

УДК 598.288.4:591.16

ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ГИБЕЛИ ГНЕЗД БЕЛОБРОВИКА И ЕЕ СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ВЕСНЫ

М. В. Яковлева

Государственный природный заповедник «Кивач» (ул. Заповедная, 14, пос. Кивач, Кондопожский р-н, Республика Карелия, Россия, 186215)

Для открытогнездящихся воробьиных птиц наиболее существенным и широко варьирующим фактором, снижающим продуктивность размножения, является разорение гнезд хищниками. Проанализировано разорение гнезд белобровика *Turdus iliacus* в заповеднике «Кивач» (южная Карелия) в 1972–2024 гг. (771 гнездо). Большая продолжительность сезона размножения вида и высокая межгодовая изменчивость весенних температур определяют разнообразие условий, в которых проходит размножение в разных гнездах. С помощью программы MARK сравнивались модели ежедневной выживаемости гнезд. Проверены гипотезы: постоянной выживаемости гнезд, зависимости ее от календарных сроков, возраста гнезда (числа дней, прошедших со времени начала откладки), а также характеристик весны в год размножения. В качестве характеристик весны использованы средняя температура мая и дата устойчивого перехода среднесуточных температур через барьер +5°. Наибольшую поддержку данными получила аддитивная зависимость выживаемости от календарных сроков и средней температуры мая; возраст гнезда влияния не оказывал. Выживаемость гнезд быстро возрастала от начала к середине сезона; дальнейшие изменения были незначительными. Согласно лучшей модели, для гнезд с началом откладки 10.05 общая выживаемость была в 1,7 раза ниже, чем с началом откладки 15.06 (соответственно, 25,1 и 43,2%). Высокие майские температуры способствовали лучшей выживаемости гнезд. Определение механизмов обнаруженной связи требует дополнительных исследований, но наиболее вероятным представляется увеличение численности альтернативных жертв и улучшение маскировки гнезд от весны к лету, чему способствуют и высокие майские температуры.

Ключевые слова: выживаемость гнезд; белобровик *Turdus iliacus*; весенние температуры

Для цитирования: Яковлева М. В. Временная динамика гибели гнезд белобровика и ее связи с характером весны // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 126–136. doi: 10.17076/eco2247

M. V. Yakovleva. THE TEMPORAL DYNAMICS OF REDWING NEST FAILURE AND ITS RELATIONSHIP WITH CHARACTERISTICS OF THE SPRING

Kivach State Nature Reserve (14 Zapovednaya St., 186215 Kivach Vlg., Kondopozhsky District, Karelia, Russia)

In open-nesting passerines, nest predation is the most significant and variable factor limiting breeding productivity. Predation on Redwing *Turdus iliacus* nests in the Kivach Nature Reserve (southern Karelia) was analyzed of the 1972–2024 period (771 nests in total). Due to the species' long breeding season and high interannual variability of spring temperatures, the conditions for breeding at different nests are highly variable. The MARK program was used to compare daily nest survival models. The hypotheses tested included constant nest survival, its dependence on calendar dates, nest age (number of days since the onset of egg laying), and spring characteristics in the breeding year. The average May temperature and the date of average daily temperatures steadying above +5° were used as the spring characteristics. The data provided the greatest support for the model of nest survival additive dependence on calendar dates and average May temperature, while nest age had no effect. Nest survival increased rapidly from early to mid-season; further changes were insignificant. According to the best model, overall survival for nests with the onset of egg laying on May 10 was 1.7 times lower than for nests with the onset of egg laying on June 15 (25.1 % and 43.2 %, respectively). High May temperatures enhanced nest survival. Determining the mechanisms behind the observed relationships requires further research, but the most likely explanation is an increase in the abundance of alternative prey and improved nest camouflage towards the summer, to which high May temperatures contribute.

Keywords: nest survival; Redwing *Turdus iliacus*; spring temperatures

For citation: Yakovleva M.V. The temporal dynamics of Redwing nest failure and its relationship with characteristics of the spring. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 126–136. doi: 10.17076/eco2247

Введение

Разорение гнезд – один из наиболее значимых факторов, влияющих на продуктивность размножения открытогнездящихся птиц. Поэтому сведения о масштабах гибели гнезд от хищников, ее зависимости от факторов среды имеют большое значение как с природоохранной точки зрения, так и для понимания многих аспектов экологии и эволюции [Conway, Martin, 2000; Thompson, 2007]. В последние годы новые подходы и технические средства обеспечили широкие возможности для анализа величины гибели гнезд и причин, ее определяющих [Dinsmore et al., 2002; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Weidinger, 2009 и др.], с чем связано появление массы публикаций, посвященных этой теме. Но целостная картина пока остается неполной и иногда противоречивой. Это касается, в частности, изменения выживаемости гнезд во времени – как в ходе сезона размножения, так и в течение гнездового цикла от откладки яиц до вылета [Grant et al., 2005; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Демидова, 2012; Borgman et al., 2013; Weiser, 2021 и др.].

Степень влияния на успех гнездования отдельных факторов зависит от ситуации в конкретной точке – биотопических условий, численности и разнообразия хищников и их альтернативных жертв, плотности гнездования и прочего, что обуславливает необходимость дальнейшего накопления эмпирических данных и их анализа [Cox et al., 2012; Шитиков, 2019].

Поскольку степень ущерба от хищников может значительно различаться у одного и того же вида в разных условиях [Newton, 1998 и др.], птицы, природная обстановка в сезон размножения которых широко варьирует, представляют в этом отношении особый интерес. К их числу относится белобровик (*Turdus iliacus* L.) – бициклический вид с продолжительным сезоном размножения, который являлся объектом долговременных эколого-популяционных исследований в заповеднике «Кивач» (южная Карелия). В ходе их была дана предварительная оценка уровня разорения гнезд этого вида в зависимости от сроков размножения, а также от их расположения и стадии гнездового цикла [Яковлева, Хохлова, 2008]. Однако использованная в этой работе методика Мэйфилда [Mayfield, 1975]

позволяет проводить сравнения лишь между группами гнезд (например, начатыми в первой и второй половине сезона гнездования или между гнездами с кладками и с птенцами). Выживаемость же гнезд внутри этих групп считается постоянной, что может приводить к искаженным оценкам [Klett, Johnson, 1982; Grant et al., 2005].

Около 60% кладок белобровики начинают в мае, а пик приходится на первые 10 дней после начала размножения в данном году [Яковлева, 2020]. Поэтому условия в начале сезона очень важны для успешной репродукции вида. Для климата заповедника характерна высокая межгодовая изменчивость сроков смены сезонов: так, амплитуда времени наступления весны составляет 65 дней, а лета – 45 дней [Скорохова, 2008]. Широкие вариации природной обстановки весной, в том числе вариации температур, могут влиять и на степень разорения гнезд. Поэтому в предлагаемой работе была поставлена задача с помощью современной методики, позволяющей моделировать ежедневную выживаемость гнезд как функцию одного или нескольких факторов [Dinsmore et al., 2002; Rotella, 2022], не только проверить сделанные ранее выводы о характере изменчивости степени разорения гнезд белобровика во времени, но и оценить влияние на этот показатель характеристик весны.

Материалы и методы

Материал собран в 1982–2024 гг. в Карелии, в заповеднике «Кивач» (координаты центра – 62°16' с. ш., 33°59' в. д.). Поиск гнезд проводили в основном в местообитаниях с высокой плотностью населения вида – в лиственных и смешанных лесах, а также в приопушечных частях ельников. Данные автора дополнены материалами, полученными Л.С. Захаровой в 1972–1990 гг. (архив заповедника). Найденные гнезда проверяли повторно до вылета птенцов или разорения; гнезда, погибшие по другим причинам (в основном брошенные родителями кладки), не принимались во внимание.

Для корректного использования в анализе фактора «возраст гнезда» (числа дней, прошедших с начала откладки) использованы данные только по гнездам ($n = 771$), где этот показатель был определен уже со дня находки [Rotella, 2022]. Для гнезд, найденных с полной кладкой, степень насиженности определяли методом просвечивания яиц [Lokemoen, Koford, 1996]. Медиана интервала между проверками составила четыре дня. Успешным считали гнездо, из которого вылетел хотя бы один птенец. Птенцы белобровика обычно покидают гнездо

на 12-й день, а при беспокойстве могут выскочить уже на 9–11-й день [Захарова, Хохлова, 1987]. Если по достижении птенцами 8–11 дней гнездо обнаруживали пустым и при этом отсутствовали признаки их успешного вылета (беспокоящиеся взрослые птицы, не вынесенный помет), его считали разоренным.

Данные за все годы были суммированы. Первым днем гнездового сезона считали наиболее раннюю дату, когда было найдено гнездо белобровика с содержимым (5.05), последним – дату наиболее поздней проверки гнезда (31.07). Таким образом, общая продолжительность периода наблюдений составила 88 дней. Температурные данные получены на метеостанции заповедника. В качестве характеристик весны в данном году взяты средняя температура мая и дата устойчивого перехода среднесуточных температур воздуха через барьер +5 °С. Последний показатель отражает сроки перехода биоты весной к активному состоянию, влияя на сроки развития феноявлений [Шульц, 1981].

При анализе использован информационно-теоретический метод [Burnham, Anderson, 2002] для одновременной оценки относительной поддержки конкурирующих моделей, описывающих зависимость ежедневной выживаемости гнезд от представляющих интерес переменных. Вычисления проведены с помощью соответствующего модуля программы MARK (версия 9.0) [Dinsmore et al., 2002; Rotella, 2022]; в русскоязычной литературе его использование довольно подробно описано Д.А. Шитиковым [2019]. Для сравнения моделей, объясняющих ежедневную выживаемость гнезд, использован информационный критерий Акаике, скорректированный для малых выборок (AIC_c), и их нормализованный вес w_i – вероятность того, что модель является лучшей среди рассмотренных [Burnham, Anderson, 2002]. Лучшими считались модель с минимальным показателем AIC_c или отличающиеся от нее не более чем на 2 единицы AIC_c . Эффекты переменных в модели считались значимыми, когда 95% доверительный интервал для коэффициента (β) при переменной не включал нуль [Arnold, 2010].

Рассмотрены гипотезы: постоянной суточной сохраняемости гнезд, ее зависимости от календарных сроков (параметр «ДАТА»), возраста гнезда (параметр «ВОЗРАСТ»), а также средней температуры мая в данном году («ТЕМПЕРАТУРА») и даты устойчивого перехода через порог +5° («ПЕРЕХОД»). Средние температуры мая в годы исследований варьировали от 4,4 до 12,5°; даты переходы через барьер +5° изменялись от 15.04 (день перехода = 1)

до 27.05 (день перехода = 43) [Скороходова, 2006, 2008, с дополнениями].

Вначале проанализировано влияние на сохраняемость гнезд зависимых от времени переменных – даты и возраста гнезда. Поскольку ежедневная выживаемость в течение сезона может не только монотонно возрастать или снижаться, но и проходить через максимум или минимум, а также расти или снижаться с возрастом гнезда в зависимости от стадии гнездового цикла – откладки, насиживания или выкармливания [Grant et al., 2005; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Borgman et al., 2013; Шитиков, 2019 и др.], были рассмотрены не только линейная, но и квадратичная зависимость выживаемости от сроков, линейная, квадратичная и кубическая зависимость от возраста гнезда. «Квадратичной» моделью назван полином, включающий параметр в первой и второй степени, «кубической» – в первой, второй и третьей степени. Затем к лучшим моделям, полученным на данном этапе, добавлены параметры «ТЕМПЕРАТУРА» или «ПЕРЕХОД».

От начала откладки до достижения птенцами 11 дней, когда они обычно покидают гнездо,

проходит около 27 дней [Захарова, Хохлова, 1987]. Выживаемость за весь период гнездования рассчитана как произведение ежедневной выживаемости за 27 последовательных дней.

Результаты

Из 771 гнезда 296 разорили хищники. Ежедневная выживаемость гнезд в модели, в которых этот параметр предполагался постоянным, составила 0,962 (95 % доверительный интервал 0,958–0,966). Среди моделей, включавших параметры, зависящие от времени, – календарную дату и возраст гнезда, наибольшей поддержкой пользовались линейная и квадратичная зависимости от даты (табл. 1). Модели зависимости выживаемости от «возраста» гнезда поддерживались данными значительно хуже, хотя и лучше, чем «константная» модель. Поскольку 95 % доверительный интервал для коэффициента при параметре «Возраст» включал 0, влияние этого фактора следует считать недоказанным.

Таблица 1. Результаты выбора моделей ежедневной сохраняемости гнезд белобровика

Table 1. Results of the models selection for the redwing daily nest survival

Модель Model	AIC _c	ΔAIC _c	Вес/Weight w _i	k	Отклонение Deviance
ДАТА + ТЕМПЕРАТУРА DATE + TEMPERATURE	1747,546	0,000	0,360	3	1741,543
ДАТА ² + ТЕМПЕРАТУРА DATE ² + TEMPERATURE	1747,860	0,314	0,308	4	1739,855
ДАТА + ПЕРЕХОД DATE + TRANSITION	1750,124	2,578	0,099	3	1744,121
ДАТА ² + ПЕРЕХОД DATE ² + TRANSITION	1750,313	2,767	0,090	4	1742,308
ДАТА DATE	1750,705	3,159	0,074	2	1746,703
ДАТА ² DATE ²	1750,849	3,303	0,069	3	1744,846
ВОЗРАСТ AGE	1765,538	17,992	0,000	2	1761,536
ВОЗРАСТ ² AGE ²	1766,975	19,429	0,000	3	1760,971
ВОЗРАСТ ³ AGE ³	1768,164	20,618	0,000	4	1760,159
Постоянная выживаемость Constant survival	1771,266	23,720	0,000	1	1769,266

Примечание. AIC_c – информационный критерий Акаике, скорректированный для малых выборок; ΔAIC_c – разница между AIC_c данной модели и лучшей в данном наборе; w_i – нормализованный вес модели; k – число параметров.

Note. AIC_c – Akaike information criterion corrected for small samples; ΔAIC_c – the difference between the AIC_c of this model and the best one in this set; w_i – normalized model weight; k – number of parameters.

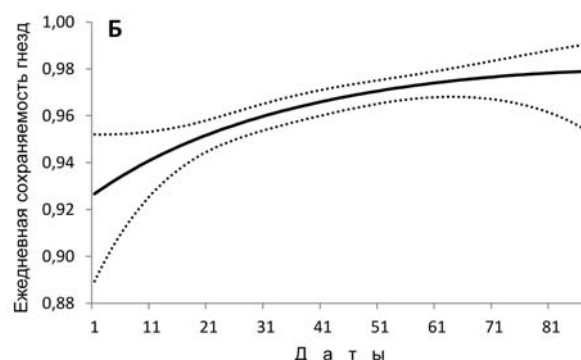
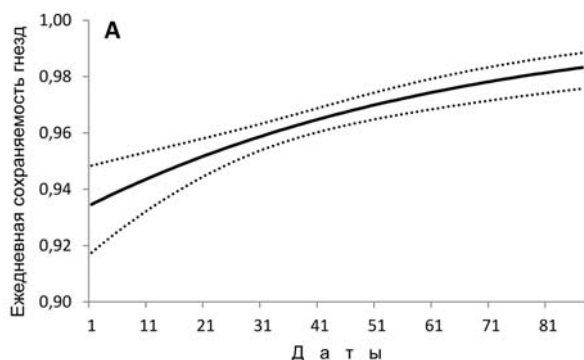


Рис. 1. Сезонная динамика ежедневной сохраняемости гнезда согласно линейной модели (А) и усреднению линейной и квадратичной моделей (Б). Точечными линиями обозначен 95 % доверительный интервал. День 1 = 5 мая

Fig. 1. Seasonal dynamics of nest survival rate according to linear model (A) and the result of averaging of the linear and quadratic models (B). The dotted lines indicate the 95 % confidence interval. Day 1 = May 5

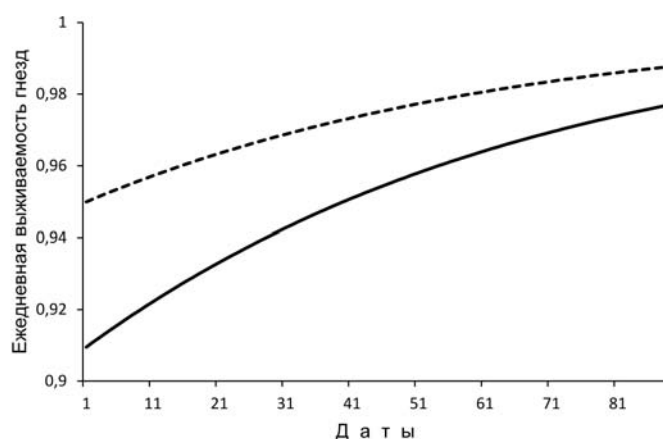


Рис. 2. Динамика ежедневной выживаемости гнезд в течение сезона в годы с наиболее холодными (средняя температура мая +4,4°, сплошная линия) и наиболее теплыми (температура мая +12,5°, штриховая линия) веснами

Fig. 2. Dynamics of daily survival rate of nests during the season in years with the coldest (the average May temperature +4,4°, solid line) and the warmest (May temperature +12,5°, dashed line) springs

Добавление к лучшим моделям параметров, характеризующих весну в данном году, улучшало их качество. Наиболее низкий AIC_c имели модели зависимости от времени (линейной и квадратичной) и майских температур. Они имели практически одинаковую поддержку данными. Согласно «линейной» модели, выживаемость гнезд быстро возрастала в начале сезона размножения и медленнее – во второй его половине; примерно такую же картину дает усреднение обеих моделей (рис. 1). Но в «квадратичной» модели 95 % доверительный интервал при параметре «Дата²» включал 0, и, следовательно, влияние этого параметра маловероятно (табл. 2). Для параметра «ТЕМПЕРАТУРА» коэффициенты в лучших моделях были положительны и значимо отличались от 0. В годы с теплым маем выживаемость гнезд была выше, чем для лет с холодными веснами; различия особенно выражены для ранних гнезд (рис. 2).

Таблица 2. Коэффициенты (β) для параметров двух лучших моделей суточной выживаемости гнезд: $\beta_0 + \beta_1^* (\text{ДАТА}) + \beta_2^* (\text{ТЕМПЕРАТУРА})$ и $\beta_0 + \beta_1^* (\text{ДАТА}) + \beta_2^* (\text{ДАТА}^2) + \beta_3 (\text{ТЕМПЕРАТУРА})$

Table 2. Coefficients β for the parameters of the two best models of daily nest survival: $\beta_0 + \beta_1^* (\text{DATE}) + \beta_2^* (\text{TEMPERATURE})$ and $\beta_0 + \beta_1^* (\text{DATE}) + \beta_2^* (\text{DATE}^2) + \beta_3 (\text{TEMPERATURE})$

ДАТА+ТЕМПЕРАТУРА / DATE + TEMPERATURE	
β_0	1,946 (1,290–2,603)
β_1	0,016 (0,010–0,023)
β_2	0,078 (0,011–0,146)
ДАТА ² +ТЕМПЕРАТУРА / DATE ² + TEMPERATURE	
β_0	1,685 (0,925–2,445)
β_1	0,034 (0,007–0,062)
β_2	–0,0002 (–0,001–0,0001)
β_3	0,077 (0,010–0,145)

Примечание. В скобках – 95 % доверительные интервалы для β .

Note. In brackets – 95 % confidence intervals for β .

Обсуждение

Изменение степени разорения в ходе сезона. Белобровик в Карелии имеет два нормальных цикла размножения в сезоне, а период возможного начала откладки составляет более 2,5 месяца (28.04–17.07) [Захарова, Хохлова, 1987; Яковлева, Сухов, 2020]. Суточная сохранимость гнезд быстро растет от начала к середине сезона, но в дальнейшем изменяется слабо. Согласно линейной модели ее зависимости от календарных сроков (рис. 1, А), для гнезд с началом откладки 10.05 общая выживаемость в течение гнездового цикла была в 1,7 раза ниже, чем с началом откладки 15.06 (соответственно, 25,1 и 43,2%). Эта тенденция подтверждает результаты, полученные ранее по методу Мэйфилда: успешность размножения белобровика в «Киваче» для гнезд, начатых в более поздние сроки, была выше, чем для ранних кладок [Яковлева, Хохлова, 2008]. Но в других областях наблюдали иной характер сезонной динамики выживаемости гнезд: в Норвегии она снижалась [Bjerke et al., 1985], а в Центральной Сибири вероятность гибели гнезд дроздов, в том числе белобровика, значительно повышалась не только в начале, но и в конце сезона размножения [Демидова, 2012].

Влияние календарных сроков на выживаемость гнезд может отражать изменения численности хищников и их альтернативных жертв, причем временные вариации разорения гнезд зависят от видового состава основных хищников [Grant et al., 2005; Thompson, 2007; Cox et al., 2012]. В районе исследования видовой состав разорителей гнезд белобровика очень разнообразен, но основной ущерб наносили куницы, прежде всего лесная куница *Martes martes*, хищные птицы (осоед *Pernis apivorus*, перепелятник *Accipiter nisus*, канюк *Buteo buteo*), сойка *Garrulus glandarius*. Более половины гнезд разоряли хищники, опирающиеся в поиске добычи на зрение, прежде всего хищные птицы [Яковлева, 2025]. Следовательно, большое значение для успешности размножения имеет степень маскировки гнезд. Расположение гнезд белобровика в Карелии широко варьирует [Хохлова, Яковлева, 2009]. Обычно они размещаются на небольшой высоте, на опорах разнообразного типа – хвойных и лиственных породах, ветровале, пнях, корневых выворотнях или на земле. В «Киваче» белобровики приступают к гнездованию еще до или в самом начале разворачивания листьев на деревьях и кустарниках; травянистая растительность в это время также еще почти отсутствует. В ходе сезона размножения значительно

улучшается маскировка гнезд, устроенных на земле или в сплетении ветвей лиственных кустарников. Это влияет на выбор птицами места их расположения [Зимин, 1974 и др.], и доля наземных гнезд белобровика к концу сезона резко возрастает. Заметность гнезд, построенных на других опорах, изменяется слабее, но тоже может снижаться по мере распускания листвы на окружающих деревьях. Рост выживаемости гнезд белобровика в течение сезона согласуется с результатами исследований, в которых обнаружено увеличение этого показателя по мере развития растительности и улучшения укрытости гнезд [Martin, Roper, 1988; Hoover, Brittingham, 1998; Borgman et al., 2013 и др.].

Свой вклад в изменение выживаемости гнезд по календарным срокам могут вносить также колебания численности хищников и их жертв [Grant et al., 2005; Thompson, 2007; Cox et al., 2012]. Снижение численности хищников в «Киваче» от мая к июлю маловероятно, поскольку и у птиц, и у млекопитающих в это время сезон размножения, когда они ведут оседлый образ жизни. Наоборот, происходит рост пищевых потребностей хищников по мере появления и роста потомства. Но в течение сезона возможно изменение численности их альтернативных жертв, что может изменить поисковую стратегию хищника [Newton, 1998] и повлиять на пресс хищничества, поскольку ни для одного из видов яйца и гнездовые птенцы не являлись преобладающим летним кормом. Например, очень уязвимы нелетные или плохо летающие птенцы, обычно появляющиеся в массе с конца мая. Переключение на другой корм несомненно в отношении осоеда, который разорил в «Киваче» более трети гнезд с птенцами в мае – второй декаде июня [Яковлева, 2025]. Известно, что этот вид выкармливает птенцов главным образом личинками перепончатокрылых, но в предгнездовой и в начале гнездового сезона, когда этого корма недостаточно, в его рационе чаще встречаются позвоночные [Itämes, Mikkola, 1972]. На ущерб гнездам птиц, наносимый куницами, влияет обилие их основного корма – мелких млекопитающих: отмечали, что разорение птичьих гнезд горностаем и куницей снижалось в годы обилия мелких грызунов [Newton, 1998 и др.]. В Карелии расселение молодняка рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* – наиболее многочисленного вида мышевидных грызунов заповедника – начинается в среднем со второй половины июня [Ивантер, 2020], из-за чего пресс хищничества на птичьи гнезда может снижаться.

С ростом числа гнезд видов-жертв отмечали как случаи увеличения их гибели вследствие переключения хищников на разорение, так и снижение пресса разорителей, когда рост числа жертв превышает потребности хищников [Newton, 1998; Sofaer et al., 2014]. В «Киваче» однозначная связь изменений численности гнезд белобровика в течение сезона со степенью их гибели отсутствовала. Доля разоренных гнезд была максимальна в начале – середине мая, когда птицы только приступали к размножению, быстро снижалась к началу июня, когда не только число жилых гнезд белобровика было максимально, но и приступали к размножению поздно гнездящиеся виды. Однако в июле, когда число размножающихся пар снижается не только у белобровика, но и у подавляющего большинства видов птиц в Карелии [Зимин, 1988], она все еще оставалась низкой.

Несмотря на повышенное разорение в начале сезона, белобровики приступают к гнездованию одними из первых среди перелетных птиц заповедника. Очевидно, для птиц важнее иметь шанс предпринять наибольшее число попыток размножения за сезон, чем повышенный риск неудачи в начале сезона.

Весенние температуры. Из двух исследованных характеристик весны – средней температуры мая и даты устойчивого перехода через барьер +5 °C – более важное значение для сохранности гнезд имели майские температуры. В годы с холодными веснами сохранность была ниже, прежде всего для ранних гнезд (см. табл. 1–2, рис. 2). Температуры могут вызывать рост степени разорения гнезд хищниками, поскольку в холодную погоду насиживающая самка вынуждена чаще сходить с гнезда для кормежки, а с увеличением частоты прилетов к гнезду растет риск его обнаружения хищниками [Conway, Martin, 2000]. С другой стороны, воздействие температур может быть обусловлено теми же механизмами, что и влияние календарных дат, поскольку низкие температуры задерживают развитие весенних фенологических явлений в растительном и животном мире [Шульц, 1981; Соколов, 2010]. Для птиц годовая изменчивость сроков значительно ниже, чем для растений; при этом различаются и периоды, условия которых оказывают влияние на фенологию этих групп [Скороходова, 2006; Ovaskainen et al., 2013]. Так, например, начало распускания почек березы повислой (*Betula pendula*) в одни годы наблюдали раньше начала кладок белобровика (до 12 дней), в другие – позднее (до 19 дней) [Скороходова, 2006]. В результате в разные годы в период начала и даже пика размножения

белобровика фенологическая ситуация, по крайней мере степень развития растительности, может сильно различаться. Задержка развития растительности может обусловить плохую маскировку гнезд многих видов и повышенную их уязвимость для хищников. Так, гнезда луговых птиц гибли чаще в годы с более холодной и сухой погодой в мае, что связывают с медленным развитием травяного покрова в эти весны и вследствие этого повышенным разорением плохо укрытых гнезд врановыми птицами [Grudinskaya et al., 2022].

Пресс хищников на птиц, рано начинающих размножение, в поздние холодные весны может быть выше из-за ограниченного спектра пищевых объектов и медленного увеличения кормовой базы разорителей. Например, у рыжей полевки – массового корма многих наземных хищников – в Карелии в годы с ранней теплой и дружной весной размножение начиналось на 2–3 недели раньше, чем при позднем наступлении весенних явлений [Ивантер, 2020]. Температуры влияют на сроки развития насекомых [Соколов, 2010], служащих кормом для осоеда.

В последние десятилетия весенние температуры в «Киваче», как и во многих регионах, растут; при этом весенние фенодаты для растений и беспозвоночных сдвигаются на ранние сроки более существенно, чем сроки размножения птиц [Скороходова, Щербаков, 2011; Ovaskainen et al., 2013; Яковлева, 2020]. Однако говорить однозначно о том, что условия для размножения белобровика становятся более благоприятными без проведения соответствующих сравнений нельзя, поскольку перестройка климата сопровождается и изменениями биоты заповедника – например, появился и стал обычным видом разорителей гнезд осоед [Яковлева, Сухов, 2020].

Влияние возраста гнезда. Многими исследованиями обнаружена зависимость сохранности гнезд от их возраста или стадии гнездового цикла, однако характер этой связи мог сильно различаться; показано и отсутствие такого влияния [Weiser, 2021]. Так, у белобровика в Центральной Сибири отмечено повышенное разорение незаконченных кладок, тогда как на стадиях насиживания и выкармливания ежедневная выживаемость гнезд была примерно одинакова [Демидова, 2011]. В Псковской области гнезда белобровика значительно чаще разоряли в период откладки и насиживания, чем в период выкармливания [Головань, 2006]. В «Киваче» моделирование в программе MARK не подтвердило влияния параметра «Возраст» на ежедневную выживаемость гнезд белобровика.

На степени разорения гнезд на разных этапах размножения может сказываться изменение поведения родителей в течение гнездового цикла. После вылупления гнезда могут становиться более заметными для хищников из-за криков птенцов, усиления запахов и увеличения активности родителей, приносящих им корм [Briskie et al., 1999; Martin et al., 2000]. Кроме того, разные хищники могут предпочитать в качестве корма либо яйца, либо птенцов, что отражается на степени гибели гнезд от хищников на разных стадиях [Cox et al., 2012; Шитиков, 2019]. Например, повышенное разорение хищными птицами и змеями уменьшает выживаемость гнезд на стадии птенцов [Cox et al., 2012]. Большинство гнезд лесных птиц в «Киваче» гибло от хищников, поедающих как яйца, так и птенцов. Но довольно часто их разоряли канюк и перепелятник, которых относят к видам, не разоряющим кладки [Maag et al., 2022; Яковлева, 2025]. Поэтому не вполне понятно, почему разоряемость гнезд не росла после вылупления. Возможно, это связано с более частым разорением кладок обычной в заповеднике белкой (*Sciurus vulgaris*), которая ни разу не была зарегистрирована у гнезд с птенцами. Однако это предположение нуждается в проверке.

Возможны и другие механизмы, способствующие более высокому разорению гнезд на ранних стадиях гнездового цикла. Так, предполагается, что более уязвимые гнезда – хуже замаскированные, устроенные в более доступных для хищников местах, разоряются уже на ранних этапах цикла гнездования, т.е. во время откладки и инкубации, а оставшиеся, расположенные более удачно, реже обнаруживаются хищниками [Martin, Roper, 1988; Martin et al., 2000]. Кроме того, взрослые птицы обычно более активно защищают птенцов, чем кладки [Bjerke et al., 1985]. Благодаря активной защите гнезд певчим *T. philomelos* и черным *T. merula* дроздами их гнезда погибали реже, чем у овсянок и славков, из-за нападения соек, которых птицам, очевидно, в большинстве случаев удавалось прогнать [Weidinger, 2009]. Правда, белобровик имеет более мелкие размеры, чем певчий и черный дрозды, и похищение сойками его птенцов в заповеднике было довольно обычно [Яковлева, 2025].

Заключение

Проведенный анализ выживаемости гнезд с использованием программы MARK показал увеличение выживаемости гнезд белобровика в ходе сезона размножения и в годы с теплой весной. Очевидно, что обнаруженная

зависимость от дат и, скорее всего, от весенних температур лишь отражает вариации других факторов. Но о конкретных механизмах этого влияния в настоящее время можно говорить лишь предположительно из-за недостатка данных о численности и видовом составе хищников в разные годы, способах поиска ими корма и обнаружения гнезд. Наиболее вероятным представляется увеличение численности альтернативных жертв и улучшение маскировки гнезд от весны к лету, чему способствуют и высокие майские температуры, ускоряющие развитие растительности.

Выражаю искреннюю признательность анонимным рецензентам за конструктивную критику, способствовавшую улучшению структуры рукописи.

Литература

- Головань В.И. Продуктивность и успешность размножения трех видов дроздов рода на юго-западе Псковской области // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15, экспресс-выпуск № 313. С. 255–263.
- Демидова Е. Ю. Жизненные циклы дроздов (роды *Turdus*, *Zoothera*) енисейской средней тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 24 с.
- Демидова Е. Ю. Репродуктивные параметры четырех видов дроздов Центральной Сибири // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2011. № 5. С. 593–602.
- Захарова Л. С., Хохлова Т. Ю. Сезонные изменения в репродуктивном цикле дрозда-белобровика в южной Карелии // Орнитология. 1987. Т. 22. С. 76–83.
- Зимин В. Б. Особенности гнездостроения откритогнездящихся дендрофильных птиц южной Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1974. С. 7–32.
- Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 183 с.
- Ивантер Э. В. К экологии размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) на северной периферии ареала. Сообщение 1. Половые циклы, ход, сроки и интенсивность репродукции // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2020. № 5. С. 548–560. doi:10.31857/S0002332920050045
- Скороходова С. Б. Календарь природы заповедника «Кивач» (1966–2005 гг.) // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2006. № 3. С. 48–79.
- Скороходова С. Б. О климате заповедника «Кивач» // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2008. № 4. С. 3–34.
- Скороходова С. Б., Щербаков А. Н. Тренды наступления фенологических событий в заповеднике «Кивач» за 1966–2005 годы // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2011. № 5. С. 207–221.
- Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: ТЕССА, 2010. 344 с.

- Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. Экологическая пластичность гнездостроительного поведения белобровика *Turdus iliacus* L. в Карелии (по данным индивидуального мечения) // Экология. 2009. № 2. С. 133–139.
- Шитиков Д.А. Успешность размножения открытогнездящихся воробьиных птиц: межвидовые различия, временная изменчивость и влияние погодных условий // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 12. С. 1408–1419. doi:10.1134/S0044513419120122
- Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.
- Яковлева М.В. Многолетние изменения сроков размножения рябинника и белобровика в заповеднике «Кивач» (южная Карелия) на фоне потепления климата // Летопись природы: фенология, отклики биоты на изменение климата: Материалы II Междунауч. конф. (Центрально-лесной гос. прир. заповедник, 10–14 авг. 2020 г.). М., 2020. С. 76–81.
- Яковлева М.В. О разорителях гнезд лесных открытогнездящихся воробьиных птиц в заповеднике «Кивач» // Русский орнитологический журнал. 2025. Т. 34, № 2502. С. 727–734.
- Яковлева М.В., Сухов А.В. Птицы заповедника «Кивач» и его окрестностей. Петрозаводск, 2020. 383 с.
- Яковлева М.В., Хохлова Т.Ю. О влиянии хищников на продуктивность гнездования белобровика и певчего дрозда в южной Карелии // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2008. № 4. С. 135–146.
- Arnold T.W. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion // Journal of Wildlife Management. 2010. Vol. 74, no. 6. P. 1175–1178. doi: 10.2193/2009-367
- Bjerke T., Espmark Y., Fonstad T. Nest defense and parental investment in the Redwing *Turdus iliacus* // Ornithologia Scandinavica. 1985. Vol. 16. P. 14–19. doi: 10.2307/3676569
- Borgmann K.L., Conway C.J., Morrison M.L. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation // PLOS ONE. 2013. Vol. 8, iss. 6. e65909. doi:10.1371/journal.pone.0065909
- Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. Nest predation and evolution of nestling begging calls // Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences. 1999. Vol. 266. P. 2153–2159. doi: 10.1098/rspb.1999.0902
- Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. New York: Springer, 2002. 487 p.
- Conway C.J., Martin T.E. Evolution of passerine incubation behavior influence of food, temperature, and nest predation // Evolution. 2000. Vol. 54, no. 2. P. 670–685.
- Cox W.A., Thompson F.R., Faaborg J. Species and temporal factors affect predator-specific rates of nest predation for forest songbirds in the Midwest // The Auk. 2012. Vol. 129, no. 1. P. 147–155. doi: 10.1525/auk.2012.11169
- Dinsmore S.J., Dinsmore J.J. Modeling Avian nest survival in program MARK // Studies in Avian Biology. 2007. No. 34. P. 73–83.
- Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. Advanced techniques for modeling avian nest survival // Ecology. 2002. Vol. 83, no. 12. P. 3476–3488.
- Grant T.A., Shaffer T.L., Madden E.M., Pietz P.J. Time-specific variation in passerine nest survival: new insight into old question // The Auk. 2005. Vol. 122, no. 2. P. 661–672. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122[0661: TVIPNS] 2.0.CO;2
- Grudinskaya V., Samsonov S., Galkina E., Grabovsky A., Makarova T., Vaytina T., Fedotova S., Shitikov D. Effects of spring weather on laying dates, clutch size, and nest survival of ground-nesting passerines in abandoned fields // Avian Conservation and Ecology. 2022. Vol. 17, no. 2. doi: 10.5751/ACE-02215-170208
- Hoover J.P., Brittingham M.C. Nest-site selection and nesting success of Wood Thrushes // Wilson Bulletin. 1998. Vol. 110, no. 3. P. 375–383.
- Itämiä J., Mikkola H. The diet of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in Finland // Ornis Fennica. 1972. Vol. 49, no. 1. P. 7–10.
- Klett A.T., Johnson D.H. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies // The Auk. 1982. Vol. 99. P. 77–87. doi: 10.2307/4086023
- Lokemoen J.T., Koford R.R. Using candlers to determine the incubation stage of passerine eggs // Journal of Field Ornithology. 1996. Vol. 67, no. 4. P. 660–668.
- Maag N., Mallord J.W., Burgess M.D., Lüpold S., Cristinacce A., Arlettaz R., Carlotti S., Davis T.M., Grendelmeier A., Orsman C.J., Riess M., Stelbrink P., Pasinelli G. Accounting for predator species identity reveals variable relationships between nest predation rate and habitat in a temperate forest songbird // Ecology and Evolution. 2022. Vol. 12. e9411. doi: 10.1002/ece3.9411
- Martin T.E., Roper J.J. Nest predation and nest site selection of a western population of the Hermit Thrush // The Condor. 1988. Vol. 90, no. 1. P. 51–57. doi: 10.2307/1368432
- Martin T.E., Scott J., Menge C. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects // Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences. 2000. Vol. 267, no. 1459. P. 2287–2293. doi: 10.1098/rspb.2000.1281
- Mayfield H.F. Suggestion for calculation nest success // Wilson Bull. 1975. Vol. 87, no. 4. P. 456–466.
- Newton I. Population Limitation in Birds. London: Acad. Press, 1998. 297 p.
- Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov S., Meyke E., Delgado M. Community-level phenological response to climate change // Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2013. Vol. 110, no. 33. P. 13434–13439. doi:10.1073/pnas.1305533110
- Rotella J. Nest survival models // Cooch E., White G. (eds.). Program Mark. A Gentle introduction. 13th edition. URL: www.phidot.org/software/mark/docs/book/ (дата обращения: 15.04.2022).
- Sofaer H.R., Sillett T.S., Langin K.M., Morrison S.A., Ghalambor C.K. Partitioning the sources of demographic variation reveals density-dependent nest predation in an island bird population // Ecology and Evolution. 2014. Vol. 4, no. 13. P. 2738–2748. doi: 10.1002/ece3.1127

Thompson F.R. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // *Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 149, Suppl. 2. P. 98–109. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00697.x

Weidinger K. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe // *Ecology and Evolution*. 2009. Vol. 151, no. 2. P. 352–360. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x

Weiser E.L. Fully accounting for nest age reduces when quantifying nest survival // *Ornithological Applications*. 2021. Vol. 123, no. 3. P. 1–23. doi: 10.1093/ornithapp/duab030

References

Arnold T.W. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management*. 2010;74(6):1175–1178. doi: 10.2193/2009-367

Bjerke T., Espmark Y., Fonstad T. Nest defense and parental investment in the redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica*. 1985;16:14–19. doi: 10.2307/3676569

Borgmann K.L., Conway C.J., Morrison M.L. Breeding phenology of birds: mechanisms underlying seasonal declines in the risk of nest predation. *PLoS ONE*. 2013;8(6):e65909. doi: 10.1371/journal.pone.0065909

Briskie J.V., Martin P.R., Martin T.E. Nest predation and evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences*. 1999;266:2153–2159. doi: 10.1098/rspb.1999.0902

Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. New York: Springer; 2002. 487 p.

Conway C.J., Martin T.E. Evolution of passerine incubation behavior influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*. 2000;54(2):670–685.

Cox W.A., Thompson F.R., Faaborg J. Species and temporal factors affect predator-specific rates of nest predation for forest songbirds in the Midwest. *The Auk*. 2012;129(1):147–155. doi: 10.1525/auk.2012.11169

Demidova E. Yu. Life cycles of thrushes (genera *Turdus*, *Zoothera*) of the Yenisei middle taiga. Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2012. 24 p. (In Russ.)

Demidova E. Yu. Reproductive parameters of four thrush species of Central Siberia. *Biology Bulletin*. 2011;38(5):509–517. doi: 10.1134/S1062359011050049

Dinsmore S.J., Dinsmore J.J. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology*. 2007;34:73–83.

Dinsmore S.J., White G.C., Knopf F.L. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology*. 2002;83(12):3476–3488.

Golovan' V.I. Productivity and breeding success of three species of thrushes of the genus *Turdus* in the southwest of the Pskov Region. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2006;15(313):255–263. (In Russ.)

Grant T.A., Shaffer T.L., Madden E.M., Pietz P.J. Time-specific variation in passerine nest survival: new insight into old question. *The Auk*. 2005;122(2):661–

672. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122 [0661: TVIPNS] 2.0.CO;2

Grudinskaya V., Samsonov S., Galkina E., Grabovskaya A., Makarova T., Vaytina T., Fedotova S., Shitikov D. Effects of spring weather on laying dates, clutch size, and nest survival of ground-nesting passerines in abandoned fields. *Avian Conservation and Ecology*. 2022;17(2):8. doi: 10.5751/ACE-02215-170208

Hoover J.P., Brittingham M.C. Nest-site selection and nesting success of wood thrushes. *Wilson Bull*. 1998;110(3):375–383.

Itämiä J., Mikkola H. The diet of Honey Buzzards *Pernis apivorus* in Finland. *Ornis Fenn*. 1972;49(1):7–10.

Ivanter E.V. On reproduction ecology of bank vole *Myodes (Clethrionomys glareolus)* Schreb.) at north periphery area. Information I. Sex cycles, course, dates and intensive reproduction. *Biology Bulletin* 2020;47(5):535–547. doi: 10.1134/S1062359020050040

Khokhlova T. Yu., Yakovleva M. V. Ecological plasticity of nest-building behavior of the redwing (*Turdus iliacus* L.) in Karelia according to individual marking data. *Russian Journal of Ecology*. 2009;40:121–127.

Klett A.T., Johnson D.H. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies. *The Auk*. 1982;99:77–87. doi: 10.2307/4086023

Lokemoen J.T., Koford R.R. Using candlers to determine the incubation stage of passerine eggs. *Journal of Field Ornithology*. 1996;67(4):660–668.

Maag N., Mallord J.W., Burgess M.D., Lüpold S., Cristinacce A., Arlettaz R., Carlotti S., Davis T.M., Grendelmeier A., Orsman C.J., Riess M., Stelbrink P., Pasinelli G. Accounting for predator species identity reveals variable relationships between nest predation rate and habitat in a temperate forest songbird. *Ecology and Evolution*. 2022;12:e9411. doi: 10.1002/ece3.9411

Martin T.E., Roper J.J. Nest predation and nest site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor*. 1988;90(1):51–57. doi: 10.2307/1368432

Martin T.E., Scott J., Menge C. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences*. 2000;267(1459):2287–2293. doi: 10.1098/rspb.2000.1281

Mayfield H.F. Suggestion for calculation nest success. *Wilson Bull*. 1975;87(4):456–466.

Newton I. Population limitation in birds. London: Acad. Press; 1998. 297 p.

Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov S., Meyke E., Delgado M. Community-level phenological response to climate change. *PNAS*. 2013;110(33):13434–13439. doi:10.1073/pnas.1305533110

Rotella J. Nest survival models. Cooch E., White G. (eds.). Program Mark. A Gentle Introduction. 13th edition. URL: www.phidot.org/software/mark/docs/book/ (accessed: 15.04.2022).

Shitikov D.A. Nest survival of open-nesting passerines species differences, temporal variability and the impact of weather conditions. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2019;98(12):1408–1419. (In Russ.). doi:10.1134/S0044513419120122

Shul'ts G.E. General phenology. Leningrad: Nauka; 1981. 188 p. (In Russ.)

Skorokhodova S. B. Nature calendar (1966–2005) of the Kivach Reserve. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2006;3:48–79. (In Russ.)

Skorokhodova S. B. On the climate of the Kivach Reserve. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2008;4:3–34. (In Russ.)

Skorokhodova S. B., Shcherbakov A. N. Trends of phenological phenomena in the Kivach Reserve in 1966–2005. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2011;5:207–221. (In Russ.)

Sofaer H. R., Sillett T. S., Langin K. M., Morrison S. A., Ghalambor C. K. Partitioning the sources of demographic variation reveals density-dependent nest predation in an island bird population. *Ecology and Evolution*. 2014;4(13):2738–2748. doi: 10.1002/ece3.1127

Sokolov L. V. Climate in the life of plants and animals. St. Petersburg: Tessa; 2010. 344 p. (In Russ.)

Thompson F. R. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ecology and Evolution*. 2007;149(suppl.2):98–109. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00697.x

Weidinger K. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ecology and Evolution*. 2009;151(2):352–360. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x

Weiser E. L. Fully accounting for nest age reduces when quantifying nest survival. *Ornithological Applications*. 2021;123(3):1–23. doi: 10.1093/ornithapp/duab030

Yakovleva M. V. On nest predators of open-nesting forest birds in the Kivach Nature Reserve. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2025;34(2502):727–734. (In Russ.)

Yakovleva M. V. Long-term changes of breeding time in redwing and fieldfare in the Kivach Reserve (South Karelia) in climate warming. *Letopis' prirody: fenologiya, otkliki bioty na izmenenie klimata: Materialy II Mezhdunar. nauch. konf. (Tsentral'no-lesnoi gos. prir. zapovednik, 10–14 avg. 2020 g.) = Chronicle of nature: phenology, biota responses to climate change. Proceed. II int. scientific conf. (Central Forest State Reserve, Aug. 10–14, 2020)*. Moscow, 2020. P. 76–81. (In Russ.)

Yakovleva M. V., Khokhlova T. Yu. The influence of nest predation on the breeding productivity of redwing (*Turdus iliacus*) and song thrush (*T. philomelos*) in Southern Karelia. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika 'Kivach' = Transactions of the Kivach State Nature Reserve*. 2008;4:135–144. (In Russ.)

Yakovleva M. V., Sukhov A. V. Birds of the Kivach Nature Reserve and its environs. Petrozavodsk. 2020. 383 p. (In Russ.)

Zakharova L. S., Khokhlova T. Yu. Seasonal changes in reproductive cycle of the redwing (*Turdus iliacus*) in Southern Karelia. *Ornitologiya = Ornithology*. 1987;22:76–83. (In Russ.)

Zimin V. B. Ecology of passerine birds of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka Publ.; 1988. 183 p. (In Russ.)

Zimin V. B. Peculiarities of nest-building of open nesting forest birds in South Karelia. *Voprosy ekologii zhivotnykh = Issues of Animal Ecology*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1974. P. 7–32. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 31.10.2025; принята к публикации / accepted: 19.02.2026.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Яковлева Марина Владимировна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: kivach-bird@rambler.ru

CONTRIBUTOR:

Yakovleva, Marina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher