

УДК 591.526:598.296.1

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ
ХАРАКТЕРИСТИКИ ГРУППИРОВОК ЗЯБЛИКА *FRINGILLA
COELEBS* У СЕВЕРНЫХ ПРЕДЕЛОВ АРЕАЛА В ВОСТОЧНОЙ
ФЕННОСКАНДИИ**

**И.Н. Панов^{1,2}, Д.А. Пушкин³, Г.Л. Накул⁴,
С.В. Выходцев⁵, И.С. Ищенко²**

¹Центр кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, Москва

²Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН, пос. Рыбачий

³Государственный Дарвиновский музей, Москва

⁴Институт биологии Коми НЦ Уро РАН, г. Сыктывкар

⁵Северо-Западный ГМУ им. И.И. Мечникова Минздрава России,
Санкт-Петербург

Проанализированы особенности протекания периода послегнездовых концентраций и начала осенней миграции и рассчитаны некоторые демографические параметры у недавно сформировавшихся северных группировок зябликов, проявляющих верность участкам осенних скоплений. Данные получены в результате многолетнего отлова птиц паутинными сетями в деревне Черная Река, расположенной на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря. Проводится сравнение северных группировок вида с популяциями из срединных частей ареала (Куршская коса Балтийского моря). В обоих случаях среди отловленных зябликов преобладают самцы; не обнаружено различий в степени верности территории у взрослых особей (причем, особенность окраинных группировок в том, что окольцованные самки возвращаются в район кольцевания не реже самцов). При этом у северных зябликов возвращаемость птиц, окольцованных молодыми, ниже, как и годовая выживаемость (видимая сохраняемость) всех птиц в целом; а показатели годовой смертности взрослых несколько выше, чем в срединных частях ареала. Все это, однако, не мешает виду увеличивать свою численность в приполярных районах Восточной Фенноскандии в последние десятилетия. Успешность размножения в северных группировках может существенно варьировать год от года, а обилие отлавливаемых молодых зябликов в отдельные годы позволяет предполагать наличие второго цикла размножения. Поднимается вопрос о том, что в условиях редкости и фрагментированности подходящих биотопов птицы могут проявлять верность участкам послегнездовых концентраций, сравнимую с верностью местам гнездования.

Ключевые слова: *группировки птиц на границе ареала, демография зяблика *Fringilla coelebs*, послегнездовой период, Восточная Фенноскандия.*

DOI: 10.26456/vtbio58

Введение. В последние десятилетия в приполярной части Восточной Фенноскандии у ряда видов воробьиных птиц наблюдается рост численности и продвижение к северу границ видовых ареалов. Один из этих видов – зяблик *Fringilla coelebs* – стал объектом наших исследований. По данным литературных источников и проведенных нами учетов гнездового населения, численность зяблика в регионе за последние 50-60 лет выросла, как минимум, на порядок (Бианки, Флеров, 1960; Благодослов, 1960; Ивантер, 1969; Бианки и др., 1993; Панов, 2003, 2018). Некогда редкий вид теперь можно отнести к категории обычных или даже часто встречающихся. В последние два десятилетия наблюдались локальные спады и подъемы численности, но в целом зяблик неизменно входит в группу 3–6 видов, наиболее распространенных в лесных местообитаниях. Окольцованные особи регулярно возвращаются в район кольцевания, а в 2016 г. был отмечен многократный всплеск осенней численности, позволяющий предполагать массовое завершение в этот год второго цикла размножения. Таким образом, можно выдвигать гипотезу, что в регионе сформировались группировки зяблика, которые, являясь периферийными, по своим характеристикам все больше подходят на популяции в пределах оптимума ареала.

Цель данного сообщения привести первые результаты оценки популяционных характеристик недавно сформировавшихся северных группировок зяблика и обсудить особенности экологии, которые могут оказывать влияние на многолетнюю динамику этих параметров и устойчивость самих группировок. Для сравнения контролируемых нами группировок зяблика с популяциями из срединных частей ареала мы используем данные, полученные на Куршской косе Балтийского моря (Паевский, 1982, 2008; Соколов, 1982, 1991).

Методика. Материал собран в дер. Черная Река (66°31' с.ш., 32°55' в.д.) в 2005–2018 гг. Птиц отлавливали паутинными сетями в пределах ландшафтного комплекса деревни и на примыкающих участках леса. Характеристика участка отлова приведена ранее (Панов, Чернецов, 2010; Панов, 2011; Панов, Пономарев, 2012). В 2005 г. отлов проводили одну неделю в конце августа. В 2006 г. работы вели в течение месяца с середины августа до середины сентября. Во все остальные годы отлов начинали в конце июля – начале августа и заканчивали в последней декаде сентября; а в 2008 и 2009 гг. птиц отлавливали также весной, с конца апреля до начала июня. В разные годы объем усилий по отлову был различным (см. табл. 1, 2), при интерпретации результатов, мы, по возможности, учитываем это обстоятельство.

Кольцевание, прижизненную обработку и определение стадии линьки птиц проводили по стандартным методикам (Виноградова и др., 1976; Носков, 1990; Svensson, 1992).

Для оценки погодовой динамики обилия вида в отловах, долей половозрастных групп и обсуждения особенностей хода послегнездового сезона использовали данные о 3117 зябликах, окольцованных осенью 2006–2018 гг. Для расчетов параметров смертности и выживаемости (видимой сохраняемости) проанализированы 183 повторные (межгодовые) находки 160 особей. В этом случае учитывали повторные встречи зябликов, пойманных в 2005 г., а также повторные отловы, произошедшие весной 2008 и 2009 г. у птиц, окольцованных в предыдущие годы осенью. Мы также приводим первые данные визуальных наблюдений территориальных самцов, проведенных летом 2018 г.

Для именованя возраста в данном сообщении мы используем календарный год жизни особи. «Окольцованными молодыми» называем птиц, помеченных в первый год жизни (в обозначении группы при оценке моделей использовали обозначение «sad»), «окольцованными взрослыми» – всех остальных птиц со второго календарного года их жизни («ad»).

Статистическую обработку материала проводили методами стандартной статистики. Использовали пакеты MS Statistica 6.0 и Past 1.5. Средние значения приведены в формате $\pm S.E$. Кроме того, для оценки параметров смертности применяли расчет по таблицам Лэка (Lack, 1954; Паевский, 1985); оценку выживаемости (видимой сохраняемости) и вероятности отлова проводили при помощи стохастических моделей (программа MARK 7.0; см. White, Burnham, 2005; на русском языке – см. Бурский, 2011; Шитиков и др., 2016).

Метод расчета смертности по таблицам Лэка применяли для сравнения характеристик контролируемых нами группировок и популяций из срединных частей ареала (Паевский, 1982; 1985). Средняя (ежегодная) смертность особей определенного возраста определялась по формуле: $m_x = d_x / l_x$, где l_x – количество живых особей возраста x , d_x – количество погибших особей возраста x . Ошибка m_x определяется как m , умноженное на корень квадратный от $(1-m)/\Sigma d_x$. Для расчетов смертности были взяты все птицы, окольцованные до 2015 г и найденные до 2018 г., включительно. Отдельно рассматривали птиц с определенным возрастом (окольцованных молодыми, а также одного взрослого самца, который при кольцевании был определен как птица 2-го года) и зябликов, помеченных взрослыми (с неопределенным возрастом). Объемы собранных нами данных достаточно, чтобы корректно рассчитать таблицы Лэка только для птиц 2-го года после кольцевания и остальных птиц (возрастом старше 2-го года). Поэтому в качестве результатов (табл. 4) мы приводим расчеты для этих двух категорий, а также дополнительно для птиц 3-го года.

Результаты для птиц, окольцованных в 2016 г. (в год с наиболее успешным размножением) можно будет обсуждать по истечении нескольких лет. На данном этапе мы можем только отдельно оценить их встречаемость в два последующих после кольцевания года.

Зяблик относится к видам с высокой степенью верности местам гнездования (Соколов, 1982; Гаврилов и др., 2005 и др.). Однако, в районах, где плотность населения птиц невысока, проводить массовый отлов непосредственно на гнездовых территориях практически невозможно. Мы отлавливали птиц в период послегнездовых концентраций и, отчасти, в начале осеннего пролета. Модель сезонного перераспределения зяблика в таежной зоне такова, что в послегнездовой сезон (а также короткий период весной) птицы концентрируются на участках с открытыми и кустарниковыми биотопами. В северной тайге это происходит преимущественно в небольших населенных пунктах и на сельхозугодьях. В районе наших исследований подобные комплексы редки и невелики по площади (среднее расстояние между ними составляет 10–12 км), а подавляющая часть территории занята таежными лесами и болотами. Таким образом, кроме «верности» гнездовым участкам, необходимо иметь в виду также «верность» этим участкам концентраций, а возвращаемость птиц зависит как от доли птиц, возвращающихся на гнездовой участок, так и от доли птиц, которая проявляет верность участку послегнездовых концентраций.

Оценивая выживаемость ϕ (которую из-за неопределяемого соотношения компонентов смертности и эмиграции корректнее называть *видимой сохраняемостью*, см. Шитиков и др., 2016) и вероятность отлова p при помощи стохастических моделей (программа MARK 7.0), рассматривали (в различных комбинациях) все основные гипотезы сочетания факторов, влияющих на параметры модели. В первую очередь тестировали зависимость двух вышеназванных параметров от принадлежности к той или иной половозрастной группе в момент кольцевания, времени (года отлова), отдельно от пола и от возраста, а также модели с постоянными сохраняемостью и вероятностью отлова. Кроме этого, рассматривали модели зависимости параметров от возраста птицы (от 2 до 6 возрастных категорий), а также комбинировали группы в зависимости от близости значений параметров в уже протестированных моделях, если это имело биологический смысл. Например, находки окольцованных молодыми зябликов через 2 года и более объединяли с находками птиц, окольцованных взрослыми.

Поскольку при анализе гипотезы о различии видимой сохраняемости по годам выяснилось, что к значимым фактором ее вариации относится межгодовая вариация усилий по отлову птиц

(суммарное время работы сетей), были рассмотрены два набора моделей и их весов (с учетом моделей с различием видимой сохраняемости по годам и без нее). В общей сложности было рассмотрено 59 моделей.

Результаты и обсуждение. В 1950-е годы в регионе наших работ зяблика относили к редким видам с единичными ежегодными встречами (Бианки, Флеров, 1960; Благосклонов, 1960). В 1960-е годы учеты гнездового населения, проведенные в нескольких десятках км южнее, показали плотность населения в разных типах лесов от 1.2 до 5.1 пар на км² (Ивантер, 1969). К началу 1990-х вид ежегодно гнезвился, а плотность в наиболее благоприятных местообитаниях могла превышать 10 пар на км² (Бианки и др., 1993). По нашим данным, в начале 2000-х плотность населения зяблика в районе исследований составляла от 1-2 пар на км² в сплошных хвойных массивах до 9.8 пар на фрагментированных участках смешанных лесов и по границам с природно-антропогенными объектами – населенными пунктами, дорогами, линиями электропередач и пр. (Панов, 2003). В последнее десятилетие в сомкнутых молодых и среднеспелых лесах в радиусе 5 км от места отлова плотность гнездования зяблика нередко превышает 20 пар на км², а максимума (29.3 пары на км²) достигла в 2017 г. – после успешного размножения 2016 года (Корякин и др., 2011; Панов, 2018).

Как и для некоторых других лесных видов (Saari, 1977; Мальчевский, Пукинский, 1983), для зяблика характерно биотопическое перераспределение в послегнездовой период. Птицы гнездятся в лесу, а в ходе линьки, подготовки к осенней миграции и во время пролета концентрируются в открытых и кустарниковых биотопах. Это явление требует отдельного рассмотрения, но наиболее просто может быть показано различием в средних датах всех произошедших отловов у вида в разных типах местообитаний. Так, в 2017 г., когда объем усилий по отлову был наибольшим (около 34 тыс. метров*суток сетей в местообитаниях деревни и около 11 тыс. в таежных биотопах), средняя дата всех отловов зяблика в деревне оказалась существенно более поздней (30.08 ± 0.7 , $n=570$), чем на лесных участках (24.08 ± 2.0 , $n=44$, $U=103100$, $p<0.05$). Такие различия отмечены как у молодых, так и у взрослых птиц, при том, что медианная дата работы сетей в биотопах деревни (29.08) была, как минимум, не более поздней, чем в лесу (30.08).

Доля зябликов в общих результатах кольцевания. Пропорции половозрастных групп и успешность размножения. В общей сложности в осенние сезоны 2006–2018 гг. было окольцовано 53.7 тыс. птиц, в т.ч. 3117 зябликов (5.8%). Доля вида варьировала от 2.1% в 2008 г. до 15.5% в 2016 г. (табл. 1, 2). Выраженное таким способом обилие зябликов зависело от доли первогодков ($F= 8.229$ $df=1$ $p < 0.05$).

В 2008 г. птиц первого года отловлено заметно меньше, чем взрослых (1.44 на одну взрослую самку), а в 2016 г. соотношение молодых и взрослых составляло примерно 5 к 1 (11.2 первогодков на одну взрослую самку, табл. 1, 2). Конечно, на соотношение возрастов в позднелетних отловах может оказывать влияние разница в стратегиях сезонного перераспределения у молодых и взрослых птиц. Однако, очевидно, что одна эта разница не может определять столь существенных межгодовых различий, и, как минимум, одним из факторов вариации доли молодых в отловах выступает успешность размножения. Хотя чаще всего для зяблика характерна гнездовая моноцикличность (Паевский, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин, 1988), наши результаты позволяют предполагать, что у северных зябликов, по крайней мере, часть пар могут заканчивать второй цикл размножения.

Таблица 1

Общие результаты кольцевания птиц и итоги отлова зябликов
в 2006–2018 гг. (осенние сезоны)

Год	Общие результаты		Зяблики, всего	
	объем усилий ¹	окольцовано птиц	окольцовано	% от общего
2006	6070	1122	97	8.6
2007	12890	2271	59	2.6
2008	19840	2920	60	2.1
2009	21760	3637	140	3.8
2010	20700	5012	222	4.4
2011	17020	3965	157	4.0
2012	30780	5284	209	4.0
2013	26440	4262	129	3.0
2014	28680	4223	230	5.4
2015	32280	4281	388	9.1
2016	23310	5160	801	15.5
2017	45380	5409	323	6.0
2018	26040	6126	302	4.9
Всего	311190	53672	3117	5.8

Исследования в других регионах показали, что иногда зяблики могут выводить вторые выводки. Однако, в большинстве случаев на это указывает всего лишь наличие выраженного второго летнего пика в сроках откладки яиц. Такие наблюдения известны для Воронежской области, где второй период активной яйцекладки был характерен для лет с ранней весной (Венгеров, 2014). Слабо выраженный второй пик отмечен и в приполярных районах Восточной Фенноскандии (Бианки и др., 1993). На Куршской косе второй цикл размножения был зафиксирован у очень небольшого числа пар достоверно (Паевский,

1982). Анализируя полицикличность воробьиных птиц, В.Б. Зимин (1988) пришел к выводу, что группировки на северных пределах ареалов некоторых видов не только не сокращают, но даже могут увеличивать число выводков. Такая стратегия предполагается для чижа и чечетки, однако у зяблика она пока не отмечалась. Все эти данные заставляют с осторожностью относиться к интерпретации наших результатов и говорить о том, в условиях удлиненного светового дня, за счет которого у северных птиц повышается эффективность временного расписания размножения (Зимин, 1988; Рыжановский, 2006) в годы с ранней весной появление второго цикла размножения у зяблика вполне допустимо.

Таблица 2

Общие результаты кольцевания птиц и итоги отлова зябликов
в 2006–2018 гг. (осенние сезоны)

Год	Взрослые зяблики (старше первого года)				Молодые зяблики (1-й год)		Доля молодых
	всего отловлено	доля самок	в т.ч. переловлено ²	% птиц с кольцами	всего	доля самок	
2006	38	0.26	3	7.9	62	0.56	0.62
2007	29	0.34	3	10.3	33	0.58	0.53
2008	42	0.43	8	19.0	26	0.50	0.38
2009	56	0.30	5	8.9	88	0.36	0.61
2010	83	0.41	16	19.3	154	0.45	0.65
2011	74	0.41	3	4.1	86	0.41	0.54
2012	85	0.40	16	18.8	140	0.49	0.62
2013	50	0.22	10	20.0	89	0.41	0.64
2014	87	0.51	14	16.1	157	0.39	0.64
2015	102	0.47	18	17.6	304	0.44	0.75
2016	144	0.42	26	18.1	682	0.45	0.82
2017	178	0.42	44	24.7	189	0.44	0.52
2018	59	0.54	7	11.9	250	0.45	0.81
Всего	1027	0.41	173	16.8	2260	0.45	0.69

Примечание. ¹Объем усилий в метрах*сутки за год (см. табл. 1). ²Вернувшиеся зяблики, окольцованные в прошлые годы.

С учетом возможных различий в вероятности отлова молодых и взрослых зябликов в послегнездовой период корректно сравнивать успешность размножения контролируемых нами группировок и зябликов на Куршской косе Балтийского моря не просто. В среднем за все годы мы отлавливали порядка 5 молодых птиц на одну взрослую самку (или 4.55, если исключить преимущественно пролетных зябликов, а рассматривать молодых птиц только на 0–V стадиях линьки и взрослых только на 0–IX стадиях). На Куршской косе отлавливали 3.08 слетков на одну гнездящуюся пару (при одном выводке в году,

Паевский, 2008). По нашим данным, можно предполагать существенных вариациях степени успешности размножения у северных зябликов.

Доля самок составляла 44.7% среди птиц первого года и 41.2% среди взрослых ($\chi^2=3.53$ $df=1$ $p=0.06$). Преобладание самцов в популяциях зяблика отмечено и в срединных частях ареала (Паевский, 2008), так на Куршской косе оно близко к 55% (Паевский, 1982, 2008). Там доля самок с возрастом снижалась, и обсуждается связь таких результатов с различиями в показателях смертности полов. Решение вопроса, связано ли снижение процента самок с возрастом с их большей смертностью в нашем случае требует большего объема материала (см. подраздел *Показатели смертности*).

Динамика отлова половозрастных групп и прогресс линьки. Зяблики первого года жизни в среднем отлавливались раньше взрослых (средние даты 27.08 ± 0.54 и 31.08 ± 0.31 , соответственно), а самки в обеих возрастных категориях – раньше самцов (средние даты у взрослых 29.08 ± 0.86 и 02.09 ± 0.71 , у первогодков 26.08 ± 0.45 и 28.08 ± 0.44). Во всех случаях $p < 0.001$ (критерий Манна–Уитни). При этом динамика отлова половозрастных групп имеет следующие особенности. В августе и начале сентября удельная доля отловленных молодых зябликов выше (рис. 1). В начале августа взрослые птицы еще находятся на ранних стадиях линьки (особенно это касается взрослых самок) и часть из них остается в лесу, а молодые из распавшихся выводков перемещаются в деревню. Первый пик численности взрослых отмечается во второй половине августа. В первой половине августа взрослые самки линяют с отставанием от самцов. На ранних стадиях линьки (0-V) было отловлено 25.5% из окольцованных взрослых самок и только 8.7% из окольцованных самцов ($\chi^2=49.9$ $df=1$ $p < 0.000$); на более поздних стадиях преобладают доли самцов. Молодые птицы разного пола линяют примерно в одни сроки ($\chi^2=14.0$ $df=8$ $p=0.08$).

Пик удельной доли птиц первого года, отмечаемый во второй декаде сентября (рис. 1), вероятно, связан с массовым появлением пролетных птиц. Похожий пик доли взрослых приходится на последнюю декаду сентября. Пролетные молодые зяблики появляются в массе на VI стадии линьки, взрослые – на X-й. Судя по всему, осенняя миграция у взрослых птиц начинается позднее в связи с более поздними сроками линьки.

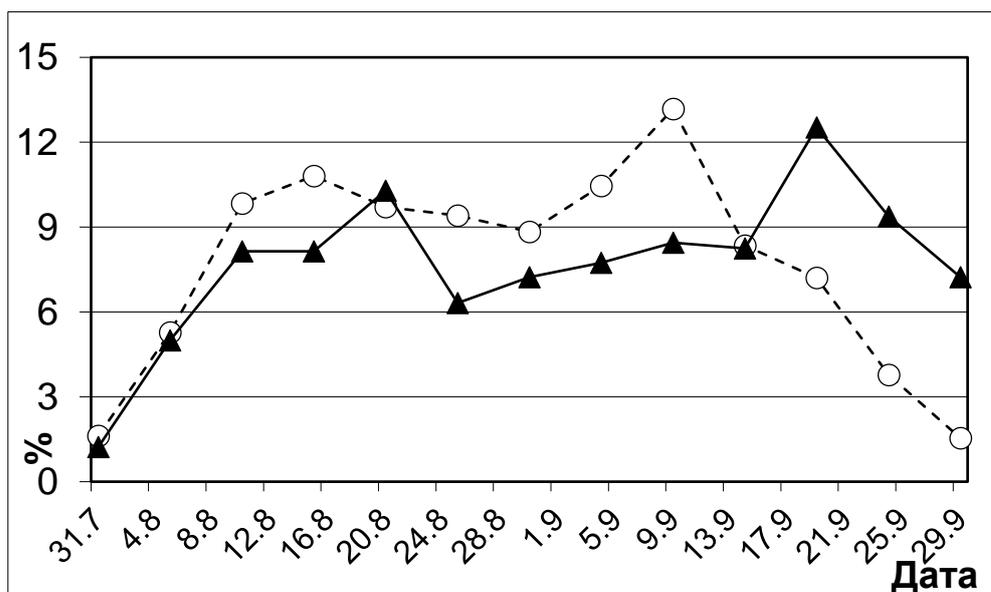


Рис. 1. Динамика отлова молодых и взрослых ябликов (процент от общего значения для возрастной группы):
пунктирная линия и пустые кружки – птицы первого года,
сплошная линия и заливные треугольники – взрослые птицы

В целом среди отловленных нами ябликов подавляющее большинство линяли. При первом отлове около 8% первогодков и менее 1% отловленных взрослых (5 самок и 1 самец), еще не приступили к линьке; и только 4 взрослых и 11 молодых ябликов линьку завершили. Такие результаты говорят о том, что большинство контролируемых птиц встречаются на этапе послегнездовых концентраций и в самом начале осеннего пролета.

Отловы взрослых ябликов, окольцованных в прошлые годы. Доли вернувшихся птиц. Среди отловленных взрослых птиц 16.8% были окольцованы в прошлые годы (табл. 1, 2). Начиная с 2008 г. ниже, чем 16%, эта доля была трижды – дважды в годы, следовавшие за годами с наименее успешным размножением, в 2009 г. (8.9%) и в 2018 г. (11.9%), а также в 2011 г. (4.1%). Межгодовая вариация доли повторно встреченных взрослых во многом определяется отловами птиц второго года жизни и зависит от доли первогодков птиц в предыдущий год ($F=7.096$ $df=1$ $p<0.05$). Окольцованные в прошлые годы яблίκы в среднем отлавливались раньше взрослых, у которых повторных отловов не зафиксировано. Это относится как к самкам (средняя дата у возвращавшихся 26.08 ± 1.62 , у отловленных однажды 30.08 ± 0.99 ; $U=11920$, $p<0.05$), так и к самцам (соответственно, 29.08 ± 1.69 и 02.09 ± 0.77 ; $U=17900$, $p<0.05$). Возвращающиеся птицы встречались в целом на более ранних стадиях линьки. Доли птиц на стадиях линьки до

IX включительно были выше у вернувшихся зябликов, тогда как отловленные только в один год взрослые находились преимущественно на более поздних стадиях линьки ($\chi^2=37.3$ df=12 p <0.0005). Таким образом, можно говорить, что большая часть возвращающихся зябликов относятся к локальным группировкам.

Из зябликов, окольцованных на первом году жизни, вернулось 3.5% особей, из окольцованных взрослыми – 9.8% ($\chi^2=49.3$ df=1 p <0.000). Значимой разницы между полами нет ни у окольцованных на первом году жизни (вернулось 4.0% самок и 3.1% самцов; $\chi^2=1.11$ df=1 p=0.33), ни у окольцованных взрослыми (8.6 и 10.6%, соответственно; $\chi^2=0.95$ df=1 p=0,29).

По данным с Куршской косы (Соколов, 1982), из 350 окольцованных взрослыми местных самцов зяблика вернулось 47 (13.4%), в нашем случае, из 517 взрослых самцов неизвестного происхождения повторно отловлено 55 (10.6%), разница незначима ($\chi^2=1.57$ df=1 p=0.21). Однако, в случае с молодыми летными птицами картина иная. На Куршской косе из 3545 окольцованных зябликов вернулось 445 (12.5%), в Черной Реке – из 2176 только 76 ($\chi^2=133.7$ df=1 p <0.000). Эти результаты позволяют говорить о том, что «возвращаемость» (произведение выживаемости и степени верности территории) у взрослых птиц из группировок в районе наших исследований близок к характеристикам популяций из срединных частей ареала. Различия могут определяться комбинацией действия трех факторов: различиями в выживаемости (1), различиями в степени верности гнездовым участкам (2) и различиями в степени верности участкам послегнездовых концентраций (3). Обсуждая эти три фактора, для взрослых зябликов, в первую очередь, можно выдвигать предположение о более низкой выживаемости у северных птиц, а степень верности ключевым районам сезонного размещения может оказаться даже выше, чем в срединных популяциях. Разница в уровне возвращаемости молодых птиц, вероятно, связана с более низкой выживаемостью – в первую очередь, и, возможно, также с характерной для окраинных группировок большей дальностью natalной дисперсии (расстоянием до участка будущего гнездования от места рождения и/или послегнездовых концентраций). Однако в каком возрасте контролируемые нами молодые зяблики запечатлевают будущие участки гнездования (и как этот возраст соотносится с периодом послегнездовых концентраций) и на каком расстоянии от района отлова в дальнейшем гнездятся, еще предстоит выяснить.

Считается, что в популяциях воробьиных многих видов самцы склонны проявлять большую степень верности территории (Соколов, 1991). Однако у контролируемых нами зябликов самки возвращаются в места кольцевания, в целом, не реже самцов. Наши результаты разнятся

с данными с Куршской косы, где различия выявлены и среди зябликов, окольцованных птенцами, и среди помеченных взрослыми. Причем, в последней группе самцы возвращались в 1.5 раза чаще самок (Соколов, 1991). На наш взгляд, отсутствие межполовых различий в доле вернувшихся птиц в северных частях ареала может быть связано с фрагментированностью и редкостью значимых для птиц территорий. В случае с зябликом это, более вероятно, может касаться участков внегнездовых концентраций. Птицам, и самцам, и самкам, выгоднее запомнить ключевые комплексы и возвращаться туда год от года, чем искать другие подобные «экологические острова». Это предположение подтверждается нашими данными по другому виду фрагментированных местообитаний тростниковой овсянке *Emberiza schoeniclus*, у которой также не наблюдается существенных различий в доле возвращающихся взрослых самцов и самок.

Таблица 3

Смертность взрослых зябликов. Число выживших и погибших

Группа (годы)	Окольцованы молодыми						Окольцованы взрослыми					
	выжили			погибли			выжили			погибли		
	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все
2	26	27	53	15	12	27	25	49	74	12	22	34
3	11	15	26	7	11	18	13	27	40	6	20	26
4	4	4	8	2	3	5	7	7	14	3	4	7
5	2	1	3	0	0	0	4	3	7	3	2	5
6	2	1	3	2	1	3	1	1	2	1	1	2
>2	19	21	40	11	15	28	25	38	63	13	27	40
Все	45	48	93	26	27	53	50	87	137	25	49	74

Таблица 4

Смертность взрослых зябликов. Показатели смертности

Группа (годы)	Окольцованы молодыми						Окольцованы взрослыми					
	Mx			Ошибка			Mx			Ошибка		
	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все	самки	самцы	все
2	0,577	0,444	0,509	0,074	0,064	0,049	0,480	0,449	0,459	0,069	0,048	0,039
3	0,636	0,733	0,692	0,116	0,098	0,075	0,462	0,741	0,650	0,077	0,037	0,025
>2	0,579	0,714	0,700	0,086	0,083	0,061	0,520	0,711	0,635	0,072	0,062	0,048
Все	0,578	0,563	0,570	0,056	0,054	0,039	0,500	0,563	0,540	0,050	0,040	0,031

В июне 2018 г. из 44 территориальных самцов, обследованных в радиусе 5 км от участка отлова, 12 были с кольцами (27.3%). Осенью того же года из 27 отловленных взрослых самцов только 2 (7.4%) были с кольцами прошлых лет ($\chi^2=4.17$ df=1 p <0.05). На первый взгляд, такие

результаты, указывают на то, что отлов в местах послегнездовых концентраций может занижать результаты по вернувшимся птицам, по крайней мере, в отдельные годы. Однако, по-видимому, рассматриваемый 2018 год оказался наиболее экстремальным в отношении этой диспропорции – из-за особенностей погоды в летне-осенний период, который был теплее и намного суше климатической нормы. По визуальным наблюдениям местные взрослые зяблики осенью 2018 г. не спешили покидать лесные биотопы, где из-за высыхания травянистого и кустарничкового яруса находили участки для того, чтобы кормиться с земли. Мы планируем продолжить визуальные наблюдения за мечеными птицами в гнездовой сезон, по результатам которых можно будет оценить соотношения степени верности гнездовым участкам и участкам послегнездовых концентраций. Но в целом, исходя из полученных результатов (высокая доля повторных отловов в последующие годы) уже сейчас можно предполагать, что степень верности местам концентраций может быть сопоставима с уровнем возвращаемости на гнездовые участки.

Показатели смертности. По расчетам методом Лэка (табл. 3, 4), в обеих рассматриваемых группах во второй после кольцевания год показатель смертности самок выше, чем самцов. У более старших птиц, напротив, показатели смертности у самцов выше, так что в итоге, если рассматривать все возраста вместе, показатели у двух полов окажутся сопоставимы. Все имеющиеся тенденции незначимы, в т.ч. разница между самцами второго и третьего года (при объединении птиц обеих групп, $p=0.34$). Показатели смертности для всех взрослых зябликов, не зависимо от группы по возрасту кольцевания, составляют 0.552 ± 0.024 , в т.ч. у самок 0.537 ± 0.037 , у самцов 0.563 ± 0.032 .

Можно высказать предположения, касающиеся этих различий (хотя все они в конечном итоге могут быть связаны с недостатком материала). Размножающиеся впервые самки второго года жизни могут характеризоваться большей естественной смертностью из-за большего пресса лимита времени (на линьку и подготовку к миграции) и недостатка опыта. С этим может быть в дальнейшем связано уменьшение доли самок с возрастом. В свою очередь, более высокие показатели смертности птиц после 3-го года могут объясняться относительно невысокой сохраняемостью на участке отлова. В пользу этого предположения говорит факт, что тенденция одинакова у зябликов из обеих групп (с различным возрастным составом). В целом показатели смертности для окольцованных молодыми зябликов превышают эти значения для окольцованных взрослыми; что сходно с результатами, полученными на Куршской косе (Паевский, 1982). А общие значения параметра несколько выше, чем в срединных популяциях, но вполне соответствуют показателям, характерным для

устойчивых группировок воробьиных птиц (обзоры см. Паевский, 1985, 2008).

Из птиц, окольцованных в 2016 г. (не учтенных в таблицах), на следующий год было встречено по 4 самца и самки, из окольцованных взрослыми, и 12 самок и 11 самцов, из окольцованных молодыми. И только три из этих 31 птицы повторно пойманы в 2018 г. (одна самка и две самки из соответствующих групп). Связанно ли это в большей мере со слабой возвращаемостью птиц после сезонов с низкой успешностью размножения (2017 г.), с низкой сохраняемостью птиц на третий год, или же с низкой вероятностью отлова, характерной для 2018 г. непосредственно, можно будет разобраться, оценив результаты работ в следующие годы.

Доля птиц второго года, по данным переловов зябликов, окольцованных молодыми – 0.58 среди самок и 0.56 среди самцов, суммарно – 0.57. Эта доля несколько выше, чем у птиц на Куршской косе (Паевский, 2008). Самые возрастные птицы встречены нами в возрасте 6 лет (и самки, и самцы) из птиц, окольцованных молодыми, и в возрасте >6 лет (и самки, и самцы) из птиц, окольцованных взрослыми. Таким образом, самым возрастным встреченным зябликам было не менее 7 лет.

Оценка видимой сохраняемости и вероятности отлова зябликов. По результатам оценки при помощи стохастических моделей, видимая сохраняемость зябликов из контролируемых нами группировок (ϕ) сильнее всего зависит от времени (года). С 2006–2007 по 2016–2017 гг. она варьирует от 0.147 до 0.673 (модель 1; см. табл. 5, б).

Таблица 5

Результаты отбора моделей видимой сохраняемости ϕ и вероятности повторного отлова p зяблика (с учетом зависимости ϕ от года)

Модель	AICc	Δ AICc	Вес	N	Dev.
$\phi(t)p(Fsad1y/Msad1y/sad>1y/ad*age)$	1485.82	0.000	0.230	16	256.83
$\phi(t)p(ad*age/Fsad/Msad)$	1485.92	0.103	0.219	15	258.95
$\phi(t)p(ad*age/sad*age)$	1487.14	1.318	0.119	16	258.14
$\phi(t)p(sad1y/(ad1y+sad>1y)/ad>1y)$	1487.41	1.595	0.104	14	262.47
$\phi(t)p(ad*age/Fsad*age/Msad*age)$	1487.57	1.749	0.096	17	256.55
Общая модель	1550.68	64.86	0.000	2	349.50

Примечания. В таблицах 5-7 AICc – значение информационного критерия Акаике; Δ AICc – отличие по AICc от наиболее вероятной модели (в таб. 3 и 5 указаны модели со значениями Δ AICc \leq 2 и общая модель); Вес – «вклад» модели, отражающий долю ее вероятности; N – число параметров модели; Dev. – девианса. Характеристики групп при описании моделей: (t) – зависимость от года, (age) – зависимость от возраста: первый год (1y) и все остальные (>1y); F – самки; M – самцы; sad – окольцованные молодыми (в первую осень жизни); ad – окольцованные взрослыми; / – перечисление значимых параметров в модели; * – взаимодействие параметров.

Предположение, что вариация выживаемости молодых птиц может иметь решающее значение в этой изменчивости φ , не подтвердилось. Модели, где рассматривали зависимость от года сохраняемость первогодков и стабильную сохраняемость взрослых, имеют очень невысокую значимость (в 3–4 десятке списка моделей, с весом в сотые процента). Возможно, что для такого заключения недостаточно данных. Однако, вариация годовой видимой сохраняемости связана с динамикой усилий по отлову птиц (артефактом) и коррелирует с параметром изменения объема усилий, отражающем насколько изменилась интенсивность отлова в данном году по сравнению с тремя прошлыми сезонами (объем усилий данного года, деленный на средний объем усилий трех предшествующих лет; $r^2=0.50$ $F= 8.16$ $df=1$ $p<0.05$). Не исключено, что на межгодовую вариацию видимой сохраняемости также влияют и естественные факторы. Обратная связь между годовой долей птиц первого года в отловах и видимой сохраняемостью в следующем году слабая и незначимая ($F= 1.93$ $df=1$ $p=0.2$). Но, может оказаться, что, если за годом с успешным размножением следует малопродуктивный год, возвращаемость птиц снижается существенно. Данные по возвращаемости птиц, пойманных в 2016 г., могут говорить в пользу этого предположения.

Таблица 6

Значения параметров наиболее вероятной модели $\varphi(t)p(F_{sad1y}/M_{sad1y}/s_{ad>1y}/a_{d*age})$ из набора моделей с учетом зависимости φ от года

Параметры в группах		Оценка	S.E.	Границы доверительного интервала	
φ	2005–2006	0.999	0.305E-003	0.944E-297	1.000
	2006–2007	0.260	0.092	0.121	0.474
	2007–2008	0.673	0.191	0.274	0.918
	2008–2009	0.517	0.139	0.264	0.762
	2009–2010	0.504	0.125	0.276	0.731
	2010–2011	0.147	0.046	0.077	0.263
	2011–2012	0.535	0.125	0.300	0.756
	2012–2013	0.248	0.063	0.145	0.390
	2013–2014	0.524	0.123	0.295	0.743
	2014–2015	0.348	0.077	0.215	0.509
	2015–2016	0.411	0.081	0.266	0.574
	2016–2017	0.401	0.078	0.262	0.559
p	F _{sad1y}	0.062	0.014	0.040	0.096
	M _{sad1y}	0.086	0.019	0.055	0.131
	S _{ad>1y}	0.111	0.032	0.062	0.192
	A _{d1y}	0.194	0.031	0.141	0.261
	A _{d>1y}	0.378	0.085	0.230	0.553

Если исключить модели, с межгодовой вариацией видимой сохраняемостью, наиболее вероятными окажутся модели с различной сохраняемостью молодых зябликов (ко второй осени жизни) и всех остальных птиц (окольцованные молодыми в возрасте после 2-го года плюс взрослые). Первая наиболее вероятная модель в этом списке (табл. 7, 8) дает значения видимой сохраняемости у этих двух групп 0.223 ± 0.048 и 0.396 ± 0.036 , соответственно. Модели с более дробным рассмотрением возраста птицы оказались менее вероятными. В целом, в наиболее вероятных моделях видимая сохраняемость взрослых варьирует от 0.386 до 0.425, молодых – от 0.178 до 0.273.

Таким образом, после первого года жизни сохраняется порядка 22% птиц, у взрослых – чуть выше 40%. Полученные нами значения видимой сохраняемости взрослых птиц с определенной степенью допущения согласуются со значениями параметра ежегодной смертности взрослых (около 0.55) и многолетней долей птиц второго года по данным кольцевания птиц с определенным возрастом – 0.57 (или чуть ниже ожидаемых на основании последних двух величин). В. А. Паевский (2008) приводит значения, полученные разными методами для взрослых зябликов с Куршской косы, которые варьируют от 0.499 до 0.571, для молодых – 0.325; а также значение для Британских островов – 0,489 (по Balmer, Peach, 1998).

Таблица 7

Результаты отбора моделей видимой сохраняемости ϕ и вероятности повторного отлова p зяблика (без моделей с зависимостью ϕ от года)

Модель	AICc	Δ AICc	Вес	N	Dev.
$\phi(\text{sad}1\text{y}/(\text{sad}>1\text{y}+\text{ad}))$ $p(\text{sad}1\text{y}/(\text{ad}1\text{y}+\text{sad}>1\text{y})/\text{ad}>1\text{y})$	1493.45	0.000	0.162	5	286.64
$\phi(\text{sad}1\text{y}/(\text{sad}>1\text{y}+\text{ad}))p((\text{ad}1\text{y}+\text{sad})/\text{ad}>1\text{y})$	1494.12	0.665	0.116	4	289.32
$\phi(\text{sad}1\text{y}/(\text{sad}>1\text{y}+\text{ad}))p(\text{ad}*\text{age}/\text{sad})$	1494.79	1.340	0.083	5	287.99
$\phi(\text{sad}1\text{y}/(\text{sad}>1+\text{ad}))p(\text{ad}*\text{age}/\text{sad}*\text{age})$	1494.98	1.528	0.076	6	286.16
$\phi(\text{ad}/\text{sad}*\text{age})p(\text{ad}*\text{age}/\text{sad})$	1495.01	1.562	0.074	6	286.20
$\phi(\text{sad}1\text{y}/\text{ad}+\text{sad}>1\text{y})$ $p(\text{sad}1\text{y}/\text{sad}2\text{y}/(\text{sad}4\text{y}+\text{ad}1\text{y})/(\text{sad}4\text{y}+\text{ad}2\text{y}))$	1495.14	1.688	0.070	6	286.32
$\phi(\text{sad}1\text{y}/(\text{sad}>1+\text{ad}))p((\text{ad}+\text{sad})*\text{age})$	1495.44	1.987	0.060	4	290.64
Общая модель	1550.68	57.23	0.000	2	349.89

Более низкие значения сохраняемости, полученные для контролируемых нами группировок, могут быть связаны как с большей смертностью, так и, возможно, с большим обменом особями между локальными популяциями, характерным для окраинных частей ареалов видов (Сазонов, 2004; Zimin, 2002). Можно предполагать, что относительно невысокая сохраняемость птиц в рассматриваемых нами группировках компенсируется как за счет местных особей в годы с

высокой успешностью размножения, так и за счет притока птиц из других районов.

Второй параметр – вероятность олова p – в наиболее значимых моделях с различием видимой сохраняемости по годам зависит от возраста и иногда от пола птицы (табл. 5). В наиболее вероятной модели (табл. 6) предлагается отдельно рассматривать этот параметр у самок и самцов второго года жизни; птиц, окольцованных молодыми, но встреченных не ранее, чем на 3-й год жизни; окольцованных взрослыми зябликов, встреченных на следующий год и, наконец, окольцованных взрослыми зябликов, встреченных через 2 и более года после момента кольцевания.

Т а б л и ц а 8

Значения параметров наиболее вероятной модели $\varphi(\text{sad}1y/(\text{sad}>1y+\text{ad}))p(\text{sad}1y/(\text{ad}1y+\text{sad}>1y)/\text{ad}>1y)$ из набора без моделей с зависимостью φ от года

Параметры в группах		Оценка	S.E.	Границы доверительного интервала	
φ	Sad1y	0.223	0.048	0.143	0.332
	Sad>1y+ad	0.396	0.036	0.329	0.468
p	Sad1y	0.125	0.031	0.076	0.200
	Ad1y+sad>1y	0.190	0.029	0.140	0.253
	Ad>1y	0.367	0.085	0.221	0.543

В наиболее значимой модели без учета различий видимой сохраняемости по годам, вероятность отлова различается у птиц второго года (1), остальных окольцованных молодыми после второго года вместе со окольцованными взрослыми через год после кольцевания (2) и (3) окольцованными взрослыми со второго после кольцевания года (табл. 7, 8). При этом значение p в этих группах с возрастом птиц неуклонно возрастает. Среди валидных моделей в обоих списках также находятся те, что предлагают отдельно рассматривать птиц второго года (1), остальных окольцованных молодыми птиц (2), окольцованных взрослыми найденных через год (3) и всех остальных окольцованных взрослыми (4). Более детальное рассмотрение возрастных групп увеличивало число параметров модели и снижало ее вероятность, но значения p в этих менее вероятных моделях также росло с возрастом.

Прямая зависимость вероятности отлова от возраста птиц может быть отражением комбинации двух факторов. Возможно, с возрастом зяблики становятся более консервативными в выборе мест послегнездовых концентраций. С другой стороны, возможно, что более старые птицы склонны выбирать гнездовые территории ближе к

ключевым участкам своей осенней концентрации. Возможно также, что на втором году жизни в этом есть также и межполовые различия, и самки на второй год жизни чаще, чем самцы, выбирают другие места летом и осенью. Возникает вопрос, все ли второгодки участвуют в размножении и в каких районах они проводят второе лето?

Зависимость расстояния между гнездовыми территориями и участками осенних скоплений от возраста птицы и соотношение степени верности местам гнездования и районам послегнездовых концентраций можно будет уточнить при помощи наблюдений меченых птиц на их гнездовых территориях, которым дан старт в этом году. Учитывая относительно невысокие показатели сохраняемости, общая модель может быть таковой: если выжившая взрослая птица не меняет район размножения (и не исчезает из района отлова навсегда), она становится с возрастом более консервативной в выборе места гнездования (и/или участка для послегнездовых концентраций) и вероятность ее встречи растет.

Заключение. Относительно недавно сформировавшиеся группировки зяблика в приполярных районах Восточной Фенноскандии характеризуются высокой степенью вариабельности успешности размножения, преобладанием самцов и высокими показателями верности взрослых птиц местам осенних концентраций. Судя по всему, использующие год от года одни и те же участки послегнездовых концентраций зяблики в основном гнездятся неподалеку (на расстоянии до нескольких километров). При этом, в отличие от популяций в срединных частях ареала, самки в последующие годы возвращаются в места кольцевания почти с той же частотой, что и самцы. Для северных группировок зяблика отмечены меньшая степень возвращаемости молодых птиц, бóльшие показатели смертности и относительно меньшая ежегодная видимая сохраняемость (выживаемость) птиц. Можно предполагать, что стабильность (и даже рост) численности северных группировок поддерживается за счет притока особей извне и/или появления второго репродуктивного цикла в благоприятные годы. Характер взаимодействия этих факторов еще предстоит прояснить.

Таким образом, на данный момент, группировки зяблика, обитающие в Восточной Фенноскандии у северных границ оптимума видового ареала можно считать достаточно устойчивыми и самоподдерживающимися. Комплексы сельских населенных пунктов, окруженные тайгой, служат своего рода экологическими островами, где зяблики концентрируются в процессе линьки и подготовки к миграциям и проявляют многолетнюю верность этим участкам, сопоставимую с гнездовой филопатрией. Восстановление сельскохозяйственных земель и малонаселенных деревень в последние 10-15 лет способствует

поддержанию численности зяблика, а в условиях климатических изменений, ведущих к увеличению времени на размножение и линьку – ее росту.

Работа стационара в дер. Черная Река была бы невозможна без всесторонней помощи и поддержки со стороны проф. И.В. Бурковского. Авторы выражают признательность всем многочисленным волонтерам и специалистам-орнитологам, кто помогал нам в отлове и кольцевании птиц.

Список литературы

- Бианки В.В., Флеров А.И. 1960. Список птиц Кандалакшского залива и его побережий // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 2. С. 105-112.
- Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона. // Рус. орнитол. журн. Т. 2. Вып. 4. С. 491-586.
- Благосклонов К.Н. 1960. Птицы Кандалакшского заповедника и окрестностей Беломорской биологической станции Московского университета // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 2. С. 5-104.
- Бурский О.В. 2011. Оценка выживаемости дроздов: статистическая модель повторных регистраций // Журнал общей биологии. Т. 72. № 3. С. 163-182.
- Венгеров П. Д. 2014. Особенности сроков размножения зяблика (*Fringilla coelebs*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в условиях высоких весенних температур // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. Т. 28, № 17 (188). С. 76-81.
- Виноградова Н.В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 191 с.
- Гаврилов В. В., Горецкая М. Я., Веселовская Е. О. 2005. Верность гнездовой территории у зябликов (*Fringilla coelebs*) на Звенигородской биологической станции // Труды Звенигородской биологической станции. Т. 4. М.: Изд-во Московского университета. С. 218-220.
- Ивантер Э.В. 1969. Птицы северо-восточной Карелии (к количественной характеристике лесных орнитокомплексов) // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 93-103.
- Корякин А.С., Шутова Е.В., Бианки В.В., Бойко Н.С., Панева Т.Д., Толмачева Е.Л., Буров А.А., Быков Ю.А., Воицков В.Б. Гудкова М.А., Ищенко И.С., Корбут В.В., Панов И.Н., Парфей-Карпович О.А., Харитонова И.А. 2011. Птицы: Стандартные учетные маршруты, Кандалакшский залив, 2010 г. // Корякин А.С. (ред.). Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2010 год (ежегодный отчет). Кандалакша. Т.3, Ч.1. С. 26-140. (Летопись природы Кандалакшского заповедника, кн. 56).

- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана: в 2 т. Т. 2: Певчие птицы. Л.: Изд-во ЛГУ. 504 с.
- Носков Г.А. 1990. Зяблик – *Fringilla coelebs*. L. // Т.А. Рымкевич (ред.) Линька воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 202-208.
- Паевский В.А. 1982. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 165-190. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 90)
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 125)
- Паевский, В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб., М.: Т-во научных изданий КМК. 235 с.
- Панов И.Н. 2003. Редкие и интересные виды воробьиных птиц района Беломорской биологической станции МГУ (Результаты наблюдений в 2000–2002 гг.) // Труды Беломорской биологической станции МГУ. Т. 9. С. 149-157.
- Панов И.Н., Чернецов Н.С. 2010. Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 1: Основные параметры миграционных остановок. // Труды Зоологического института РАН. Т. 314. № 1. С. 93-104.
- Панов И.Н. 2011. Опыт звукового привлечения и отлова птиц семейства дроздовых (*TURDIDAE*) в северной тайге в период осенней миграции // Зоол. журн. Т. 90. № 8, С. 987-997.
- Панов И.Н., Пономарев С.Е. 2012 Оценка плотности осеннего населения воробьиных птиц в природно-антропогенных комплексах в северной тайге Восточной Фенноскандии // Известия ПгПу им. В.Г. Белинского. № 29. С. 245–253.
- Панов И.Н. 2018. Маршрутные учеты птиц в окрестностях дер. Черная Река, Лоухский район, Карелия, 2017 г.// Толмачева Е.Л. (ред.). Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2017 год (ежегодный отчет). Кандалакша. Т.3, Ч.2. С 191-198 (Летопись природы Кандалакшского заповедника, кн. 63).
- Рыжановский В.Н. 2006. Особенности структуры годовых циклов воробьиных птиц севера Западной Сибири // Рус. орнитол. журн. № 325 С. 675-682.
- Сазонов С.В. 2004. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: Исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М.: Наука. 391 с.
- Соколов Л.В. 1982. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 215-228. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 90)
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Л.: ЗИН АН. 233 с. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 230).
- Шитиков Д.А., Гагиева В.А., Большакова М.М. 2016. Возрастное соотношение и выживаемость в локальной популяции обыкновенной чечевицы

- (*Carpodacus erythrinus*, PASSERIFORMES, FRINGILLIDAE) по данным кольцевания // Зоол. журн. Т. 95. № 3. С. 335-343.
- Balmer D., Peach W. 1998. Constant effort ringing in Britain and Ireland // EURING Newsletter 2. P. 18–21.
- Cooch E., White E. 2005. Program MARK: a gentle introduction. 5th edition. 313 p. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. London. 343 p.
- Saari L. 1977. Change of habitat preference during the summer in certain passerines // Ornis Fennica. V. 54. P. 154-159.
- Svensson L. 1992. Identification guide to European Passerines. 4th rev. and enlarg. edition. Stockholm, Naturhistoriska Riksmuseet. 369 p
- Zimin, V.B. 2002. Distribution of birds in the taiga zone of north-western Russia: a review of current data // Avian Ecol. and Behav. V. 8. P. 79-105.

ECOLOGY AND POPULATION CHARACTERISTICS OF CHAFFINCH *FRINGILLA COELEBS* AT THE NORTHERN LIMITS OF THE SPECIES RANGE IN EASTERN FENNO-SCANDIA

**I.N. Panov^{1,2}, D.A. Pushkin³, G.L. Nakul⁴,
S.V. Vykhodtcev⁵, I.S. Ishchenko²**

¹Bird Ringing Centre of Russia, Severtsov Institute
of Ecology and Evolution RAS, Moscow

²Biological Station Rybachy of the Zoological Institute RAS, Rybachy

³State Darwin Museum, Moscow

⁴Institute of Biology Komi SC UrD RAS, Syktyvkar

⁵Mechnikov North-Western State Medical University, Saint-Petersburg

We analyze the period of post-breeding movements and the beginning of fall passage and estimate some demographic parameters of the newly formed northern populations of the Chaffinch that are faithful to their areas of autumn concentrations. The data were obtained as a result of long-term net-trapping and bird ringing in the village of Chernaya Reka, located on the Karelian coast of the Kandalaksha Bay of the White Sea. The northern Chaffinches are compared with populations from the core part of the range (Courish Spit of the Baltic Sea). In both cases, males predominate in captures; no differences in the degree of fidelity of the territory in adult individuals were found (while the peculiarity of the northern marginal groups is that annual return rate of marked females is not lower than in males). At the same time, in northern Chaffinches the return rate of birds ringed as yearlings is lower, as well as the annual apparent survival of all birds; and the annual mortality rate of adults is slightly higher than in the central parts of the range. All this, however, does not prevent Chaffinch from increasing its numbers in the subpolar regions of Eastern Fennoscandia in recent decades. Breeding success in northern groups can vary significantly from year to year, and the abundance of yearlings in some years suggests the presence of the second cycle of reproduction. The

question is raised that when the suitable biotopes are rare and fragmented, birds can show fidelity to the sites of post-breeding concentrations comparable to those of their nesting sites.

Keywords: *avian populations at the border of the range, demography of Chaffinch, *Fringilla coelebs*, post-breeding period, Eastern Fennoscandia.*

Об авторах:

ПАНОВ Илья Николаевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Научно-информационного центра кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 117312, Москва, Центр кольцевания птиц; научный сотрудник Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН, 238535, Калининградская обл., пос. Рыбачий, ул. Победы, 32, e-mail: kuksha@yandex.ru.

ПУШКИН Дмитрий Алексеевич – экскурсовод, государственный Дарвиновский музей, выпускник магистратуры Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева по направлению «зоология», 117292, Москва, ул. Вавилова, 57, e-mail: Pux1991@ Rambler.ru.

НАКУЛ Глеб Леонидович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН, 167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28, e-mail: nakul@ib.komisc.ru.

ВЫХОДЦЕВ Сергей Владимирович – кандидат медицинских наук, ассистент кафедры психотерапии и сексологии ФГБОУ ВО «Северо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова» Минздрава России, 191015, Санкт-Петербург, ул. Кирочная, д. 41, e-mail: bengel@inbox.ru.

ИЩЕНКО Илья Сергеевич – лаборант-исследователь Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН, 238535, Калининградская обл., пос. Рыбачий, ул. Победы, 32, e-mail: gkjnnfg@gmail.com.

Панов И.Н. Особенности экологии и популяционных характеристик группировок зяблика *Fringilla coelebs* у северных представителей ареала в Восточной Фенноскандии / И.Н. Панов, Д.А. Пушкин, Г.Л. Накул, С.В. Выходцев, И.С. Ищенко // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 148-168.