

На правах рукописи

БУРСКИЙ Олег Владиславович

**СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ**

03.00.16 – экология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва
2009

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Евгений Николаевич Панов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Аркадий Борисович Савинецкий

доктор биологических наук
Владимир Викторович Иваницкий

доктор биологических наук
Леонид Викторович Соколов

Ведущее учреждение: Институт экологии растений и животных
УрО РАН

Защита диссертации состоится 21 апреля 2009 года, в 14 часов, на заседании Диссертационного совета Д 002.213.01 в учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, по адресу:
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, телефон/факс (495) 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33

Автореферат разослан ____ 2009 г.

И.о. Ученого секретаря
Диссертационного совета
доктор биологических наук



А.Б. Бабенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Изучение биосистем надорганизменного уровня – одно из приоритетных направлений фундаментальной науки в России. Его развитие продиктовано темпами изменения природной среды под воздействием человека. Всестороннее исследование природного сообщества, не подверженного такому воздействию, вскрывает черты его естественной организации, закономерности нормального функционирования и пределы допустимых изменений – те интегральные черты природных комплексов, которые необходимо поддерживать в будущем даже при сокращении их площади и нарушении отдельных элементов.

Вместе с тем, инвентаризационные обследования в заповедниках и на территориях, вовлеченных в хозяйственное использование, нуждаются в разработке координационных схем и методов мониторинга за состоянием сообществ. Предлагаемая работа в полной мере отвечает этим назревшим потребностям.

Цели и задачи исследования

Цель работы – оценить структурную и функциональную роль различных местообитаний в поддержании численности популяций и сообществ воробьиных птиц. Задачами этого исследования были:

- детально изучить биотопическую приуроченность популяций и сообществ в естественной, ненарушенной среде;
- выявить ландшафтные факторы, организующие пространственную структуру сообщества;
- установить роль местообитаний в поддержании постоянства численности популяций фоновых видов птиц региона;
- изучить закономерности межгодовой вариации популяций и сообществ в основных типах местообитаний;
- найти важнейшие причины ежегодных и многолетних изменений численности популяций.

Научная новизна

Новыми являются следующие положения диссертации.

1. Представление о факторах, организующих пространственную структуру населения птиц Центральной Сибири, и особой роли аллювиальных и пирогенных сукцессий растительности.
2. Представление о трех основных адаптивных зонах Центральной Сибири – местообитаниях тайги, гарей и пойм, – формирующих различные особенности структуры и динамики популяций.
3. Представление о динамической структуре популяции, обусловленной внутривидовой конкуренцией и неоднородностью ландшафта.
4. Оценка уровня межгодовой вариации в популяциях воробьиных птиц.

5. Разделение межгодовой вариации на две составляющие: насыщенность местообитаний и синхронность изменения ценопопуляций.
6. Представление о стабильности ценопопуляций, зависящей от качества и популяционного приоритета местообитаний.
7. Оценка зависимости динамики популяций от фенологии природных явлений в период формирования гнездовой популяции.
8. Оценка зависимости динамики популяций от условий зимовки.
9. Исследование долговременных трендов в региональных популяциях, их локальных и глобальных причин.

Теоретические разработки, основанные на изучении избранного регионального сообщества, применимы к широкому кругу сообществ животных. Работа вносит вклад в разделы общей экологии, посвященные структуре сообществ и динамике популяций. Примененные методы и подходы расширяют возможности обобщения количественных данных о численности, распределении и динамике животного населения.

Практическая значимость

Собранные материалы, уникальные по объему, длительности и детальности наблюдений, применимы для оценки качества местообитаний, для выявления адаптивных связей воробьиных птиц с элементами структуры биотопов, для оценки внутри- и межвидовых взаимодействий.

Результаты диссертации дают возможность с высокой точностью прогнозировать плотность популяций птиц изученных видов в районе исследования и на сопредельных территориях на основе легко измеримых свойств местообитаний. Они позволяют оценивать ущерб от хозяйственной деятельности и планировать природоохранные мероприятия.

Совокупность разработанных подходов к анализу сообществ и популяций пригодна для оценки долгосрочных последствий изменения местообитаний, их фрагментации и доли во вмещающем ландшафте. Эти подходы могут быть рекомендованы для мониторинга биоты.

Проведенный синэкологический анализ популяций перелетных птиц открывает перспективу оценивать антропогенные и климатические изменения среды обитания животных в глобальном масштабе.

Апробация работы

Результаты исследований были доложены и обсуждались публично более чем на 20 форумах, в числе которых с 7-й по 12-ю Всесоюзные, позднее Международные орнитологические конференции Северной Евразии (1977-2006 гг.), 7-я и 8-я, Всесоюзные зоогеографические конференции (1980 и 1985 гг.); 3-я и 4-я Сибирские орнитологические конференции (1986 и 1991 гг.); 8-я Прибалтийская орнитологическая конференция (1988 г.); 12-я и 13-я Международные конференции «Численность птиц» (1992 и 1995 гг.); 21-й Международный орнитологический конгресс (1994 г.); Международная конференция «Выживание видов в фрагментированных ландшафтах» (Лейпциг, Германия, 1995 г.); 135-я Ежегодная конференция Германского орнитологического общества

(Мюнстер, Германия, 2002 г.); Всероссийское совещание «Динамика численности птиц в наземных ландшафтах» (Москва, 2007 г.) и другие.

Публикации

В списке опубликованных работ автора более 70 названий, из них 50 отражают содержание диссертации.

Объем и структура работы

Диссертация изложена на 382 страницах машинописного текста и состоит из введения, 7 глав с подразделениями, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 489 наименования, в том числе 283 на иностранных языках, иллюстрирована 29 таблицами и 41 рисунком и дополнена 2 приложениями.

Благодарности

В проведении учетов птиц в разные годы участвовали М.А. Тарковский, А.Б. Козленко, А.А. Мороз, И.Ю. Губенко, Е.В. Маденова, Е.И. Семиохина, И.В. Покровская, А.М. Брюханов, Ю.А. Андреев, Н.Ю. и М.О. Бурские, О.В. Волошина, И.В. Реброва. При описании площадок большую помощь оказали В.Б. Куваев, А.Б. Козленко и В. Форстмайер. В разные периоды Е.Е. Сыроечковский, Э.В. Рогачева, С.А. Шилова, Б.И. Шефтель и А.И. Панайотиди оказывали всестороннюю поддержку в организации исследований. От Ю.С. Равкина, Н.Г. Челинцева, А.А. Вахрушева автор получал советы и замечания, иногда существенно влиявшие на ход работы. Е.Н. Панов направлял оформление результатов на завершающем этапе. Всем им автор искренне благодарен. Хочется отметить также усилия администрации ИПЭЭ РАН по поддержанию Енисейской экологической станции в рабочем состоянии в трудные годы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении определены цели и задачи исследования.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Орнитологические исследования на территории России развивались таким образом, что многолетние сравнимые данные об изменениях численности птиц имеются лишь для некоторых видов или отдельных регионов. Уникальный материал собран на Куршской косе Балтийского моря. По Приенисейской Сибири и сопредельным территориям подобные данные по динамике численности воробьиных птиц отсутствуют.

Для понимания причин изменения гнездовой численности популяций наиболее актуальными представляются вопросы о том, какой демографический параметр подвержен наибольшему воздействию и в какой степени изменения численности можно связывать с условиями в местах гнездования, зимовки и миграции.

При изучении неизолированных локальных популяций стоит задача установить, в какой мере обмен особями между популяциями сказывается на динамике их численности; насколько велики межвидовые различия по этому признаку, связанные со степенью гнездового консерватизма и филопатрии; какими факторами среды обусловлены эмиграция и иммиграция в популяциях различных видов.

Биоценологические группировки особей, относящихся к одной популяции, подвержены действию факторов, определяющих динамику популяции в целом. С другой стороны, величина каждой из них изменяется в зависимости от напряженности внутривидовых отношений и ежегодного распределения ресурсов по местообитаниям. В связи с этим представляет интерес выяснение функциональной роли различных ценопопуляций в структуре популяции и сообщества птиц в целом.

Наряду с ежегодными изменениями численности, многие популяции имеют долговременную тенденцию к росту, сокращению или периодическому колебанию численности. Изучение этих процессов может внести вклад в индикацию широкомасштабных изменений биосферы.

Взгляды на структуру сообщества широко варьируют: от приписывания ему целостных свойств и сравнения с живым организмом до отрицания существенных взаимодействий между видами, комбинация которых определяется внешними причинами и случайными отклонениями. Изучение динамики популяций, объединенных в сообщество, дает возможность тестировать межвидовые взаимодействия.

Методы анализа данных по динамике численности должны обеспечивать возможность объективного сравнения популяций, несмотря на видовую специфику и различный уровень численности. Необходима сопоставимая оценка влияния различных факторов среды, в числе которых могут оказаться как местные, так и глобальные, как действующие сильно, но кратковременно, так и слабые, но с длительным эффектом.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения по птицам Центральной Сибири проводятся автором с 1974 г. поныне. На начальном этапе, в 1974-77 гг., изучены географические аспекты изменчивости населения. В 1978-99 гг. собран основной материал по структуре и динамике регионального сообщества птиц. Последние годы посвящены осмыслению результатов и исследованию частных аспектов связи птиц с их местообитаниями. Они не включены в диссертацию, но цитируются при необходимости.

Основу работы составляют данные учетов птиц в окрестностях д. Мирное Туруханского района Красноярского края (62°20' с.ш., 89°00' в.д.), на Енисейской экологической станции ИПЭЭ РАН (рис. 1). Птиц учитывали картированием территорий гнездящихся пар (Наумов, 1963; Tomialojc, 1980). Видовые картосхемы составлялись по данным 8-12 посещений площадки за сезон. Учитывались воробьиные птицы за исключением врановых, клестов и ласточек, у которых параметры связи с территорией существенно иные. Учеты проводились на 18 пробных пло-

щадях, крайние из которых удалены на 30 км друг от друга. Вместе они представляют разнообразие природных условий района: основные типы местообитаний, их комплексы и переходы между ними. В период с 1978 по 1999 гг. на каждой площадке получены данные о гнездовом населении птиц в среднем за 15 лет наблюдений (от 9 до 21).

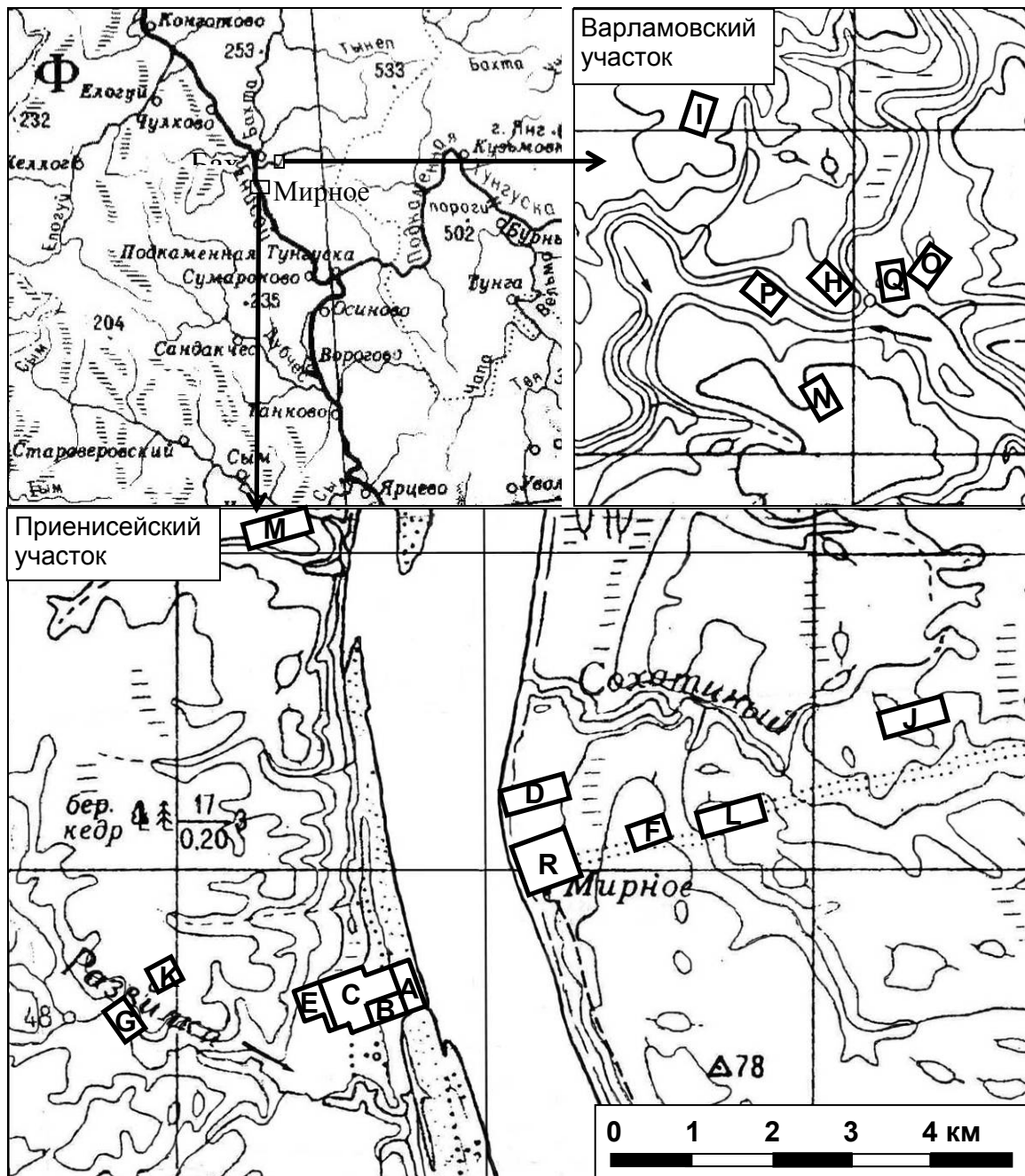


Рис. 1. Район исследований. А – R – постоянные учетные площадки.

В сумме учетная площадь составляла 450 га. На ней закартированы все местообитания, описано их положение в рельефе, геоботаническая принадлежность, история природных нарушений (пожаров, ледолома, затопления) и восстановления после них. Для анализа динамики популяций использовались данные учетов птиц на всей учетной площади. Для изучения пространственной структуры населения выбраны только относительно однородные участки местообитаний площадью 4 га каждый, и на них рассчитано среднее обилие каждого вида за все годы

наблюдений. Всего отобрано 53 пробы типичных местообитаний. Такие пробы, равные по площади, сравнимы друг с другом и с литературными данными по структуре сообществ птиц. Дополнительная точность, полученная благодаря многолетнему усреднению, позволила найти достоверные различия в использовании небольших участков местообитаний.

В каждой 4-гектарной пробе дополнительно измерено 23 параметра местообитания, характеризующих структуру растительности, рельеф, богатство и увлажнение почв. Обилие растительности оценивали в м³/га по объему ярусов (произведению сомкнутости на высоту) и соотношению в них видов-эдификаторов. Богатство и увлажнение почв определяли по растениям-индикаторам в относительных единицах ординационной шкалы Раменского (Раменский, 1929; Раменский и др., 1956).

При обработке данных использовались стандартные статистические методы (Sokal, Rohlf, 1969; Лакин, 1990) и программы (StatSoft, Inc., 1996), а также оригинальные подходы, реализованные в авторских программах обработки данных. Частные особенности их применения отражены в тексте соответствующих разделов.

Глава 3. ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕЛЕНИЯ

В диссертации представлены полные описания 53 4-гектарных проб местообитаний и многолетние средние данные по их населению. Указаны вероятные ландшафтные и экологические связи, определяющие облик каждого ценотического сообщества птиц.

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ

Многолетние средние данные по 53 вариантам населения птиц 4-гектарных проб были подвергнуты классификации. В качестве меры сходства избрана модификация индекса Жаккара-Наумова (Чернов, 1971). Методом Варда (StatSoft, Inc., 1996), основанном на принципах дисперсионного анализа, совокупность вариантов разбита на классы. Получена иерархическая классификация из 3 типов населения, включающих 10 классов, которые объединены исключительно по сходству птичьего населения. Для каждого таксона по критерию t Стьюдента ($p < 0,05$) установлены характерные виды птиц и элементы местообитаний, ответственные за группировку вариантов населения.

Тип населения внетаежных местообитаний включает орнитокомплексы аazonальных и интразональных ландшафтов: пойм крупных рек, болот и лугов, в том числе антропогенного происхождения. Эти местообитания составляют лишь около 5% по площади, но резко отличаются от преобладающего таежного ландшафта как по условиям, так и по населению. Несмотря на разнородность этих местообитаний, большинство их приурочено к речным долинам и характеризуется низкой облеcенностью, повышенным богатством почв, влиянием увлажнения и пойменного режима, развитием травяного и кустарникового яруса, а из деревьев – ольхи и ивы. Население отличается, как правило, высокой

плотностью и разнообразием видов. Последнее в большой степени связано с разнородностью и мозаичностью биотопов, поскольку наиболее открытые из них сами по себе небогаты видами. Тем не менее, из 67 гнездящихся видов избранной группы 30 были достоверно более многочисленны во внеетажных биотопах, и только 13 их избегали. Среди характерных видов – представители самых различных фауногенетических комплексов, с преобладанием южных и западных вселенцев. Тип включает 4 класса (15 проб). Для каждого класса характерны бурая пеночка, дубровник, чечевица, белая трясогузка, певчий сверчок и камышевка-барсучок, в то время как пятнистый конек, пухляк и поползень повсюду редки или отсутствуют. Индикаторными признаками условий внеетажных местообитаний оказались слабое развитие или отсутствие кедрового древостоя и подроста, а также значительное плодородие почв.

Тип населения коренной тайги объединяет население темнохвойных лесов, покрывающих надпойменные ландшафты, включая как плакоры, так и долины мелких рек и ручьев. Кедр и ель в енисейской средней тайге становятся эдификаторами растительных сообществ на последних стадиях различных рядов первичных и вторичных сукцессий. Такие леса, занимающие около 35% общей площади, и составляют зональный тип растительности. Для него свойственно, помимо преобладания темнохвойных, максимальное развитие древесного яруса вообще, слабое развитие мелколиственного подроста, подлеска и травяного яруса, а также пониженное богатство почв. Для населения типичны низкая плотность и разнообразие при заметно выровненном распределении обилия между видами. Почти повсюду в кронах доминирует пухляк, в наземном ярусе – пятнистый конек. Характерно устойчивое участие в населении корольковой пеночки, мухоловки Мугимаки и синехвостки, присутствие щура и почти полное отсутствие зарнички и темнозобого дрозда, многочисленных в регионе. Тип включает 3 класса (17 проб).

Тип населения вторичных лесов выделяется по резкому доминированию зарнички, которая составляет около трети населения. Постоянные содоминанты – юрок, пухляк и темнозобый дрозд. Для большинства проб весьма характерны горихвостка и желтобровая овсянка, для многих – также мухоловка-касатка, чечетка, свиристель, сибирская чечевица. Плотность и разнообразие населения умеренно высокие. Типичные варианты содержат примесь «пойменных» видов, таких как чечевица, славка-завирушка. Этот тип населения охватывает надпойменные леса с пониженным обилием кедра, густым мелколиственным подростом, разреженным древесным пологом, с обилием сухостоя и валежника – то есть таежные гари различного возраста. Покрывая около 60% территории, такая растительность должна оказывать заметное влияние на состав местной фауны. Приспособленные к ней виды поддерживают многочисленные популяции, которые населяют и другие морфологически сходные вкрапления, входящие в мозаику ландшафта: светлохвойные леса, моховые редколесья, приручьевые комплексы местообитаний. Тип включает 3 класса (21 проба).

В диссертации обсуждаются причины выделения каждого класса и разделение их на группы.

В противоположность классификации, методы экологической ординации позволяют выстроить варианты населения в непрерывные ряды, связанные с естественными градиентами условий, и выделить наиболее значимые из них. С этой целью матрица индексов сходства преобразована методом многомерного неметрического шкалирования (StatSoft, Inc., 1996) таким образом, что пробы (варианты населения) можно с минимальными искажениями расположить на плоскости графика соответственно их сходству (рис. 2). Координаты полученной плоскости интерпретируются как комплексные факторы экологического пространства, ответственные за постепенные изменения населения, и могут использоваться для поиска корреляции с факторами среды.

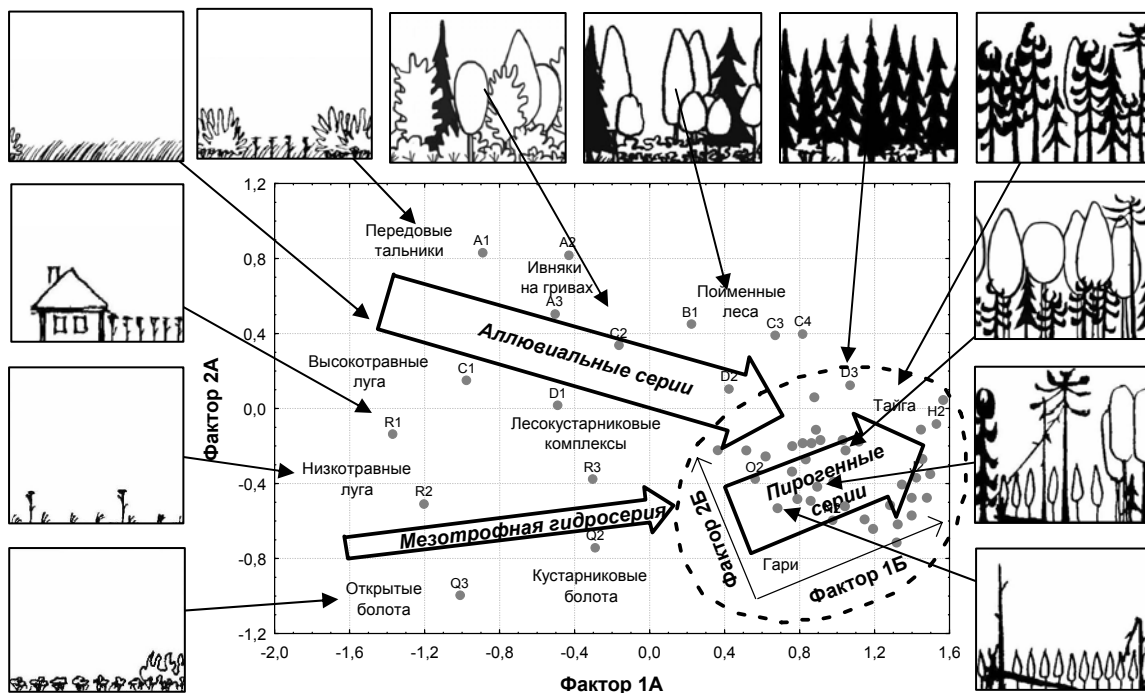


Рис. 2. Экологические градиенты населения птиц. Район в целом (пробы с буквенными индексами как на рис. 1; факторы 1А и 2А) и надпойменные леса при отдельном рассмотрении (обведены пунктиром; факторы 1Б и 2Б). Указаны ключевые местообитания: их облик, место в экологическом пространстве и группировка в сукцессионные серии.

Результаты ординации показали, что наибольшие различия в населении связаны с внетаежными местообитаниями, тогда как население тайги и вторичных лесов представлено большим числом сходных проб. Чтобы уменьшить неравномерность выборки, анализ градиентов был разбит на два этапа. Для анализа общих градиентов «дублирующие» пробы были исключены. Затем население надпойменных лесов рассмотрено отдельно, с повышенной детальностью. Сравнение выявленных факторов неоднородности населения птиц с условиями обитания позволило обнаружить существенные корреляции. Более того, варианты населения сгруппировались в ряды, хорошо согласующиеся с сукцессионными изменениями растительности местообитаний, которые отражают

не только линейные изменения условий, но и преемственность параметров, закономерно возрастающих, а затем убывающих в ходе сукцессии.

Основные изменения в населении (фактор 1А) совпадают с возрастанием суммарного объема растительности ($r = 0,87, p < 0,001$), который в самом общем виде отражает ход сукцессий: последовательную смену травяных, кустарниковых и древесных сообществ. Велика также отрицательная корреляция с богатством почв ($r = -0,69, p < 0,01$): большинство серий начинается в речных долинах и сопровождается обеднением минерального питания в условиях плакоров. Вторая координата (фактор 2А) связана с различиями между сериями, более явными на ранних стадиях. Среди них важнейшую роль играет пойменный режим, отделяющий аллювиальные серии от остальных.

Среди надпойменных лесов главный источник неоднородности населения (фактор 1Б) ясно прослеживается по корреляциям со структурными элементами местообитаний. Молодняки с валежником, с развитыми кустарниковым и травяным ярусом заменяются на спелые леса, мелколиственные виды в древостое и подросте – на темнохвойные. Все эти корреляции (везде $|r| > 0,51, p < 0,01$) отражают ход вторичной, пирогенной сукцессии – восстановление таежной растительности после пожара. Вторая координата неоднородности населения надпойменных лесов (фактор 2Б) обусловлена разнообразием почвенных условий ($r = 0,65, p < 0,001$) и связанными с ним различиями по объему лесной растительности ($r = 0,49, p < 0,01$). Она отделяет от господствующих мезотрофных местообитаний, с одной стороны, угнетенные заболоченные леса, с другой – богатые приречьевые ельники их производные.

Биотопы аллювиального и пирогенного ряда занимают преобладающую площадь и представляют собой почти весь спектр разнообразия условий в районе исследований, – то есть наиболее информативны в отношении неоднородности среды обитания. По всей вероятности, местообитания, относящиеся к этим двум рядам, играют особую роль в поддержании региональных популяций. Они обеспечивают их сохранение и, возможно, периодическую экспансию за пределы района. Эти местообитания выступают в роли оптимальных для большей части их населения и, следовательно, служат для них адаптивной средой. Есть три аргумента в пользу такого предположения. Во-первых, население каждой стадии этих двух рядов имеет характерные виды, обилие которых здесь наиболее высоко. Для некоторых видов доказана связь морфологических и поведенческих адаптаций с определенными элементами местообитаний (Бурский, 1987; Bourski, Forstmeier, 2000; Forstmeier, Bourski e.a., 2001; Бурский, Конторщиков, 2002). Во-вторых, благодаря занимаемой площади или высокой продуктивности этих местообитаний, только они поддерживают высокую численность популяций приспособленных к ним видов. В-третьих, в местообитаниях, не характерных для енисейской средней тайги (болота, антропогенные луга), фауна обеднена и частично заменена видами, типичными для пойм или гарей.

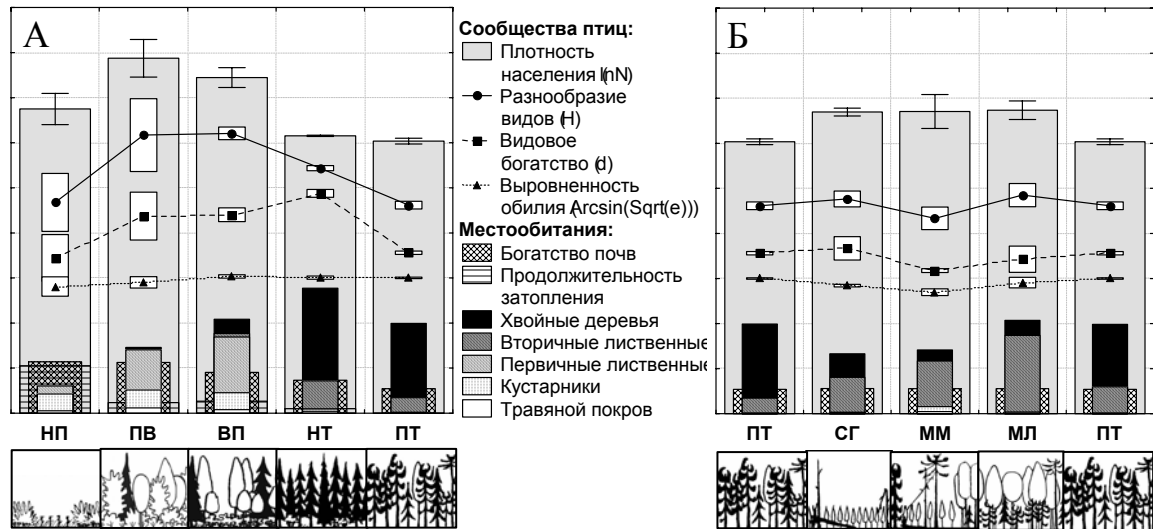


Рис. 3. Изменения в населении птиц, сопутствующие аллювиальным (А) и пирогенным (Б) сериям сукцессии растительности. Стадии и варианты населения: НП – низкая пойма ($n = 4$ пробы), ПВ – прирусловой вал ($n = 3$), ВП – высокая пойма ($n = 3$), НТ – надпойменные террасы ($n = 2$), ПТ – плакорная тайга ($n = 4$), СГ – свежие гари ($n = 5$), ММ – мелколиственные молодняки ($n = 3$), МЛ – мелколиственные леса ($n = 3$). Средние значения параметров $\pm SE$ даны в относительных единицах.

Градиенты плотности и разнообразия сообществ аллювиального и пирогенного рядов (рис. 3) позволяют глубже понять их адаптивную среду. На начальных стадиях *аллювиального ряда*, в низкой пойме, плотность и разнообразие населения понижены из-за недоступности этих биотопов в начале гнездового сезона. По мере удаления от реки плотность населения достигает пика быстрее других показателей в растительных комплексах прируслового вала. Здесь кратковременное затопление не несет отрицательных последствий, но пойменный режим поддерживает высокие минеральное богатство и первичную продукцию биоценоза. Максимум видового разнообразия приходится на местообитания высокой поймы. Они не только занимают большую площадь, но отличаются наибольшим вертикальным и горизонтальным структурным разнообразием растительности. Видовое богатство (в расчете на 100 пар) достигает наибольшего значения в лесах первой надпойменной террасы, в зоне контакта пойменных и таежных орнитокомплексов. В коренных таежных лесах уменьшается как плотность, так и видовое разнообразие, но выровненность остается на высоком уровне. Это свидетельствует об эффективном разделении ресурсов между видами в тайге, несмотря на ее относительную бедность и однородность. Выработке приспособлений к зональному типу растительности способствуют развитая ценогическая среда таежных местообитаний и их превосходство по площади.

В начале *пирогенного ряда* плотность населения увеличивается, что связано с активизацией продуктивных процессов в биоценозе. Разнообразие растет за счет добавления видов, характерных для гарей. Отличия в населении возрастают через 20-50 лет, с исчезновением дожарного древостоя на стадии мелколиственных молодняков. Из-за на-

рушения ценосреды и сокращения сезона вегетации орнитокомплекс гарей беден видами, в нем резко доминирует зарничка. С развитием хвойного полога таежное население постепенно восстанавливается.

Классические исследования видового разнообразия птиц в различных биомах (MacArthur, 1964, 1965 и др.) показали, что его можно точно предсказать по распределению листвы между высотными ярусами. Из этого был сделан вывод, что число видов птиц, сосуществующих в «точечном» выделе, имеет предел, определяемый структурой растительности, и что в основных биомах этот предел достигается, то есть сообщества эволюционно насыщены видами. Наши данные позволяют проверить это предположение для основных типов биотопов, сравнив их разнообразие с ожидаемыми при данном профиле растительности (рис. 4).

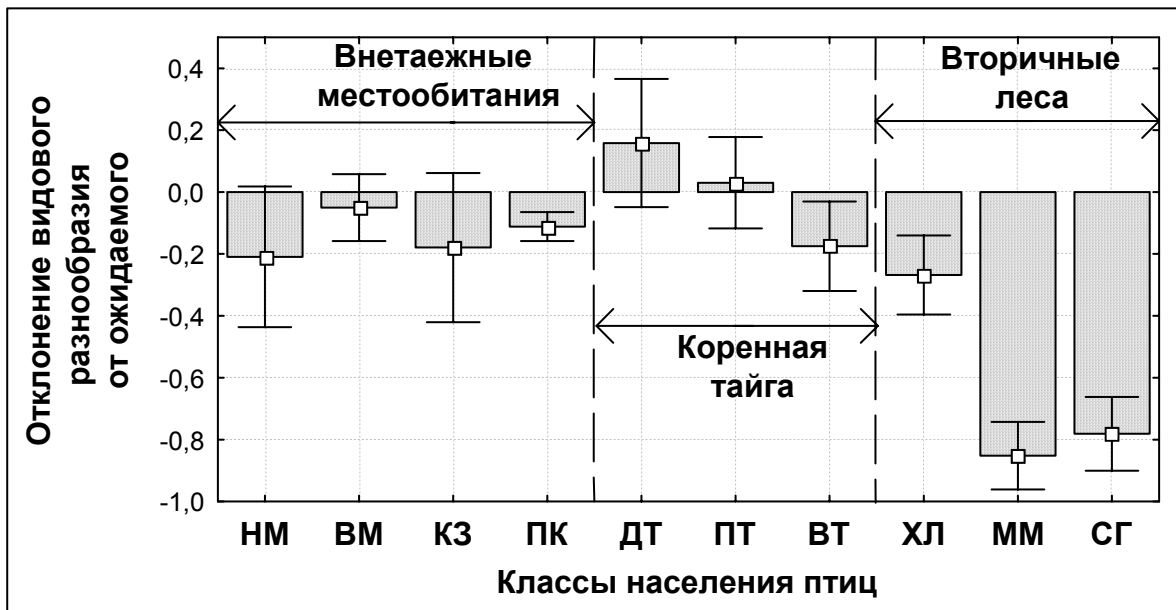


Рис. 4. Отклонение видового разнообразия птиц от ожидаемого при данной структуре растительности (среднеклассовые значения и их стандартная ошибка). Классы вариантов населения: НМ - низкотравные местообитания ($n = 4$ пробы), ВМ - высокотравные местообитания ($n = 3$), КЗ - кустарниковые заросли ($n = 3$), ПК - пойменные комплексы ($n = 5$), ДТ - долинная тайга ($n = 5$), ПТ - плакорная тайга ($n = 4$), ВТ - водораздельная тайга ($n = 8$), ХЛ - хвойно-лиственные леса ($n = 9$), ММ - мелколиственные молодняки ($n = 5$), СГ - свежие гари ($n = 7$).

В таежных лесах показатели видового разнообразия близки к расчетным. Виды, приспособленные к местообитаниям зонального типа, находятся вблизи оптимума ареала и имеют широкий выбор пригодных биотопов. В таких условиях они могут более тонко подразделять ресурсы, благодаря чему сообщество приближается к пределу видовой насыщенности. Во внетаежных биотопах относительное разнообразие понижается из-за их спорадичности, а в пойме – из-за продолжительного затопления. На гарях разнообразие намного ниже ожидаемого, что может быть объяснено нарушением ценотической среды, сокращением периода вегетации, а также разрозненностью и недолговечностью существования ранних стадий пирогенной сукцессии. Таким образом, фрагментарность

биотопов и естественная нарушенность ценосреды заметно ограничивают возможность их дифференцированного использования.

Задача изучения собственной структуры населения птиц как самостоятельного объекта впервые поставлена Ю.С. Равкиным. К настоящему времени им и его коллегами (Равкин, 1984; Равкин и др., 2001 и др.) определены основные закономерности организации населения птиц обширных регионов. В основе их подхода лежат географические задачи и маршрутный метод учета. Нами поставлены экологические задачи и рассмотрена структура регионального сообщества в крупном масштабе, где в качестве элементарной единицы приняты 4-гектарные пробы. С другой стороны, наши данные о населении каждой пробы намного точнее: за счет замены метода учета и за счет усреднения многолетних данных по каждой пробе. Это позволило рассмотреть более тонкие детали структуры, оценить роль сукцессий растительности, площади и расположения местообитаний в формировании орнитокомплексов. Благодаря этому пространственные изменения в населении удалось объяснить небольшим числом легко измеримых параметров местообитаний ($R^2 = 86\%$).

Глава 5. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫБОРА МЕСТООБИТАНИЙ И СТРУКТУРА МЕТАПОПУЛЯЦИИ

Население какого-либо вида в районе исследований можно представить как метапопуляцию, под которой понимается жизнеспособная совокупность популяционных группировок, в различной степени зависящих друг от друга (Hanski, 2005). Задача этой главы – установить характер такой зависимости между группировками различного масштаба и ландшафтной приуроченности.

В качестве модельного вида взят пятнистый конек (*Anthus hodgsoni*). Анализ среднего обилия вида в гнездовых биотопах показал, что птицы оценивают их качество по внешним структурным признакам, которые служат надежным сигналом благоприятности (множественная регрессия, $R^2 = 74\%$). В их число входят развитие и доступность мохового покрова, а также отсутствие потенциального конкурента – лесного конька (*A. trivialis*). Связь с этими признаками устойчиво проявлялась каждый год, поэтому среднее многолетнее обилие птиц использовано далее как показатель благоприятности местообитаний.

Для оценки пространственных связей в метапопуляции учетная выборка априори разделена на несколько иерархических субъединиц с компактным расположением. Левобережье, правобережье Енисея и Варламовский участок (см. рис. 1) рассматривались как отдельные популяции. Каждая из них поделена на две субпопуляции, а они, в свою очередь, – на 2-3 фрагмента, занимающих смежные местообитания. Благоприятность условий каждой группировки оценивалась как отклонение от средней благоприятности включающей ее более крупной группировки.

Сравнивая обилие птиц в годы низкой и высокой численности, получили, что плотность добавочных особей закономерно связана с благоприятностью местообитаний, причем эта связь имеет различный знак в

зависимости от масштаба рассмотренных популяционных структур (рис. 5). В крупных группировках – субпопуляциях, включающих несколько местообитаний, – численность изменялась синхронно и прямо пропорционально благоприятности условий. Изменения обилия в соседних местообитаниях были обратно пропорциональны их относительной благоприятности. Это соответствует гипотезе доминантного распределения (Fretwell, Lucas, 1970) и однозначно указывает на роль территориальных отношений доминирования при выборе участка внутри субпопуляции.

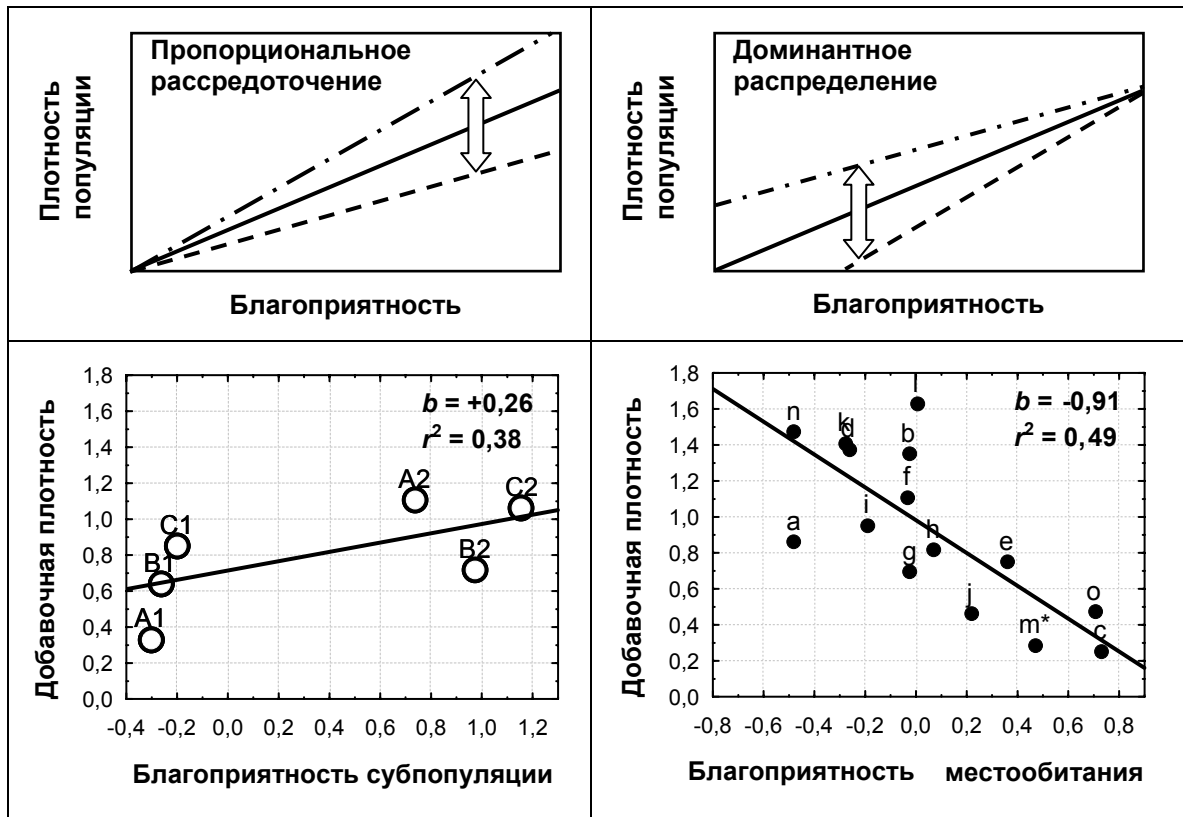


Рис. 5. Вверху: две гипотезы распределения добавочных особей (показаны стрелками) в годы с различной численностью (линии) в зависимости от наличия отношений доминирования. Внизу: фактическое распределение по участкам двух различных масштабов. Благоприятность оценивалась в парах на 10 га как отклонение от средней благоприятности соседних участков.

Детальное исследование распределения в 4 различных масштабах убеждает в том, что выбор гнездового местообитания происходит поэтапно, в процессе дисперсии из места рождения, и уточняется в течение жизни особи. Каждый этап оставляет «след» в виде распределения особей между популяционными группировками различного ранга. Это дает возможность уточнить имеющиеся представления о выборе территории и формировании связей с местом гнездования. На первом этапе ювенильной дисперсии идет ненаправленное рассредоточение особей, которое лишь на следующем этапе сменяется поиском пригодной субпопуляции. Весной молодая особь выбирает гнездовой участок в пределах запечатленной субпопуляции, но под давлением доминантных отношений вытесняется в менее пригодный биотоп. Повышение социального статуса с возрастом позволяет занять лучшую территорию.

В итоге на каждом этапе решаются принципиально различные популяционные задачи: расселение, распределение пропорционально ресурсам, воспроизводство, регуляцию численности. Каждый следующий этап выбора основан на результатах предыдущего. При этом сужается площадь района, доступного для выбора, расширяются знания о качестве местообитаний, появляется возможность сравнительной оценки благоприятности, повышается роль социальных взаимодействий.

В изученной метапопуляции пятнистого конька основным элементом структуры служит субпопуляция, размеры которой, по нашим данным, не превышают нескольких квадратных километров. Ее отличают относительная обособленность, биотопическая комплексность, динамическая целостность. Доминантное территориальное поведение, обеспечивающее регуляцию численности, ограничено рамками субпопуляции. Особи распределяются между субпопуляциями пропорционально их благоприятности, независимо от колебаний уровня численности.

Глава 6. ВАРИАЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

В нестабильной среде благополучие популяции должно определяться не средним, а минимальным обилием ресурсов или способностью переключаться на заменяющий ресурс, в том числе эмигрировать в другой район. Вариация величины популяции, порожденная средой обитания, приводит к формированию механизмов стабилизации численности, таких как оптимальный выбор местообитания, привязанность к территории и дальность дисперсии. Задача этой главы – выявить роль стабильности условий как элемента адаптивной среды различных биотопов.

Изучение особенностей вариации численности наталкивается на значительные расхождения в интерпретации данных. В то время как одни авторы пытались объяснить найденные закономерности (напр., Jarvinen, 1979), другие их не находили (напр., Noon et al., 1985), а третьи сомневались в самой возможности их найти (напр., Svensson et al., 1984). Было обнаружено, что коэффициент вариации большинства популяций не отличается от случайного, а различия объясняются объемом выборки. В поисках значимых различий исследователи стали оценивать линейную регрессию вариации от численности, а видовые отклонения от этой регрессии подвергали содержательному анализу (напр., Svensson, 1978).

На примере беспозвоночных было показано (Hanski, 1982; Gaston, McArdle, 1994), что такая регрессия нелинейна, поскольку складывается из двух составляющих: случайной и специфической. Коэффициент вариации, обусловленный случайностью выборки, убывает пропорционально увеличению корня из средней оценки численности. Специфический коэффициент вариации сохраняется на постоянном уровне и при увеличении выборки остается практически единственной составляющей.

Использование этой логики позволило оценить средний уровень вариации енисейских популяций птиц (рис. 6). Он свидетельствует о регуляции численности птиц за счет размножения в пределах популяций,

которое способно компенсировать отклонение в течение одного сезона. Лишь у немногих видов вариация популяций значительно превосходит этот уровень: они существуют за счет эмиграции и иммиграции.

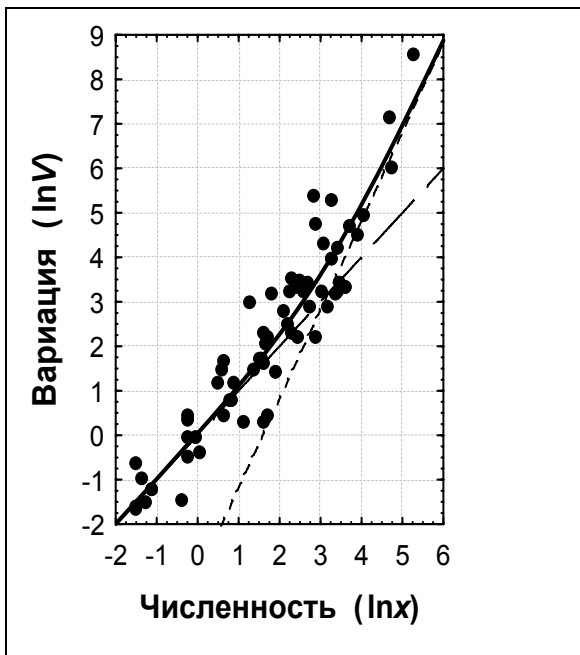


Рис. 6. Межвидовая зависимость вариации (дисперсии) от средней численности популяций птиц (в логарифмическом масштабе). Сплошная линия регрессии $V = x + 0,0414 \cdot x^2$ получена методом наименьших квадратов. При малых значениях зависимость асимптотически стремится к случайной (соответствующей модели Пуассона) $V = x$ (прерывистая линия), при больших - приближается к $V = 0,0414 \cdot x^2$ (пунктир), что соответствует коэффициенту вариации $CV = 20,3\%$.

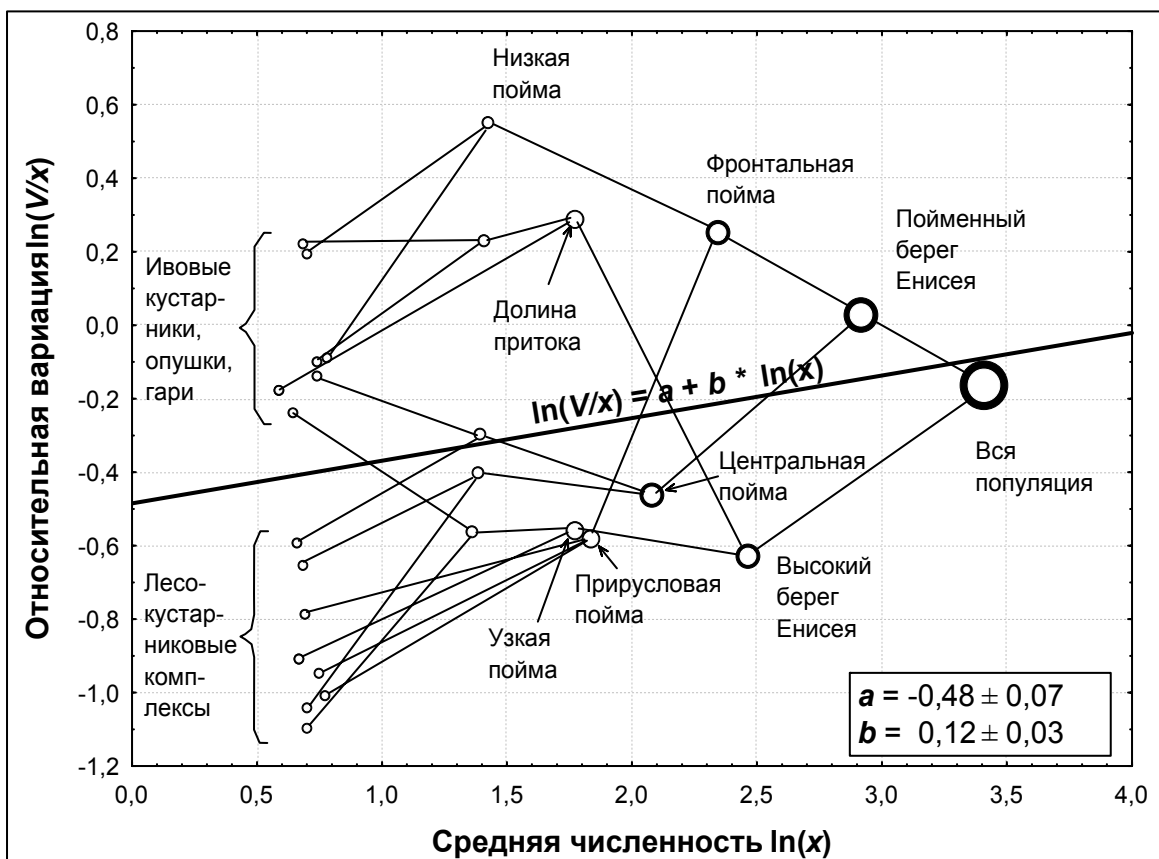


Рис. 7. Изменение относительной вариации в фрагментах популяции соловья-красношейки по мере их объединения (в логарифмическом масштабе). Сплошная линия - уравнение регрессии.

Случайное варьирование, при котором $V = x$ и $\ln(V/x) = 0$, служит удобным ориентиром, а относительный показатель $\ln(V/x)$ – мерой отличия вариации от случайной (пуассоновской). Случайный уровень коле-

баний всей популяции еще не означает, что отсутствует закономерная вариация ее частей. Поделим популяцию на равные по численности фрагменты (рис. 7). Вариация в мелком однородном фрагменте тем больше, чем большая доля пригодной площади ежегодно остается незаселенной. Она характеризует свободу выбора территории для особи, то есть пространственную вариацию, или ненасыщенность местообитания. По мере укрупнения или объединения фрагментов популяции относительная вариация растет тем сильнее, чем больше ковариация между фрагментами. Если колебания независимы, она сохраняется на прежнем уровне, если полностью синхронны – то растет пропорционально величине фрагментов. Этот рост выражается линейным уравнением регрессии $\ln(V/x) = a + b \cdot \ln x$, параметры которого отражают две составляющих вариации независимо от средней численности популяции. Параметр a соответствует *ненасыщенности* местообитаний. Параметр b измеряет *синхронность* динамики разных частей частей популяции.

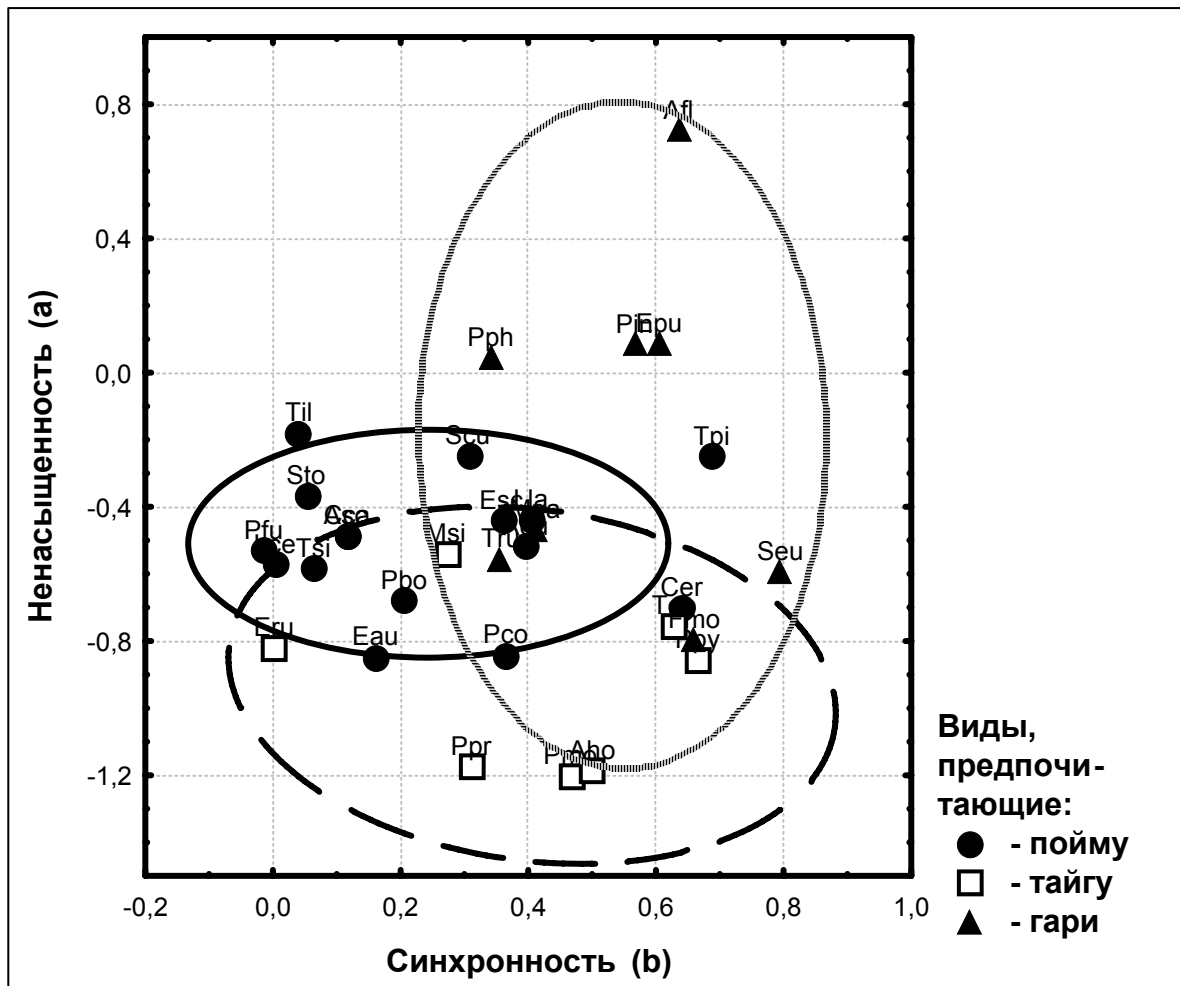


Рис. 8. Компоненты вариации у видов с различным экологическим оптимумом. Виды обозначены сокращенными латинскими названиями. Оптимумом считался тип местообитаний, который использует больше половины популяции. Отобраны виды с выборкой более 10 пар в год.

Величина и соотношение этих составляющих видоспецифичны. Их предметный анализ вскрывает динамическую структуру популяции, иерархию ценности (предпочитаемости) и значимости (распространен-

ности) местообитаний. По вариации фрагментов можно судить о пространственной интегрированности популяции, о зависимости ее от изменений общих и узко локальных факторов среды. Межвидовое сравнение показывает, что компоненты вариации у видов, населяющих каждый тип местообитаний, имеют характерные особенности (рис. 8). В популяциях таежных птиц достигается относительно полное насыщение (a мало), но однородность условий на большой площади приводит к синхронным изменениям (b велико). В противоположность им, пойменные виды населяют фрагментированные биотопы, что снижает возможность их насыщения, но мозаика окружающих биотопов используется при изменении условий и сдерживает синхронные колебания. Виды гарей отличаются наибольшей вариацией. Их местообитания более подвержены колебаниям физических условий, и поэтому не насыщены. Распространенность гарей способствует синхронным изменениям обилия.

В населении биотопа каждый вид представлен ценопопуляцией. Динамика плотности населения складывается как из особенностей динамики различных видов, так и из особенностей их ценопопуляций, отражающих качество биотопа. Кроме того, на плотность населения могут влиять межвидовые взаимодействия. Для исследования вариации орнитоценозов рассчитаны *межвидовые* показатели ненасыщенности и синхронности, которые характеризуют объединение ценопопуляций различных видов в одном биотопе. Они сопоставлены с нуль-гипотезой: аналогичными средними показателями в популяциях этих видов (рис. 9).

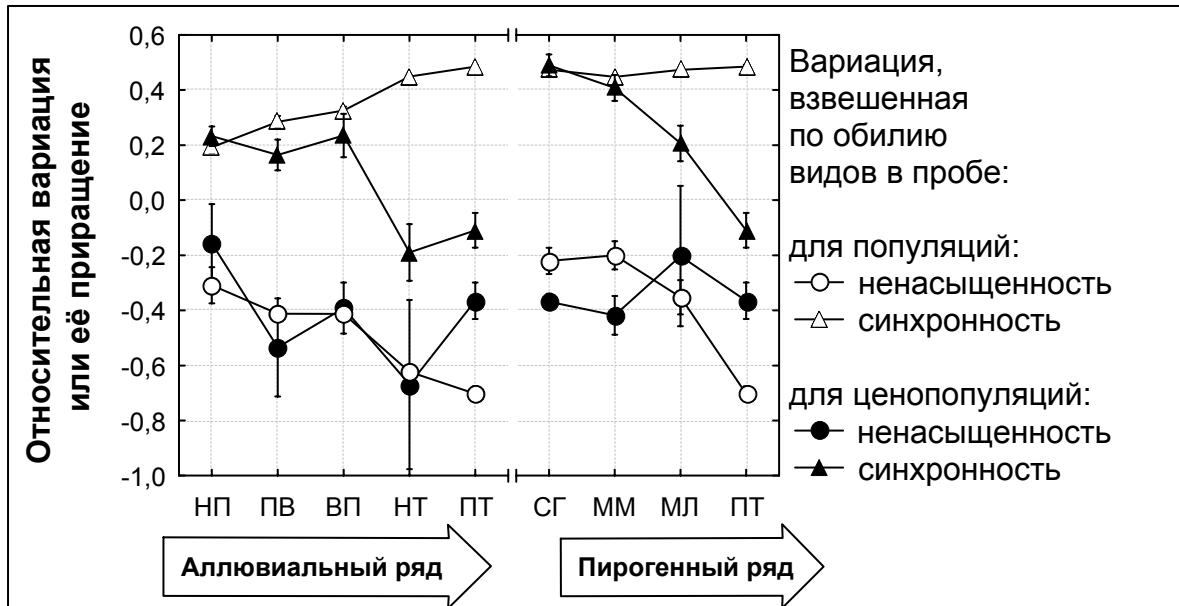


Рис. 9. Изменение компонентов вариации населения по основным природным градиентам. Названия стадий как на рис. 3.

Межвидовая синхронность ценопопуляций на первых этапах сукцессий не отличается от внутривидовой: объединение ценопопуляций одного или разных видов одинаково сильно увеличивает вариацию их общего обилия. На последних стадиях сукцессий – в тайге – объединение разных видов снижает вариацию суммарного обилия. Межвидовая

синхронность принимает отрицательное значение (t -тест, $p < 0,001$), несмотря на то, что у видовых популяций она близка к максимальной. Следовательно, в зональных таежных местообитаниях достигается стабилизация плотности населения птиц за счет комплементарных колебаний ценопопуляций, вызванных межвидовыми взаимодействиями.

Компоненты вариабельности оказались сильно скоррелированы с комплексными факторами, организующим население птиц. Синхронность популяций увеличивается в связи с изменениями населения по фактору 1А ($r = 0,91$, $p < 0,001$), а ненасыщенность уменьшается по фактору 1Б ($r = -0,92$, $p < 0,001$). Синхронность ценопопуляций убывает в обоих рядах ($r = -0,69$, $p < 0,01$ и $r = -0,49$, $p < 0,01$ соответственно). Среднюю ненасыщенность и синхронность популяций любого орнитоценоза можно предсказать не менее чем на 75% лишь по принадлежности к одному из описанных типов населения. Это еще раз подчеркивает различие трех адаптивных зон.

Глава 7. ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ

Зависимость динамики популяций от условий весны обсуждалась давно (напр., Svardson, 1949), но до сих пор существует неопределенность в отношении факторов и периодов весны, влияющих на гнездовую численность, а также в отношении механизма влияния.

Мы сопоставили колебания численности среднеенисейских гнездовых популяций с тремя типами фенологических показателей, основанных на сумме накопленных температур:

$$U_d = \sum_{i=d-30}^d (t_i \cdot 0,80^{d-i}); \quad W_d = \sum_{i=d-30}^d (t_i \cdot 0,95^{d-i}); \quad Q_d = \sum_{i[s_i=0]}^d t_i - s_d \cdot q.$$

Здесь d – календарная дата, для которой рассчитывается фенологический показатель, i – предшествующие даты, t – среднесуточная температура воздуха, s – глубина снегового покрова. Таким образом, U_d – это взвешенная сумма температур за последние дни, в которой каждый предыдущий день «весит» на 20% меньше. W_d – аналогичная сумма, в которой каждый предыдущий день «весит» на 5% меньше. Q_d – сумма температур за все предшествующие дни после схода снегового покрова, или, если снег еще не сошел, то количество тепла, необходимое, чтобы его растопить, взятое с обратным знаком. Это количество рассчитывается умножением глубины снегового покрова (в см) на эмпирический коэффициент q (около 2° на см). Для выявления связи рассчитывали коэффициент линейной корреляции двух многолетних рядов данных: годовых изменений гнездовой численности птиц $\Delta \log N_T = \log N_T - \log N_{T-1}$ и изменений фенологии, как например $\Delta U_{d(T)} = U_{d(T)} - U_{d(T-1)}$, где N – численность, T – год наблюдений. По каждому виду получена серия из коэффициентов корреляции для каждой даты в течение месяца до начала его массового гнездования. Чувствительный период определяли по максимальным коэффициентам серии.

Для анализа общих закономерностей исследованные виды ранжированы по расположению оптимума гнездового ареала с севера на юг и разделены на три группы: «северные», «местные» и «южные». В этих группах видов для каждого дня предгнездового периода b найдены средние (взвешенные по обилию) коэффициенты корреляции R_b . Они показали ряд достоверных различий зависимости популяций «северных» и «южных» видов от весенней фенологии (рис. 10).

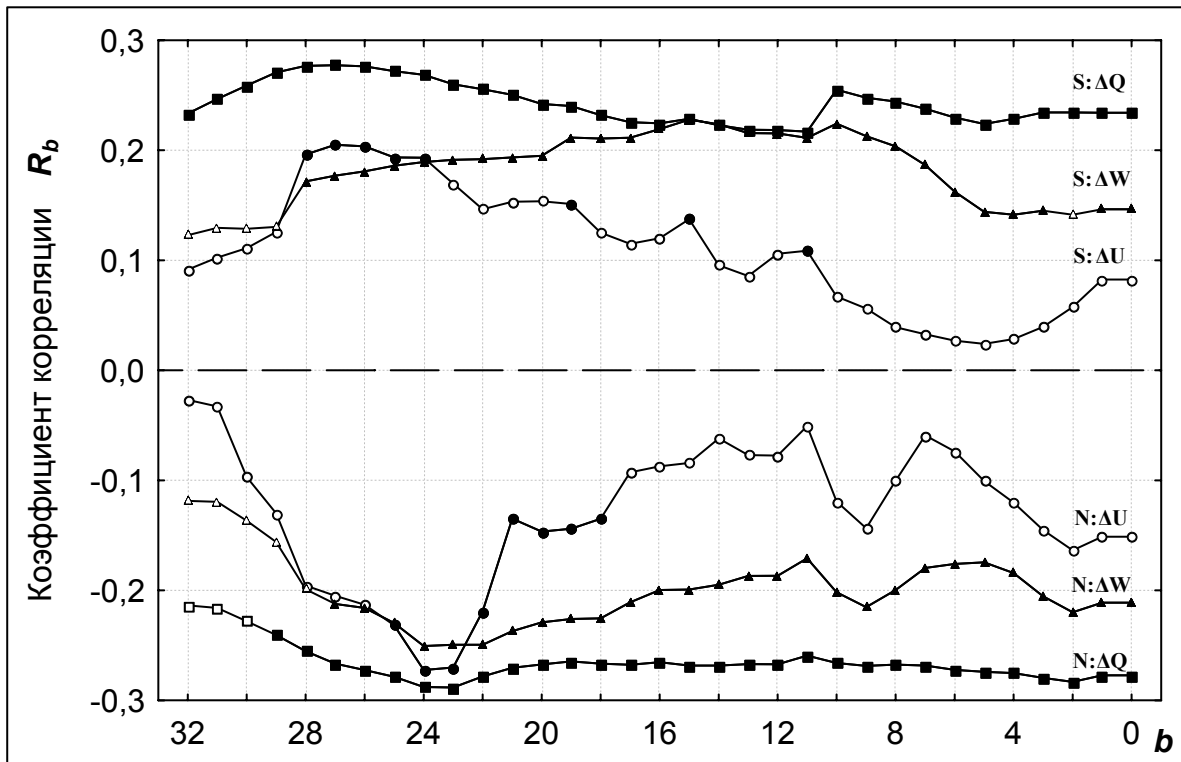


Рис. 10. Коэффициенты корреляции (R_b) численности популяций с тремя фенологическими показателями ΔU , ΔW и ΔQ на определенный день до начала гнездования (b). Каждое значение рассчитано как среднее для группы из 27 «южных» (S) или 14 «северных» (N) видов. Достоверные ($p < 0,05$) отличия от 0 показаны залитыми значками.

При опережающем развитии весны местные популяции «южных» видов увеличиваются, а «северных» – сокращаются. Это позволяет полагать, что фенологические условия весны вызывают смещение областей гнездования. Амплитуда колебаний «северных» видов в среднем больше, чем «южных», а поведение «местных» приближается к «северным». Из этого можно заключить, что к северу смещение усиливается.

Максимум чувствительности к температурным аномалиям (показатель ΔU) приходится на четвертую неделю до начала кладки. Затяжные потепления и похолодания (показатель ΔW) продолжают сказываться в течение третьей и второй недели. Наибольший эффект имеет накопление тепла со времени снеготаяния (показатель ΔQ). Момент снеготаяния важен как пусковой механизм для развития растительности, которое позднее продолжается относительно независимо от погоды. Этим объясняется ведущее значение фактора снеготаяния в течение всей весны.

Условия прилета и начала гнездования способны объяснить в среднем лишь до 8% изменений среднеевропейских популяций. Для этого достаточно, чтобы в стабильной популяции некоторая часть впервые гнездящихся птиц в отдельные годы перемещалась в другой район.

Найти более веские общие причины изменений численности помогло исследование массового материала по птицам, мигрирующим через Восточную Балтику (Паевский, 1985). Используются данные по числу птиц, отловленных за сезон (с апреля по октябрь), по 41 виду за 22 года наблюдений. Как и при анализе фенологических связей, данные по численности были преобразованы в показатели прироста $\Delta \log N_T$. По ним между видами рассчитаны попарные коэффициенты корреляции. Для наглядного представления о сходстве матрица преобразована методами многомерного неметрического шкалирования (StatSoft, Inc., 1996), после чего проведен предметный анализ группировки видов.

Виды, близкие по динамике, оказались сходными по местам зимовки и особенностям экологии зимнего питания. Методами дисперсионного анализа доказано, что особенности зимней экологии объясняют не менее 48% ежегодных флуктуаций в популяциях птиц, пролетающих через Восточную Балтику. Учитывая весьма существенную вариацию данных, связанную с условиями пролета и отлова, следует признать, что полное влияние условий зимовки и миграций на численность популяций превышает роль всех факторов, действующих в теплый период.

По центральносибирским популяциям 27 видов с более представительной выборкой проведен аналогичный анализ (табл. 1).

Табл. 1. Дисперсионный анализ динамики годового прироста гнездовых популяций обычных птиц Центральной Сибири. Уровни значимости (по критерию F Фишера): * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Тип миграций	Места зимовки	Виды	Доля общей вариации, R^2
Оседлые и кочующие виды	Центральная и Южная Сибирь	4 вида: пухляк, поползень, снегирь, чечетка	0,51 ***
Ближние мигранты	Европа, Закавказье и Средняя Азия	3 вида: юрок, темнозобый дрозд, белобровик	0,22
	Северо-Восточный Китай	2 вида: овсянка-ремез, овсянка-крошка	0,49
Дальние мигранты	Африка и Юго-Западная Азия	4 вида: славка-завирушка, теньковка, горихвостка, черноголовый чекан	0,46 ***
	Юго-Восточная Азия	14 видов: зарничка, пятнистый конек, певчий сверчок, мухоловка-касатка и др.	0,11 **

Разделение видов на 5 групп по основным районам зимовки объясняет около 24% ($F = 2,07$; $p < 0,000$) ежегодных колебаний. В целом это несколько меньше, чем в прибалтийских популяциях. Недостаточная изученность зимовок в Юго-Восточной Азии, правда, снизила возможность их локализации и подразделение. Вместе с тем, анализ показал, что и для енисейских популяций смертность в местах зимовки – весьма значимый фактор изменения численности популяций.

Длительные наблюдения за численностью палеарктических птиц в разных частях Западной Европы показывают сходство изменений в соседних популяциях. Вместе с тем, именно соседство хорошо изученных популяций затрудняет выяснение того, где и когда они испытывают влияние факторов, ограничивающих численность. Сравнение удаленных гнездовых и зимующих популяций помогает в общих чертах сравнить благополучие региональных орнитокомплексов. С этой точки зрения исследованы долговременные тренды видов сибирской фауны.

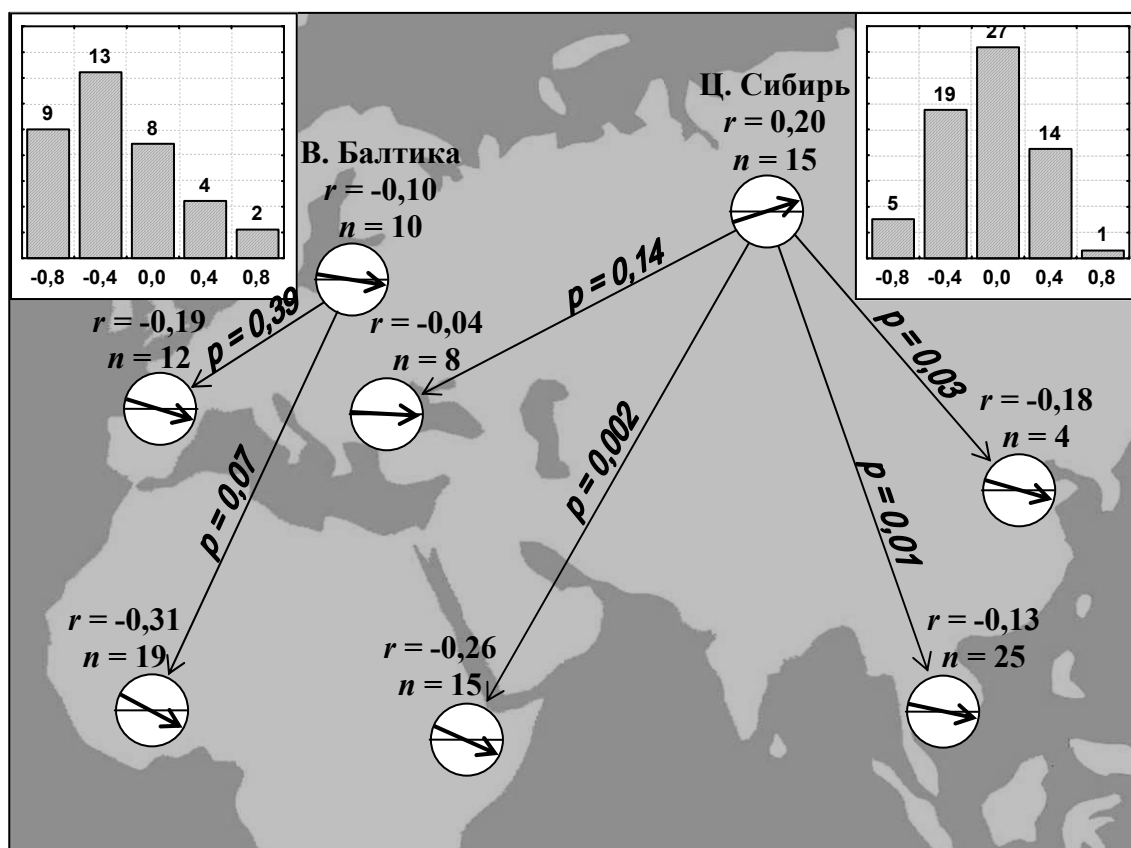


Рис. 11. Многолетние тренды популяций птиц Восточной Балтики и Центральной Сибири. Столбчатые диаграммы показывают распределение числа видов по градациям силы многолетнего тренда. Круговые диаграммы показывают среднюю величину тренда в основных местах зимовки тех же популяций (r – тренд, n – число видов, p – значимость отличия от тренда оседлых видов, по критерию Манна-Уитни).

Тренд как линейный коэффициент корреляции гнездовой численности с течением времени рассчитан для 67 видов птиц за 15 лет (рис. 11). Оказалось, что в Центральной Сибири большинство популяций не имеет выраженного тренда, а число популяций с тенденцией к сокраще-

нию и росту приблизительно уравновешено. Доля видов с сокращающейся численностью в Восточной Балтике (Паевский, 1985) больше как в целом для сравниваемых выборок ($p = 0,02$), так и отдельно для видов, зимующих в гнездовом ареале (критерий Манна-Уитни, $p = 0,02$). Оседлые (кочующие) виды Центральной Сибири – единственная группа птиц с преобладанием положительного тренда. Перелетные виды в целом имеют отрицательный тренд. Сравнение всех доступных данных ($n = 108$ видов) показывает: популяции, зимующие в Западной Евразии и Африке, подвержены сокращению в большей степени, чем зимующие в Восточной Евразии ($p = 0,009$), а популяции перелетных видов – в большей степени, чем зимующие вблизи мест гнездования ($p = 0,002$). Таким образом, состояние мест зимовки – один из важнейших факторов долговременной стабильности популяций палеарктических птиц. Наибольшее опасение вызывают засушливые местообитания Африки, густонаселенные районы Южной Азии, Западной и Средней Европы.

ВЫВОДЫ

1. Наибольшие различия в населении птиц изученного региона связаны с первичными сукцессиями растительности, формирующими *аллювиальный ряд* орнитоценозов. Высокая биопродуктивность и структурное разнообразие местообитаний поймы Енисея максимально способствуют высокой плотности и разнообразию их населения.

2. Восстановление растительности после лесных пожаров – основной фактор, организующий население внепойменных местообитаний. Он поддерживает неоднородность *пирогенного ряда* орнитоценозов. Комплекс таежных гарей характеризуется нарушенной ценотической средой при относительно высокой продуктивности местообитаний. Ему соответствует многочисленное, но бедное видами сообщество.

3. *Таежные леса зонального типа* представляют собой терминальные стадии двух описанных рядов. Они характеризуются широким распространением, развитой ценотической средой и низкой продуктивностью. При низкой плотности и видовом богатстве, население тайги отличается наибольшей выровненностью и разнообразием видов по сравнению с ожиданием исходя из сложности структуры местообитания.

4. На примере модельного вида показано, что взаимосвязи между ценопопуляциями, зависящие от качества и расположения местообитаний, определяют *структуру и динамику метапопуляции*. Ее основным элементом служит субпопуляция, внутри которой численность регулируется территориальным доминированием, зависящим от плотности. Обмен между субпопуляциями происходит независимо от плотности.

5. *Выбор гнездового местообитания* особью включает четыре последовательных этапа. На каждом из них решаются принципиально различные популяционные задачи, что приводит к характерному распределению в определенном масштабе: от метапопуляции в целом до масштаба индивидуальной территории. На каждом этапе приспособлен-

ность поведения особи должна оцениваться отбором в зависимости от качества и распространения местообитаний соответствующего ранга.

6. *Вариация енисейских популяций* воробьиных в среднем составляет около 20% в год. Эти колебания у большинства видов компенсируются локально, за один сезон размножения. Более существенные изменения, характерные для потребителей семян и других нестабильных ресурсов, компенсируются ответными перемещениями по ареалу.

7. Вариация популяций может быть представлена в виде *двух независимых составляющих*. Одна из них – экологическая ненасыщенность местообитаний – связана с наличием пригодных, но не заселенных участков. Она характерна для птиц гарей и пойм. Другая составляющая – синхронность – отражает одновременную подверженность микропопуляций общим воздействиям. Она высока у видов тайги и гарей.

8. *Стабильность ценотического сообщества* увеличивается с развитием ценотической среды в ходе сукцессий, с распространённостью местообитания и повышением его продуктивности. Наиболее стабильны таежные орнитоценозы, где снижение синхронности достигается комплементарными колебаниями ценопопуляций различных видов.

9. *Динамика* большинства изученных популяций испытывает решающее влияние условий в местах зимовки. Численность гнездовой популяции устанавливается за три недели до начала гнездования под влиянием фенологических условий, при ведущем значении сроков разрушения снегового покрова.

10. *Исследование долговременных трендов* показало, что для центральносибирских популяций устойчивость более характерна, чем для европейских, а отрицательные тенденции уравновешены положительными. В целом, сокращение угрожает перелетным видам больше, чем оседлым, дальним мигрантам – больше, чем ближним, зимующим в западном секторе – больше, чем видам, зимующим в Восточной Азии.

Публикации по теме диссертации

Публикации в реферируемых изданиях

1. Бурский О.В. 1993. Опыт анализа годовых изменений численности птиц. – Экология, т. 24, вып. 3: 164-176.
2. Bourski, O.V. 1994. Breeding bird dynamics in the Yenisei middle taiga: a 13-year study. – E.J.M.Hagemeijer & T.J.Vestrael (eds.). Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen: 143-149.
3. Bourski, O.V. 1995. Yenisei middle taiga breeding bird communities: overview and principal differences. – Beitrage zur Naturkunde Niedersachsens, 48: 133-156.
4. Bourski, O.V. 1996. Bird population dynamics in relation to habitat quality. – J.Settele, C.R.Margules, P.Poschlod and K.Henle (eds.). Species Survival

- in Fragmented Landscapes. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers: 52-60.
5. Bourski, O.V. and Forstmeier, W. 2000. Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian *Phylloscopus* warblers. – *Oikos* 88: 341-350.
 6. Forstmeier W., Bourski, O.V., Leisler B. 2001. Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: role of morphology, phylogeny and competition. – *Oecologia* 128: 566-576.
 7. Бурский О.В., Конторщиков В.В. 2003. Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их морфологии и кормового поведения. – *Орнитология*. Изд-во Московского университета. Вып. 30: 59-74.
 8. Бурский О.В., Конторщиков В.В., Батова О.Н. 2004. Стереотипы кормового поведения пеночек веснички (*Phylloscopus trochilus*) и теньковки (*Ph. collybita*). – *Зоол. Ж.*, т. 83, № 7: 839-850.
 9. Конторщиков В.В., Бурский О.В. 2005. Кормовое поведение как ключевая адаптация таловки и зарнички. – *Орнитология*, Изд-во Московского университета. Вып. 32: 92-95.
 10. Бурский О.В. 2007. Опыт многолетнего исследования сообщества птиц. – *Динамика численности птиц в наземных ландшафтах*. М-лы Рос. науч. совещ. ИПЭЭ РАН, М., с. 25-38.
 11. Батова О.Н., Бурский О.В. 2008. Гнездовые местообитания пеночек (р. *Phylloscopus*) Центральной Сибири и их кормовые стереотипы. – *Бюлл. МОИП*, т. 113, вып. 3, с. 18-28.
 12. Бурский О.В. 2008. Выбор местообитаний и структура метапопуляции: анализ многолетнего распределения пятнистого конька *Anthus hodgsoni* Richm. (*Aves*, *Passeriformes*). – *Журн. Общ. Биол.* т. 69 (5), с. 323-340.
 13. Бурский О.В. 2009. Влияние дальних пространственных связей на динамику популяций воробьиных птиц. – *Докл. Академии наук*, т. 424, № 3, с. 422-425.

Публикации в российских сборниках

14. Бурский О.В., Бурская Н.Ю. 1977. Особенности орнитофауны приенисейской тайги в районе стационара «Мирное». – *Биологические ресурсы, биоценозы и промысловое хозяйство Туруханской тайги*. М-лы 1-го науч.-произв. сов. ЦЛОП МСХ СССР, ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 146-153.
15. Бурский О.В., Бурская Н.Ю. 1977. Численность и сезонные изменения населения птиц и их распределения по ландшафтам в районе стационара «Мирное» на Енисее. – *Биологические ресурсы, биоценозы и промысловое хозяйство Туруханской тайги*. М-лы 1-го науч.-произв. сов. ЦЛОП МСХ СССР, ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 153-162.
16. Бурский О.В., Вахрушев А.А., Шадрин В.И. 1978. К характеристике пространственных изменений населения птиц приенисейской тайги. – *Докл. 1-й конф. Молодых ученых ЦНИЛОП МСХ СССР*. (Деп. В ВИНТИ 15 мая 1978 г., № 1599-78): 49-61.

17. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Анзигитова Н.В., Готфрид А.Б. 1978. Птицы среднетаежного Енисея (фауна, ее охрана и рациональное использование). – Охрана фауны Крайнего Севера и ее рациональное использование. МСХ СССР. Центр. науч.-исслед. лаб. охраны природы. Сб. науч. трудов. М.: 30-165.
18. Кошкина Т.В., Готфрид А.Б., Бурский О.В., Романенко О.В. 1982. Влияние хозяйственной деятельности приенисейских поселков на население птиц и мелких млекопитающих. – Докл. МОИП. Зоология и Ботаника. 1980 г. Некоторые аспекты изучения флоры и фауны СССР. М.: 23-27.
19. Готфрид А.Б., Бурский О.В., Анзигитова Н.В., Вахрушев А.А. 1982. Птицы приенисейских поселков. – Докл. МОИП. Зоология и Ботаника. 1980 г. Некоторые аспекты изучения флоры и фауны СССР. М.: 28-31.
20. Бурский О.В., Вахрушев А.А. 1983. Фауна и население птиц енисейской южной тайги. – Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., Наука: 106-167.
21. Козленко А.Б., Бурский О.В., Андреев Ю.А. 1983. Пирогенные сукцессии населения птиц в енисейской средней тайге. – Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., Наука: 167-184.
22. Равкин Ю.С., Покровская И.В., ... Бурский О.В. и др. 1985. Пространственная структура населения птиц (лесная и лесостепная зона Западно-Сибирской равнины). – Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск, Наука, Сиб. отд.: 79-88.
23. Сыроечковский Е.Е., Анзигитова Н.В., Кузнецов Е.А., Бурский О.В., Шефтель Б.И. 1987. Особенности прилета птиц на среднетаежном Енисее. – Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М., Наука: 181-201.
24. Бурский О.В. 1987. Гнездовое размещение воробьиных птиц в енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов. – Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М., Наука: 108-142.
25. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. 1988. Птицы Центральносибирского биосферного заповедника. 1. Неворобьиные птицы. – Охрана и рациональное использование фауны и экосистем Енисейского Севера. ИЭМЭЖ, М.: 42-96.
26. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. 1991. Птицы Центральносибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы. – Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. ИЭМЭЖ АН СССР, М.: 32-152.
27. Бурский О.В., Морозов Н.С. 1997. Перспективы организации системы мониторинга численности и видового разнообразия птиц в России. – Мониторинг биоразнообразия. М.: 165-171.

28. Бурский О.В. 2002. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири. – Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. ИПЭЭ РАН, М.: 218-307.
29. Бурский О.В., Пагенкопф К., Форстмайер В. 2004. Птицы Среднего Енисея: аннотированный список видов. – Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 82-101.

Тезисы докладов

30. Бурский О.В., Вахрушев А.А. 1977. Пространственные изменения населения птиц енисейской тайги. – 7-я Всесоюзная орнитологическая конференция. Черкассы, 27-30 сентября 1977 г. Тез. докл., ч. 1. Киев, Наукова думка: 209-211.
31. Анзигитова Н.В., Бадаев С.А., Бурский О.В. и др. 1979. Некоторые зональные особенности населения птиц приенисейской тайги. – 7-я Всесоюзная зоогеографическая конференция. Москва, 7-9 января 1980 г. Тез. докл. М., Наука: 92-93.
32. Бурский О.В. 1984. О пространственной структуре и стабильности населения птиц и растительности. – 8-я Всесоюзная зоогеографическая конференция. Ленинград, 6-8 февраля 1985 г. Тез. докл. М., Наука: 285-286.
33. Бурский О.В. 1984. Некоторые особенности структуры биоты среднетаежных экосистем Енисея (на примере птиц). – Современные проблемы географии экосистем. Тез. докл. Всес. совещ. М.: 211-213.
34. Бурский О.В. 1986. Динамика численности среднеенисейских популяций воробьиных за восьмилетний период. – Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование, ч. 1. Тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. орнит. общ. и 9-й Всесоюз. орнит. конф. Ленинград, 16-20 декабря 1986 г. Л.: 105-107.
35. Равкин Ю.С., Миловидов С.П., ... Бурский О.В. и др. 1986. Пространственно-типологическая структура населения птиц лесной и лесостепной зон Западно-Сибирской равнины. – Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование, ч. 2. Тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. орнит. общ. и 9-й Всесоюз. орнит. конф. Ленинград, 16-20 декабря 1986 г. Л.: 185-186.
36. Равкин Ю.С., Адам А.М., ... Бурский О.В. и др. 1986. Опыт оценки запаса птиц в лесной и лесостепной зонах Западно-Сибирской равнины в летний период. – Всес. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира. Тез. докл., ч. 2, М.: 377-378.
37. Бурский О.В. 1988. Долговременные тенденции в изменении численности птиц на Среднем Енисее. – Труды 8-й Прибалтийской орнитологической конференции, Вильнюс: 26-27.
38. Бурский О.В., Головкин А.Н., Кривенко В.Г., Мартынов А.С. 1989. Кадастр животного мира и задачи оценки ресурсов животных. – 2-е Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тез. докл., ч. 1, Уфа: 11-14.

39. Бурский О.В., Коблик Е.А. 1991. Проявления территориального консерватизма в гнездовых популяциях птиц поймы Среднего Енисея. – Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 1, Минск, Наука и техника: 47-48.
40. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., ... Бурский О.В. и др. 1991. Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц срединного региона СССР. – Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 1, Минск, Наука и техника: 133-134.
41. Козленко А.Б., Бурский О.В., Конторщиков В.В. 1991. Смена населения птиц на ранних стадиях пирогенных сукцессий в енисейской средней тайге. – Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 2, кн. 1, Минск, Наука и техника: 287-288.
42. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., ... Бурский О.В. и др. 1991. Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц Западно-Сибирской равнины. – Орнитологические проблемы Сибири. Тез. докл. к конф., Барнаул: 34-36.
43. Бурский О.В., Гапонов В.А. 1991. Исследование популяции соловья-красношейки в пойме Среднего Енисея. – Орнитологические проблемы Сибири. Тез. докл. к конф., Барнаул: 53-55.
44. Bourski, O.V. 1992. Breeding bird dynamics in the Yenisei middle taiga: 13-year study. – Bird Numbers 1992. 12th International conference of IBCC and EOAC, 14–18 September 1992, Noordwijkerhout, the Netherlands: 35.
45. Syroechkovski E., Kuzyakin V., Ravkin Yu., Galushin V., Brunov V., Bourski, O. 1992. Bird census and mapping in Russia: nowadays and in the future. – Bird Numbers 1992. 12th International conference of IBCC and EOAC, 14-18 September 1992, Noordwijkerhout, the Netherlands: 167.
46. Bourski, O.V. 1994. Yenisei taiga bird communities: latitudinal gradients. – J. Ornit., 135, Sonderheft: 202.
47. Bourski, O.V. 1995. Habitat selection and stability in taiga bird community. – Bird Numbers 1995. 13th International Conference of EBCC, 25-29 September 1995, Paernu, Estonia: 48.
48. Конторщиков В.В., Бурский О.В. 2001. Кормовое поведение и его роль в экологических адаптациях пеночек теньковки и веснички. – М-лы конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань. Изд-во «Матбугат йорты»: 308-309.
49. Bourski, O. 2002. Breeding bird communities of the Yenisey middle taiga: differentiation on a local and regional scale. – Tagungsband zur 135 Jahresversammlung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft. 25-30 September 2002 in Muenster. Muenster: 44.
50. Конторщиков В.В., Бурский О.В. 2006. Врожденные различия поискового поведения пеночек теньковки и веснички. – Орнитологические исследования в Северной Евразии: тез. XII Международной. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь, изд-во СГУ: 271-272.

51. Бурский О.В., Рахимбердиева М.Д. 2006. Социальное поведение соловья-красношейки (*Luscinia calliope*). – Орнитологические исследования в Северной Евразии: тез. XII Международной. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь, изд-во СГУ: 102-103.