

ФЕНОМЕН ЗЯБЛИКА (*FRINGILLA COELEBS* L.) КАК АБСОЛЮТНОГО ДОМИНАНТА В СООБЩЕСТВАХ ЛЕСНЫХ ПТИЦ ЕВРОПЫ

© 2020 г. В. А. Паевский*

Зоологический институт РАН, Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

*e-mail: payevsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.04.2019 г.

После доработки 08.05.2019 г.

Принята к публикации 20.05.2019 г.

По данным опубликованных оценок численности птиц Европы, самым многочисленным видом оказался зяблик. В целях определения причин его абсолютного доминирования во всех сообществах птиц лесной зоны Европы нами проанализированы параметры экологической ниши, репродукции, миграций, выживаемости и других сторон жизненной стратегии этого вида по сравнению с такими же характеристиками двух других массовых видов птиц. Выяснено, что стратегии зяблика и пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) – вида из другого семейства, очень близки, а зяблика и близкородственного ему юрка (*Fringilla montifringilla*) достоверно различаются.

Ключевые слова: зяблик, весничка, юрок, численность, доминант, сообщество птиц, экологическая ниша, жизненная стратегия

DOI: 10.31857/S0367059720010084

Наиболее существенной характеристикой биологического сообщества является видовое разнообразие, включающее видовое богатство, т.е. количество видов, и видовое обилие – количество особей каждого вида на единицу площади. Видовое богатство и степень равномерности распределения видового обилия, т.е. выравниваемость, могут быть очень разными. Приблизительно равное обилие видов соответствует более высокому разнообразию сообщества. Видовое богатство сообществ с высоким уровнем доминирования обычно ниже, чем с низким. При обилии доминанта, превышающем обилие всех остальных видов в изучаемой группировке, выравниваемость минимальна, и такое разнообразие принято считать невысоким, а величина разнообразия признается экологами главным показателем состояния экосистемы [1–4].

Обычно считается, что тот или иной уровень доминирования в разных сообществах может быть связан в первую очередь с теми биологическими особенностями доминанта, которые определяют его экологическую нишу. Под экологической нишей понимаются все природные условия среды обитания с необходимыми ресурсами, которые дают возможность виду длительно существовать и оставлять потомство. У сосуществующих близкородственных видов экологические ниши отличаются очень небольшим набором признаков. Вследствие этого конкурент-

ное воздействие доминантов на видовое богатство сообщества может проявляться в постоянном сокращении ими имеющихся ресурсов, интенсивно используемых и другими видами [1, 3–5].

В отношении сообщества птиц, как существенного компонента биосферы, в последние два десятилетия возникла насущная необходимость анализа новых данных по географическому распределению и численности отдельных видов и их изменениям. В этих целях международная организация Birdlife International основала, в частности, проект “Птицы Европы”. В европейских странах результатом этого проекта стала обширная сводка [6]. Для европейской части России данный проект был осуществлен Союзом охраны птиц и результаты опубликованы отдельно от европейских данных [7]. Помимо этого, обзор результатов изучения численности, сезонного распределения и пространственной организации птиц из сообществ лесной зоны Северной Евразии [8] содержит такие данные о всех лесных птицах российской части Восточно-Европейской равнины; есть подобная сводка и о птицах Белоруссии [9].

Абсолютная численность популяций птиц – существенная характеристика при анализе сообществ. Простое сравнение опубликованных оценок численности всех видов птиц Европы по вышеуказанным сводкам сразу же показало, что самым многочисленным европейским видом

оказался зяблик. Его численность значительно превышает не только численность других видов семейства вьюрковых, к которому он принадлежит, и не только численность всех видов птиц лесной зоны Европы, но и всех вообще европейских видов птиц.

Такое безусловно доминантное положение зяблика в орнитофауне Европы неизбежно приводит к вопросу относительно причин этого доминирования, т.е. что может определять его необычный уровень обилия. Вопрос такого рода задавал еще Чарльз Дарвин: “Who can explain why one species ranges widely and is very numerous, and why another allied species has a narrow range and is rare?” [10]. В поисках ответа на такие вопросы необходим анализ специфических параметров среды обитания доминанта на протяжении разных сезонов года и особенностей его экологической ниши в сообществе. Нужно также понять, существует ли конкурентное воздействие доминанта на видовое богатство сообщества птиц и в какой форме оно проявляется.

Цель настоящей работы – приблизиться к ответам на эти вопросы, используя доступный анализ наиболее существенных факторов, формирующих экологическую нишу зяблика в сравнении с другими видами сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализировали количественные данные из многочисленных публикаций, в том числе и автора, по различным аспектам биологии и экологии зяблика в сравнительном плане по отношению к сопутствующим видам птиц в сообществах. Сравнимые данные по численности были получены методом маршрутных учетов в первую половину лета и для Европы в целом [6], и для Европейской России [7, 8], и для Белоруссии [9]. Методика учетов на трансектах подробно описана [11].

Все имеющиеся оценки абсолютной численности разных видов птиц весьма приблизительны, поскольку в ряде случаев используется экстраполяция усредненных показателей плотности населения птиц в разных исследованных местообитаниях на всю площадь регионов и их частей. Это сказалось и на разной оценке общей численности 12 наиболее многочисленных видов птиц европейской части России в двух публикациях [7, 8], хотя самыми обильными оказались одни и те же 4 вида лесных птиц. Тем не менее в целях верификации установленного обилия видов птиц из опубликованных данных для нашего анализа были использованы только минимальные значения численности условных гнездовых пар.

Относительная значимость зяблика, как наиболее обильного вида, определена нами по индексу Бергера-Паркера: $d = N_{\max}/N$, где N_{\max} – ко-

личество особей самого обильного вида, а N – общее количество особей 12 самых многочисленных видов. Для определения степени доминирования зяблика на разных анализируемых физико-географических территориях использована обратная величина этого индекса $1/d$, указывающая на уровень разнообразия сообщества [4]. Различия обилия зяблика проанализированы методом сравнения пропорций в ряде независимых выборок [12] по формуле

$$\chi^2 = 1/pq \sum n_i(p_i - p)^2,$$

где p_i – доля количества зябликов от общего количества 12 наиболее многочисленных видов на каждой из анализируемых территорий; $q = 1 - p$, p – средняя доля количества зябликов на всех территориях; n_i – выборка каждой территории.

Факторов окружающей среды, воздействующих на вид, слишком много, чтобы проанализировать их в полном объеме. Фактический диапазон условий существования называют реализованной нишей [13]. Современная концепция одномерной иерархической ниши как взаимосвязанная система адаптаций к существованию в определенном местообитании рассматривает трофические факторы, прежде всего кормовое поведение, как самый важный компонент экологической ниши. В связи с этим по опубликованным данным была рассмотрена плотность гнездования зяблика (количество размножающихся пар на 1 км²) в разных экологических средах, состав пищи в разные сезоны и особенности его кормодобывания.

Наиболее близкородственным к зяблику видом птиц является юрок (*Fringilla montifringilla*), а одним из весьма многочисленных и широко распространенных видов из другого семейства лесных птиц и с другими характерными экологическими особенностями – пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*). Именно с этими двумя видами наиболее целесообразно сопоставить экологическую нишу, результативность репродукции, миграционную активность и выживаемость зяблика в целях выяснения его жизненной стратегии, приводящей к доминирующей численности в Европе. Демографические параметры птиц, в частности результативность размножения и уровень выживаемости возрастно-половых групп популяций, были рассчитаны по методикам, детально описанным ранее [14, 15]. Статистическая обработка других данных проведена с помощью пакета Statistica 6.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и ее динамика. Из сводок по численности европейских птиц на обширных физико-географических территориях в конце XX–на-

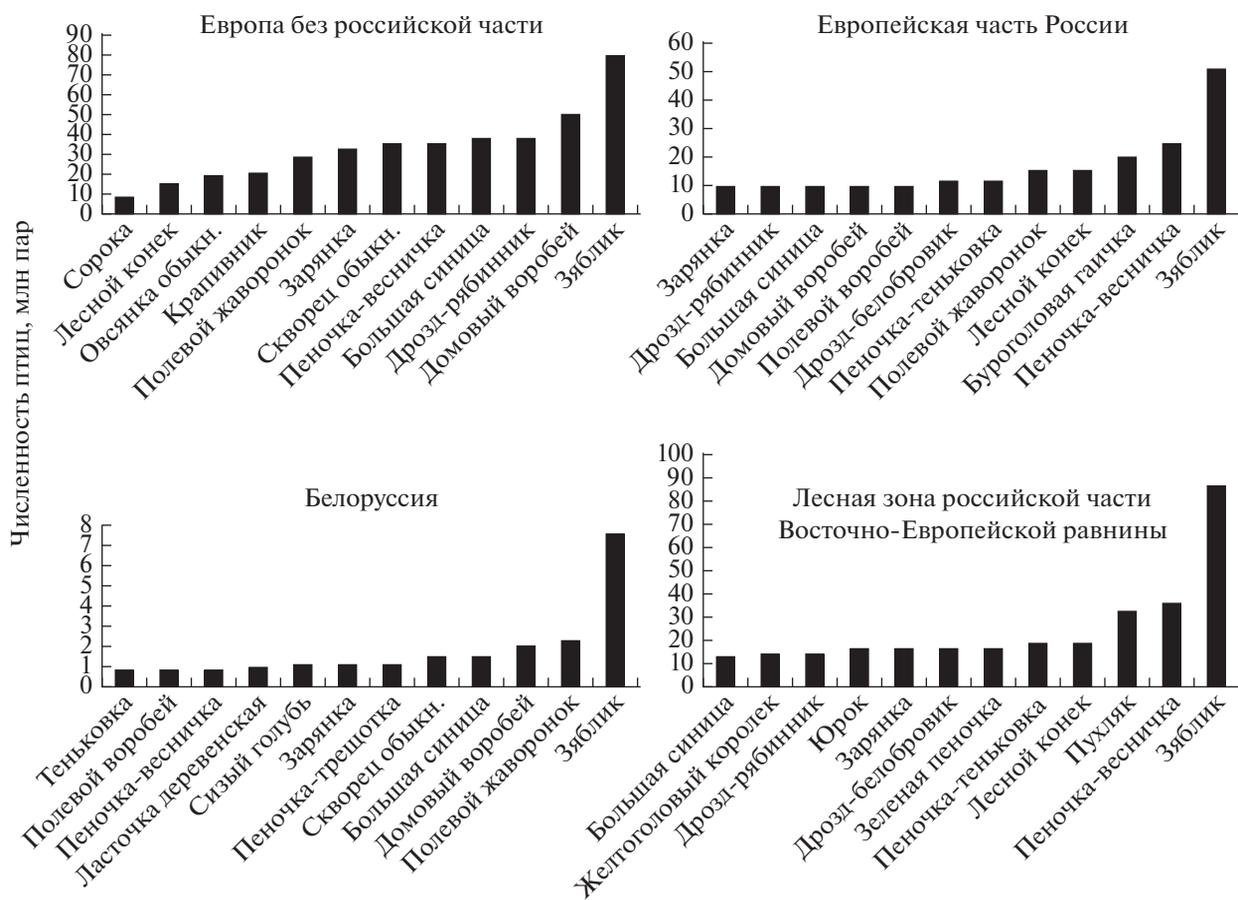


Рис. 1. Соотношение численности 12 наиболее многочисленных видов птиц на обширных физико-географических территориях по опубликованным данным [6–9].

чале XXI вв. [6–9] были отобраны по 12 наиболее многочисленных видов, соотношение которых представлено на диаграммах по каждой территории (рис. 1). Общими для всех территорий, помимо зяблика, были весничка, зарянка (*Erithacus rubecula*) и большая синица (*Parus major*), для 3 территорий – домовый воробей (*Passer domesticus*), полевой жаворонок (*Alauda arvensis*), дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*), лесной конек (*Anthus trivialis*). На всех территориях наиболее многочисленным был зяблик: его численность колебалась от 7 млн условных гнездящихся пар в Белоруссии до 86 млн в лесной зоне российской части Восточно-Европейской равнины, а в Европе в целом (без российской части) составила 79.6 млн пар. Доля численности зяблика от численности 12 наиболее многочисленных видов (табл. 1) составляла от 20.0 до 33.8%, и различия этих долей были достоверны ($\chi^2 = 11.62$, $p < 0.01$, d.f. = 3), т.е. уровень доминирования зяблика в разных местах Европы был разным. Наибольшая степень его доминирования присуща территориям Белоруссии и лес-

ной зоны российской части Восточно-Европейской равнины.

Будучи типичным европейским видом, зяблик за последние 150 лет интенсивно расселяется на восток, в Сибирь, что можно связать с ростом общей численности его популяций. Появившись в начале XX в. в Красноярском крае, он постепенно продвигался в Восточную Сибирь, и к концу века освоил Иркутскую область. В настоящее время продолжается расселение зяблика на восток и северо-восток, в Якутию и Забайкальский край [16]. Естественное расширение ареала может быть обусловлено стабильным превышением уровня рождаемости или же выживаемости над уровнем смертности.

Юрок – один из массовых видов птиц северной лесной зоны от Скандинавии до Камчатки, занимающий большой ареал в таежных и подтаежных лесах Сибири. Однако в лесной зоне российской части Восточно-Европейской равнины его численность равна лишь 31 млн пар [8], что в 2.8 раза меньше, чем у зяблика. В подтаежных лесах Западной Сибири максимальное обилие юрка составляет только 30–46 особей на 1 км², а зяблика

Таблица 1. Параметры доминирования зяблика в четырех независимых выборках по опубликованным данным учетов 12 наиболее многочисленных видов Европы (численность — млн условных гнездовых пар птиц)

| Физико-географическая территория, источник | Общая численность 12 видов | Численность зяблика | Доля численности зяблика | Обратная величина индекса Бергера-Паркера как степень разнообразия |
|---|----------------------------|---------------------|--------------------------|--|
| Европа в целом, без российской части [6] | 396.524 | 79.567 | 0.20 | 5.0 |
| Европейская часть России [7] | 199.000 | 50.000 | 0.25 | 4.0 |
| Лесная зона российской части Восточно-Европейской равнины [8] | 295.350 | 86.600 | 0.29 | 3.4 |
| Белоруссия [9] | 22.200 | 7.500 | 0.34 | 2.1 |
| В среднем | | | 0.27 | 3.6 |

в 4 раза больше — до 113–194 особей на 1 км² [17]. Весничка, гнездящаяся в пределах огромного ареала в Евразии — от Ирландии до Охотского побережья, на многих лесных территориях занимает второе место по обилию после зяблика. Ее численность на всей площади Европы, включая и лесную зону российской части, — около 70 млн пар [6, 8], что, однако, в 2.4 раза меньше, чем у зяблика.

Работа орнитологов в последние 40 лет показала, что количество птиц, ежегодно отлавливаемых стандартным методом для кольцевания, отражает многолетние колебания численности [14]. По этим данным, у зяблика в 1960-е и 1980-е годы в Восточной Европе численность была несколько выше, чем в другие десятилетия, однако достоверной долговременной тенденции ее изменения не было выявлено. Наоборот, у юрка численность пролетных птиц в разные годы значительно менялась, достигая достоверного коэффициента корреляции рядов динамики: $r = -0.46$, $p < 0.05$ [18]. Численность веснички в Европе была весьма стабильной в 1960–1990 гг., но в следующие 10 лет было зарегистрировано снижение в Финляндии, Германии и Англии, хотя в других местах достоверных колебаний не было. В Швеции зяблик и весничка — два наиболее многочисленных вида птиц, при этом зяблик — самый стабильный по численности [19]. В Восточной Прибалтике, несмотря на ежегодные колебания численности, существенных изменений количества веснички не отмечено [18, 20].

Биотопы и плотность гнездования. Во всех источниках, использованных для сравнения плотности гнездования зяблика в разных регионах и биотопах (табл. 2), указывалось, что зяблик — самый многочисленный, доминирующий “фоновый” вид, массово обитающий в лесах разного типа. В северной и средней тайге, в еловых и сосновых лесах плотность его гнездования значительно ниже, чем в южной тайге, в смешанных и лиственных лесах центра ареала. Сравнение общих

средних значений плотности гнездования в лиственных (172 пары на 1 км²) и лесах смешанных (198 пар) по критерию Стьюдента показало отсутствие достоверных различий ($t_d = 0.65 < 2.2$, d.f. = 12, $p < 0.05$). Следует также подчеркнуть, что в городах зяблик весьма охотно заселяет не только парки и сады с разнообразными видами деревьев, но даже небольшие скверы в современных мегаполисах.

Плотность гнездования веснички в Шведской Лапландии составляла до 157 пар на 1 км² [33], на Куршской косе Восточной Балтики — до 150 [34]. Плотность гнездования юрка ниже, чем у зяблика и веснички. В пойменных местообитаниях Енисея его плотность составляла в среднем 68 пар на 1 км² [35], в северных березовых и смешанных лесах Европы — от 5 до 50 [36]. Соотношение обилия трех видов — зяблика, юрка и веснички — в разных типах леса европейской части России по данным их численности [8] представлено на рис. 2. Наибольшее обилие зяблика характерно для подзоны южной тайги, для веснички — средней тайги, а для юрка — северной и средней тайги. Плотность гнездящихся пар зяблика в Финляндии постепенно снижается по направлению к северу, а плотность пар юрка также постепенно растет, и соотношение между ними изменяется от 100 : 1 на юге до 1 : 100 на севере страны [37].

Все три сравниваемых вида во всех регионах избегают срединной части густых массивов хвойных лесов, тяготея к лесным опушкам и лиственному редколесью. Тем не менее одна и та же популяция зябликов способна переходить в разные годы к преимущественному гнездованию на другие виды деревьев. Это произошло на Куршской косе в Прибалтике, где по мере роста сосновых посадок зяблики перешли от обычного там гнездования на березах к массовому гнездованию в густом молодом сосняке, включая горную сосну, соответственно значительно изменив высоту расположения и наружную облицовку гнезд [28]. В

Таблица 2. Плотность гнездования зяблика (пар на 1 км²) в разных регионах и местообитаниях Восточной Европы по опубликованным данным (в ряде случаев пересчитано на 1 км² из оригинальных цифр)

| Регион, источник | Леса | Среднее количество |
|---------------------------|--------------------------|--------------------|
| Архангельская обл. [21] | Еловые | 18 |
| | Еловые | 79 |
| Карелия [22, 23] | Лиственные и смешанные | 133 |
| | Мелколиственные | 134 |
| Псковская обл. [24] | Елово-лиственные | 155 |
| | Сосновые | 101 |
| Московская обл. [25] | Дубрава широколиственная | 276 |
| | Смешанные | 311 |
| Волжско-Камский край [26] | Смешанные леса | 295 |
| Калужская обл. [27] | Березовые | 140 |
| Калининградская обл. [28] | Березовые и сосновые | 218 |
| Белоруссия, Полесье [29] | Смешанные | 138 |
| Брянская обл. [30] | Смешанные | 266 |
| Молдавия [31] | Лиственные | 120 |
| Азербайджан [32] | Широколиственные | 183 |
| В целом | | 171 ± 18 |

связи с этим кажутся сомнительными противоречащие результаты о высокой степени специализации зяблика по отношению к разным уровням вегетации, полученные факторным анализом [38].

Филопатрия и дисперсия. В Восточной Прибалтике [15, 39] взрослые особи зяблика и веснички проявляют значительную верность локальному месту предыдущего гнездования, а молодые птицы – своему месту рождения, хотя и в меньшей степени, чем взрослые. Мы выяснили, что чем успешнее было размножение, тем больше первогодков гнездится на следующий год в обследуемой популяции (зависимость достоверна: $r^2 = 0.62$ у зяблика и 0.69 – у веснички, $p < 0.001$).

Сравнительные исследования гнездования зябликов и юрков, окольцованных индивидуальным набором цветных колец в северной Финляндии, показали, что уровень филопатрии взрослых зябликов очень высок, а у юрков она полностью отсутствует. Почти все из вернувшихся весной меченых зябликов гнездились на той же территории, что и в предыдущем году, в то время как юрки каждый год гнездились в новых местах [40]. То же самое установлено у юрка на Среднем Енисее и в других частях ареала [35, 41]. Результаты кольцевания юрков позволили установить, что максимальная смена мест гнездования может достигать 600 км [42].

Питание и поведение кормодобывания. Для зяблика характерна весьма разнообразная диета, что определяется сезонной сменой насекомоядности и растительноядности, а также использованием разной методики сбора пищи. До 84% пищи

зяблики собирают, прыгая по земле, 15% пищи добывают в кронах деревьев и 1% ловят в воздухе [43, 44]. С осени до ранней весны зяблики преимущественно потребляют разные семена, а в сезон размножения выкармливают птенцов и сами питаются гусеницами и личинками насекомых, имаго жуков, молей, мух, пауков, всего из 15 отрядов беспозвоночных. В период послебрачной линьки осуществляется постепенный переход на растительноядную диету. В перечень кормов зяблика входят семена, почки, цветки, сережки, пыльники как деревьев, так и травянистых растений, всего около 70 видов. Зяблик в равной степени способен собирать пищевые объекты и в кронах деревьев, и с поверхности земли. В целом по своей экологической нише зяблик – неспециализированный собиратель [43, 45]. Именно поэтому разные участки подзоны южной тайги, подтаежные разреженные смешанные леса и лесные опушки – оптимальная среда этого вида [26, 46]. В сезоны вне размножения зяблики обильны на сельскохозяйственных землях, что, по-видимому, способствовало быстрому расширению его ареала и росту численности в эпоху роста земледелия в Европе [47].

Юрок по образу жизни в общем сходен с зябликом, но по ряду особенностей местообитаний и поведения сбора пищи отличается от него. Птенцов тоже выкармливает насекомыми и сам кормится ими в гнездовой период. В это время в субальпийских березовых лесах плотность его гнездования во многом зависит от наличия гусениц пяденицы *Epirrita autumnata* [40]. Из раститель-

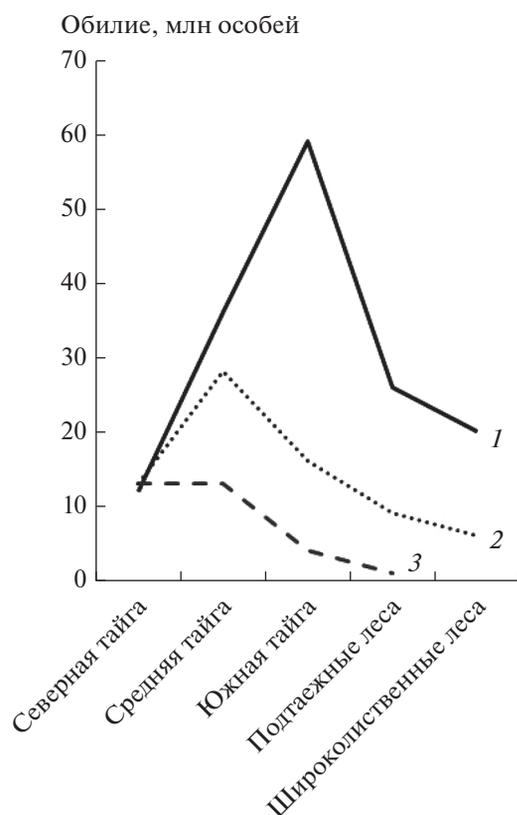


Рис. 2. Соотношение обилия трех анализируемых видов в разных типах леса европейской части России (составлено по данным [8]): 1 — зяблик, 2 — весничка, 3 — юрок.

ной пищи, потребляемой в другие сезоны, в рацион юрка в отличие от зяблика входит значительная часть семян ягодных растений — брусники, вороники, черники, а также бузины, дерена, можжевельника, а осенью и зимой — буковых орешков. В отличие от предыдущих исследований [48] в поведении кормодобывания и предпочитаемых кормовых станциях в кронах деревьев и на земле были обнаружены существенные различия между юрками и зябличками, а также отсутствие между ними агрессивных отношений [49], что позволило этим авторам предполагать у них различные экологические ниши.

Весничка в противоположность зяблику и юрку питается почти исключительно беспозвоночными, преимущественно цикадами, тлями, гусеницами бабочек, пауками, пилильщиками, мухами и жуками, склевывая их с листьев и веток, и лишь изредка — ягодами. В северных лесах были обнаружены некоторые указания на существование пищевой конкуренции между весничкой и юрком [50].

Результативность размножения. По многолетним данным о размножении зяблика и веснички в лесах Восточной Прибалтики [28, 34], раз-

мер кладок зяблика 3–6 яиц, в среднем 4.64 ± 0.02 ($n = 955$), веснички — 4–7, в среднем 6.11 ± 0.08 ($n = 94$). Доля вылупившихся птенцов от общего количества отложенных яиц составляла у зяблика 62.6%, у веснички — 86.1%, а выживших до момента кольцевания в возрасте 8–12 сут — 51.6% у зяблика и 82.4% у веснички. У большинства прослеженных пар за сезон было только одно размножение, не считая повторных кладок после разорения гнезд. Успешность размножения по модифицированному методу Мэйфилда [14] у зяблика составила $41.0 \pm 0.23\%$ и у веснички — $62.4 \pm 2.6\%$.

По результатам исследования гнездования юрка на Среднем Енисее [35], размер его кладок 4–8 яиц, в среднем 5.96 ± 0.23 , а на островах Белого моря [36] — 5–7 яиц, в среднем 5.68 ± 0.24 , а доля вылупившихся птенцов 52.0%. Таким образом, из трех обсуждаемых видов наименьшая доля вылупившихся птенцов от числа отложенных яиц была у юрка. По данным результативности размножения юрка в Скандинавии, на Кольском полуострове и в Русской Лапландии, обсуждаемой С.Н. Баккалом [36], юрок отличается очень низкой успешностью размножения, что связано с частым недостатком пищи в сочетании с длительными периодами похолодания.

Выживаемость и возрастно-половая структура.

По результатам индивидуального мечения птиц на основе стохастических моделей (по программам ESTIMATE и JOLLY) нами были определены среднегодовые уровни выживаемости, средняя ожидаемая и максимальная продолжительности жизни птиц в природе [51, 52]. Годовая выживаемость взрослых птиц в долях единицы составляет у самцов зяблика 0.50–0.56, у самок 0.48–0.52, у самцов юрка 0.47, у самок 0.43, у самцов веснички 0.33, у самок 0.25. Приблизительная величина выживаемости молодых птиц от вылета из гнезд до начала нового сезона размножения (s_0), рассчитанная косвенным путем, исходя из количества размножающихся взрослых (n_1), величины их среднегодовой смертности (m) и количества их птенцов, покинувших гнездо (n_2), в соотношении $s_0 = n_1 m / n_2$, оказалась у зяблика равной 0.33, а у веснички — 0.28.

Таким образом, наибольший уровень выживаемости как взрослых, так и молодых птиц оказался у зяблика. Анализ межгодовой степени стабильности уровня выживаемости зяблика на протяжении 40 лет по программе MARK показал, что его выживаемость оставалась в статистическом смысле одинаковой, что согласуется с его стабильной численностью [52].

Миграционные передвижения. Ежегодные сезонные перелеты между местами размножения и районами зимовок у обсуждаемых видов существенно различаются. Зяблик и юрок — ближние

Таблица 3. Сравнение показателей жизненной стратегии 3 видов птиц по G -критерию знаков

| Показатели | Зяблик | Юрок | Весничка |
|---|--------|------|----------|
| Уровень численности: доминант (+)—субдоминант (—) | + | — | — |
| Численность: стабильная (+)—нестабильная (—) | + | — | — |
| Плотность гнездования: выше (+)—ниже (—) | + | — | + |
| Филопатрия (+)—дисперсия (—) | + | — | + |
| Питание: неспециализированное (+)—специализ-е (—) | + | — | — |
| Размножение: успешное (+)—неуспешное (—) | + | — | + |
| Уровень выживаемости: высокий (+)—низкий (—) | + | — | — |
| Миграции: близкие (+)—далекие (—) | + | + | — |
| В сумме | +8 | +1 | +3 |

дневные мигранты, проводящие зиму в пределах Евразии, а весничка — дальний ночной мигрант, зимующий в Африке. Юрок в отличие от зяблика в некоторых регионах Европы проявляет себя как инвазионный вид из-за его массовых нашествий в места с обильным урожаем бука — излюбленного объекта зимнего питания. Однако в годы с хорошим урожаем рябины часть юрков, преимущественно самцы, остаются зимовать в Финляндии и других северных странах. Между средней скоростью миграции зяблика и юрка (54 и 55 км/сут) нет значимых различий ($t_d = 1.4$, d.f. = 296), тогда как скорость веснички достоверно выше — до 70–85 км/сут [53]. Весничка зимует на обширных территориях Африки к югу от зоны Сахель, используя в основном спорадически появляющиеся ресурсы в более открытых биотопах по сравнению с резидентами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для выявления общих различий в жизненных стратегиях трех обсуждаемых видов был использован G -критерий знаков (табл. 3) на основе результатов, приведенных выше. У юрка в сравнении с зябликом оказался типичный сдвиг в сторону отрицательных значений, а $G_p = 1$. Юрок и зяблик при $N = 8$ и уровне значимости $p < 0.05$ достоверно различаются по основным показателям жизненных стратегий. У веснички тоже есть сдвиг в сторону отрицательных значений, но $G_p = 3$, что при $N = 8$ свидетельствует о недостоверных различиях с зябликом в отношении общих стратегий существования. Такой вывод о близости стратегий зяблика и веснички, с одной стороны, и о разных стратегиях зяблика и юрка, с другой, кажется на первый взгляд неправомерным, поскольку зяблик и юрок близкородственны, а весничка — из другого семейства птиц. Однако это может подтверждать и финальный показатель — чрезвы-

чайно массовая численность популяций зяблика и веснички в пределах видовых ареалов. При этом явных признаков конкуренции зяблика с весничкой и юрком не отмечено, что противоречит известным положениям о конкурентном воздействии доминантов на видовое богатство сообщества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
2. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
3. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
4. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
5. Böhning-Gaese K., Bauer H.-G. Changes in species abundance, distribution, and diversity in a central European bird community // *Conserv. Biology*. 1996. V. 10. P. 175–187.
6. Hagemeijer E.J.M., Blair M.J. (eds.). The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their Distribution and Abundance. London: T. & A.D. Poyser, 1997. 903 p.
7. Мищенко А.Л. (отв. ред.). Оценка численности и ее динамика для птиц Европейской части России (“Птицы Европы — II”). М.: Союз охраны птиц России, 2004. 44 с.
8. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
9. Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К. Птицы Беларуси на рубеже XXI века (статус, численность, распространение). Минск: Изд. Королев, 1997. 188 с.
10. Darwin Ch. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Sixth edition, with addition and corrections. London: John Murray, 1895. 432 p.

11. Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М.: ВНИИ природы, 1990. 33 с.
12. Fleiss J.L. Statistical methods for rates and proportions. N.Y.: John Wiley & Sons, 1981. 321 p.
13. Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
14. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 125).
15. Паевский В.А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 235 с.
16. Мельников Ю.И. Зяблик *Fringilla coelebs* в истоке Ангары: особенности освоения территории // Рус. орнит. журн. 2015. Т. 24. Вып. 1153. С. 2041–2043.
17. Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 487 с.
18. Паевский В.А. Динамика численности птиц по данным отлова на Куршской косе Балтийского моря в течение 27 лет // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 86–93.
19. Svensson S. Monitoring long term trends of bird population in Sweden // Bird numbers. Ed. Anselin A. Proc. Internat. Confer. and 13th Meeting of Europ. Bird Census Council. Pärnu, Estonia. Bird Census News 13, 2004. P. 123–130.
20. Соколов Л.В. Глобальное потепление климата и динамика численности пролетных популяций птиц в Европе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 1–17.
21. Рыкова С.Ю. Динамика численности массовых видов птиц Пинежского заповедника (по данным 26-летних исследований) // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 75–82.
22. Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В. и др. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. 220 с.
23. 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: Мат-лы Всеросс. конф. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2017. С. 33–38.
24. Шемякина О.А. Трофические и пространственные связи птиц в естественных и антропогенных местообитаниях // Поведение, экология и эволюция животных. Т. 1. Рязань: НП “Голос губернии”, 2009. С. 151–295.
25. Заблочкая М.М. Об изучении населения птиц основных лесных биоценозов Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника имени М.А. Заблочкина в 2004–2015 годах // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: Мат-лы Всеросс. конф. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2017. С. 135–141.
26. Некрасов Б.В., Олигер Т.И. Семейство Вьюрковые Fringillidae // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука, 1978. С. 175–203.
27. Ежова С.А., Френкина Г.И. Население птиц и размещение гнезд в лесах с разным антропогенным воздействием // Фауна Верхневолжья, ее охрана и использование. Калинин: КГУ, 1981. С. 72–90.
28. Паевский В.А. Размножение и демография зяблика Куршской косы по двадцатилетним данным // Популяционная экология зяблика. Ред. Дольник В.Р. Л.: Наука, 1982. С. 165–190. (Труды ЗИН АН СССР. Т. 90).
29. Тарлецкая Р.Ю. Структура населения воробьиных птиц в лесах Белорусского Полесья // Изв. АН БССР. Сер. биол. наук. 1978. № 3. С. 92–97.
30. 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.
31. Аверин Ю.В., Ганя И.М. Птицы Молдавии. Т. 1. Кишинев: АН Молд. ССР, 1970. 240 с.
32. Дроздов Н.Н. География летнего населения птиц в избранных ландшафтах Азербайджана // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 166–199.
33. Arvidson B.E., Nilsson L. Lövsångarens häckningsbiologi i svenska Lappland // Vår Fagelvärd. 1983. V. 42. № 2. P. 81–88.
34. Payevsky V.A. Willow warbler *Phylloscopus trochilus* on the courish spit, Eastern Baltic: demographic parameters, breeding biology, and comparison of adaptations in the genus *Phylloscopus* // Avian Ecol. and Behaviour. 2000. V. 5. P. 1–26.
35. Архипов В.Ю. Биология размножения юрка (*Fringilla montifringilla* L.) на Среднем Енисее // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. № 2. С. 54–58.
36. Баккал С.Н. Поведение юрка *Fringilla montifringilla* в период насиживания на островах Кандалакшского залива Белого моря // Рус. орнит. журн. 2011. Т. 20. Вып. 665. С. 1179–1197.
37. Järvinen O., Väisänen R.A. Climate changes, habitat changes, and competition: dynamics of geographical overlap in two pairs of congeneric bird species in Finland // Oikos. 1979. V. 33. P. 261–271.
38. Жуков О., Пономаренко О., Зимарова А. Исследование пространственных параметров экологической ниши зяблика (*Fringilla coelebs*) с помощью данных дистанционного зондирования земли // Вісник Львівськ. універс. Серія біологічна. 2015. Вип. 70. С. 110–121.
39. Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды ЗИН АН СССР. Л., 1991. Т. 230. 233 с.
40. Mikkonen A.V. Breeding site tenacity of the Chaffinch *Fringilla coelebs* and the Brambling *F. montifringilla* in northern Finland // Ornis Scand. 1983. V. 14. № 1. P. 36–47.
41. Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообщества птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 296 с.
42. Lindström Å. Breeding nomadism and site tenacity in the brambling, *Fringilla montifringilla* // Ornis fennica. 1987. V. 64. № 2. P. 50–56.
43. Дольник Т.В. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом // Популяционная экология зяблика. Ред. Дольник В.Р. Л.: Наука, 1982. С. 18–40.
44. Дольник В.Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука, 1995. 360 с.

45. *Паевский В.А.* Вьюрковые птицы мира. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2015. 272 с.
46. *Резанов А.Г.* Оценка качественного разнообразия кормового поведения зяблика *Fringilla coelebs* // Рус. орнит. журн. 2004. Т. 13. Вып. 269. С. 727–748.
47. *Greenberg R., Pravosudov V., Sterling J.* et al. Tits, warblers, and finches: foliage-gleaning birds of Nearctic and Palearctic boreal forests // *Condor*. 1999. V. 101. № 2. P. 299–310.
48. *Lack D.* Ecological isolation in birds. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1971. 404 p.
49. *Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А.* Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в северо-западной Карелии // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 9. С. 1066–1072.
50. *Angel-Jacobsen B.* Overlap in feeding pattern between Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Brambling *Fringilla montifringilla* in two forest habitats in western Norway // *Ornis Scand.* 1980. V.11. № 2. P. 146–154.
51. *Payevsky V.A., Vysotsky V.G., Yefremov V.D.* et al. Sex-specific survival rates in birds // *Журн. общ. биол.* 1997. Т. 58. № 6. С. 5–20.
52. *Высоцкий В.Г., Паевский В.А.* Долговременные изменения годовой выживаемости зяблика (*Fringilla coelebs*) в восточной части Балтийского региона // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Междун. симпоз. Казань: Новое знание, 2002. С. 200–207.
53. *Паевский В.А.* Скорость миграционных передвижений птиц как адаптивное поведение // *Журн. общ. биол.* 2012. Т. 73. № 5. С. 360–376.