

П. Д. Венгеров

**Экология размножения зяблика (*Fringilla coelebs*) в лесостепи Европейской России на фоне изменяющегося климата**

Экологию зяблика (*Fringilla coelebs*) изучали в Воронежском заповеднике (50°21'—52°02' N, 39°21'—39°47' E), расположенном в лесостепной зоне Европейской России. Зяблик доминирует по численности почти во всех типах леса. Плотность населения в сосновых лесах составляет 80—100 пар/км<sup>2</sup>, в смешанных сосново-лиственных лесах — 170—190, в лиственных лесах с преобладанием дуба — 190—210 пар/км<sup>2</sup>. Средняя дата весеннего прилета за все годы наблюдений 23 марта (n = 83, min 6 марта, max 7 апреля). Потепление климата в марте и апреле привело к более раннему прилету и размножению. Средняя дата прилета за период 1936—1988 гг. 25 марта (n = 51), за период 1989—2021 гг. (n = 33) — 19 марта, различия статистически достоверны (p < 0,001). Коэффициент корреляции между средней температурой марта и датой прилета минус 0,69 (p < 0,01). Начало откладки яиц в различные годы происходит с 19 апреля по 9 мая, в среднем 26 апреля. Коэффициент корреляции между средней температурой воздуха 2-й декады апреля и датой откладки 1-го яйца минус 0,9 (p < 0,01), по отношению к 3-й декаде апреля минус 0,7 (p < 0,01). Пик начала откладки яиц обычно приходится на первую декаду мая. В текущем веке в наиболее теплые весны наблюдается раннее размножение с пиком синхронной откладки яиц в последней декаде апреля. Средняя величина кладки 5,12±0,04 (n = 259, min = 3, max = 7), что превышает значения во многих других частях ареала. Вероятность выживания яйца 51,4%, птенца — 54,1%, итоговая успешность размножения 27,8% (n = 285). Доля успешных гнезд — 36,9%, остальные разоряются хищниками. На одну попытку размножения, включая неуспешные, в среднем вылетает 1,7 птенца. Пресс хищников при теплой погоде заметно снижается. Коэффициенты корреляции между средней температурой воздуха 1—15 мая и параметрами успешности размножения от 0,67 до 0,83 (p < 0,05, p < 0,01). Эмбриональная смертность (неоплодотворенные яйца и яйца с погибшими эмбрионами) присутствует у 14,4% гнезд и составляет 3,1% от общего числа отложенных яиц. Исследуемая популяция характеризуется высокой плотностью населения, большой величиной кладки, незначительной эмбриональной смертностью, но испытывает сильное давление хищников на гнезда, приводящее к низкой успешности размножения.

**Ключевые слова:** зяблик *Fringilla coelebs*, экология размножения птиц, изменения климата.

**Введение**

Зяблик (*Fringilla coelebs*) — преобладающий по численности процветающий вид в европейских лесах, выполняющий важную роль в экосистемах. Ему посвящено множество статей и монографий, где рассматриваются различные аспекты популяционной экологии, демографии, миграций, морфологии и физиологии вида [10; 21—23]. Очевидно, что доминирующее положение зяблика должно обуславливаться рядом биологических свойств, отсутствующих или менее выраженных у других воробьиных птиц. К ним большинство исследователей относят очень широкий спектр потребляемых растительных и животных кормов, весьма разнообразные места и способы его добывания, характеризующие зяблика как неспециализированного собирателя. Из морфологических адаптаций отмечается универсальный клюв, позволяющий захватывать и обрабатывать пищевые объекты различной величины и формы, и универсальная среди воробьиных птиц структура корреляций экстерьерных морфологических признаков [4; 11; 25; 27]. Для вида характерна высокая и стабильная во времени численность и выживаемость взрослых птиц, успешное размножение, высокий уровень гнездового консерватизма [20; 24; 32].

Несмотря на большой объем накопленных знаний, полного понимания феномена зяблика еще не достигнуто. В некоторых обширных регионах, в том числе и в Черноземье, опубликованных данных по экологии рассматриваемого вида недостаточно, хотя орнитологические исследования здесь имеют длительную историю. Цель работы — обобщить

© Венгеров П. Д., 2022

сведения по экологии зяблика, собранные в Воронежском заповеднике в течение многих лет; выяснить особенности фенологии в связи с динамикой погодно-климатических параметров, плотности населения и продуктивности размножения популяции, обитающей в условиях лесостепной зоны, в сравнении с другими пространственными группировками на большом пространстве ареала.

#### **Место, материал и методика исследования**

Воронежский заповедник расположен в зоне типичной лесостепи Европейской России на границе Воронежской и Липецкой областей (50°21'—52°02' N, 39°21'—39°47' E) и занимает северную половину Усманского бора — крупного островного лесного массива. Основными растительными сообществами выступают старовозрастные дубравы и сенокосы, а в поймах рек — ольшаники.

Материал по экологии зяблика собран автором в 1986—2021 гг. Данные по срокам весеннего прилета с 1936 по 1985 г. взяты из Летописи природы заповедника. Учеты численности птиц в гнездовой период проводили на постоянных маршрутах длиной 2—3 км с фиксацией дальности обнаружения и на пробных площадках величиной 20 га по рекомендованным для заповедников методикам [18; 26].

Сроки размножения определяли по дате откладки первого яйца в каждом гнезде. Ее фиксировали непосредственными наблюдениями по ходу строительства гнезд и откладки яиц или рассчитывали исходя из возраста птенцов. При определении средней величины кладки во внимание принимали только полные кладки, при этом гнезда, найденные с птенцами, в расчетах не использовали.

Успешность размножения рассчитывали несколькими способами. Первый из них — модифицированный метод Мэйфилда [21], он дает три показателя: вероятность выживания яйца в период откладки и насиживания; вероятность выживания птенца в период выкармливания; и как итог — вероятность выживания индивида от стадии отложенного яйца до вылета из гнезда, или общая успешность размножения (в %). Второй способ — определение доли успешных попыток размножения от общего числа гнезд, находившихся под наблюдением. Попыткой размножения считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо, успешными считали гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец. Третий способ — вычисление среднего числа птенцов, вылетевших из гнезд, на одну попытку размножения.

Всего обнаружено 356 гнезд зяблика, прослежена судьба 285 гнезд, в среднем за 12 лет подробных исследований соответственно 30 и 24 гнезда ежегодно. Статистическая обработка материала произведена стандартными параметрическими методами. Для расчетов использовали Microsoft Office Excel 2003 и пакет прикладных статистических программ STADIA. Погодно-климатические параметры получены метеостанцией Воронежского заповедника, функционирующей в полном объеме с 1932 г.

#### **Результаты и их обсуждение**

Прилет зяблика с мест зимовок за период наблюдений с 1936 по 2021 г. происходит с 6 марта по 7 апреля, средняя дата прилета 23 марта ( $n = 83$ ), медиана 24 марта, мода 1 апреля, стандартное отклонение 8 дней. Температурные условия оказывают существенное влияние на сроки прилета, в годы с ранней и теплой весной птицы появляются раньше. Например, в 1987 и 1996 гг. средняя температура марта была минус 8,3 и 6,3 °С, первые зяблики появились соответственно 7 и 3 апреля, а в 2016 и 2017 гг. — плюс 2,1 °С, прилет зябликов начался соответственно 10 и 7 марта. Коэффициент корреляции Пирсона между средней среднесуточной температурой марта и датой прилета составляет минус 0,69 ( $p < 0,01$ ). Благодаря статистически значимому росту мартовских температур, происходящему в последние десятилетия [28], сформировался достоверный отрицательный

линейный тренд ( $p < 0,01$ ) динамики сроков прилета зяблика на фоне их сильных межгодовых колебаний (рис. 1). Средняя дата прилета за период 1936—1988 гг. приходится на 25 марта ( $n = 51$ ), а за период 1989—2021 гг. ( $n = 33$ ) — на 19 марта, различия между средними значениями достоверны ( $p < 0,001$ ).

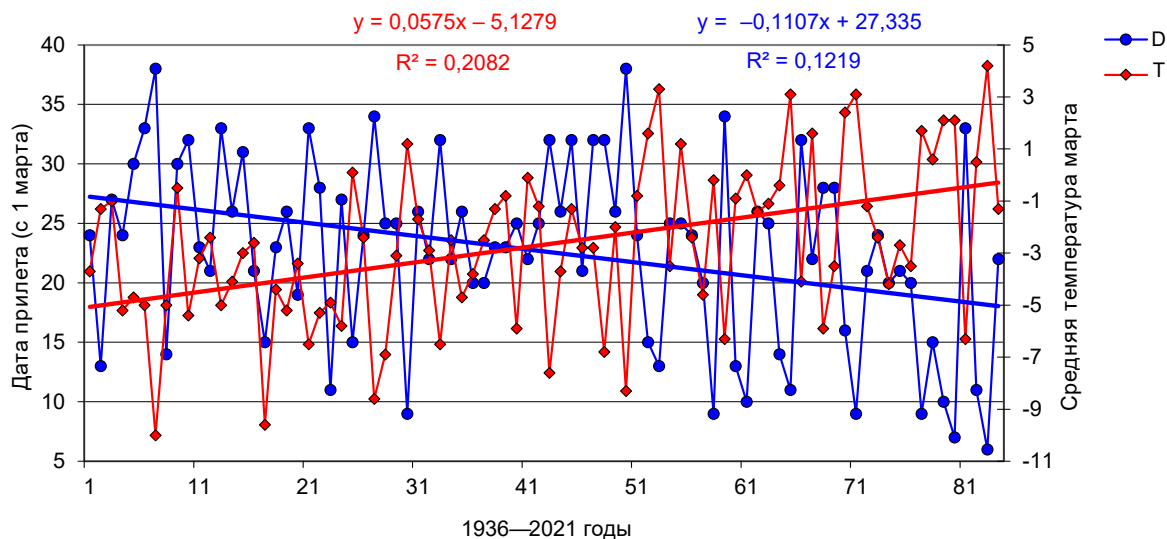


Рис. 1. Межгодовые колебания и тренд среднесуточной температуры марта (Т) и дат весеннего прилета у зяблика (D)

Обычно во время прилета еще лежит глубокий снег, поэтому птицы держатся по оттаявшим опушкам, но по поймам рек проникают и в глубь лесного массива. Часто собираются у порохов кабанов (*Sus scrofa*), где могут найти себе корм. За пределами леса скапливаются на свободных от снега обочинах шоссе дорог, разыскивая просыпавшиеся семена. Сильно привлекают в это время зябликов прошлогодние поля подсолнечника с остатками урожая.

Первыми прилетают самцы, сначала встречаются небольшие стайки из 5—15 особей или одиночки. Часто зяблики присоединяются к другим кочующим или мигрирующим мелким воробьиным птицам — юркам (*Fringilla montifringilla*), обыкновенным овсянкам (*Emberiza citrinella*), чижам (*Spinus spinus*), щеглам (*Carduelis carduelis*), снегирям (*Pyrrhula pyrrhula*), коноплянкам (*Acanthis cannabina*), зеленушкам (*Chloris chloris*). При теплой и дружной весне через 3—7 дней начинается массовый прилет и пролет, а при холодной погоде он может задержаться на 12—20 дней. Стаи в это время насчитывают от 80 до 400 и более особей. Самки появляются через 6—9 дней после начала прилета самцов.

В день прилета самцы поют редко, чаще они проявляют вокальную активность на второй или третий день после первой встречи, но это может произойти и через 4—6, максимум 11 дней, что зависит от характера погоды. Теплые и ясные дни способствуют началу пения, а низкие температуры и ненастье его задерживают. Так, в 2006 г. первые зяблики встречены 28 марта, запели через два дня — 30 марта. Средняя температура воздуха с 21 по 27 марта была ниже нормы (2,5—4° мороза при норме минус 1 °С). Только 29 марта среднесуточная температура поднялась до плюс 1,5 °С, произошел переход температуры воздуха через 0° — наступила фенологическая весна. Днем 29 марта было уже плюс 4°, а 30 марта — плюс 7 °С, без осадков. В 2007 г. весна пришла 3 марта, что на 20 дней раньше средней многолетней даты. Дневные температуры со 2 марта были постоянно положительными. Зяблики прилетели и запели в один день — 16 марта, осадки отсутствовали.

В 2011 г. первые самцы появились 20 марта, но долго молчали в связи с холодной погодой и высоким снеговым покровом, затруднявшим добывание корма. С 26 по 28 марта ночью температура воздуха опускалась до минус 12—17°C, среднесуточная температура понизилась до минус 6,4—3,8° при норме для этих дней минус 3 °С. Потеплело 29 марта, а 30—31 марта среднесуточная температура воздуха повысилась до положительных значений при дневной температуре воздуха 2—6° тепла. Однако 30 марта с утра шел снег, поэтому зяблики запели только 31 марта, т.е. через 11 дней после прилета первых особей и улучшения погоды. Птицы интенсивно поют в апреле, мае и примерно до середины июня, потом активность снижается, и последние песни отдельных самцов можно услышать в середине июля.

Зяблик — самый многочисленный гнездящийся вид в Воронежском заповеднике. По обилию он доминирует почти во всех типах леса. Плотность населения в гнездовой период в сосновых лесах составляет 80—100 пар/км<sup>2</sup>, в смешанных сосново-лиственных лесах — 170—190, в лиственных лесах с преобладанием дуба — 190—210 пар/км<sup>2</sup>. На 1 га леса гнездится от одной до двух пар. В дубравах доля зяблика в населении птиц составляет около 25%.

Сходные значения получены на Куршской косе Балтийского моря (Калининградская область) — 218 пар/км<sup>2</sup> [20]; в различных типах леса Окского заповедника в Рязанской области — 179—236 пар/км<sup>2</sup> [9]; в пойменных дубравах Белорусского Полесья — 187—233 пар/км<sup>2</sup> [31]. В лесах разного породного состава Костромской области гнездится от 22 до 98 пар/км<sup>2</sup>, при этом во всех местообитаниях зяблик входит в число доминантов, формируя 20—50% от общей плотности населения птиц [25]. В смешанных лесах Южной Карелии плотность населения достигает 160 пар/км<sup>2</sup> [35], во вторичных лесах Псковской области — 103 пар/км<sup>2</sup> [8]. Наиболее высокие значения плотности зарегистрированы в смешанных лесах Брянской области — 259—272 пар/км<sup>2</sup> [15], в Савальском лесу Воронежской области — 340 пар/км<sup>2</sup> [12], в перестойном липово-дубовом лесу Волжско-Камского заповедника в Республике Татарстан — 340—720 пар/км<sup>2</sup> [19]. В пойменной дубраве Хоперского заповедника в 2021 г. нами учтено 322 пар/км<sup>2</sup>. Из приведенных данных следует, что гнездовая плотность зяблика в Воронежском заповеднике является высокой и соответствует таковой во многих других местах Европейской России и Белоруссии.

Период между прилетом и размножением довольно длительный, около месяца, самки приступают к строительству гнезд обычно в конце второй — начале третьей декады апреля. Наиболее ранняя зарегистрированная дата — 9 апреля 2016 г., наиболее поздняя — 27 апреля 1987 г., средняя дата — 19 апреля (n = 14).

Непосредственно начало постройки проследить удается не часто, обычно на глаза попадают уже готовые гнезда, еще пустые или с начатой кладкой, или в процессе строительства. В одном случае самое начало сооружения гнезда было замечено 25 апреля 2011 г., 29 апреля оно было уже полностью построенным, 2 мая содержало 3, а 6 мая — 5 яиц, получается, что первое яйцо было отложено 30 апреля. В итоге период между началом строительства и откладкой первого яйца составил 5 дней, при этом на строительство ушло 4 дня, на паузу между его окончанием и началом откладки яиц — один день.

В гнезде, строительство которого началось 26 мая 2012 г., 3 июня уже находилось 5 яиц, отсюда первое яйцо появилось максимум 30 мая, период составил 4 дня, пауза, скорее всего, отсутствовала. Среднесуточная температура воздуха с 25 по 30 апреля 2011 г. была плюс 14,5 °С, средняя максимальная — плюс 22,4 °С, а с 26 по 30 мая 2012 г. соответственно 14,6 и 21,2 °С.

Еще в одном случае самка начала строить гнездо 15 апреля 2018 г., закончила — 20 апреля, а первое яйцо отложила только 25 апреля, период между началом строитель-

ства и откладкой первого яйца составил 10 дней, на строительство и на паузу между его окончанием и началом откладки яиц ушло по 5 дней. Среднесуточная температура воздуха с 15 по 25 апреля 2018 г. была плюс 9,6 °С, а средняя максимальная — плюс 16,2 °С. Изложенные данные и другие наблюдения свидетельствуют, что строительство гнезда у зяблика занимает обычно 4—5 дней, пауза между окончанием постройки и откладкой яиц длится от одного до 5 дней, но может и отсутствовать. Теплая погода способствует быстрому завершению строительства и началу откладки яиц.

В начале периода размножения иногда наблюдаются случаи исчезновения уже построенного гнезда. Так, 19 апреля 2012 г. наблюдали самку, строившую гнездо в кроне полевого клена в развилке ветви вдали от ствола на высоте 7 м. Наружная часть гнезда была уже оформленной, птица таскала лишайники для инкрустации его верхнего края. При следующем посещении, 26 апреля, на месте гнезда осталось совсем немного растительной ветоши, поблизости тревожно кричал самец.

В 2014 г., 16 апреля, замечена самка, совершавшая в развилке ствола черемухи враждебные движения туловищем, свойственные строящей гнездо особи, т.е. она явно подбирала место для этой цели. 21 апреля гнездо здесь выглядело полностью построенным, самка находилась рядом, окрикивала наблюдателя, а 25 апреля гнезда на месте уже не оказалось. Причины наблюдаемого явления могут быть разными, но создается впечатление, что самки избирают новое место расположения гнезда и переносят туда уже собранный строительный материал. Это может происходить в ответ на деятельность хищничающих животных. В гнезде, обнаруженном 26 апреля 1990 г., находилось одно яйцо, рядом тревожно кричал самец. При повторном осмотре 4 мая замечена самка, таскающая из гнезда материал, а в самом гнезде было одно расклеванное яйцо.

Могут растаскивать постройки и другие виды птиц, что неоднократно наблюдали в разных местах [2; 17]. Есть также случаи, когда птицы бросают построенное гнездо, так и не начав откладку яиц, причем эти гнезда остаются не тронутыми длительное время.

Некоторые зяблики строят гнезда в непосредственной близости от гнезд различных видов дроздов (*Turdus sp.*) Таких случаев зарегистрировано 24 (5,8%) из 413 описанных гнезд. Предпочтение отдается певчому дрозду (*Turdus philomelos*) — 21 случай, расстояние между гнездами двух видов изменяется от 0 (гнезда размещаются на одном дереве) до 25 м, в среднем  $10,1 \pm 1,4$  м. В двух случаях зяблики соседствовали с черным дроздом (*T. merula*), расстояние между гнездами 13 и 8 м, и однажды — с белобровиком (*T. iliacus*), расстояние между гнездами 5 м. Широко известное стремление зяблика гнездиться в колониях рябинника (*T. pilaris*) в Воронежском заповеднике не наблюдается по причине редкости последнего. В то же время в лесопарковой зоне г. Воронежа, где рябинник обычен, зяблик в его колониях гнездится с очень высокой плотностью [3].

Для размещения гнезд зяблик использует широкий набор древесно-кустарниковых пород (17 видов и родов). Среди них в дубравах и субориях лидирующее положение принадлежит лещине (*Corylus avellana*) — 24,6% гнезд и вязу (*Ulmus sp.*) — 18,7% (n = 354). Лещина — самая распространенная и многочисленная подлесочная порода в заповеднике. Этот кустарник достигает 2—6 м в высоту, может образовывать густые заросли. Чаше гнезда прикрепляются на его наклонных или горизонтальных стволах в месте отхождения ветвей, а при вертикальном положении стволов — в их развилках или в развилке ствола и ветви. Вяз привлекателен густой листвой на мелких веточках, отходящих от ствола, и крупных ветвей, где легко замаскировать гнездо, создает он также удобные развилки. Еще в данных типах леса гнезда нередко строятся на кленах остролистном (*Acer platanoides*) — 7,5% и полевом (*A. campestre*) — 7,2%, находящихся во втором ярусе. Доминирующие деревья первого яруса — дуб черешчатый (*Quercus robur*) и сосна обыкновенная.

новенная (*Pinus sylvestris*) для зяблика малопривлекательны, на них приходится соответственно 4,5 и 2,4% гнезд.

Еще одна часто используемая порода — ольха черная (*Alnus glutinosa*) — 11,4% гнезд, произрастающая по поймам рек и ручьев. Помимо нее в ольшаниках гнезда размещаются на черемухе (*Prunus padus*) — 4,2%. На березе (*Betula sp.*) 5,1% гнезд строятся в основном в сосняках-черничниках, где отсутствуют другие предпочитаемые деревья и кустарники. Липа мелколистная (*Tilia cordata*) — 4,8% гнезд — в дубравах является деревом первого яруса, а в суборях она находится в подлеске. В первом случае гнезда размещаются на нижних ветвях кроны, а во втором — на изогнутых стволах. На долю остальных пород — яблоня (*Malus sp.*), клен татарский (*Acer tataricum*), груша (*Pyrus sp.*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), осина (*Populus tremula*), бересклет европейский (*Euonymus europaeus*) приходится от 0,6 до 1,8% гнезд. Большое разнообразие используемых для размещения гнезд древесно-кустарниковых свойственно зяблику и в других частях ареала [16].

Чаще всего (73,6% случаев) гнезда прикрепляются на ветвях у вертикального ствола дерева или кустарника или в развилке самого ствола. На удалении от ствола от десятков сантиметров до нескольких метров находились 12,5% гнезд. На таких подлесочных породах, как лещина, черемуха, липа, имеющих наклонные или горизонтальные стволы, гнезда помещаются на их поверхности в местах отхождения ветвей (12,8%). Иные способы крепления гнезд встречаются редко: на сломе ствола (пне) — 0,8%; между вертикальными стволами или ветвями — 0,3%.

Высота размещения гнезд от земли изменяется от одного до 15 м при среднем значении  $4,1 \pm 0,1$ , медиана 3,7, мода 4,5 м, стандартное отклонение 1,9 ( $n = 221$ ). Эта высота соответствует верхней части кустарникового яруса и нижней части крон древесного яруса. Минимальная высота зафиксирована над водой р. Усманка, самка построила гнездо на горизонтальной ветви ольхи вдали от ствола. На суше наименьшая высота составляет 1,3—1,5 м, но таких случаев мало, обычно она около 2 м. На высотах, близких к максимальному значению, птицы прикрепляют гнезда чаще на ветвях у стволов деревьев или, что бывает редко, в развилке ветви вдали от ствола. Подобные гнезда обнаружить трудно, возможно, в действительности их больше, чем зарегистрировано.

Свежее построенное гнездо зяблика представляет собой весьма искусное и тщательно замаскированное сооружение. Для создания каркаса используется мох, сухие стебельки трав, луб, разная растительная ветошь. Снаружи гнездо инкрустировано лишайниками, мхом, растительным пухом, имитируя окружающий субстрат, что часто легко достигается, поскольку стволы и ветви деревьев в заповеднике в той или иной степени покрыты лишайниками. Лоток обычно обильно выстлан мелкими перьями и волосом, в разных гнездах удалось идентифицировать перья щегла (*Carduelis carduelis*), зеленушки (*Chloris chloris*), пестрых дятлов (*Dendrocopos sp.*), волос косули (*Capreolus capreolus*), из последнего лоток иногда состоит полностью.

Дата откладки первого яйца в популяции за 12 лет подробных исследований изменялась с 19 апреля по 9 мая (диапазон 20 дней), в среднем 26 апреля. Существует четкая связь начала откладки яиц с погодными условиями. Коэффициент корреляции Пирсона между средней среднесуточной температурой воздуха 2-й декады апреля и датой откладки 1-го яйца составляет минус 0,9 ( $p < 0,01$ ), по отношению к 3-й декаде апреля — минус 0,7 ( $p < 0,01$ ). Чем выше температура, предшествующая размножению, тем раньше начинается откладка яиц. В 1987 г. средняя среднесуточная температура 2-й и 3-й декад апреля была всего 1,5 и 4,2 °С, откладка яиц началась 9 мая, в 1990 г. соответственно 9,9 и 10 °С — 23 апреля; в 2012 г. — 12,7 и 15,3 °С, откладка началась 19 апреля.

Дальнейший ход откладки яиц неодинаков в разные годы и, в общем, также зависит от температуры воздуха. Рассмотрим его на примере 1988 г. (температурные условия 3-й декады апреля и 1-й декады мая близкие к средним значениям, вычисленным за годы наблюдений), 1987 г. (условия ниже средних значений) и 2012 г. (температуры существенно выше средних по обоим периодам) (рис. 2).

В типичную по погодным условиям весну 1988 г. откладка яиц началась довольно рано, 24 апреля, но в эту и в следующие две пятидневки доля размножающихся птиц была невелика (2—11%). Пик откладки яиц наступил только 6—10 мая со значением 30%, потом ее интенсивность постепенно снижалась до минимальных значений во вторую пятидневку июня. Второго выраженного пика размножения не наблюдалось, хотя не исключено, что незначительная часть популяции произвела два вывода, на что указывает длительность всего периода гнездования.

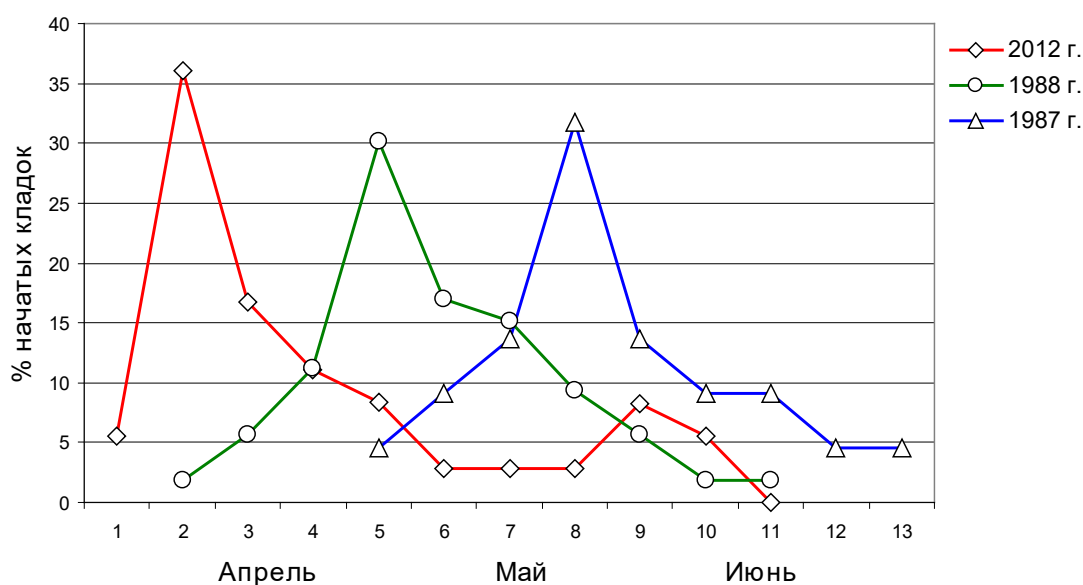


Рис. 2. Распределение дат откладки первого яйца по пятидневкам (1-я пятидневка, 16—20 апреля) у зяблика в различные по погодным условиям годы. 1988 г. — обычная весна (n = 53); 1987 г. — холодная весна (n = 22); 2012 г. — теплая весна (n = 36)

В очень холодную и позднюю весну 1987 г. размножение началось на 15 дней позже (6—10 мая), пик откладки яиц наступил только 21—25 мая, длилась она до 16 июня. В необычайно теплую весну 2012 г. гнездо с первым яйцом зарегистрировано 19 апреля, это самая ранняя дата за все годы наблюдений. В эту пятидневку (16—20 апреля) яйца появились только в 5% гнезд. Однако уже в следующую пятидневку этот показатель возрос до 35%, что сформировало высокий пик откладки яиц. Далее интенсивность размножения резко пошла на убыль, а в конце мая и начале июня наблюдался второй небольшой пик откладки яиц, вероятно принадлежащий птицам, размножающимся дважды. В итоге особенностью 2012 г. является не только более раннее, но и гораздо более дружное размножение. Период от начала до первого пика размножения сократился с 15 до 5 дней, что обусловлено теплой погодой. Коэффициент корреляции Пирсона между средней температурой воздуха с 21 апреля по 10 мая и числом дней между началом и пиком откладки яиц, вычисленный за все годы исследований, составляет минус 0,8 ( $p < 0,01$ ).

Период откладки яиц от даты откладки первого яйца в популяции до даты начала самой поздней кладки в разные годы длится от 29 до 59 дней (табл. 1), в среднем 44 дня (n = 11). Пик откладки яиц чаще наблюдается 6—10 мая, в очень теплую весну может

быть достигнут уже 21—25 апреля, а в аномально холодную — только 21—25 мая. Окончание откладки яиц самое раннее наступает в последней декаде мая, что случается редко, а обычно, с равной частотой, в первой или второй декаде июня.

Таблица 1

Параметры сроков размножения зяблика в различные годы

Год	Число гнезд	Начало откладки яиц	Пик откладки яиц	Окончание откладки яиц	Длительность откладки яиц, дней
1987	22	9 мая	21—25 мая	16 июня	39
1988	53	24 апреля	6—10 мая	8 июня	46
1989	31	27 апреля	6—10 мая	28 мая	32
1990	23	23 апреля	11—15 мая	20 июня	59
2009	28	28 апреля	6—10 мая	9 июня	43
2010	37	24 апреля	6—10 мая	12 июня	50
2011	38	26 апреля	6—10 мая	13 июня	49
2012	36	19 апреля	21—25 апреля	4 июня	47
2014	28	23 апреля	1—5 мая	4 июня	43
2018	31	24 апреля	26—30 апреля	23 мая	29
2021	20	21 апреля	6—10 мая	2 июня	43

В некоторые годы, например в 2009—2012 гг., проявляется второй, хоть и небольшой, но хорошо заметный пик откладки яиц в конце мая и начале июня. Косвенно он свидетельствует о наличии у части популяции второй нормальной кладки после вылета птенцов первого выводка, что у рано размножавшихся особей происходит уже в 20-х числах мая. Следовательно, по временному критерию наличие второй кладки вполне возможно, на это еще указывает и высокая песенная активность самцов в данный период.

В 2011 г. получено еще одно косвенное подтверждение двукратного размножения одной пары птиц, основанное на нескольких признаках. Гнездо зяблика в самом начале его постройки обнаружено 25 апреля в густой куртине бересклета европейского. Оно размещалось на двух веточках у ствола бересклета на высоте 1,3 м от земли. 29 апреля гнездо было полностью построено, но еще пустым, а 2 мая в нем находились три яйца, следовательно, откладка яиц началась 30 апреля. В дальнейшем гнездо осматривали еще три раза, птенцы благополучно вылетели 26 мая. 1 июня, в этой же куртине бересклета, примерно в 20 м от предыдущего гнезда, найдено новое гнездо зяблика с двумя яйцами (откладка началась 31 мая). Оно также размещалось на небольшом деревце бересклета. 18 июня в гнезде были пять четырехдневных птенцов, которые через восемь дней его успешно покинули.

Ряд обстоятельств указывают на принадлежность обеих кладок одной самке. Это период времени между датами откладки первого яйца в двух гнездах (31 день), достаточный для производства первого выводка (28 дней) и постройки нового гнезда, при условии, что на последней стадии выкармливания птенцов в гнезде самка совмещала эту деятельность со строительством гнезда или полностью им занималась. Следующий признак — близкое расстояние второго гнезда от предыдущего, в пределах гнездового участка размножающейся пары птиц, исходя из того, что участок в среднем составляет 1349 кв. м [14], это соответствует прямоугольнику со сторонами 30×45 м. Маловероятно, что в период выкармливания птенцов на участок одной пары подселилась другая пара птиц или даже еще одна самка, если заподозрить самца в полигинии. Известно, что вторую самку, что происходит редко, самец обычно привлекает на свой участок в период насиживания кладки в первом гнезде [14]. Еще один признак — сходный характер



размещения гнезда: на одной и той же древесной породе и на той же примерно высоте. Наконец, что главное, о принадлежности обеих кладок одной самке свидетельствовал идентичный рисунок и цвет скорлупы, а это у данного вида, известного своей высокой изменчивостью окраски яиц, встречается редко.

И. И. Барабаш-Никифоров и Л. Л. Семаго [1], без указания конкретных данных, отмечали, что зяблики в Воронежской области гнездо для второго выводка строят поблизости от первого. Наличие, вероятно, второй волны размножения в данном регионе в условиях Савальского леса отмечал А. С. Мальчевский [16]: значительное количество свежих кладок появлялось во второй декаде июня, а откладка яиц длилась до начала июля. В текущем веке в связи с потеплением климата, наиболее заметным в первую половину весны, зяблики стали в отдельные годы размножаться раньше, это дает возможность приступить к откладке яиц второго выводка уже в конце мая и начале июня, что, видимо, улучшает условия выкармливания птенцов [5; 6].

Необходимо отметить, что доказанных случаев двукратного размножения у зяблика, по литературным сведениям, мало. На Куршской косе в Калининградской области, где проводились многолетние популяционные исследования зяблика, вторую кладку имеют примерно 3% особей [20]. В популяциях Западной Европы вторые выводки выявлены, но доля вторично размножающихся птиц не установлена [21].

Величина кладки изменяется от 3 до 7 яиц, но крайние варианты встречаются очень редко, найдено всего по одному гнезду (0,4%). Гнездо с 7 яйцами обнаружено в 1989 г., из него вылетели 6 птенцов, одно яйцо оказалось неоплодотворенным. Преобладают кладки из 5 яиц (63,6%), довольно много гнезд содержат 6 яиц (23,9%), а доля кладок из 4-х яиц уже заметно снижается (11,7%). Средняя величина кладки составляет  $5,12 \pm 0,04$  ( $n = 259$ ), что существенно больше, чем в других частях ареала в пределах Европейской России. В Калининградской области [20] средняя величина кладки  $4,64 \pm 0,02$  ( $n = 955$ ), в Карелии [13] —  $4,78 \pm 0,05$  ( $n = 137$ ), в Ленинградской области [17] —  $4,68 \pm 0,04$  ( $n = 199$ ), в Псковской области [34] — 4,3 ( $n = 356$ ), в Кировской области [33] — 4,8 ( $n = 37$ ), в Рязанской области [29] — 4,7 ( $n = 30$ ). В отношении первых трех точек различия между средними значениями статистически достоверны ( $p < 0,001$ ). Доля кладок из 6 яиц в названных выше регионах колеблется от 1,5 до 4,4%. Практически такие же значения рассматриваемых параметров зяблик имеет в соседней Липецкой области, в нагорной дубраве заповедника «Галичья гора» [30]: средняя величина кладки  $5,22 \pm 0,06$  ( $n = 100$ ), доля кладок из 6 яиц — 28%.

Существует статистически значимая (в разных сочетаниях  $p < 0,001$ ; 0,01; 0,05) хронологическая изменчивость величины кладки в Воронежском заповеднике (табл. 2), обусловленная в основном долей кладок из 6 яиц. Так, за годы наблюдений наименьшая средняя величина кладки зарегистрирована в 1990 и 2014 гг. (по 4,86), а наибольшая — в 1988 и 1989 гг., соответственно 5,4 и 5,3 яйца. В 2014 г. гнезд с 6 яйцами не обнаружено, в 1990 их доля была 7,1%, в 1989 — 31,6%, а в 1988 г. — 48,9%, что превышает долю кладок из 5 яиц — 42,2%, это единственный случай за весь период исследований. Величина кладки проявляет положительную, но статистически незначимую корреляцию с температурой воздуха и суммой осадков в период массовой откладки яиц.

Таблица 2

Межгодовая изменчивость величины кладки у зяблика

Год	Число гнезд	Лимиты	Среднее значение	Стандартное отклонение
1986	13	4—6	$5,15 \pm 0,15$	0,55
1987	21	4—6	$5,10 \pm 0,15$	0,7
1988	45	4—6	$5,4 \pm 0,1$	0,65

Продолжение табл. 2

Год	Число гнезд	Лимиты	Среднее значение	Стандартное отклонение
1989	26	5—7	5,30±0,11	0,55
1990	14	4—6	4,86±0,14	0,53
2009	13	4—6	4,92±0,14	0,49
2010	21	4—6	5,14±0,14	0,65
2011	28	4—6	5,05±0,12	0,64
2012	24	3—6	5,00±0,12	0,59
2014	14	4—5	4,86±0,10	0,36
2018	20	4—6	5,00±0,13	0,56
2021	19	4—5	5,00±0,07	0,32
1986—2021	239	3—7	5,12±0,04	0,61

Размеры яиц: длина 17,3—21,1 мм; диаметр 13,6—15,6 мм; средние — 19,42±0,07×14,69±0,04 мм (n = 130); стандартное отклонение для длины и диаметра яйца соответственно 0,8 и 0,4.

Параметры успешности размножения выглядят следующим образом. Вероятность выживания яйца от момента откладки и до вылупливания птенца в различные годы изменяется от 27 до 71,7%, вероятность выживания птенца — от 34,7 до 77,2%, итоговая успешность размножения, как вероятность выживания индивида от откладки яйца до вылета из гнезда, — от 18,1 до 44,9% (табл. 3). В целом за 11 лет исследований значения этих параметров составляют соответственно 51,4; 54,1 и 27,8% (n = 285). Доля успешных попыток размножения колеблется от 20 до 56%, на одну попытку размножения, включая неуспешные, вылетает в среднем от 1 до 2,6 птенца, в целом за все годы соответственно 36,9% и 1,7 птенца.

Таблица 3

Успешность размножения зяблика

Год	Число гнезд	Успешность насиживания	Успешность выкармливания	Общая успешность размножения	Доля успешных попыток размножения	Среднее число птенцов на одну попытку размножения
1986	15	44,4	39,4	17,5	20,0	1,13
1987	18	36,4	49,6	18,1	22,0	1,00
1988	42	27,0	67,0	18,1	26,2	1,36
1989	25	58,9	48,7	28,7	40,0	2,04
1990	18	53,8	51,7	27,8	28,6	1,07
2009	26	41,9	34,7	14,5	23,1	1,00
2010	32	58,1	77,2	44,9	56,0	2,56
2011	34	67,6	61,6	41,6	48,4	2,32
2012	28	53,8	57,5	30,9	50,0	2,43
2018	27	71,7	42,0	30,1	37,0	1,81
2021	20	63,5	53,8	34,1	45,0	2,00
1986—2021	285	51,4	54,1	27,8	36,9	1,70

За немногими исключениями гибель кладок и птенцов обусловлена деятельностью хищничающих животных. В большинстве случаев они остаются неопознанными, однако разорители птичьих гнезд в заповеднике известны по наблюдениям в отношении иных

видов птиц. Это лесная соя (*Dryomys nitedula*), куница (*Martes martes*), белка (*Sciurus vulgaris*), сойка (*Garrulus glandarius*), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*). На разнообразии хищников указывает неодинаковый характер повреждения гнезд. Яйца или птенцы могут бесследно исчезнуть из гнезда, или в нем остаются скорлупки разной величины, остатки перьев. Часто гнезда оказываются разорванными в клочья и (или) сброшенными на землю. Очевидно, что это следы деятельности разных хищников.

Однажды удалось наблюдать разорение гнезда большим пестрым дятлом. Гнездо располагалось в кроне дуба на высоте примерно 15 м. Заметить его удалось по крикам брачной пары зябликов, которые безуспешно пытались отогнать большого пестрого дятла. Он съедл содержимое гнезда, вероятно, только что вылупившихся птенцов, потом вытер клюв о ветку и улетел. Спустя 5 минут дятел еще два раза попытался подлететь к гнезду, но его прогонял самец зяблика. На третий раз ему это удалось, он вытащил из гнезда яйцо и тут же его проглотил.

Еще отмечен случай хищничества сойки. Она схватила слетка зяблика, недавно вылетевшего из гнезда и издававшего призывные крики. Перелетела немного, села на сухую ветвь сосны и начала его быстро расклевывать, издали были видны падающие вниз перья. Описываемые два события произошли в последней декаде мая, т.е. во время вылета птенцов из ранних кладок и их вылупливания в относительно поздних кладках.

Пресс хищников из года в год не остается постоянным и проявляет зависимость от погодных условий в первой половине мая. При теплой погоде он заметно снижается. Коэффициент корреляции Пирсона между средней температурой воздуха 1—15 мая и параметрами успешности размножения составляет: с вероятностью выживания индивида — плюс 0,67 ( $p < 0,05$ ); с долей успешных попыток размножения — плюс 0,83 ( $p < 0,01$ ); со средним числом вылетевших птенцов на одну попытку размножения — плюс 0,81 ( $p < 0,01$ ). Можно полагать, что при относительно высокой температуре увеличивается активность и численность потенциальных жертв неспециализированных хищников среди беспозвоночных и мелких позвоночных животных, поэтому привлекательность гнезд птиц уменьшается. В 1986—1990 гг. температура воздуха в первой половине мая была в среднем плюс 12 °С, а в 2009—2018 гг. — плюс 16,2 °С. Соответственно в эти два периода доля успешных попыток размножения в среднем составила 27,4 и 42,9%, а среднее число вылетевших птенцов на одну попытку размножения — 1,3 и 2. Сходное явление обнаружено нами в заповеднике в отношении сохранности гнезд певчего дрозда [7].

Данные по успешности размножения из других частей ареала свидетельствуют о ее значительной изменчивости, но она в большинстве случаев выше, чем в Воронежском заповеднике. На Куршской косе в Калининградской области успешность размножения, определенная по модифицированному методу Мэйфилда, следующая: насиживания — 55,6%, выкармливания — 73,8, общая — 41,0%; на одну попытку размножения вылетает 2,3 птенца [21]. Общая успешность размножения, определенная традиционным способом, в лесополосах и островных лесах Полтавской области составила 30% [36], в Ленинградской области — 69,7% [17], в Псковской области — 43,7% [34], в Савальском лесу Воронежской области — 78,2% [16]. Обычно в указанных географических точках выше и сохранность гнезд, а на одну попытку размножения вылетает 2,1—3,4 птенца. Вместе с тем низкая общая успешность размножения выявлена в соседней Липецкой области, в нагорной дубраве в заповеднике Галичья гора: по модифицированному методу Мэйфилда она составляет всего 20%, на одну попытку размножения вылетает 1,04 птенца. Как и в Воронежском заповеднике, основная причина низкого успеха гнездования связана с деятельностью различных хищников и хищничающих животных, прежде всего куньих и врановых [30]. Аналогичная ситуация выявлена в Финляндии, где по данным

из разных мест доля успешных гнезд была всего 12,5 и 29,9% [37]. Очевидно, что при такой низкой успешности размножения численность популяции должна поддерживаться за счет высокой выживаемости птиц, видимо как взрослых, так и молодых, от вылета из гнезда до возраста первого размножения.

Из 90 исследованных гнезд зяблика эмбриональная смертность присутствовала в 13 случаях (14,4%). Чаще всего (84,6%) в гнезде было одно неоплодотворенное яйцо («болтун»). Только в одном гнезде из четырех отложенных яиц два оказались неоплодотворенными и в одном яйце погиб эмбрион («задохлик»). Из 450 отложенных яиц по этим причинам погибли 14, или 3,1%. Это меньше, чем в популяции зяблика на Куршской косе в Калининградской области, — 6,4% [21], а также чем у воробьиных птиц лесной и лесостепной зон Европейской России в целом, в среднем около 4% [16].

Вылет птенцов из поздних кладок заканчивается в середине июля. Первые кочующие стайки зябликов начинают встречаться по опушкам леса уже во второй половине июля, но чаще это происходит в первой половине августа, а в конце этого месяца уже хорошо заметен пролет. Отлет и пролет большей части птиц происходит в сентябре, но разреженные стайки и одиночки встречаются до конца октября, редко до первой декады ноября. Наиболее поздние осенние регистрации — 08.11.2012 и 14.11.2010. В первом случае 8 особей кормились на обочине дороги в населенном пункте за пределами лесного массива заповедника. Во втором — на Центральной усадьбе заповедника два самца держались в стае полевых (*Passer montanus*) и домовых (*P. domesticus*) воробьев, их уже можно отнести к зимующим птицам, как и двух самок, также отмеченных на Центральной усадьбе 29 ноября 1993 г. в стае воробьев.

Непосредственно в зимние месяцы зябликов регистрировали нечасто, но на протяжении длительного времени. Обычно это были самцы, одиночки или по 2—3 особи. Первое наблюдение относится еще к 1938 г., одного самца добыли близ Центральной усадьбы в январе, а в феврале двух самцов заметили в стае вьюрковых птиц — снегирей, юрков, чечеток (*Acanthis flammea*). Еще зябликов на Центральной усадьбе видели 10.02.1991 (1 самец), 8.02.1994 (3 самца), 15.01.1999 (1 самец), 15.02.2014 (1 самка) и 23.12.2021 (1 самец). Птицы кормились на свободных от снега участках земли или на сорняках. В необычайно теплую зиму 2006—2007 гг., 17 февраля, в окрестностях заповедника на убранном поле подсолнечника отмечена стайка зябликов из 10—12 самцов.

В 1992—1996 гг. производили отлов и кольцевание воробьиных птиц в период размножения паутиными сетями на стационарных площадках. Взрослых зябликов окольцевали 101 особь, 49 самцов и 52 самки. Из них в последующие годы в тех же самых местах отловлены 6 самцов и одна самка. В пяти случаях повторный отлов произошел через один год, в двух — через два года и в одном случае — через три года. Это свидетельствует о высоком гнездовом консерватизме, по крайней мере у части популяции зяблика.

### Заключение

Как и на большей части своего гнездового ареала, зяблик в Воронежском заповеднике доминирует по численности в лесных местообитаниях. Плотность его населения, особенно в дубравах, соответствует высоким значениям в других частях Европы, но не является максимальной.

Зяблик — ближний мигрант, прилетающий с мест зимовок во второй половине марта. В связи с потеплением климата, наиболее заметным в начальный период весны, сроки весеннего прилета в текущем веке сместились на более ранний период, в среднем на неделю. В отдельные, наиболее теплые весны наблюдается и более раннее размножение с пиком синхронной откладки яиц в последней декаде апреля вместо обычной первой декады мая. Высокая температура воздуха весной способствует быстрому строительству

гнезд и началу откладки яиц. Раннее размножение расширяет возможности для повторного гнездования в случае неудачной первой попытки, а при ее успехе — для производства второго выводка у части особей.

Исследуемая группировка зяблика характеризуется высокой начальной продуктивностью размножения: средняя величина кладки заметно больше, чем в других частях ареала, за счет значительной доли кладок из 6 яиц. Эмбриональная смертность низка. Однако этот потенциал не реализуется в полной мере в производство более многочисленного потомства, поскольку зяблик испытывает сильное давление хищников в отношении кладок и птенцов. В результате успешность размножения и его конечная продуктивность ниже, чем в других популяциях. В этих условиях численность популяции может поддерживаться благодаря высокой выживаемости взрослых и отчасти молодых птиц после вылета из гнезда. Пресс хищников ослабевает при высокой температуре воздуха в период откладки и насиживания яиц, поэтому потепление климата способствует увеличению продуктивности размножения.

#### Список использованной литературы

1. Барабаш-Никифоров И. И., Семаго Л. Л. Птицы юго-востока Черноземного центра. Воронеж : Изд-во ВГУ, 1963. 210 с.
2. Бардин А. В. О воровстве строительного материала у птиц // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 418. С. 734—738.
3. Венгеров П. Д. Особенности экологии зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в колониях дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) // Экология. 1990. № 3. С. 89—90.
4. Венгеров П. Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. Воронеж : Изд-во ВГУ, 2001. 248 с.
5. Венгеров П. Д. Влияние изменений климата на сроки прилета и размножения певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и зяблика (*Fringilla coelebs*) в Воронежском заповеднике // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131, № 4. С. 416—424.
6. Венгеров П. Д. Особенности сроков размножения зяблика (*Fringilla coelebs*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в условиях высоких весенних температур // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2014. Т. 28, № 17 (188). С. 76—81.
7. Венгеров П. Д. Влияние роста весенней температуры воздуха на сроки и продуктивность размножения певчего дрозда (*Turdus philomelos* C. L. Brehm) в условиях лесостепи Русской равнины // Экология. 2017. № 2. С. 134—140.
8. Головань В. И. Плотность населения птиц во вторичных лесах на юге Псковской области // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России (эколого-фаунистические исследования). СПб. : Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2004. С. 40—48.
9. Денис Л. С. Структура населения гнездящихся птиц лесных сообществ Окского заповедника и ее изменение за период 2000—2019 гг. // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань : Рязанская обл. тип., 2020. Вып. 39. С. 59—75.
10. Дольник В. Р. [и др.] Популяционная экология зяблика / под ред. В. Р. Дольника. Л. : Наука, 1982. 302 с. (Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Т. 90).
11. Дольник Т. В. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом // Популяционная экология зяблика. Л. : Наука, 1982. С. 18—40. (Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Т. 90).
12. Егорова Г. В., Иванов А. Е., Константинов В. М. Сравнительная экология близкородственных видов мухоловок рода *Ficedula*. М. : ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2007. 179 с.
13. Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1988. 184 с.
14. Ильина Т. В. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период // Популяционная экология зяблика. Л. : Наука, 1982. С. 191—214. (Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Т. 90).
15. Косенко С. М. Сообщество гнездящихся птиц хвойно-широколиственного леса в заповеднике «Брянский лес» 11 лет спустя // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М. : ИПЭЭ РАН, 2007. С. 207—210.
16. Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л. : Изд-во ЛГУ, 1959. 281 с.
17. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана : в 2 т. Т. 2. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 504 с.

18. Морозов Н. С. Метод картирования территорий птиц на постоянных пробных площадках: международные рекомендации и личный опыт // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М. : Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 156—186.
19. Некрасов Б. В., Олигер Т. И. Семейство Вьюрковые *Fringillidae* // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М. : Наука, 1978. С. 175—203.
20. Паевский В. А. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // Популяционная экология зяблика. Л. : Наука, 1982. С. 165—190. (Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Т. 90).
21. Паевский В. А. Демография птиц. Л. : Наука, 1985. 285 с.
22. Паевский В. А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб. ; М. : Т-во науч. изданий КМК, 2008. 235 с.
23. Паевский В. А. Роль модельных и популярных видов птиц в науке и обществе // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29, № 1896. С. 1049—1061.
24. Паевский В. А. Феномен зяблика (*Fringilla coelebs* L.) как абсолютного доминанта в сообществах лесных птиц Европы // Экология. 2020. № 1. С. 72—80.
25. Преображенская Е. С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М. : КМК Scientific Press Ltd, 1998. 200 с.
26. Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по маршрутному учету населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М. : Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 143—155.
27. Резанов А. Г. Оценка качественного разнообразия кормового поведения зяблика *Fringilla coelebs* // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 269. С. 727—748.
28. Сапельникова И. И., Базильская И. В., Грибкова А. С. Некоторые факты потепления весенних сезонов в Воронежском заповеднике // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж : БиомикАктив, 2012. Вып. 26. С. 7—16.
29. Сапетина И. М. Птицы Окского заповедника и сопредельных территорий (биология, численность, охрана). Т. 2. Воробьиные птицы. М. : КМК, 2009. 172 с.
30. Сарычев В. С., Можарова Л. Ю. Биология размножения зяблика *Fringilla coelebs* L. в заповеднике «Галичья гора» // Труды Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Тула, 2001. Вып. 2. С. 111—115.
31. Сахвон В. В. Структура гнездового населения воробьиных птиц пойменных дубовых лесов Белорусского Полесья // Беркут. 2007. Т. 16, № 2. С. 169—176.
32. Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия птиц. Л. : Наука, 1991. 233 с. (Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Т. 230).
33. Сотников В. Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 2. Воробьинообразные. Ч. 2. Киров : Триада плюс, 2008. 432 с.
34. Урядова Л. П. Успех размножения некоторых вьюрковых птиц // Орнитология. М., 1998. Вып. 28. С. 192—198.
35. Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В., Артемьев А. В. Оценка многолетней динамики численности птиц Карелии с использованием маршрутных и точечных методов учета // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2017. С. 33—38.
36. Шаповал А. П. Успешность размножения некоторых видов птиц в западной части Полтавской области в 1979—1992 гг. // Беркут. 1995. Т. 4, № 1-2. С. 45—46.
37. Hanski I. K., Laurila A. High nest predation rate in the Chaffinch // *Ornis fennica*. 1993. Vol. 70, N 2. P. 65—70.

Поступила в редакцию 02.03.2022

**Венгеров Петр Дмитриевич**, доктор биологических наук, доцент  
 Воронежский государственный педагогический университет  
 Российская Федерация, 394043, г. Воронеж, ул. Ленина, 86  
 Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В. М. Пескова  
 Российская Федерация, 394080, Воронеж, Центральная усадьба, Госзаповедник  
 E-mail: [pvengerov@yandex.ru](mailto:pvengerov@yandex.ru)

UDC 591.54:591.521:598.841

P. D. Vengerov

**Breeding ecology of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) in the forest-steppe zone of European Russia against the backdrop of climate change**

Ecology of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) was studied in The Voronezh Nature Reserve (50°21'—52°02' N, 39°21'—39°47' E), located in the forest-steppe zone of European Russia. The Chaffinch dominates in numbers in almost all forest types. Its population density is 80—100 pairs/km<sup>2</sup> in a pine forest, 170—190 pairs/km<sup>2</sup> in a pine-deciduous forest and 190—210 pairs/km<sup>2</sup> in a deciduous forest with a predominance of oak. The average date of spring arrival for all years of observations is March 23 (n = 83, min March 6, max April 7). Climate warming in March and April led to earlier arrival and breeding. Average date of arrival for the period 1936—1988 was March 25 (n = 51), for the period 1989—2021 (n = 33) — March 19, differences are statistically significant (p < 0.001). The correlation coefficient between the average temperature in March and the date of arrival is minus 0.69 (p < 0.01). The beginning of egg laying in different years occurs from April 19 to May 9, on average April 26. The correlation coefficient between the average air temperature in the 2nd decade of April and the date of laying the 1st egg minus is 0.9 (p < 0.01), in relation to the 3rd decade of April when it is minus 0.7 (p < 0.01). The peak of the start of egg laying usually occurs in the first decade of May. In the current century, in the warmest springs, early reproduction is observed with a peak of synchronous egg laying in the last ten days of April. The average clutch size is 5.12±0.04 (n = 259, min = 3, max = 7), which exceeds the values in many other parts of the range. The probability of survival of the egg is 51.4%, the chick is 54.1%, the final breeding success is 27.8% (n = 285). The share of successful nests is 36.9%, the rest are ruined by predators. For one breeding attempt, including unsuccessful ones, an average of 1.7 chicks fly out. The pressure of predators in warm weather is noticeably reduced. Correlation coefficients between the mean air temperature on May 1—15 and breeding success parameters range from 0.67 to 0.83 (p < 0.05, p < 0.01). Embryonic mortality (infertile eggs and eggs with dead embryos) is present in 14.4% of nests and is 3.1% of the total number of eggs laid. The studied population is characterized by a high population density, large clutch size, and low embryonic mortality, but it experiences strong predator pressure on the nests, resulting in low breeding success.

**Key words:** chaffinch (*Fringilla coelebs*), breeding ecology of birds, climate change.

**Vengerov Petr Dmitrievich**, Doctor of Biological Sciences, Associated Professor  
Voronezh State Pedagogical University  
Russian Federation, 394043, Voronezh, ul. Lenina, 86  
Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve named after V. M. Peskov  
Russian Federation, 394080, Voronezh, Centralnaya usadba, Goszapovednik  
E-mail: pvengerov@yandex.ru

**References**

1. Barabash-Nikiforov I. I., Semago L. L. *Ptitsy yugo-vostoka Chernozemnogo tsentra* [Birds of the South-East of the Black Earth Center]. Voronezh, VGU Publ., 1963. 210 p. (In Russian)
2. Bardin A. V. O vorovstve stroitel'nogo materiala u ptits [On the theft of building material from birds]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 17, no. 418, pp. 734—738. (In Russian)
3. Vengerov P. D. Osobennosti ekologii zyblika (*Fringilla coelebs* L.) v koloniyakh drozda-ryabinnika (*Turdus pilaris* L.) [Features of the ecology of the chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) in the colonies of the field thrush (*Turdus pilaris* L.)]. *Ekologiya*, 1990, no. 3, pp. 89—90. (In Russian)
4. Vengerov P. D. *Ekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti i korrelyatsii morfologicheskikh struktur ptits* [Ecological patterns of variability and correlation of morphological structures of birds]. Voronezh, VGU Publ., 2001. 248 p. (In Russian)
5. Vengerov P. D. Vliyanie izmenenii klimata na sroki prileta i razmnozheniya pevchego drozda (*Turdus philomelos*) i zyblika (*Fringilla coelebs*) v Voronezhskom zapovednike [Impact of climate change on the timing of arrival and reproduction of the song thrush (*Turdus philomelos*) and chaffinch (*Fringilla coelebs*) in the Voronezh Reserve]. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2011, vol. 131, no. 4, pp. 416—424. (In Russian)
6. Vengerov P. D. Osobennosti srokov razmnozheniya zyblika (*Fringilla coelebs*) i mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) v usloviyakh vysokikh vesennikh temperatur [Peculiarities of timing of reproduction of

chaffinch (*Fringilla coelebs*) and pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in conditions of high spring temperatures]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*, 2014, vol. 28, no. 17 (188), pp. 76—81. (In Russian)

7. Vengerov P. D. Vliyanie rosta vesennei temperatury vozdukha na sroki i produktivnost' razmnozheniya pevchego drozda (*Turdus philomelos* C. L. Brehm) v usloviyakh lesostepi Russkoi ravniny [Effect of rise in spring air temperature on the arrival dates and reproductive success of the song thrush, *Turdus philomelos* (C. L. Brehm, 1831) in the forest-steppe of the Russian plain]. *Ekologiya*. 2017. № 2. S. 134—140. (In Russian)

8. Golovan' V. I. Plotnost' naseleniya ptits vo vtorichnykh lesakh na yuge Pskovskoi oblasti [Bird population density in secondary forests in the south of the Pskov region]. *Ptitsy i mlekopitayushchie Severo-Zapada Rossii (ekologo-faunisticheskie issledovaniya)* [Birds and mammals of the North-West of Russia (ecological and faunal studies)]. St. Petersburg, S.-Peterburgskii un-t Publ., 2004, pp. 40—48. (In Russian)

9. Denis L. S. Struktura naseleniya gnezdyashchikh ptits lesnykh soobshchestv Okskogo zapovednika i ee izmenenie za period 2000—2019 gg. [The structure of the population of nesting birds in the forest communities of the Oksky Reserve and its change over the period 2000—2019]. *Trudy Okskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika* [Proceedings of the Oksky State Natural Biosphere Reserve]. Ryazan, Ryazanskaya obl. tip. Publ., 2020, is. 39, pp. 59—75. (In Russian)

10. Dol'nik V. R. [et al.] *Populyatsionnaya ekologiya zyblika* [Population ecology of the chaffinch]. Leningrad, Nauka Publ., 1982. 302 p. (Tr. Zoologicheskogo in-ta AN SSSR. Vol. 90). (In Russian)

11. Dol'nik T. V. Pishchevoe povedenie, pitanie i usvoenie pishchi zyblikom [Feeding behavior, nutrition and assimilation of food by the chaffinch]. *Populyatsionnaya ekologiya zyblika* [Population ecology of the chaffinch]. Leningrad, Nauka Publ., 1982, pp. 18—40. (Tr. Zoologicheskogo in-ta AN SSSR. Vol. 90). (In Russian)

12. Egorova G. V., Ivanov A. E., Konstantinov V. M. *Sravnitel'naya ekologiya blizkorodstvennykh vidov mukholovok roda Ficedula* [Comparative ecology of closely related flycatcher species of the genus *Ficedula*]. Moscow, FGOU VPO MGAVMiB Publ., 2007. 179 p. (In Russian)

13. Zimin V. B. *Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR* [Ecology of passerines in the North-West of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russian)

14. Il'ina T. V. Byudzhet vremeni i povedenie zyblika v gnezdovoi period [Time budget and behavior of the chaffinch in the nesting period]. *Populyatsionnaya ekologiya zyblika* [Population ecology of the chaffinch]. Leningrad, Nauka Publ., 1982, pp. 191—214. (Tr. Zoologicheskogo in-ta AN SSSR. Vol. 90). (In Russian)

15. Kosenko S. M. Soobshchestvo gnezdyashchikh ptits khvoino-shirokolistvennogo lesa v zapovednike "Bryanskii les" 11 let spustya [Community of nesting birds of the coniferous-broad-leaved forest in the reserve "Bryansk forest" 11 years later]. *Dinamika chislennosti ptits v nazemnykh landshaftakh* [Dynamics of the number of birds in terrestrial landscapes]. Moscow, IPEE RAN Publ., 2007, pp. 207—210. (In Russian)

16. Mal'chevskii A. S. *Gnezdovaya zhizn' pevchikh ptits* [Nesting life of songbirds]. Leningrad, LGU Publ., 1959. 281 p. (In Russian)

17. Mal'chevskii A. S., Pukinskii Yu. B. *Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredel'nykh territorii: istoriya, biologiya, okhrana: v 2 t. T. 2* [Birds of the Leningrad region and adjacent territories: history, biology, protection. In 2 volumes. Vol. 2]. Leningrad, Leningr. un-t Publ., 1983. 504 p. (In Russian)

18. Morozov N. S. Metod kartirovaniya territorii ptits na postoyannykh probnykh ploshchadkakh: mezhdunarodnye rekomendatsii i lichnyi opyt [The method of mapping bird territories on permanent test sites: international recommendations and personal experience]. *Organizatsiya nauchnykh issledovaniy v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh* [Organization of scientific research in reserves and national parks]. Moscow, Vsemirnyi fond dikoi prirody Publ., 1999, pp. 156—186. (In Russian)

19. Nekrasov B. V., Oliger T. I. Semeistvo V'yurkovye Fringillidae [Family Finches Fringillidae]. *Ptitsy Volzhsko-Kamskogo kraya. Vorob'inye* [Birds of the Volga-Kama region. Passerines]. Moscow, Nauka Publ., 1978, pp. 175—203. (In Russian)

20. Paevskii V. A. Razmnozhenie i demografiya zyblikov Kurshskoi kosy po dvadtsatiletnim dannym [Reproduction and demography of finches of the Curonian Spit according to twenty years of data]. *Populyatsionnaya ekologiya zyblika* [Population ecology of the chaffinch]. Leningrad, Nauka Publ., 1982, pp. 165—190. (Tr. Zoologicheskogo in-ta AN SSSR. Vol. 90). (In Russian)

21. Paevskii V. A. *Demografiya ptits* [Bird demographics]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 285 p. (In Russian)

22. Paevskii V. A. *Demograficheskaya struktura i populyatsionnaya dinamika pevchikh ptits* [Demographic Structure and Population Dynamics of Songbirds]. St. Petersburg, Moscow, T-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2008. 235 p. (In Russian)

23. Paevskii V. A. Rol' model'nykh i populyarnykh vidov ptits v nauke i obshchestve [Role of model and popular bird species in science and society]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 29, no. 1896, pp. 1049—1061. (In Russian)



24. Paevskii V. A. Fenomen zyblika (*Fringilla coelebs* L.) kak absolyutnogo dominanta v soobshchestvakh lesnykh ptits Evropy [The phenomenon of the chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) as the absolute dominant in European forest bird communities]. *Ekologiya*, 2020, no. 1, pp. 72—80. (In Russian)
25. Preobrazhenskaya E. S. *Ekologiya vorob'inykh ptits Privetluzh'ya* [Ecology of passerine birds of Privetluzhye]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd Publ., 1998. 200 p. (In Russian)
26. Ravkin E. S., Chelintsev N. G. Metodicheskie rekomendatsii po marshrutnomu uchetu naseleniya ptits v zapovednikakh [Guidelines for the route accounting of the bird population in reserves]. *Organizatsiya nauchnykh issledovaniy v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh* [Organization of scientific research in reserves and national parks]. Moscow, Vsemirnyi fond dikoi prirody Publ., 1999, pp. 143—155. (In Russian)
27. Rezanov A. G. Otsenka kachestvennogo raznoobraziya kormovogo povedeniya zyblika *Fringilla coelebs* [Evaluation of the Qualitative Diversity of Foraging Behavior of the Finch *Fringilla coelebs*]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2004, vol. 13, no. 269, pp. 727—748. (In Russian)
28. Sapel'nikova I. I., Bazil'skaya I. V., Gribkova A. S. Nekotorye fakty potepleniya vesennykh sezonov v Voronezhskom zapovednike [Some facts of warming of spring seasons in the Voronezh Reserve]. *Trudy Voronezhskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of the Voronezh State Reserve]. Voronezh, BiomikAktiv Publ., 2012, is. 26, pp. 7—16. (In Russian)
29. Sapetina I. M. *Ptitsy Okskogo zapovednika i sopredel'nykh territorii (biologiya, chislennost', okhrana). T. 2. Vorob'inye ptitsy* [Birds of the Oksky Reserve and adjacent territories (biology, abundance, protection). Vol. 2. Passerines]. Moscow, KMK Publ., 2009. 172 p. (In Russian)
30. Sarychev V. S., Mozharova L. Yu. Biologiya razmnozheniya zyblika *Fringilla coelebs* L. v zapovednike "Galich'ya gora" [Reproduction biology of the chaffinch *Fringilla coelebs* L. in the reserve "Galichya Gora"]. *Trudy Assotsiatsii osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii Tsentral'nogo Chernozem'ya Rossii* [Proceedings of the Association of Specially Protected Natural Territories of the Central Black Earth Region of Russia]. Tula, 2001, is. 2, pp. 111—115. (In Russian)
31. Sakhvon V. V. Struktura gnezdovogo naseleniya vorob'inykh ptits poimennykh dubovykh lesov Belorusskogo Poles'ya [The structure of the nesting population of passerines in the floodplain oak forests of the Belarusian Polesye]. *Berkut*, 2007, vol. 16, no. 2, pp. 169—176. (In Russian)
32. Sokolov L. V. *Filopatriya i dispersiya ptits* [Philopatry and dispersion of birds]. Leningrad, Nauka Publ., 1991. 233 p. (Tr. Zoologicheskogo in-ta AN SSSR. Vol. 230). (In Russian)
33. Sotnikov V. N. *Ptitsy Kirovskoi oblasti i sopredel'nykh territorii. T. 2. Vorob'inoobraznye. Ch. 2* [Birds of the Kirov region and adjacent territories. Vol. 2. Passerines. Part 2]. Kirov, Triada plyus Publ., 2008. 432 p. (In Russian)
34. Uryadova L. P. Uspekh razmnozheniya nekotorykh v'yurkovykh ptits [Breeding success of some finches]. *Ornitologiya*, Moscow, 1998, is. 28, pp. 192—198. (In Russian)
35. Khokhlova T. Yu., Yakovleva M. V., Artem'ev A. V. Otsenka mnogoletnei dinamiki chislennosti ptits Karelii s ispol'zovaniem marshrutnykh i tochechnykh metodov ucheta [Evaluation of the long-term dynamics of the number of birds in Karelia using route and point methods of accounting]. *Dinamika chislennosti ptits v nazemnykh landshaftakh* [Dynamics of the number of birds in terrestrial landscapes]. Moscow, T-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2017, pp. 33—38. (In Russian)
36. Shapoval A. P. Uspeshnost' razmnozheniya nekotorykh vidov ptits v zapadnoi chasti Poltavskoi oblasti v 1979—1992 gg. [Breeding success of some bird species in the western part of the Poltava region in 1979—1992]. *Berkut*, 1995, vol. 4, no. 1—2, pp. 45—46. (In Russian)
37. Hanski I. K., Laurila A. High nest predation rate in the Chaffinch. *Ornis fennica*, 1993, vol. 70, no. 2, pp. 65—70.