью данного вида на ЛОС и на Куршской косе – это 1975 и 1999 гг., когда на «Фрингилле» было поймано 102 и 396 соек соответственно. Однако в некоторые годы с высокой численностью на ЛОС (рис. 14) на «Фрингилле» в осенний период отлавливалось мало молодых соек: 1976 (n=0), 1988 (n=3), 2000 (n=4) (Sokolov et al., 2002).

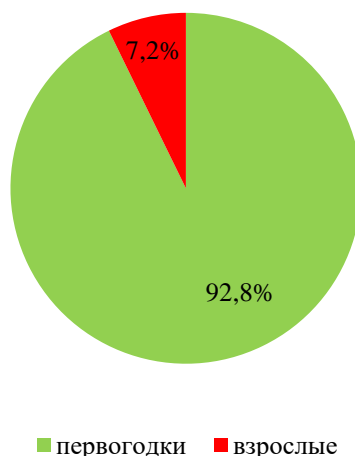


*Рис. 14.* Межгодовая динамика численности сойки во время послелиночных миграций (по данным отловов на ЛОС).

Среди мигрирующих в период послелиночной миграции соек преобладающее большинство – первогодки, составляющие 92,8% отловов. Взрослые птицы в период послелиночной миграции отлавливаются гораздо реже, средняя доля их в отловах равна 7,2% (рис. 15).

Соотношение молодых и взрослых соек отличается в разные годы. Так, в некоторые годы в летне-осенний сезон 100% отловов составляют первогодки, а взрослые птицы не встречаются совсем (1981, 1982, 1997, 1999, 2000 гг. и др.) (рис. 14).





*Рис. 15.* Возрастной состав соек, отловленных в период послелиночной миграции (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

Считается, что взрослые сойки участвуют в осенних перемещениях из-за внешних причин, таких как отсутствие кормовых ресурсов (неурожай дуба, лещины) и разрушение гнездовых биотопов (вырубка лесов, лесные пожары). В остальное время они ведут оседлый образ жизни, обитая на гнездовых участках, и лишь зимой расширяя свою территорию жизнедеятельности (Носков и др., 2020а).

### **Московка**

Численность летящих в период послелиночной миграции москочков на ЛОС сильно колеблется из года в год. В годы с минимальной численностью (1979, 1982, 2007, 2011 гг. и др.) отлавливается всего до десятка особей. Наибольшее количество москочков было поймано в 1972 (n=288), 1976 (n=456), 1983 (n=526), 2001 (n=762), 2015 (n=365) гг. (рис. 16).

За период 1968–2002 гг. и на ЛОС, и на биостанции «Фрингилла» численность москочки была высока в 1972 и 1983 гг., когда на «Фрингилле» было поймано 955 и 4551 москочка соответственно. Когда на ЛОС было много москочков – в 1976 и 2001 гг. – на «Фрингилле» было отловлено, соответственно, лишь 35 особей и 595 (заметно меньше, чем в годы наиболее массовых инвазий). И наоборот: в некоторые годы, когда на «Фрингилле» были вспышки численности москочков – в 1989 (n=3387), 1990 (n=2071), 1991 (n=1420), 1993 (n=1024), 1995 (n=1023), 2002 (n=1862) (Sokolov et al., 2002; Markovets, Sokolov, 2002) – на ЛОС вспышек не наблюдалось.

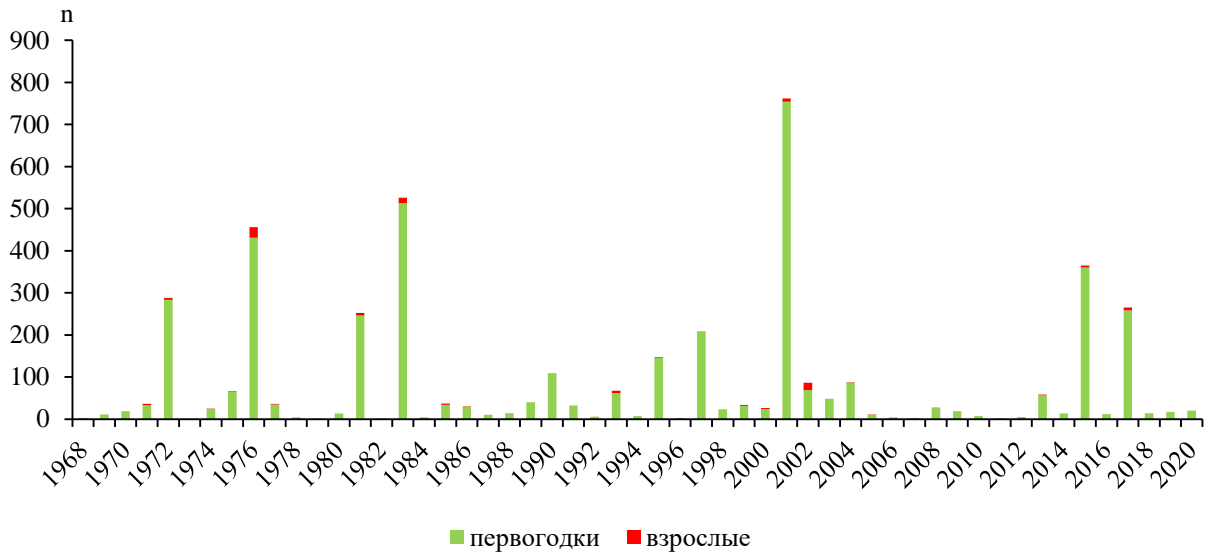


Рис. 16. Межгодовая динамика численности московки во время послелиночных миграций (по данным отловов на ЛОС).

В отловах москотов в период послелиночной миграции значительно преобладают первогодки, доля которых составляет 97,4%. Взрослые, соответственно, составляют гораздо меньшую часть отловленных в летне-осенний сезон птиц – 2,6% (рис. 17).

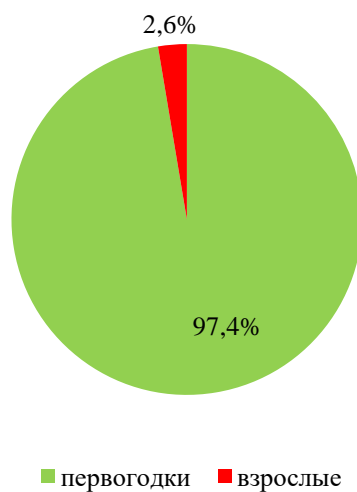


Рис. 17. Возрастной состав москотов, отловленных в период послелиночной миграции (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

В некоторые годы взрослые москотов вообще не отлавливаются во время послелиночной миграции (1990, 1997, 2003, 2017 гг. и др.) (см. рис. 16).

Низкая доля взрослых в отловах в этот период, возможно, объясняется тем, что часть взрослых особей после удачного размножения переходит к оседлому образу жизни при условии достаточного урожая семян хвойных – их основного зимнего корма (Носков и др., 2020б; Рябицев, 2020а).

## Обсуждение

Таким образом, у всех трех модельных видов выявлены вспышки численности мигрирующих особей в разные годы в летне-осенний период, что характерно для инвазионных видов птиц (Лэк, 1957) и подтверждается данными кольцевания на ЛОС.

Выявлено, что некоторые годы с высокой численностью мигрирующих особей модельных видов на ЛОС совпадают с таковыми на биостанции «Фрингилла» на Куршской косе Балтийского моря. Можно предположить, что в такие годы птицы с юго-восточного Приладожья мигрируют вдоль побережья Балтийского моря на юго-запад в Европу. С одной стороны, например, для большого пёстрого дятла исследованиями выявлена положительная связь между зимней и гнездовой численностью птиц в еловом биотопе в Карелии (заповедник «Кивач») и летне-осенней численностью птиц в Прибалтике (Соколов и др., 2014; Sokolov et al., 2013), что может свидетельствовать о том, что инвазионные мигранты имеют северное происхождение. С другой стороны, для другого модельного вида – московки – теми же авторами (Markovets, Sokolov, 2002) предполагается, что птицы, прилетающие в район Балтики в годы инвазий, имеют не только северное происхождение, но также частично могут принадлежать к восточным популяциям, населяющим территорию до Урала, и, возможно, даже Западную Сибирь. Поэтому точно сказать, откуда летят мигранты в годы инвазий, пока невозможно, т. к. нет доказательств в виде возвратов от окольцованных птиц. Кроме того, инвазии характерны не только для территории Европы. Так, например, известны налеты московок и соек на юг Западной Сибири (Чернышов, 2011б, 2011в).

Несмотря на то, что некоторые годы инвазий у разных видов совпадали на ЛОС и на «Фрингилле», другие годы, напротив, значительно различаются. Так, например, в 2004 г. на ЛОС отмечена вспышка численности большого пёстрого дятла, кроме отловов, по визуальным наблюдениям на ЛОС зарегистрировано 3647 птиц (Носков и др., 2006), но не в Прибалтике (Соколов и др., 2014). Во время инвазии в 2004 г. Приладожье дятлы избегали ельников, но массово концентрировались в сосняках, где в том году наблюдалось обильное плодоношение – урожай сосновых шишек достигал 5 баллов по пятибалльной шкале Каппера, а у ели не превышал 1 балла. За период с июля по октябрь численность больших пёстрых дятлов в районе исследования многократно увеличилась за счёт вселенцев, занимающих пустые территории, и лишь к зиме численность дятлов начала снижаться (Ковалёв, 2010). Таким образом, в случае, когда в Приладожье происходили вспышки численности какого-либо вида, а в Прибалтике они не наблюдались, можно предположить, что птицы просто не долетали так далеко на юго-запад, а оставались на зимовку севернее в местах с обильными кормовыми ресурсами и низкой плотностью территориальных особей.

Также многочисленны года, когда в Европе (в т. ч. в Прибалтике) происходили инвазии различных видов, а в Приладожье они не отмечались. Например, в 2019 г. произошла крупнейшая инвазия сойки в Европу, когда в один день с одной точки было насчитано 42 тыс. мигрирующих особей (Kleinschmidt, 2020), однако на ЛОС в 2019 г. не наблюдалось массовой осенней миграции соек. Откуда прилетело такое большое количество птиц в Европу – неизвестно. Возможно, что в разные годы инвазионные мигранты летят из разных территорий и имеют различное происхождение. При этом стоит отметить, что несмотря на то, что осенью 2019 г. не было массового осеннего пролета соек на Северо-Западе, весной 2020 г. как на ЛОС (по нашим данным), так и в Карелии в заповеднике «Кивач» (Яковлева, Сухов, 2020) отмечены массовые перемещения первогодков соек. Похожая ситуация отмечалась и в некоторые другие годы, когда численность во время весенней миграции значительно превышала численность, зарегистрированную осенью предыдущего года.

Примечательно, что у большого пёстрого дятла и московки совпадают некоторые годы инвазий: 1972 и 2001 гг., что, возможно, связано с их сходной пищевой специализацией в зимнее время – оба вида питаются семенами хвойных. Совпадение годов инвазии у разных видов уже также отмечалось другими авторами (Sokolov et al., 2002). Например, у большого пёстрого дятла и клеста-еловика, также специализирующегося на питании семенами ели, в 1962 г. на Куршской косе совпали пики кочёвок и направление перемещений (Белопольский, 1967). Для большого пёстрого дятла, как уже было отмечено в Обзоре литературы, последними исследованиями (Linden et al., 2011) выявлено, что урожайность ели в предыдущую осень положительно влияет на рост популяции, что, вероятно, происходит из-за лучшей зимней выживаемости и низкой эмиграции птиц при обилии кормов. Следовательно, после лет с хорошим урожаем ели численность гнездящихся дятлов возрастает, т. к. больше особей выживают зимой и, соответственно, больше птиц размножается весной, что приводит к появлению большого количества молодых в популяции, которые могут принять участие в летне-осенней инвазии (Соколов и др., 2014; Sokolov et al., 2013). Такой же механизм инвазии наблюдается и у других нерегулярных мигрантов, в том числе у московки (Sokolov et al., 2002).

Считается, что в инвазиях принимают участие преимущественно молодые особи (Лэк, 1957). После анализа возрастного состава мигрантов у модельных видов выяснилось, что у сойки и московки в период послелинных миграций, как в годы инвазий, так и в малочисленные годы, в отловах преобладают первогодки – более 90%. Преобладание в данный период отловленных первогодков объясняется, например, для московки тем, что в годы удачного размножения образуется большое количество нетерриториальных особей с низким социальным статусом, которые на зимовку отлетают в регионы с более мягким климатом. При этом отмечается, что миграции части москочков происходят ежегодно, а количество мигрантов

зависит от успешности размножения и выживаемости территориальных особей, что во многом определяется урожаем семян хвойных (Бардин и др., 1986). Таким образом, для части молодых москочек миграции обязательны на первом году жизни, при этом имеется обратная весенняя миграция, т. е. часть особей являются перелетными. Взрослые же особи ведут оседлый образ жизни, а небольшое количество их среди мигрантов – это не достигшие ранга территориальных, а также гнездившиеся в районах с неустойчивым населением особи (Бардин и др., 1986).

У большого пёстрого дятла в отдельные годы с высокой численностью около половины мигрирующих особей – взрослые. Большая доля взрослых дятлов также отмечена во время летне-осенних кочёвок на юге Западной Сибири – там молодых насчитывалось в 2,2 раза больше, чем взрослых (Чернышов, 2011а). Возможно, большая доля взрослых в некоторые годы связана с тем, что в послелиночных миграциях у большого пёстрого дятла помимо первогодков участвуют также птицы второго года жизни, не успевшие найти постоянного участка обитания. В литературе указывается, что значительная часть особей лишь в конце первого – начале второго годов жизни передвигаются по территории и оседают в зонах обильного плодоношения хвойных. Кроме того, причиной эмиграции взрослых дятлов могут стать негативные внешние факторы, а именно недостаток корма или разрушение местообитаний (Носков и др., 2016).

### **3.3. Жировые резервы мигрирующих птиц**

#### **Большой пёстрый дятел**

Для молодых больших пёстрых дятлов в период послелиночной миграции не характерно жиронакопление – большинство (75,6%) особей мигрируют без жировых резервов, что соответствует 1 баллу жирности (нет жира) (рис. 18). Среди взрослых птиц также преобладают мигранты, не имеющие жировые резервы (61,1%), но также некоторая часть особей имеет жировые резервы (4 балл жирности у 16,7% отлавливаемых птиц). Однако средний балл жирности молодых дятлов в период послелиночной миграции – 1,6 балла, взрослых – 1,8 балла.

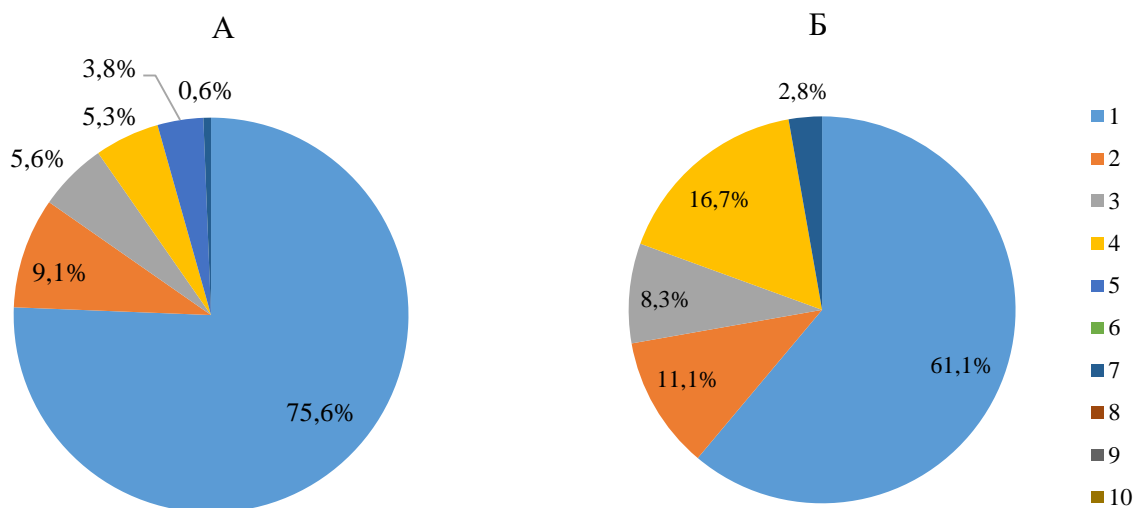


Рис. 18. Жировые резервы большого пёстрого дятла в период послелинчной миграции (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

А – первогодки (n=320), Б – взрослые (n=36).

Для периода предбрачной миграции наблюдается несколько иная картина: без жира летят также большинство птиц (58,1%), но часть птиц мигрируют с небольшими запасами жира (10,2% с 2 баллами жирности, 11,3% имеют 3 балл, 10,8% – 4 балл) (рис. 19). Средний балл жирности больших пёстрых дятлов в период предбрачной миграции – 2,1 балла.

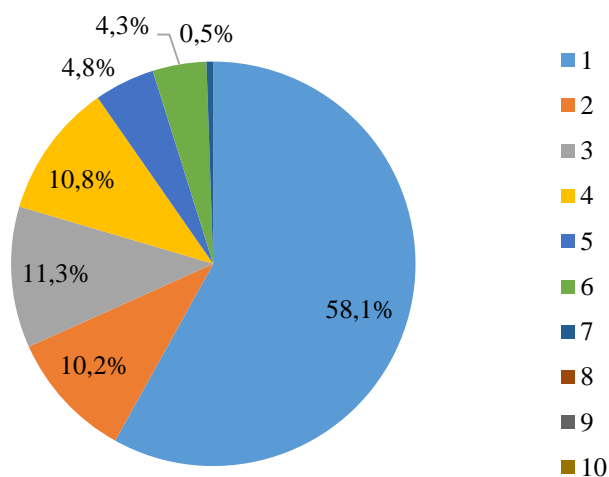


Рис. 19. Жировые резервы большого пёстрого дятла в период предбрачной миграции (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.) (n=186).

## Сойка

Для мигрирующих в период послелиночных миграций соек не характерно жиронакопление: 90% как молодых, так и взрослых особей летят с крайне низкими жировыми резервами (1 и 2 балла) (рис. 20). Средний балл жирности, соответственно, у первогодков – 1,5 балла, у взрослых – 1,1 балла.

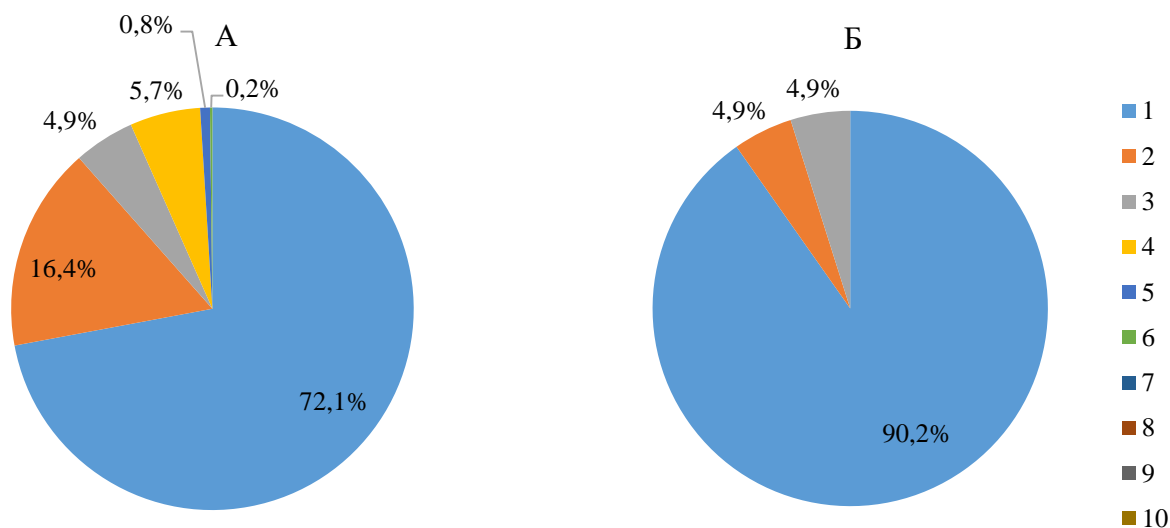


Рис. 20. Жировые резервы сойки в период послелиночной миграции  
(ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

А – первогодки (n=512), Б – взрослые (n=41).

В период предбрачной миграции также подавляющее большинство (более 90%) соек перемещаются без жировых резервов – 1 и 2 балла (рис. 21). Средний балл жирности – 1,4 балла.

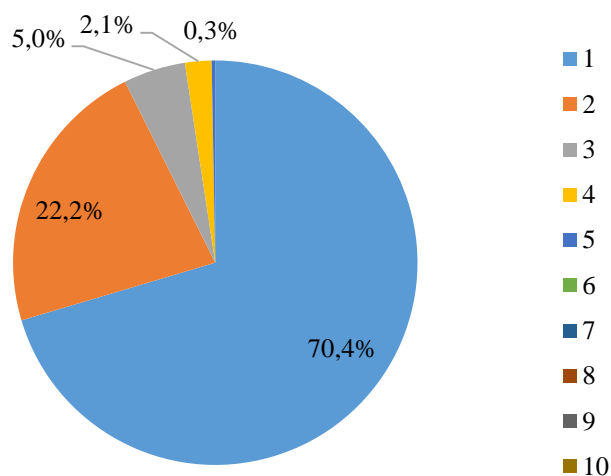


Рис. 21. Жировые резервы сойки в период предбрачной миграции  
(ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.) (n=706).

## Московка

Как для первогодков, так и для взрослых москочек в период послелиночных миграций характерно жиронакопление: примерно равная доля особей перемещаются с 1, 2, 3, 4 и 5 баллами жирности (рис. 22). Средний балл жирности у молодых москочек в данный период – 3,4 балла, у взрослых – 3,3 балла.

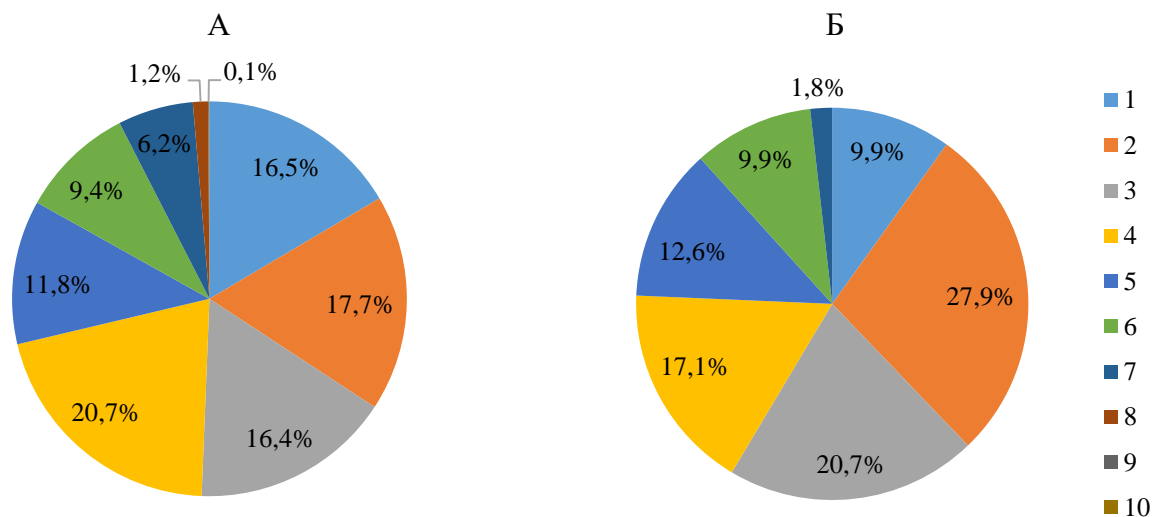


Рис. 22. Жировые резервы москочки в период послелиночной миграции (ЛОС, сумма за 1968–2020 гг.).

А – первогодки (n=3853), Б – взрослые (n=111).

## Обсуждение

Таким образом, данные по жирности большого пёстрого дятла и сойки в летне-осенний сезон показывают, что для этих видов не отмечено жиронакопление как один из показателей миграционного состояния, характерный для регулярных миграций (Berthold, 1996). Не выявлено оно у данных видов и в период весенних предбрачных миграций. Некоторыми авторами (Носков, 1981; Носков, Рымкевич, 2008; Носков, Рымкевич, 2010) считается, что для данных видов характерен блуждающий тип миграционного поведения, при котором миграционная активность возникает в ответ на непосредственное влияние факторов среды. При таком типе миграционного поведения обязательный период подвижности отсутствует, а генетически закреплена лишь потенциальная возможность миграционной активности, которая возникает чаще всего при дефиците кормов или отсутствии условий для гнездования.

Москочки же, как молодые, так и взрослые особи, показывают большую склонность к накоплению жировых резервов в период послелиночных миграций – средний балл жира у них в два раза больше, чем таковой у больших пёстрых дятлов и соек (3,4 балла у москочек против 1,6 и 1,5 балла у дятла и сойки соответственно). Такое явление характерно для кочующих видов, для которых миграционная активность является обязательной в годовом цикле, при



этом передвижения их обычно протекают в виде последовательных и незначительных по дальности перемещений с небольшими жировыми запасами (Носков, Рымкевич, 2008). Ранее по результатам исследований на ЛОС также уже было отмечено жиронакопление москочек в период послелиночных миграций, которое было сходно с таковым у типичных мигрантов. (Бояринова и др., 2009). Теми же авторами экспериментально доказано, что у инвазионных видов существует фотопериодическая регуляция сроков начала перемещений (Бабушкина, Бояринова, 2009), характерная для регулярных мигрантов (Berthold, 1996). В ходе эксперимента с одним из инвазионных видов – ополовником – все испытуемые особи в зависимости от фотопериодических условий продемонстрировали увеличение двигательной активности, соответствующее осенней и весенней миграции, а также жиронакопление (Бабушкина, Бояринова, 2009; Бояринова и др., 2009). Среди исследованных видов по способности к жиронакоплению москочка близка к типичным мигрантам и более адаптирована к совершению миграций, чем большой пёстрый дятел и сойка, для которых жиронакопление не характерно.

Из вышесказанного можно сделать вывод, что инвазионные виды сохраняют базовые эндогенные механизмы регуляции сезонных явлений годового цикла, но, в отличие от регулярных мигрантов, у которых ведущую роль играют эндогенные факторы (Носков, Рымкевич, 2008), для этих видов большее значение имеют внешние факторы (прежде всего, состояние пищевых ресурсов).

Максимально приближенной к правильному пониманию механизма возникновения инвазий у видов, специализированных на питании семенами древесных пород, нам представляется модель, предложенная и проверенная для большого пёстрого дятла А. Линденом с соавторами (Linden et al., 2011). Согласно данной модели, наличие еловых шишек предыдущей осенью оказывает сильное положительное влияние на рост популяции. Вероятно, это связано со снижением зимней смертности и снижением уровня эмиграции в результате обилия пищи. Высокая численность гнездящихся птиц способствует высокой численности молодых птиц и общему росту популяции. Интенсивность миграции хорошо объясняется отсутствием еловых шишек в текущий сезон и увеличивается пропорционально плотности населения.

## ВЫВОДЫ

1. У модельных видов на первом году жизни отмечается три периода миграционной активности: ювенальная, послелиночная и предбрачная миграции, выраженные в разной степени. Ювенальная миграция в районе исследований у большого пёстрого дятла хорошо выражена, у сойки и москочки – очень слабо. Послелиночная и предбрачная миграции прослеживаются у первогодков всех модельных видов.

2. Для всех модельных видов отмечаются вспышки численности мигрирующих особей в разные годы в летне-осенний период, что типично для инвазионных видов птиц. Такие массовые миграции первогодков у сойки и москочки наблюдаются в период послелиночных миграций, а у большого пёстрого дятла в некоторые годы могут проявляться также и во время ювенальных миграций.

3. Некоторые годы со вспышками численности совпадают на ЛОС и на биостанции «Фрингила» на Куршской косе Балтийского моря. Можно предположить, что в такие годы птицы с юго-восточного Приладожья мигрируют вдоль побережья Балтийского моря на юго-запад в Европу. В другие годы инвазии на ЛОС и биостанции «Фрингила» не совпадают, что может быть обусловлено по крайней мере двумя причинами. Во-первых, разным происхождением птиц и направлением их миграций. Во-вторых, тем, что в некоторые годы птицы просто не долетали так далеко на юго-запад, а оставались на зимовку севернее или восточнее в местах с обильными кормовыми ресурсами и низкой плотностью территориальных особей.

4. У большого пёстрого дятла и москочки совпадают некоторые годы инвазий, что, вероятно, связано с их сходной пищевой специализацией в зимнее время – оба вида питаются семенами хвойных деревьев.

5. Анализ возрастного состава мигрантов у модельных видов показал, что у сойки и москочки в период послелиночных миграций, как в годы инвазий, так и в годы с небольшой численностью, в отловах преобладают первогодки. Низкая доля взрослых в данный период связана с тем, что половозрелые особи ведут оседлый образ жизни. У большого пёстрого дятла в отдельные годы с высокой численностью около половины мигрирующих особей – взрослые, что, возможно, объясняется участием в перемещениях помимо первогодков также птиц второго года жизни, не успевших найти постоянный участок обитания.

6. Среди исследованных видов по способности к жиронакоплению москочка близка к типичным мигрантам и более адаптирована к совершению миграций. Для большого пёстрого дятла и сойки жиронакопление не характерно, миграции у них проходят в форме блужданий.

7. Большой пёстрый дятел, сойка и московка специализируются на питании в течение большей части года семенами древесных пород, для которых характерна большая межгодовая изменчивость урожая. На основе анализа литературных источников механизм возникновения инвазий выглядит следующим образом: после зимы с высоким урожаем семян и, как следствие, хорошей выживаемости птиц в зимний период, к размножению приступает большое число взрослых особей, что приводит к повышенной плотности популяции. При высокой плотности и низком урожае этого года, возникает недостаток кормовых ресурсов, а также увеличивается частота территориальных конфликтов, что вынуждает молодых птиц мигрировать.

8. Из вышесказанного можно сделать вывод, что инвазии – это не отдельный тип миграций, а лишь крайнее проявление сезонной миграционной активности модельных видов в ответ на неурожай семян деревьев, на питании которыми они специализируются. При этом инвазионные виды сохраняют базовые эндогенные механизмы регуляции сезонных явлений годового цикла, но, в отличие от регулярных мигрантов, у которых ведущую роль играют эндогенные факторы, для этих видов большее значение имеют внешние факторы (в первую очередь, пищевые ресурсы).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афанасьева Г. А., Мытарева И. А. Банк данных Ладожской орнитологической станции // Орнитологические исследования в Приладожье / Под ред. Н. П. Иовченко. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2005. С. 6–17.
2. Бабушкина О. В., Бояринова Ю. Г. Экспериментальное исследование явлений годового цикла у птиц – нерегулярных мигрантов // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2009. С. 173–174.
3. Бардин А. В. Поведение синиц и поползней при запасании корма // Вестн. Ленингр. ун-та, 1975. №15. С. 7–14.
4. Бардин А. В., Резвый С. П., Шаповал А. П. К вопросу о причинах инвазий у московки // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л., 1986. Т. 1. С. 59–60.
5. Бардин А. В., Резвый С. П. Инвазии птиц: два подхода к проблеме // 12-я Прибалт. орнитол. конф.: Тез. докл. Вильнюс, 1988. С. 13–14.
6. Бардин А. В. Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* долбит сосновые шишки в июне // Рус. орнитол. журн., 1996. Т. 5. Экспресс-вып. №1. С. 4–5.
7. Бардин А. В. Московка *Parus (Periparus) ater* Linnaeus // Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, 2018. С. 465–466.
8. Белик В. П., Маловичко Л. В., Комаров Ю. Е., Музаев В. М., Федосов В. Н., Пименов В. Н. Новая инвазия сибирской кедровки в Южную Россию в 2008/2009 году // Стрепет, 2009. № 7. С. 36–49.
9. Белопольский Л. О. Спорадические миграции некоторых видов птиц на Куршской косе и попытка объяснения их причин // Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин, 1967. С. 203–209.
10. Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях // Орнитология, 1962. Вып. 4. С. 394–407.
11. Бояринова Ю. Г., Бабушкина О. В., Филимонова Н. С. Экология осенних перемещений у так называемых «инвазионных» видов птиц: масса тела и жировые запасы // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2009. С. 187–188.
12. Бояринова Ю. Г., Бабушкина О. В. Реальны ли экологические отличия инвазионных видов птиц от типичных мигрантов? (на примере длиннохвостой синицы *Aegithalos c. caudatus*) // Экология, 2010. № 5. С. 383–388.
13. Бутьев В. Т., Фридман В. С. Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные, Козодоеобразные,

Стрижеобразные. Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные / Бутьев В. Т., Зубков Н. И., Иванчев В. П. и др. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 328–353.

14. Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука, 1976. 191 с.

15. Воинственский М. А. Черная синица или московка, *Parus ater* L. // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. М.: Советская наука, 1954. Т. 5. С. 744–749.

16. Галушин В. М., Лихопек Е. А., Логунова Ф. Н., Рубинштейн Н. А. Большие пёстрые дятлы в добыче сапсанов на Ямале // Уч. зап. Красноярск. ГПИ. Вып. 5. Красноярск, 1963. С. 76–84.

17. Гладков Н. А. Большой пёстрый дятел // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. М.: Советская наука, 1951. Т. 1. С. 575–585.

18. Добрынин А. П., Комиссарова М. Г. Самые северные дубравы России. Вологда, 2012. 188 с.

19. Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.

20. Дольник В. Р., Паевский В. А. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М., 1976. С. 73–81.

21. Дуб черешчатый / Википедия – свободная энциклопедия, 2006. URL: [https://ru.wikipedia.org/wiki/Дуб\\_черешчатый/](https://ru.wikipedia.org/wiki/Дуб_черешчатый/) (дата обращения: 10.04.2021). (Карта по: Boratyński A. Podstawy systematyki dębów. Quercus. (Fundamentals of oak systematics. Quercus.). Ośrodek Kultury Leśnej, Gołuchów, 1995. P. 27–37.)

22. Зимин В. Б. Факторы, влияющие на размещение гнёзд дятлов в Карельской тайге // Конф. молодых биологов Карелии: Тез. докл. Петрозаводск, 1968. С. 112–113.

23. Зимин В. Б., Сазов С. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В., Анненков В. Г., Яковлева М. В. Орнитофауна Карелии / Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. 220 с.

24. Иванчев В. П. Хищничество большого пёстрого дятла *Dendrocopos major* / Окск. запов. Вып. 20. Рязань, 2000. С. 107–127.

25. Иовченко Н. П. Фауна позвоночных животных. Птицы // Экосистемы заказника «Раковые озёра»: история и современное состояние / Под ред. Н. П. Иовченко. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та., 2011. С. 76–190 и 278–296.

26. Иовченко Н. П. Фауна позвоночных животных. Птицы // Природа заказника «Северное побережье Невской губы» / Под ред. Е. А. Волкова, Г. А. Исаченко, В. Н. Храмцов. СПб., 2020. С. 156–183.

27. Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с.
28. Ковалёв В. А. Весенняя подвижность больших пёстрых дятлов в юго-восточном Приладожье // Беркут, 1996а. Т. 5. Вып. 2. С. 147–151.
29. Ковалёв В. А. Особенности постовенальной линьки большого пёстрого дятла // Беркут, 1996б. Т. 1. № 1. С. 39–43.
30. Ковалёв В. А. Об инвазии больших пёстрых дятлов на востоке Ленинградской области в 2004 году // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России, 2010. Вып. 8. С. 80–83.
31. Ковалёв В. А. Большой пёстрый дятел // Атлас гнездящихся птиц европейской части России / Под ред. М. В. Калякина, О. В. Волцит. М.: Фитон XXI, 2020. С. 496–498.
32. Ковалёв В. А., Смирнов О. П. Большой пёстрый дятел (*Dendrocopos major* L.) // Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания / Под ред. Г. А. Носкова, С. П. Резвого. СПб., 1995. С. 107–108.
33. Комиссарова М. Г. О стихийно меняющемся ареале дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) / Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки, 2013. № 3. С. 56–58.
34. Кумари Э. В. Налет сибирских ореховок в Европейскую часть СССР осенью 1954 г. // Труды Зоол. ин-та, 1957. Вып. 9. С. 119–128.
35. Кумари Э. В. Инвазия сибирских ореховок в Европу осенью 1968 года // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. мигр. птиц. № 7. Тарту, 1972. С. 58–81.
36. Ладожская орнитологическая станция / Лаборатория Экологии и охраны птиц СПбГУ, 2021. URL: <http://www.ladogabirds.org/> (дата обращения: 28.03.2021).
37. Лэк Д. Численность животных и её регуляция в природе. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1957. 404 с.
38. Маловичко Л. В. Сойка // Атлас гнездящихся птиц европейской части России / Под ред. М. В. Калякина, О. В. Волцит. М.: Фитон XXI, 2020. С. 579–581.
39. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. В 2-х томах. Т. 1. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983а. 480 с.
40. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. В 2-х томах. Т. 2. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983б. 504 с.
41. Мензбир М. А. Миграции птиц с зоогеографической точки зрения: научно-популярный очерк. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 109 с.

42. Мешков М. М., Урядова Л. П., Щеблыкина Л. С. Инвазионные виды птиц на территории Псковской области // Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1976. С. 152–156.
43. Нанкинов Д. Н. Клётс-еловик *Loxia curvirostra* в Болгарии и обсуждение его миграции, гнездования и питания // Рус. орнитол. журн, 2013. Т. 22. Экспресс-вып. № 875. С. 1185–1205.
44. Носков Г. А., Гагинская А. Р. К методике описания состояния линьки у птиц // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту, 1972. Вып. 7. С. 154–163.
45. Носков Г. А., Бардин А. В., Резвый С. П. О терминологии в описании территориального поведения птиц // Матер. Всесоюзн. конф. по мигр. птиц. М., 1975. С. 59–64.
46. Носков Г. А. К вопросу об эволюции территориального поведения так называемых «оседлых» видов воробьиных птиц // Биоценотические отношения организмов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. С. 163–176.
47. Носков Г. А. Тип миграционной активности и структура местного населения воробьиных птиц // 10-я Прибалт. орнитол. конф.: Тез. докл. Рига, 1981. Вып. 1. С. 156–160.
48. Носков Г. А., Зимин В. Б., Резвый С. П., Рымкевич Т. А., Лапшин Н. В., Головань В. И. Птицы Ладожского орнитологического стационара // Экология птиц Приладожья / Под ред. Г. А. Носкова. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. С. 3–86.
49. Носков Г. А., Рымкевич Т. А., Смирнов О. П. Ловля и содержание птиц. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 6. Л., 1984. 280 с.
50. Носков Г. А., Резвый С. П., Рычкова А. Л., Смирнов О. П. О миграциях сибирской кедровки (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos*) на северо-западе России и в прилегающих регионах // Орнитологические исследования в Приладожье / Под ред. Н. П. Иовченко. Тр. Биол. НИИ. Вып. 52. СПб., 2005. С. 61–81.
51. Носков Г. А., Антипин М. А., Бабушкина О. В., Бояринова Ю. Г., Гагинская А. Р., Иовченко Н. П., Рымкевич Т. А., Рычкова А. Л., Смирнов О. П., Стариков Д. А., Филимонова Н. С. Летние и осенние миграции птиц в Свирской губе Ладожского озера // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. Вып. 5. СПб.: Тускарора, 2006. С. 53–83.
52. Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы её проявления // Зоол. журн., 2008. Т. 87. № 4. С. 446–457.
53. Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи современной биологии, 2010. Т. 130. № 4. С. 346–359.

54. Носков Г. А., Ковалёв В. А., Иовченко Н. П. Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные / Под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. СПб.: Изд-во АНО ЛА Профессионал, 2016. С. 565–570.
55. Носков Г. А., Рымкевич Т. А., Бабушкина О. В. Сойка *Garrulus glandarius* // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. СПб.: Реноме, 2020а. С. 106–112.
56. Носков Г. А., Рымкевич Т. А., Бояринова Ю. Г. Московка *Parus ater* // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. СПб.: Реноме, 2020б. С. 335–339.
57. Осмоловская В. И. Питание дятлов соком деревьев // Зоол. журн., 1946. № 25. С. 281–288.
58. Паевский В. А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л.: Наука, 1971. С. 3–110.
59. Полуда А. М. О миграционном статусе некоторых воробьинообразных птиц (Passeriformes) фауны Украины // Бранта, 2017. Вып. 20. С. 131–153.
60. Поспелов С. М. К вопросу о хозяйственном значении дятлов в лесах Ленинградской области // Зоол. журн., 1956. Т. 35. № 4. С. 600–605.
61. Прокофьева И. В. О кормовом режиме большого пёстрого дятла в Ленинградской области // Научные доклады высшей школы. Биологические науки, 1971. № 1. С. 20–25.
62. Прокофьева И. В. К экологии сойки *Garrulus glandarius* в Ленинградской области // Рус. орнитол. журн., 2002а. Т 11. Экспресс-вып. № 172. С. 33–40.
63. Прокофьева И. В. Особенности питания московки *Parus ater* и жёлтоголового короля *Regulus regulus* в лесах Ленинградской области // Рус. орнитол. журн., 2002б. Экспресс-вып. № 197. С. 819–827.
64. Резвый С. П. Московка *Parus ater* L. // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР / Под ред. Т. А. Рымкевич Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. С. 182–183.
65. Резвый С. П., Носков Г. А., Гагинская А. Р. и др. Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания / Под ред. Г. А. Носкова, С. П. Резвого. СПб., 1995. Т. 85. №. 4. 232 с.
66. Реймерс Н. Ф. К биологии кедровок южного Прибайкалья // Зоол. журн. 1954. Т. 33. Вып. 6. С. 1358–1362.
67. Рустамов А. К. Сойка // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. М.: Советская наука, 1954. Т. 5. С. 67–75.



68. Рябицев В. К. Птицы Европейской части России: Справочник-определитель в 2-х томах. М.-Екатеринбург: Кабинетный учёный, 2020а. Том 1. 424 с.
69. Рябицев В. К. Птицы Европейской части России: Справочник-определитель в 2-х томах. М.-Екатеринбург: Кабинетный учёный, 2020б. Том 2. 427 с.
70. Рымкевич Т. А., Савинич И. Б., Носков Г. А. и др. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР / Под ред. Т. А. Рымкевич. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. 304 с.
71. Сазонов С. В. Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 502 с.
72. Семёнов-Тян-Шанский О. И., Гилязов А. С. Птицы Лапландии. М.: Наука, 1991. 288 с.
73. Симкин Г. Н. О территориальном и токовом поведении большого пёстрого дятла // Орнитология. М., 1976. Вып. 12. С. 149–159.
74. Смирнов О. П., Носков Г. А. Московка (*Parus ater* L.) // Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания / Под ред. Г. А. Носкова, С. П. Резвого. СПб., 1995. С. 148–150.
75. Соколов А. Ю., Преображенская Е. С. Московка // Атлас гнездящихся птиц европейской части России / Под ред. М. В. Калякина, О. В. Волцит. М.: Фитон XXI, 2020. С. 756–758.
76. Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб: Тесса, 2010. 344 с.
77. Соколов Л. В., Шаповал А. П., Яковлева М. В. Многолетний мониторинг инвазий большого пёстрого дятла *Dendrocopos major* в Прибалтике и Карелии // Рус. орнитол. журн., 2014. Т. 23. Экспресс-вып. № 969. С. 467–492.
78. Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М., 1978. 392 с.
79. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 808 с.
80. Уфимцева А. А., Рымкевич Т. А. Ладожская орнитологическая станция – что это такое? // Матер. XI Молодежной экологической Школы-конференции. СПб.: ООО Изд-во ВВМ, 2017. С. 47–57.
81. Формозов А. Н. Урожай кедровых орешков, налёты в Европу сибирских кедровок (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Vrehm) и колебания численности у белки (*Sciurus vulgaris* L.) // Бюл. науч.-исслед. ин-та Моск. ун-та, 1933. № 1. С. 64–70.
82. Формозов А. Н. О причинах нерегулярных массовых осенних перелетов синиц-московок // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. мигр. птиц, 1965. № 3. С. 82–90.

83. Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М., 1976. 309 с.
84. Фридман В. С. О зимнем распределении большого пёстрого дятла в Южной Осетии // Орнитология. М., 1990. Вып. 24. С. 135–136.
85. Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В., Артемьев А. В. Птицы Кенозерского национального парка (Неворобьиные – Non-Passeriformes) // Учен. зап. Петрозаводск. гос. ун-та, 2009. Биология. № 5. С. 32–47.
86. Чернышов В. М. Сезонные перемещения и линька дятловых *Picidae* в Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Рус. орнитол. журн., 2011а. Т. 20. Экспресс-вып. № 647. С. 707–715.
87. Чернышов В. М. Инвазии сойки *Garrulus glandarius* и кедровки *Nucifraga caryocatactes* в Барабинскую лесостепь // Рус. орнитол. журн., 2011б. Т. 20. Экспресс-вып. № 656. С. 947–949.
88. Чернышов В. М. Осенние перемещения московки *Parus ater* и пухляка *Parus montanus* в Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Рус. орнитол. журн., 2011в. Т. 20. Экспресс-вып. № 715. С. 2535–2539.
89. Шаповал А. П. Соотношение количества мигрантов на осеннем и весеннем пролёте у сойки *Garrulus glandarius* по данным отлова на Куршской косе // Рус. орнитол. журн., 2008. Т. 17. Экспресс-вып. № 438. 1336–1338.
90. Шукуров Э. Д. Птицы еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1986. 155 с.
91. Шутьпин Л. М. Экологический очерк птиц Алма-Атинского государственного заповедника // Тр. Алма-Атинск. гос. запов. Алма-Ата, 1939. Вып. 1. 150 с.
92. Шутенко Е. В. Сойка *Garrulus glandarius* (L.) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР / Под ред. Т. А. Рымкевич Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. С. 282–284.
93. Шутенко Е. В. Сойка (*Garrulus glandarius* L.) // Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания / Под ред. Г. А. Носкова, С. П. Резвого. СПб., 1995. С. 206–207.
94. Яковлева М. В. Динамика численности зимующих видов птиц в заповеднике «Кивач» // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М., 2007. С. 83–92.
95. Яковлева М. В., Сухов А. В. Птицы заповедника «Кивач» и его окрестностей / Под ред. Т. Ю. Хохловой. Петрозаводск: ФорEVER, 2020. 383 с.
96. Alerstam T. Bird Migration. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, 1990. 420 p.

97. Ananin A. A., Sokolov L. V. Relationship between weather conditions, crops of Siberian pine nuts, and irruptions of Siberian Nutcrackers *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* L. in Siberia and Europe // Avian Ecol. Behav, 2009. Vol. 15. P. 23–30.
98. Baker R. R. The Evolutionary Ecology of Animal Migration. L., Sydney, Auckland, Toronto: Hodder and Stoughton, 1978. 1012 p.
99. Berthold P. Control of bird migration. London: Chapman & Hall, 1996. 355 p.
100. BirdLife International. *Dendrocopos major* / The IUCN Red List of Threatened Species, 2016. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/22681124/87323054> (дата обращения: 28.04.2021).
101. BirdLife International. Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) / Species factsheet, 2021a. URL: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/great-spotted-woodpecker-dendrocopos-major> (дата обращения: 11.04.2021).
102. BirdLife International. *Garrulus glandarius* / The IUCN Red List of Threatened Species, 2017a. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/103723684/118779004> (дата обращения: 28.04.2021).
103. BirdLife International. Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*) / Species factsheet, 2021b. URL: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/eurasian-jay-garrulus-glandarius/> (дата обращения: 11.04.2021).
104. BirdLife International. *Periparus ater* / The IUCN Red List of Threatened Species, 2017b. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/22735965/118835425> (дата обращения: 28.04.2021).
105. BirdLife International. Coal Tit (*Periparus ater*) / Species factsheet, 2021c. URL: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/coal-tit-periparus-ater> (дата обращения: 11.04.2021).
106. Bolshakov C. V., Shapoval A. P., Zelenova N. P. Results of bird trapping and ringing by the biological station “Rybachy” on the Courish spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956–1997. Part 1 // Avian Ecol. Behav., 2001. Vol. 1. P. 1–126.
107. Bossema I. Jays and oaks: An eco-ethological study of a symbiosis // Behaviour, 1979. Vol. 70. P. 1–117.
108. Cornwallis R. K. Four invasions of Waxwings during 1956–60. // British Birds, 1961. Vol. 54. P. 1–30.
109. Cramp S. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Terns to Woodpeckers. Oxford University Press. Oxford, 1985. 960 p.

110. Cramp S., Perrins C. M. Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 7. Flycatchers to Shrikes. Oxford University Press, 1993. Oxford. 577 p.
111. Cramp S., Perrins C. M. Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 8. Crows to Finches. Oxford University Press, 1994. Oxford. 899 p.
112. Eriksson K. Irruption and wintering ecology of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* // Orn. Fenn., 1971. Vol. 48. P. 69–76.
113. Fransson T., Petersson J. Swedish Bird Ringing Atlas. Stockholm, 2001. 189 p.
114. Gauthreaux S. A. The ecology and evolution of avian migration systems // Avian Biology. Vol. 6. N.Y., L.: Academic Press, 1982. P. 93–167.
115. Haftorn S. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part 2. The coal-tit (*Parus a. ater* L.) // Kgl. norske vidensk. selsk. Skr, 1956. Vol. 2. P. 1–52.
116. Hagemeyer W. J. M., Blair M. J. The EBC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance. London: T. & A. D. Poyser, 1997. 903 p.
117. Hilden O. Finnish Bird Stations, their activities and aims // Orn. Fenn., 1974. Vol. 51. P. 10–35.
118. Iovchenko N. P., Newton I. Invasions in birds: causes, mechanisms and adaptive significance // Journal of Ornithology, Abstracts of XXIV International Ornithological Congress, Hamburg, 2006. Vol. 147. Suppl. 1. P. 28.
119. John A. W. G., Roskell J. Jay movements in autumn 1983 // British Birds, 1985. Vol. 78. P. 611–637.
120. Kleinschmidt J. Influx of Eurasian Jay in autumn 2019 / Bird Lens, 2020. URL: <https://www.bird-lens.com/2020/02/10/influx-of-eurasian-jay-in-autumn-2019/> (дата обращения: 12.03.2021).
121. Linden A., Lehikoinen A., Hokkanen T., Vaisanen R. A. Modelling irruptions and population dynamics of the great spotted woodpecker – joint effects of density and cone crops // Oikos, 2011. Vol. 120. P. 1065–1075.
122. Markovets M. Yu., Sokolov L. V. Spring ambient temperature and movements of Coal Tits *Parus ater* // Avian Ecol. Behav., 2002. Vol. 9. P. 55–62.
123. Newton I. Irruptions of Crossbills in Europe // Animal Populations in Relation to Their Food Resources / Watson A. (ed.) Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1970. P. 337–357.
124. Newton I. Advances in the study of irruptive migration // Ardea, 2006. Vol. 94. Suppl. 3. P. 433–460.
125. Newton I. The Migration Ecology of Birds. London: Academic Press, 2008. 976 p.

126. Nilsson S. G., Olsson O., Svensson S., Wiktander U. Population trends and fluctuations in Swedish woodpeckers // *Orn. Svec.*, 1992. Vol. 2. P. 13–21.
127. Pesendorfer M. B., Sillett T. S., Koenig W. D., Morrison S. A. Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: A review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration // *The Condor*, 2016. Vol. 118. P. 215–237.
128. Perrins C. M. The effect of beech crops on Great Tit populations and movements // *British Birds*, 1966. Vol. 59. P. 419–432.
129. Reinikainen A. The irregular migrations of the Crossbill, *Loxia c. curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the conifers // *Orn. Fenn.*, 1937. Vol. 14. P. 55–64.
130. Saari L., Mikusinski G. Population fluctuations of woodpecker species on the Baltic island of Aasla, SW Finland // *Orn. Fenn.*, 1996. Vol. 73. P. 168–178.
131. Schwabl H. Silverin B. Control of partial migration and autumn behavior // *Bird Migration. Physiology and Ecophysiology* / Gwinner E. (ed.). Springer-Verlag, 1990. P. 144–155.
132. Selas V. Autumn irruptions of Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*) in Norway in relation to acorn production and weather // *Orn. Fenn.*, 2017. Vol. 94 P. P. 92–100.
133. Silverin B. Behavioural and hormones dynamics in a partial migrant – the Willow Tit // *Avian migration*. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 2003. P. 127–140.
134. Sokolov L. V., Markovets M. Yu., Yefremov V. D., Shapoval A. P. Irregular migrations (irruptions) in six bird species on the Courish Spit on the Baltic Sea in 1957–2002 // *Avian Ecol. Behav.*, 2002. Vol. 9. P. 39–53.
135. Sokolov L. V., Kosarev V. V., Fedoseeva N. V., Markovets M. Yu., Shapoval A. P., Yefremov V. D. Relationship between autumn numbers of the Coal Tit *Parus ater*, air temperatures and North Atlantic Oscillation index. // *Avian Ecol. Behav.*, 2003. Vol. 11. P. 71–88.
136. Sokolov L. V., Shapoval A. P., Yakovleva M. V. Long-term monitoring of Great Spotter Woodpecker *Dendrocopos major* irruptions in the Baltic region and Karelia // *Avian Ecol. Bahav.*, 2013. Vol. 24. P. 3–33.
137. Svardson G. The “invasion” type of bird migration // *British Birds*, 1957. Vol. 8. P. 314–343.
138. Svensson L. Identification Guide to European Passerines. Stockholm, 1992. 368 p.
139. Svensson L., Mullaney K., Zetterstrom D. Collins Bird Guide. 2nd ed. London, 2009. 448 p.
140. Tiainen J. Adaptedness of the willow tit, *Parus montanus*, to the migratory habit // *Orn. Fenn.*, 1980. Vol. 57. P. 77–81.
141. Tyrvainen H. The winter irruption of the Fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowan-berries // *Orn. Fenn.*, 1975. Vol. 52. P. 23–31.

142. Ulfstrand S. On the non-breeding ecology and migratory movements of the Great Tit (*Parus major*) and the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in southern Sweden // Var Fagelvarld, 1962. Suppl. 3. P. 1–146.
143. Ulfstrand S., Roos G., Alerstgam T., Osterdahl L. Visible bird migration at Falsterbo, Sweden // Var Fagelvarld, 1974. Suppl. 8. P. 1–245.
144. Valkama J., Vepsalainen V., Lehikoinen A. The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment, 2011. URL: <http://atlas3.lintuatlas.fi/english> (дата обращения: 28.04.2021).
145. Wernham C., Toms M., Marchant J., Clarc J., et. al. The Migration atlas. Movement of the birds of Britain and Ireland/London: T&AD Poyser, 2002. 884 p.
146. Winkler H., Christie D. A. Family Picidae (Woodpeckers) // del Hoyo J., Elliott A., & Sargatal J. (eds). Handbook of the birds of the world. Vol. 7: Jacamars to Woodpeckers. Barcelona: Lynx Edicions, 2002. P. 296–555.
147. Wynne-Edwards V. C. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Edinburgh-London, 1962. 653 p.