

УДК 57.022; 59.087; 591.526; 598.288.5; 591.543.43

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ДРОЗДОВ И РАЗДЕЛЕНИЕ СЕЗОННЫХ РЕСУРСОВ

© 2014 г. О. В. Бурский, Е. Ю. Демидова, А. А. Морковин

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский просп., 33
e-mail: obourski@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.09.2013 г.

Сезонные изменения в популяциях исследованы по материалам многолетних наблюдений за четырьмя видами дроздов и объектами их питания в енисейской средней тайге. Сравнимые оценки изменений получены путем совмещения и взаимной коррекции данных маршрутных учетов, отлова, мечения птиц, наблюдений за гнездами и учетов почвенных беспозвоночных. Суммарная численность популяций дроздов в области гнездования и потребляемая ими энергия изменялись пропорционально сезонному обилию ресурсов. Разделение ресурсов достигалось способностью одних видов использовать любые ресурсы в течение долгого периода и готовностью других обходиться коротким пиком изобилия.

Приспособленность популяции в условиях сезонной среды зависит от того, насколько точно годовые циклы активности вписываются в ход сезонных изменений среды обитания. У многих организмов размножение и смертность приближают численность популяции к соответствию с колебаниями емкости среды. Численность долгоживущих видов относительно стабильна, но и они частично используют сезонный пик продуктивности экосистем для наиболее энергоемких форм активности (Stearns, 1976; Бигон и др., 1989). Популяции воробьиных птиц ежегодно обновляются примерно наполовину (Паевский, 1985), и для них актуальны оба пути. К благоприятному периоду года у них приурочены как сезонный пик численности, обусловленный размножением, так и энергоемкие процессы: расселение, смена оперения, запасание корма и другие способы повышения вероятности выживания. Суровые зимние условия приводят к высокой смертности в популяциях высоких широт и, как следствие, к относительному избытку ресурсов в другие сезоны, что способствует высокой плодовитости (Ashmole, 1963; Ricklefs, 1980, 2000). В условиях с ярко выраженной сезонностью климата колебания обилия ресурсов намного превышают возможности их полного использования оседлыми популяциями. Минимальный уровень годового обилия ресурсов становится лимитирующим фактором, а при максимальном уровне остаются излишки корма (Hegera, 1978).

Птицы – одна из немногих групп животных, способных использовать сезонный избыток ресурсов в высоких широтах, совершая дальние миграции. В высоких широтах суровые зимние условия и связанная с ними смертность существенно ограничивают возможности круглогодичного обитания. С другой стороны, насыщенность сообществ низких широт приводит к интенсивной конкуренции за ресурсы, особенно во время размножения (Skutch, 1949). Всё это, по-видимому, создало предпосылки для возникновения сезонных миграций (Cox, 1968, 1985; Greenberg, 1980). Механизм возникновения такого поведения остается гипотетическим (Berthold, 1993; Salevski, Bruderer, 2007). Доля мигрантов в населении птиц Европы к северу увеличивается в соответствии с повышением сезонности (Hegera, 1978), что подтверждает теорию. Вместе с тем в других голарктических регионах эта тенденция прослеживается слабее (MacArthur, 1959; Mönkönen, Forsman, 2005).

Продолжительность пребывания вида в гнездовом и зимнем ареале разнообразна: различия, по-видимому, связаны с обилием специфических кормовых ресурсов (Alerstam, Högstedt, 1982). Это, однако, лишь общее предположение, поскольку продолжительность пребывания плохо согласуется с таксономической близостью видов.

Явления годового цикла взаимосвязаны, и различные фазы обычно не перекрываются во вре-

мени. Каждой фазе цикла предшествует период подготовки, нередко включающий переселение и выбор подходящего местообитания (Носков, Рымкевич, 2008). Последовательность и продолжительность фаз варьирует как на межвидовом, так и на индивидуальном уровне. Наиболее вариабельно положение линьки. В зависимости от миграционных потребностей и обеспеченности ресурсами она может проходить как в районе размножения, так и переноситься в негнездовой ареал (Jenni, Winkler, 1994; Носков, Рымкевич, 2008).

Затраты на успешное прохождение отдельной фазы годового цикла могут ограничивать успешность последующих фаз (Norris et al., 2004; Hegemann et al., 2012a, b). Время, необходимое на восстановление ресурсов организма, сокращает следующую фазу или сдвигает ее на менее благоприятный сезон. Можно предположить, что естественный отбор устанавливает оптимальную продолжительность каждой фазы, при которой восстановление организма эффективно обеспечивается ресурсами внешней среды в соответствии с ее изменением по сезонам. Альтернативная гипотеза (Lack, 1954) состоит в том, что отбор устанавливает сроки и продолжительность размножения независимо, а другие потребности подстраиваются под него и удовлетворяются в оставшуюся часть года.

Проверка этих гипотез сопряжена с большими методическими трудностями. В первую очередь это связано с невозможностью точного измерения обеспеченности ресурсами, особенно когда один и тот же ресурс используется разными видами совместно (Hutto, 1990). Зачастую не поддается оценке и характер пребывания вида на той или иной территории, поскольку население нередко включает особей из различных популяций, находящихся на разных стадиях годового цикла. Кроме того, оценка изменений обилия сильно зависит от метода и места наблюдения. По этим причинам большинство исследований ограничено изучением только одной сезонной фазы – как правило, гнездования или миграций.

Оценка численности популяций обычно опосредована и основана на ограниченной выборке, поэтому она неизбежно включает ряд трудно проверяемых допущений. Методы учета могут быть основаны на разном материале: одноразовых аудиовизуальных встречах, находках гнезд и наблюдениях за гнездящимися парами, поимках птиц и слежении за мечеными особями. Каждый метод имеет свои преимущества и недостатки.

Маршрутный учет – широко используемая разновидность аудиовизуального учета. В ходе долгой истории развития метода были разработаны совершенные способы введения поправок на неравную заметность особей, устранены основные источники систематического искажения оценок, разработаны принципы расчета и уменьшения случайных отклонений (Равкин, 1967; Челинцев, 2000). Введение необходимых поправок позволяет получать сравнимые данные по разным сезонам. В то же время качество выборочной оценки всегда зависит от числа встреченных особей или их групп (Челинцев, 2000), так что в периоды низкой численности или малой заметности вида получить надежные данные крайне затруднительно. Возможность экстраполяции учетных оценок на всю популяцию определяется репрезентативностью пройденного маршрута в пространстве и времени, которая никогда не бывает абсолютной. Это также увеличивает случайные отклонения оценок от истинных значений. Наряду со статистическим “шумом” данные искажаются из-за систематических отклонений, связанных с погодными условиями, поведением птиц, различиями в опыте учетчиков и др.

Отлов птиц – значительно более трудоемкий метод, его использование для учета численности оправданно только в сочетании с другими задачами. Он сопряжен с теми же трудностями, что и маршрутный учет, но в большей степени, поскольку мало репрезентативен в пространстве и сильнее зависит от активности птиц. Несмотря на это, у него есть ряд незаменимых преимуществ. Он лучше выявляет плохо заметных, в частности, молодых и мигрирующих птиц (Peach et al., 1996). Обработка пойманных птиц в большинстве случаев позволяет точно установить пол, возраст и фазу годового цикла особей. Наконец, отлов дает возможность кольцевания и индивидуального мечения птиц, что позволяет отслеживать их перемещения и регистрировать повторно уже без поимок. На основе мечения и повторной регистрации особей в последнее время разрабатывается множество вариантов популяционного анализа (Lebreton et al., 1992; Williams et al., 2002). Наряду с численностью они позволяют оценить выживаемость и продуктивность популяций, уровень эмиграции и иммиграции.

Учет гнезд и гнездовых территорий применим лишь во время размножения. Этот период, однако, имеет первостепенную важность, поскольку половозрелые особи продолжительное время привязаны к определенной территории. Исследование содержимого гнезд дает возможность оценить

изменения популяции, связанные с размножением (Verner, 1985; Verner, Milne, 1990).

Цель нашей работы – установить межвидовые различия сезонной динамики и годовых циклов четырех видов дроздов в период их пребывания в енисейской средней тайге, обсудить их вероятные причины. Мы проанализируем динамику популяций, основываясь на многолетних исследованиях, выполненных всеми перечисленными выше методами. Данные каждого из них не имеют однозначной интерпретации, но взаимно дополняют друг друга и совместно обеспечивают более или менее полную картину интересующих нас процессов. Полученный опыт может быть использован в анализе годовых циклов других видов, менее обеспеченных данными.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований – окрестности Енисейской экологической станции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН “Мирное” (Туруханский р-н, Красноярский край, 62°20' с.ш., 89°00' в.д.). Материалы собраны в период с 1978 по 2012 год. Для подробного анализа мы отобрали четыре родственных вида, достаточно массовых и своеобразных: рябинника (*Turdus pilaris*), белобровика (*T. iliacus*), темнозобого (*T. ruficollis*) и сибирского (*Zoothera sibirica*) дроздов.

Для экспресс-оценки кормовой базы дроздов использовали 50 ловушек Барбера, размещенных в основных биотопах. Их проверяли с интервалом в 10 дней со второй декады мая по конец сентября 2011 г. Биомассу оценивали по объему и количеству беспозвоночных каждой категории.

Маршрутные учеты птиц проводили каждые 5 дней с начала мая по начало октября в 1979–1981 и 2010–2011 гг. на 12-километровом трансекте через долину Енисея. Он охватывал распространенные биотопы в пропорции, характерной для региона. Дополнительно в 2008 – 2009 гг. проводили учеты в наиболее богатых биотопах поймы Енисея.

На 50-гектарном участке поймы Енисея в 1990–2012 гг. птиц регулярно отлавливали паутинными сетями. Сети устанавливали в узлах разметки с интервалом 50 м. В 1990-е годы использовали каждое из 200 местоположений, позднее – только 60 в районе наибольшей концентрации птиц. Сезон отлова продолжался с начала июня по первую декаду сентября в 1990–1995 гг. или с конца мая по конец июля в другие годы. Каждая сеть работала 1 раз в декаду с 20 по 12 ч следующего

дня. В течение декады открывали по 20–30 сетей в день поэтапно в одном и том же порядке. Использовали паутинные сети длиной 10 м, высотой 3 м и размером ячеек 14–18 мм. Пойманных птиц обрабатывали по стандартной методике (Виноградова и др., 1976; Svensson, 1975), включающей полуколичественное описание линьки. Птиц метили номерным алюминиевым кольцом и индивидуальной меткой из трех цветных колец.

На всей площади отлова и некоторых других участках проводили поиск гнезд интересующих нас видов. Найденные гнезда обследовали раз в 2–5 дней, отмечая фазу гнездового цикла, количество яиц (птенцов), индивидуальные метки родителей.

Ординарная статистическая обработка проводилась в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc., 2008). Выживаемость взрослых птиц и вероятность успешного существования гнезд рассчитаны с помощью программы MARK (Cooch, White, 2009), а продуктивность популяций – по оригинальным программам. Выживаемость и продуктивность здесь используются как вспомогательные параметры; порядок и результаты их оценки подробнее рассмотрены отдельно (Бурский, 2011; Бурский, Демидова, 2011; Демидова, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика кормовых ресурсов

Экспресс-оценка обилия почвенных беспозвоночных проведена в течение одного сезона с помощью простейших ловушек (рис. 1). К сожалению, 2011 г. отличался необыкновенно ранней и теплой весной, не имевшей аналогов по крайней мере за последние 40 лет. Кроме того, ловушки Барбера отражают не столько численность, сколько подвижность напочвенных беспозвоночных. Так, ярко выраженный сезонный пик обусловлен главным образом массовым появлением имаго жуужелиц. Тем не менее пик биомассы совпал с периодом температурного максимума и максимального опережения весеннего роста температуры. Этот результат в целом соответствует представлению о росте вторичной продуктивности биоценозов вслед за первичной, пропорционально количеству тепла и влаги (Бигон и др., 1989; Богачева, 1990).

Данные маршрутного учета

По данным маршрутных учетов (рис. 2), появление трех видов в районе гнездования приходилось на начало – середину мая. Сибирский дрозд

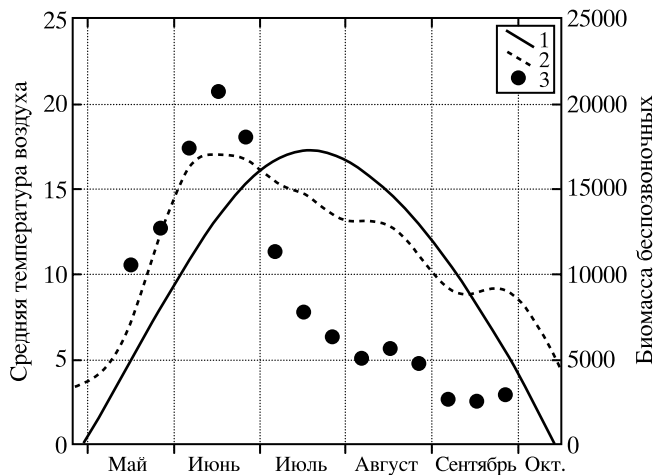


Рис. 1. Сезонная динамика уловов напочвенных беспозвоночных ловушками Барбера в 2011 г. на фоне температурной аномалии. 1 – многолетняя средняя температура воздуха; 2 – сглаженная температура воздуха в 2011 г.; 3 – индекс биомассы беспозвоночных. Метеоданные предоставлены сайтом “Расписание погоды”, www.gr5.ru.

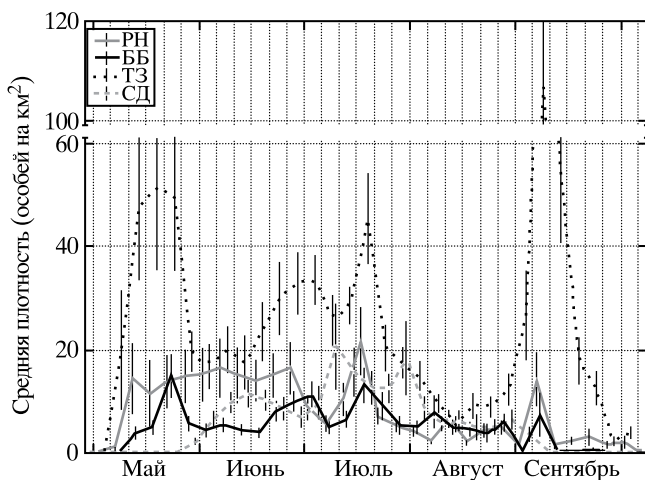


Рис. 2. Сезонные изменения регионального обилия птиц по многолетним данным маршрутных учетов (средние значения по пятидневкам и их стандартная ошибка). РН – рябинник, ББ – белобровик, ТЗ – темнозобый дрозд, СД – сибирский дрозд.

отставал от них почти на месяц. Весенний пролет вызывал повышение численности птиц, значительное у темнозобого дрозда и слабое у других видов, после чего она устанавливалась на гнездовом уровне. В этот период обилие рябинника повышалось за счет концентрации в крупную колонию на учетном маршруте. С появлением птенцов по мере разорения гнезд и обсыхания прирусловой поймы распределение птиц вдоль прибрежных опушек выравнивалось, и плотность популяции в полосе учета несколько снижалась.

Послегнездовое повышение численности началось в конце июня, а к середине июля достигало пика. На учетах оно было не более чем двухкратным и не всегда монотонным. По-видимому, этому способствовали плохая заметность слетков, различия пар по срокам успешного гнездования и быстрая откочевка части молодых птиц по достижении самостоятельности. На фоне размножения численность росла за счет послегнездовых кочевок, ярко выраженных у темнозобого дрозда во второй половине июля. Примечательно, что рост численности этого вида опережал сроки появления местных выводков и мог означать появление первых птиц из южных популяций, кочующих на север.

На рубеже июля и августа численность всех видов резко снижалась. Снижение могло быть вызвано как отлетом или откочевкой из района гнездования, так и скрытностью птиц, начавших интенсивную линьку. Встречаемость всех видов сохранялась на низком уровне до окончания сезона линьки.

В начале сентября сибирский дрозд, а в середине месяца и белобровик исчезали из района наблюдений. Обилие рябинника и темнозобого дрозда, наоборот, повышалось и в середине сентября достигало пика в связи с осенней миграцией. При этом численность темнозобых дроздов существенно превышала летний и весенний

Таблица 1. Гнездовое размещение популяций по основным комплексам местообитаний на тансекте

Комплексы местообитаний	РН		ББ		ТЗ		СД	
	<i>d</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>p</i>
Коренная тайга (7.00 км)	0.0±0.0	0.1	0.3±0.1	3.4	9.5±1.7	24.9	0.1±0.1	0.6
Вторичные леса (4.25 км)	0.4±0.3	1.1	0.3±0.1	2.5	42.3±10.0	67.4	1.1±0.6	4.4
Пойма (1.15 км)	146.5±27.8	98.9	44.2±5.5	94.0	18.0±4.7	7.8	85.3±8.8	95.0
В среднем	13.7±2.0		4.4±0.5		21.5±2.3		8.3±0.9	

Обозначения: РН – рябинник, ББ – белобровик, ТЗ – темнозобый дрозд, СД – сибирский дрозд, *d* – плотность (особей на 1 км²), *p* – доля в численности популяции, %.

уровень. Оба вида покидали гнездовую область к середине октября.

Маршрутные учеты на трансекте, пересекающей долину Енисея, кроме того, показали существенное различие видов по использованию местообитаний в гнездовой период (табл. 1). В то время как популяции рябинника, белобровика и сибирского дрозда практически целиком сосредоточены в пойме, темнозобый дрозд гнездится преимущественно во вторичных лесах на старых таежных гарях.

Данные гнездовых наблюдений

Видимые изменения численности на учетах отражают результат воздействия комплекса причин. Чтобы их разделить, проведено более детальное исследование пойменных фрагментов популяций. Дополнительные данные по гнездованию темнозобого дрозда собраны на гарях.

По содержанию найденных гнезд определены даты откладки первого яйца (рис. 3). У всех видов резко выражена модальная пятинедневка начала кладок, что говорит о синхронном начале гнездования большинством пар. В данных, собранных за многие годы, отклонения начала гнездования от модальной даты в значимой степени связаны с фенологическими особенностями года. Следовательно, в течение одного сезона синхронность еще выше.

Гнездование сибирского дрозда запаздывало более чем на декаду по сравнению с остальными. Размножение рябинника, сибирского дрозда и темнозобого дрозда в основных местообитаниях было строго моноциклическим. Белобровик и темнозобый дрозд в пойме начинали вторую нормальную кладку в конце июня.

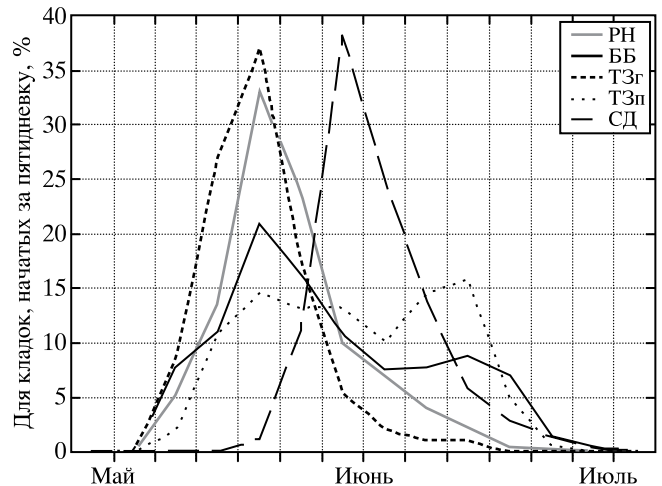


Рис. 3. Динамика начала кладок в найденных гнездах. Обозначения, как на рис. 2. Гнезда темнозобого дрозда разделены на две выборки: ТЗг – на гарях, ТЗп – в пойме. Величина выборки: РН – 740, ББ – 612, ТЗп – 158, ТЗг – 92, СД – 495 начатых кладок.

Расчет на основе демографических показателей

В предыдущих исследованиях нами установлена выживаемость взрослых особей в популяциях и число слетков на пару птиц (табл. 2).

По данным табл. 2 мы рассчитали ожидаемые изменения численности популяций, приняв следующие допущения: гнездовая популяция на 100% состоит из гнездящихся особей; многолетняя динамика стабильна, так что пополнение гнездовой популяции за счет первогодков компенсирует смертность взрослых; выживаемость взрослых остается неизменной по сезонам; соотношение молодых и взрослых птиц в течение года уменьшается линейно; сроки вылета молодых птиц

Таблица 2. Выживаемость и продуктивность популяций в течение года

Вид (популяция)	Выживаемость взрослых в течение года			Число слетков за сезон на пару		
	<i>n1</i>	среднее	доверительный интервал	<i>n2</i>	среднее	доверительный интервал
Рябинник	1579	0.384	0.330–0.443	740	3.40	3.35–3.45
Белобровик	1105	0.347	0.311–0.386	612	4.25	4.16–4.34
Темнозобый дрозд (пойма)	836	0.400	0.338–0.465	158	3.96	3.79–4.13
Темнозобый дрозд (гари)	836	0.400	0.338–0.465	92	4.20	4.03–4.38
Сибирский дрозд	2494	0.489	0.451–0.526	495	2.71	2.64–2.78

Примечание. Среднее значение выживаемости получено объединением оценок по возрастному соотношению (Бурский, Демидова, 2011), где *n1* – число особей, и оценок по повторным отловам (Бурский, 2011), где *n1* – число годовых интервалов наблюдения особи. Число слетков за сезон определено в имитационной модели гнездового сезона (Демидова, 2011; Демидова, Бурский, 2012), где *n2* – число гнезд.

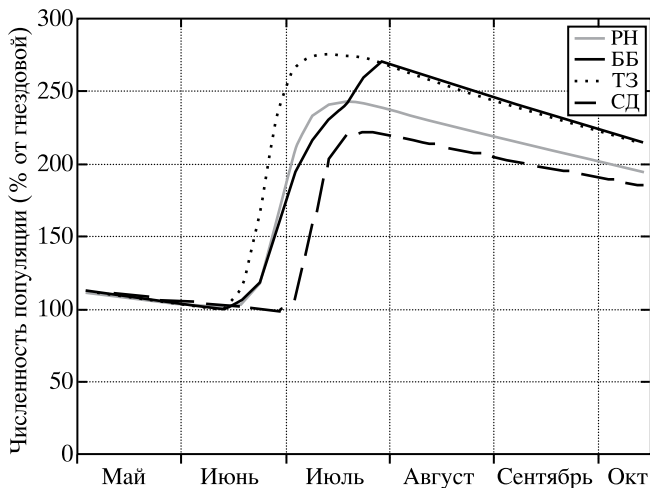


Рис. 4. Ожидаемые изменения численности популяций в результате размножения и смертности. Обозначения, как на рис. 2.

распределены в популяции так же, как в гнездах, прослеженных в природе накануне вылета.

При расчете численности популяции темнозобого дрозда мы приняли, что 5% птиц гнездится в пойме, а остальные 95% – на горях и в сходных биотопах (Бурский, 2002). Имеющихся материалов и принятых допущений достаточно для того, чтобы рассчитать относительные изменения численности популяции в течение года (рис. 4).

Скачок численности, связанный с размножением, отмечался сначала у темнозобого дрозда, затем у белобровика и рябинника и позднее других – у сибирского дрозда. Рост численности белобровика продолжался заметно дольше, перекрывая этот период у трех других видов.

Расчет по данным отлова

Чтобы оценить численность популяции по данным отлова, необходимо разделить количество пойманных птиц на вероятность их поимки. Эта вероятность может зависеть от вида, пола, возраста и фазы индивидуального годового цикла особи, которая влияет на ее физиологическое состояние и подвижность.

Вероятность поимки местных птиц вычислена по регулярным отловам сетями, расположенными в неизменной позиции и работающими на протяжении 16 ч с интервалом в 10 сут с середины мая до первой декады сентября. Для каждого дня отлова подсчитывали количество птиц, окольцованных заранее и пойманных или встреченных после этого дня и, таким образом, достоверно находившихся в зоне отлова. Долю птиц, пойман-

ных в этот день, считали средней вероятностью отлова (хотя бы 1 раз) за данную декаду. При статистических расчетах доли трансформировали в $\arcsin\sqrt{x}$ для нормализации распределения, а результаты снова выражали долями после обратной трансформации. Предполагая, что случайное (по Пуассону) попадание может повторяться в тот же день, можно преобразовать вероятность отлова p в среднее число поимок $P = -\log(1 - p)$.

Среднюю вероятность регистрации взрослых особей устанавливали по отловам на 50-гектарной площадке в июне – начале июля. Межвидовые различия в гнездовой период превышали двухкратные (рис. 5) и объясняли 63.3% вариации трансформированных показателей вероятности. Наиболее эффективным был отлов сибирских дроздов, которым свойственны перелеты в густых кустарниках невысоко над землей.

Среди птиц, гнезда которых находились в зоне отлова и фаза гнездования была известна, регрессионные остатки вероятности поимки исследова-

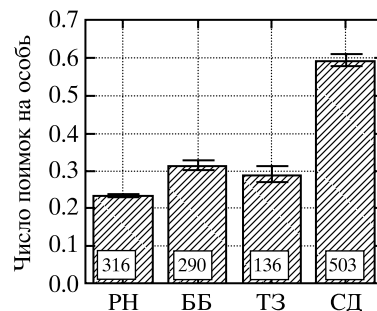


Рис. 5. Видовые различия среднего числа поимок особи, достоверно обитающей на территории, обставленной сетями через каждые 50 м, за один 16-часовой облов в сезон гнездования (с 1 июня по 10 июля). Указаны границы 95%-ного доверительного интервала и число индивидуально прослеженных особей.

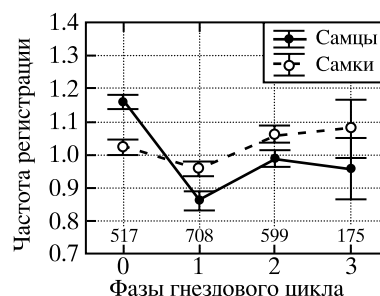


Рис. 6. Влияние фазы гнездового цикла и половой принадлежности на частоту регистрации (относительно средней) особи, гнездящейся на площади отлова. Фазы (декады): 0 – постройка гнезда и откладка яиц, 1 – насиживание, 2 – вылупление и выкармливание, 3 – вылет и вождение выводка. Указаны границы 95%-ного доверительного интервала и число прослеженных особей.

ны на зависимость от пола и фазы гнездования (рис. 6). Оба фактора значимы ($p < 0.01$) и объясняют еще 11.9% дисперсии.

Оценка вероятности поимки молодых птиц затруднена тем, что слетки в первое время малоподвижны и редко попадают в сети, а затем перемещаются за пределы зоны отлова. Тем не менее по 742 наблюдениям, когда меченые особи известного возраста достоверно находились в контрольной зоне до и после проведения отлова, удалось установить, что частота их регистрации достигает взрослого уровня спустя 40–50 дней (рис. 7). Рост вероятности поимки происходит по сигмоидальной кривой, причем у слетков сибирского дрозда несколько быстрее, чем у других видов. Логистическая регрессия с коэффициентами, зависящими от возраста и видовой принадлежности, объясняет 69.3% вариации попадаемости среди молодых птиц.

Вероятность отлова взрослых птиц после гнездования снижается из-за линьки. Мы исходили из допущения, что она синусоидально понижается и снова возрастает по мере замены оперения симметрично относительно даты середины линьки. На этом основании данные по симметричным стадиям объединили: фактически анализировали изменение арксин-трансформированного значения вероятности обнаружения по мере приближения к кульминационной стадии линьки. Методом наименьших квадратов (STATISTICA 8.0, Nonlinear Estimation: $R^2 = 0.300$) подобраны параметры синусоидальной функции и дана оценка значимости (рис. 8).

Во время линьки вероятность обнаружения значительно снижалась у всех рассмотренных видов ($t > 6.5$; $p < 0.01$ для всех сравнений), но у темнозобого дрозда – существенно слабее, чем у других ($p < 0.01$). Полученный результат указывает на различие видов по стратегии смены оперения. Экстенсивная линька темнозобого дрозда растянута на большой срок и не сопровождается значительным снижением подвижности, что допускает совмещение линьки с кочевками. Интенсивная стратегия остальных дроздов позволяет сократить период линьки, но препятствует перемещениям, по крайней мере на средних стадиях.

Наконец, при оценке динамики численности учтены все особи избранных видов, пойманные за 9 лет регулярного отлова на площади 50 га в пойме Енисея. Они классифицированы по принадлежности к описанным категориям, и к каждой из них применена поправка на вероятность поимки за декаду. Результаты объединены в две возрастные группы и усреднены за годы отлова (рис. 9).

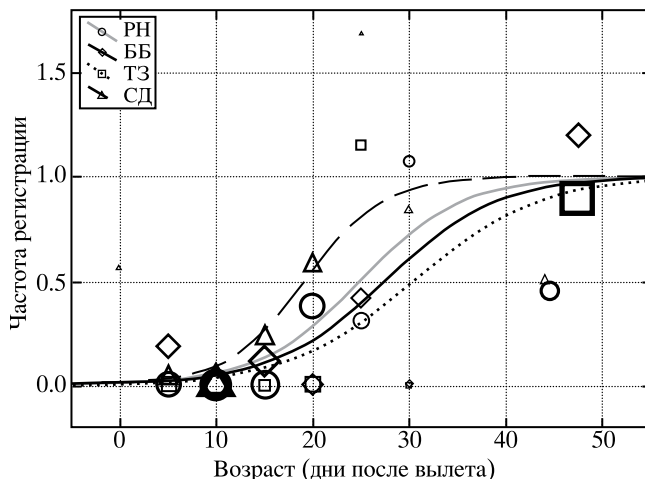


Рис. 7. Частота регистрации молодых птиц (по сравнению со взрослыми) в зависимости от возраста. Коэффициенты логистической регрессии получены методом наименьших квадратов (STATISTICA 8.0, Nonlinear Estimation). Площадь значков пропорциональна числу прослеженных особей (PH – 200, BB – 218, TZ – 60, CD – 264).

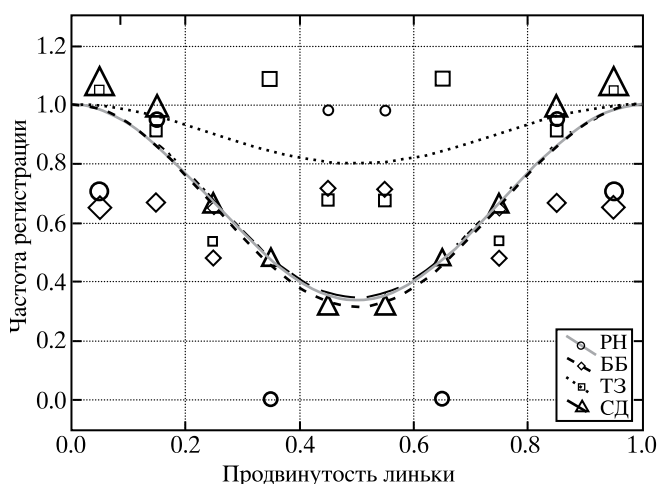


Рис. 8. Частота обнаружения взрослой особи во время линьки (относительно гнездового уровня) в зависимости от продвинутости линьки (доли перелинявшего оперения). Площадь значков пропорциональна числу прослеженных особей (PH – 82, BB – 80, TZ – 104, CD – 254).

Рябинники проводили на участке гнездования в среднем восемь декад и покидали его после завершения линьки. Молодые птицы оставляли место рождения на декаду раньше, в возрасте около 30 дней после вылета. Фактические оценки хорошо согласуются с расчетными, что дает основание говорить об отсутствии значительных перемещений за этот период. После первой декады августа, однако, птицы не исчезали из района наблюдений, а кочевали по широкому спектру биотопов,

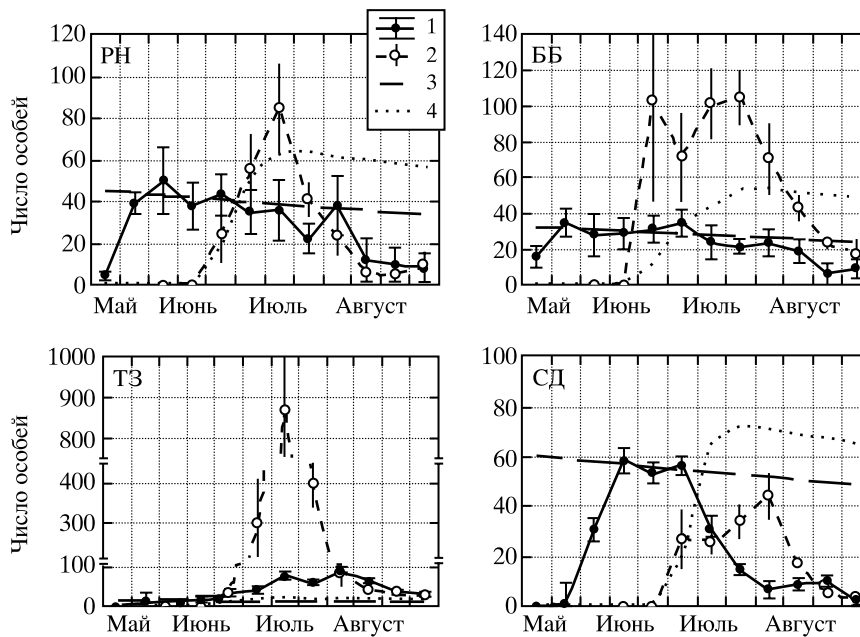


Рис. 9. Сезонная динамика численности популяций (особей на площади 50 га) и доверительный интервал оценок по данным отлова за 1990–1998 гг.: 1 – взрослые, 2 – молодые. Ожидаемая численность (3 – взрослые, 4 – молодые) рассчитана на основе оценок гнездового уровня, продуктивности и выживаемости. Выборка: PH – 719, BB – 1075, TZ – 1978, SD – 1802 особи.

не исключая и гнездовые. Снижение численности дает основание предполагать, что эти кочевки с самого начала были направлены в сторону зимовок и включали особей северных популяций.

Пребывание белобровиков на гнездовых участках продолжалось в среднем девять декад. Медиана отлета молодых приходилась на декаду раньше, чем взрослых. Вероятно, сроки отлета подвержены существенной индивидуальной вариации: у взрослых птиц – в зависимости от успешности размножения, а у молодых – из-за больших различий по возрасту. Сразу после появления выводков их численность возрастала за счет прикочевки со смежных территорий, но не более чем вдвое. В среднем молодые белобровики задерживались на контрольной площади на одну-две декады дольше, чем молодые рябинники.

Гнездовая популяция темнозобого дрозда в пойме формировалась, как и у предыдущих видов, к началу третьей декады мая. В отличие от них, она продолжала пополняться новыми парами, начинающими повторные кладки вплоть до середины июля, а также птицами, закончившими размножение. Но основную массу иммигрантов составляли выводки, количество, а часто и возраст которых превосходил возможности местного размножения. К середине июля эти птицы достигали самостоятельности, их перемещения

приобретали северную направленность, а численность возрастала в десятки раз. К августу кочевки ослабевали, но численность как молодых, так и взрослых птиц до конца наблюдений значительно превышала уровень, который мог быть обусловлен местным размножением. Интенсивное использование пойменных биотопов продолжалось не меньше тринадцати декад.

Сибирский дрозд отличался самым кратким пребыванием в местах гнездования: медианы прилета и отлета взрослых птиц разделяют лишь четыре декады между началом июня и серединой июля. Небольшая часть популяции задерживалась до конца линьки и в этом случае оставалась вблизи мест гнездования около девяти декад. Молодые в массе улетали на две декады позже родителей, оставаясь вблизи гнезда в течение трех декад. Из-за поспешного отлета молодых их численность всегда была значимо ниже ожидаемого уровня суммарной продуктивности популяции.

В целом отловы, даже после внесения поправок, дают слишком высокую численность взрослой популяции, что предполагает наличие пролетных или местных негнездящихся птиц. Наоборот, численность молодых обычно ниже ожидаемой по результатам размножения вследствие того, что в каждый отдельный момент часть птиц еще не достигла самостоятельности и перемещается не-

достаточно для попадания в сети. В то же время другая часть молодых уже успела сменить оперение и откочевать из района рождения. Отловы показывают несомненную прикочевку в пойму темнозобых дроздов и ранний отлет сибирских.

Локальные перемещения

Оценить сезонную динамику популяции мешает ее неполная замкнутость. На увеличение численности в результате местного размножения накладываются перемещения различного масштаба. Судить об этих перемещениях позволяет динамика распределения птиц по профилю, пересекающему площадь отлова от берега Енисея до тыловой части поймы (рис. 10). Эти локальные перемещения указывают на смену местообитаний и характера пребывания птиц.

Распределение модельных популяций по местообитаниям енисейской поймы изменялось по фазам годового цикла. Во время гнездования рябинники отдавали предпочтение опушечным лесам прируслового вала. Темнозобые дрозды населяли леса центральной поймы. Сибирские дрозды занимали оба этих биотопа, а белобровики, кроме того, охотно гнездились в зрелых ивниках низкой поймы.

В период послегнездовой дисперсии предпочтения всех видов в той или иной мере смещались в сторону низкой поймы. У сибирского дрозда изменения были минимальными, у рябинника – сильнее, но не выходили за пределы репродуктивных возможностей модельной популяции. Обилие белобровика в низкой пойме удваивалось, что предполагало иммиграцию с прилежащих территорий. Численность темнозобого дрозда многократно возрастала с конца июня за счет птиц неместного происхождения. Они концентрировались в молодых ивниках вдоль берега реки и перемещались в северном направлении.

В августе – начале сентября распределение вновь менялось и больше напоминало гнездовое. Передовые ивники больше не пользовались предпочтением. Обилие рябинника и белобровика становилось наиболее высоким в зрелых ивниках. Темнозобый и сибирский дрозд населяли биотопы прируслового вала и в меньшей степени центральной поймы.

Дальние перемещения

Учеты на маршрутах, захватывающих весь региональный спектр местообитаний (рис. 2), дали возможность проследить сезонные изменения в более широком масштабе.

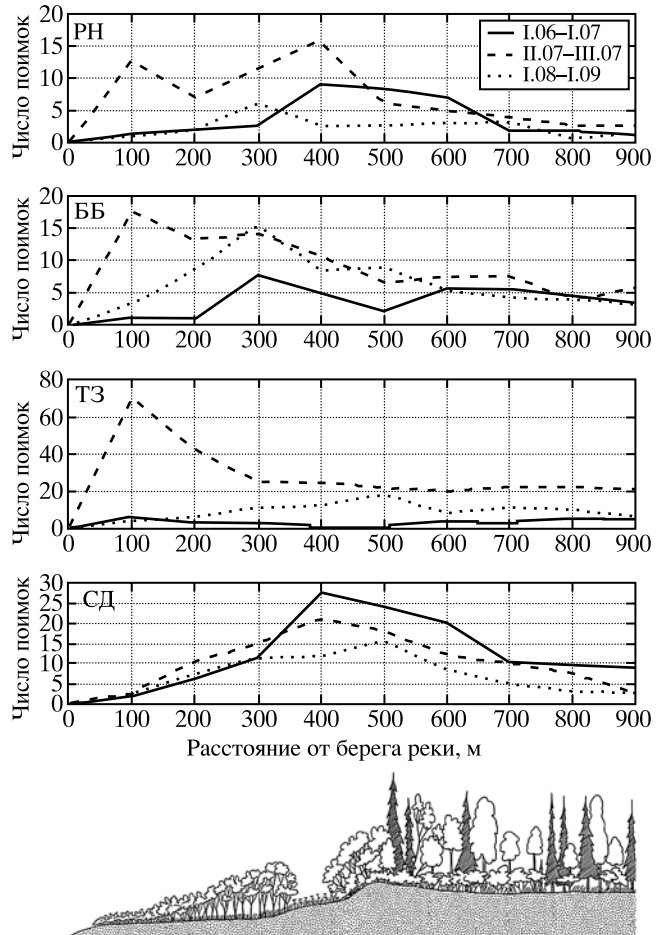


Рис. 10. Распределение плотности популяции (поимок на 100 сете-дней) вдоль ландшафтного профиля через пойму Енисея в периоды гнездования (I.06-I.07), дисперсии (II.07-III.07) и наживки (I.08-I.09).

Активность трех рассмотренных видов ограничивалась главным образом местообитаниями развитой поймы Енисея. Отдельные пары белобровиков гнездились по долинам ручьев и в наиболее богатых вторичных лесах. Рябинники в небольшом количестве, но широко встречались в опушечных биотопах вне поймы в период весенних и предотлетных кочевок. Сибирские дрозды вне поймы отмечались единично и только во время пролета.

Четвертый вид – темнозобый дрозд – гнезвился главным образом на таежных гарях и во вторичных лесах водоразделов. В середине лета, однако, птицы покидали гнездовые местообитания, распространялись по другим биотопам и совершали массовые кочевки. На маршрутных учетах отмечены следующие особенности поведения локальной популяции: сразу же после одного цикла размножения птицы покидали гнездовые местообитания

на таежных гарях; с середины лета спектр используемых биотопов расширился; обилие вида резко возрастало вблизи берегов крупной реки вне зависимости от биотопа; в прибрежных биотопах увеличивалась доля птиц, отмеченных в полете. По данным отловов, преобладали особи, перелетающие в северном направлении. Кроме того, в послегнездовой период увеличивалась доля особей с признаками краснозобого дрозда (*T. ruficollis ruficollis*), нехарактерными для гнездовой популяции (*T. ruficollis atrogularis*). Эти факты подтверждают дальние перемещения птиц с юга на север для использования ресурсов, доступных во второй половине лета.

Концентрация птиц вдоль ландшафтных рубежей, создающих временную преграду для перемещения, сама по себе говорит о наличии дальних перемещений. Такая концентрация во второй половине лета характерна и для других видов, что может быть связано с послегнездовой дисперсией. У рябинника, однако, в результате этих перемещений численность снижалась в несколько раз (рис. 2), поэтому мы склонны рассматривать их как предотлетную кочевку в южном направлении.

Сам по себе пролет в форме ночной миграции не вызывал существенных изменений распределения птиц. Из приведенных наблюдений следует, что отлет происходил без каких-либо предварительных перемещений у сибирского дрозда и в значительной степени у белобровика, а также у части популяции рябинника, задержавшейся в гнездовой области до октября. Темнозобые дрозды, судя по учетам, в сентябре предпринимали кочевки в южном направлении, постепенно переходящие в отлет.

Весной, во время прилета, виды также придерживались различной тактики. Сибирские дрозды и белобровики появлялись на своих гнездовых участках сразу же после прилета. Темнозобые дрозды и особенно рябинники занимали их не сразу, проводя значительное время в кочевках по региону. Так, на лугах вокруг д. Мирное стаи рябинников появлялись обычно 6 мая и держались здесь до конца месяца (Рогачева и др., 1991). Места гнездования в пойме они заселяли не раньше третьей декады мая. При похолоданиях и снегопадах пары оставляли недостроенные гнезда, сбивались в стаи и на несколько дней снова перемещались на луга. Подобное поведение отмечено и у темнозобых дроздов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика популяции и емкость среды

Ресурсы животных кормов, как показывают наблюдения, в течение года изменяются плавно, следуя за синусоидальным ритмом поступления солнечной радиации. К середине июля среднесуточная температура достигает сезонного максимума, первичная продукция экосистем проходит сезонный пик, создав растительную биомассу, использование которой вскоре приводит к пику вторичной продукции и обеспечивает максимальное обилие корма, доступного для дроздов. Затем следует неуклонное снижение их запасов. Общие представления о сезонной динамике популяции перелетного вида птиц интуитивно рисуют перед нами ступенчатую кривую: весенний прилет – гнездовое “плато” – репродуктивный подъем – послегнездовое “плато” – общий отлет.

Рассмотренные факты не поддерживают такое представление. Сезонный пик численности каждой популяции наступает при максимальной продуктивности – в середине июля. Использование ресурсов нарастает в течение сезона, а затем убывает постепенно, отражая сезонные изменения продуктивности местообитаний. Это соответствие обеспечивается приспособительными изменениями годового цикла, которые явно прослеживаются на примере популяции сибирского дрозда – наиболее замкнутой из изученных (рис. 11).

Расхождения в оценках численности и ожидаемой емкости среды, помимо статистических погрешностей, объясняются дополнительными потребностями птиц на каждой фазе годового цикла. Во время пролета популяция использует ресурсы территорий, лежащих вдоль трассы пролета. В свою очередь после прилета на место гнездования они делят ресурсы своих территорий с северными пролетными популяциями. В период гнездования птицы расходуют дополнительную энергию на охрану территории, гнездостроение, формирование половых продуктов, насиживание, выкармливание птенцов (Дольник, 1995). Эти затраты, включая корм для птенцов, постепенно нарастают до середины сезона в соответствии с ростом продуктивности биоценозов. В послегнездовой период ресурсы корма должны покрывать расходы на линьку. Сокращение запасов, вначале постепенное, а затем более резкое, птицы частично компенсируют затратами времени на добычу корма, которые можно увеличить после окончания размножения. В конце концов недостаток

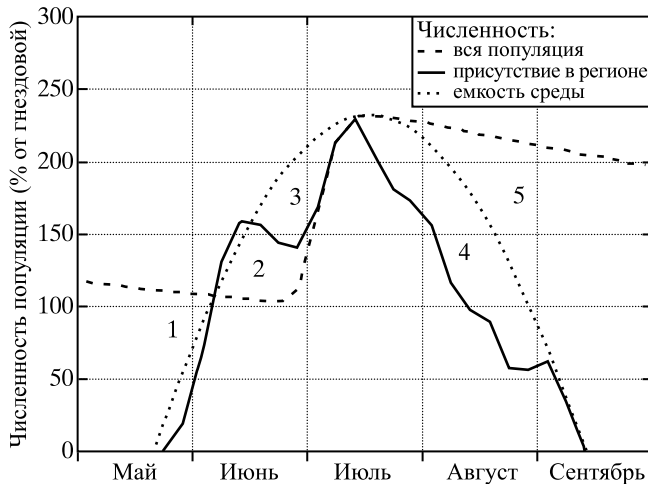


Рис. 11. Сезонное использование кормовых ресурсов популяцией на примере сибирского дрозда. Различия между ожидаемыми и фактическими оценками численности обусловлены: прилетом (1), пролетом (2), дополнительными расходами на размножение (3) и линьку (4), отлетом (5).

корма снижает качество условий пребывания в гнездовой области по сравнению с районом зимовки настолько, что становится ультимативной причиной отлета. В частности, у сибирского дрозда это ограничение выражено наиболее остро: оно приводит к таким адаптациям годового цикла как ранний отлет большей части взрослых птиц до начала линьки и ускоренная линька молодых особей.

Внутрипопуляционные различия между особями по срокам прохождения фаз годового цикла обеспечивают постепенность изменений численности. Как известно (Паевский, 1985), у многих видов существуют различия по срокам прилета между самцами и самками, годовалыми и более старыми птицами. Внутри каждой когорты сроки ранжированы по толерантности особей к неблагоприятным условиям. Более выносливые особи, прилетая первыми, увеличивают свои шансы на продуктивное размножение, а менее выносливые, запаздывая, снижают вероятность гибели от экстремальных условий, поэтому отбор поддерживает индивидуальные различия по срокам. То же, вероятно, характерно и для сроков отлета. Особи, гнездящиеся впервые, могут также сокращать сезон размножения, продлевая для себя период наибольшей выживаемости и увеличивая вероятность успешного размножения в будущем. Таким образом, постепенность изменения численности популяции в гнездовом ареале может достигаться путем естественного отбора на индивидуальном уровне, позволяя популяции плавно «вписаться» в сезонные изменения условий. Наши результаты,

по-видимому, впервые дают несмещенную оценку сокращения численности популяций птиц в период отлета. Они однозначно подтверждают очень раннее начало и постепенное развитие процесса задолго до того момента, когда последние особи покинут район гнездования.

Полученные результаты позволяют приблизительно представить аналогичные кривые сезонных изменений емкости среды для остальных видов, учитывая, что они используют ресурсы не только на поддержание численности, но и на другие нужды. Их построить труднее из-за меньшей замкнутости популяций, как это следует из анализа гнездового размещения (табл. 1) и послегнездовых перемещений (рис. 10). Вместе с тем мы можем получить общее представление о динамике их ресурсов по учетным данным, внося некоторые поправки на вероятность обнаружения (рис. 12). Во-первых, как и при отлове, линяющие птицы имеют меньше шансов попасть в полосу учета, и их пропуск не компенсируется уменьшением дальности обнаружения (Челинцев, 2000). Во-вторых, пики кочевков дневных мигрантов дают завышенное представление о динамической плотности популяции — хотя бы потому, что учеты проводятся в утренние часы, когда перемещения наиболее заметны. В остальных данные учетов согласуются с другими оценками, но при этом репрезентативны для региона в целом. Они показывают, что расхождения емкости среды и численности потребителей малы, причем по величине и по времени они соответствуют популяционным затратам на активность, связанную с репродукцией и линькой.

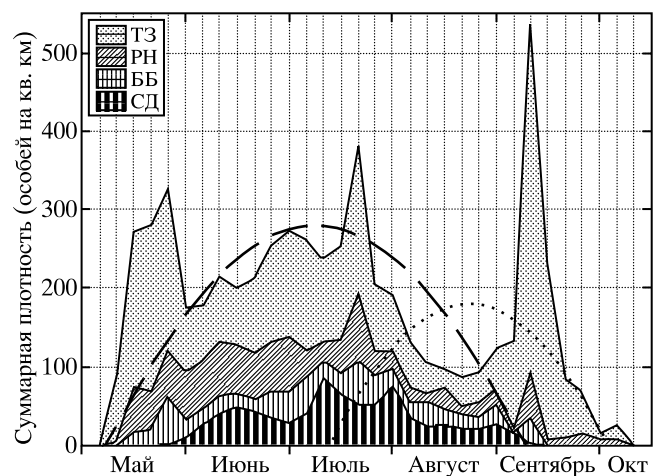


Рис. 12. Сезонное подразделение региональных ресурсов корма, доступного для дроздов в средней тайге, четырьмя изученными видами. Прерывистая линия схематически изображает обилие доступных беспозвоночных, пунктир — созревание урожая ягод. Плотность видовых популяций и обозначения, как на рис. 2.

Межвидовые различия

Пределы толерантности изученных видов к низкому обилию корма, очевидно, сильно различаются, что и определяет сроки их пребывания в регионе. По сравнению с сибирским дроздом, другие виды заметно менее требовательны в этом отношении. Особенности питания белобровика позволяют ему зимовать в условиях намного более сурового климата, чем в области зимовки сибирского дрозда. Эти же особенности дают возможность белобровику раньше прилетать, поддерживать баланс популяции за счет длительного размножения и дольше задерживаться в гнездовом ареале. Пребывание рябинника, очевидно, продлевается за счет питания ягодами во второй половине лета, а весной – также за счет потребления животных кормов в открытых биотопах, непригодных для гнездования. В эти периоды не размножение, а снижение смертности положительно влияет на популяционный баланс. Поэтому отбор должен благоприятствовать долгому пребыванию в гнездовом ареале тех видов, у которых выше смертность в зимнем ареале. Наибольший диапазон условий пригоден для темнозобого дрозда, который во второй половине лета также переходит на питание ягодами и не только расселяется по всем биотопам, но и начинает дальние кочевки по ареалу. Весной в его рационе существенное место, по-видимому, также занимают ягоды прошлогоднего урожая до тех пор, пока их не сменяют беспозвоночные с первых проталин на таежных гаях, где раньше сходит снег и появляются условия для гнездования.

Кормовые ресурсы дроздов, в целом сходные (Птицы..., 1954; Clement, Hathway, 2000), доступны видам в различной степени. Сезонное изменение их обилия настолько велико и стремительно, что каждый вид способен использовать только часть их сезонного спектра (рис. 12). Основное различие между видами дроздов по качеству предпочитаемых ресурсов, по-видимому, лежит в длительности их гарантированной доступности. Существование темнозобого дрозда и рябинника опирается на потребление растительных кормов. Таежные ягоды и черемуха расширяют сроки пребывания темнозобого дрозда в районе гнездования на весь бесснежный период – более 5 мес. Рябинник, по нашим наблюдениям, задерживается на долгий срок при урожае рябины, но чаще заранее откочевывает в районы с более мягкой зимой. В гнездовой период – в промежутке между старым и новым урожаем – эти виды переходят на питание беспозвоночными (дождевыми червями, насекомыми и др.). На период

доступности этого корма приходится размножение и сезонный пик численности. Обилие почвенных беспозвоночных, однако, летом избыточно и допускает существование (пребывание) других потребителей. Белобровик – более животнойный вид – проводит на месте гнездования более 4 мес. Но на пике сезонной продуктивности биоценозов плодовитость белобровика также не поспевает за ростом обилия беспозвоночных. Этот избыток потребляется сибирским дроздом – тропическим мигрантом с высокими требованиями к качеству ресурсов и самым коротким сроком пребывания в гнездовом ареале. Конечно, в середине сезона его размножение также отстает от темпов увеличения доступности ресурсов. Однако это изобилие недостаточно продолжительно, чтобы обеспечить полный цикл размножения еще более специализированному виду птиц.

Таким образом, длительное пребывание дроздов в гнездовом ареале предполагает смешанное питание. Питание в основном животной пищей обеспечивает умеренно долгое пребывание вида, готового обходиться скудными ресурсами весной и осенью. Вид, требовательный к обилию и качеству кормов, обеспечен ими только в период сезонного пика. В результате в условиях резко выраженной сезонности возможно совместное использование общих ресурсов различными видами. Одни из них легко переносят дефицит ресурсов при возможности их долговременного использования. Другие виды приспособлены к кратковременному использованию тех же ресурсов, когда они встречаются в изобилии.

Продуктивность и ее динамика различаются по биотопам. Мы предполагаем (Бурский, 2002), что для таежных лесов характерна относительно ровная динамика, тогда как на гаях, зарастающих мелколиственными молодняками, сезонный перепад продуктивности выражен более резко. Пойменные местообитания отличаются наибольшей продуктивностью и величиной ее сезонного пика. Поэтому виды с коротким циклом летней активности приурочены главным образом к пойменным биотопам с особенно высоким уровнем и сезонным пиком продуктивности.

Пути приспособления к резко выраженной сезонности

При совпадении индивидуальных фаз численность популяции в гнездовой области должна была бы изменяться скачками: в момент прилета, вылета птенцов из гнезд и особенно – отлета. Мы встречаем у каждого вида существенно иную картину. Во-первых, “ступени” изменения числен-

ности размыты индивидуальной вариацией. Значительный вклад в разнообразие сроков вносит “решение” об отлете до или после линьки, которое, по-видимому, зависит от результата размножения. Особи, не достигшие успеха к концу фертильного периода, могут покинуть гнездовую область до линьки. Успешные родители обычно заканчивают выкармливание выводка намного позднее, уже в начале линьки, и вынуждены отложить отлет до ее окончания либо прервать линьку на ранних этапах. Эти три возможных альтернативы имеют свои преимущества и способны растянуть отлет популяции на 2-3 мес. Во-вторых, отклонения графика численности вниз от обилия ресурсов приходится на дополнительные затраты энергии пищи на размножение и линьку. В-третьих, пролет северных популяций также может сглаживать изменения скорости потребления ресурсов. Наконец, использование локального урожая ягод может быть растянуто или отложено на более удобный период годового цикла. Таким образом, сезонные изменения численности популяции определяются ресурсами не только в моменты прилета, пика размножения и отлета, но в течение всего периода пребывания в гнездовом ареале.

Резко выраженная сезонность проявляется в малой продолжительности сезонного пика продуктивности при сохранившейся высоте, что возможно при повышении континентальности климата. Какие черты годового цикла способствуют выживанию в таких условиях? Представим, что репродуктивные параметры вида (величина кладки, повторность размножения и др.) сформировались на протяжении ареала, большая часть которого лежит в области с умеренной сезонностью. При увеличении сезонности рост популяции будет отставать от роста продуктивности биоценозов, из-за чего на пике сезона возникнет избыток неиспользованных ресурсов. С другой стороны, продолжительность сезона размножения популяции сократится, уровень численности понизится и в дальнейшем избыток ресурсов в середине сезона станет еще более ощутимым. Численность популяции такого вида ограничится той долей ресурсов, которые доступны на протяжении долгого периода. В нашем примере этими чертами обладает популяция белобровика, населяющая богатые пойменные биотопы.

Использование кратковременных ресурсов доступно видам, способным компенсировать годовую смертность за короткий сезон размножения, – тропическим мигрантам, обладающим высокой выживаемостью в течение года. Виды, проводящие большую часть года в тропических сообществах, приспособлены к высокому уровню обилия ресурсов и напряженным конкурентным отношениям,

ведущим к специализации (Morse, 1971). Именно такая ситуация на короткий период создается в высоких широтах при повышении континентальности климата, когда продуктивность наиболее богатых биоценозов или их элементов может превышать тропические аналоги. Это создает предпосылки для обитания тропических мигрантов. Обладая относительно высокой кормовой специализацией и конкурентоспособностью, эти виды, подобно сибирскому дрозду, могут проникать далеко на север по наиболее богатым местообитаниям.

Другой путь, позволяющий использовать сезонный избыток вторичной продукции экосистем, – способность выживать большую часть года за счет потребления менее калорийных растительных кормов – мы встречаем у темнозобого дрозда и рябинника. Он дает возможность продлить пребывание в гнездовом ареале до и после пика обилия беспозвоночных и поддерживать популяционный баланс за счет снижения смертности. Смена кормов скорее всего предполагает также потерю специализации, снижение конкурентоспособности и эффективности использования ресурсов. Вместе с тем развивается мобильность, способность к сезонной смене местообитаний, дальним кочевкам, поиску эфемерных ресурсов и зимовке в условиях относительно сурового климата. Этот путь, очевидно, более универсален в высоких широтах, где при усилении сезонности снижается продуктивность биоценозов.

Конечно, равновесие численности с емкостью среды не означает, что популяция полностью потребляет все потенциальные корма, как только они появляются. При избытке корма птицы тратят на кормежку лишь около 2 ч в день, но в критические периоды это время многократно возрастает (Дольник, 1995). Исследования показали, что насекомоядные птицы изымают из популяций жертв лишь несколько процентов (Королькова, 1966). Однако это жертвы наиболее доступные и ценные в пищевом отношении. Рост численности популяции, вероятно, заставит птиц добывать менее доступный и ценный корм, что неизбежно увеличит затраты на поиски, а впоследствии сократит выживаемость и продуктивность популяции. Таким образом, регуляция численности факторами, зависящими от плотности, поддерживает относительно низкий уровень потребления в равновесной популяции. Неоднородность среды, затрудняя расселение, сокращает численность ниже точки равновесия. В суровом и нестабильном климате разрыв между численностью и обилием ресурсов увеличивается. Резко выраженная сезонность увеличивает его еще сильнее. Тем не менее на протяжении эволюционно значимого времени любая популяция многократно сталкивается с регуляцией в

зависимости от обилия ресурсов во все сезоны. Отбор приспособливает динамику популяции к сезонным изменениям в направлении, наиболее выгодном для вида в соответствии с остальными его адаптациями. Поэтому видовые особенности приспособления к сезонной динамике одних и тех же ресурсов у дроздов оказываются различными.

Авторы искренне благодарны всем участникам полевых работ на Енисейской экологической станции РАН Мирное. Большой вклад в проведение учетов внесли М.А. Тарковский и А.А. Карху. Значительную часть работы по отлову птиц, поиску и проверке гнезд выполнили О.Н. Батова, И.В. Реброва, А.И. Панаиотиди.

Исследование финансировано грантами РФФИ 11-04-01614а, 12-04-10166к и программой президиума РАН "Живая природа: современное состояние и проблемы развития".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богачева И.А., 1990. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: АН СССР УрО. 136 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир. 477 с.
- Бурский О.В., 2002. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН. С. 218–307.
- Бурский О.В., 2011. Оценка выживаемости дроздов: статистическая модель повторных регистраций // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 3. С. 163–182.
- Бурский О.В., Демидова Е.Ю., 2011. Возрастное соотношение и выживаемость дроздов, гнездящихся в енисейской средней тайге // Зоол. журн. Т. 90. № 9. С. 1105–1121.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А., 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука. 191 с.
- Демидова Е.Ю., 2011. Репродуктивные параметры четырёх видов дроздов Центральной Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 593–602.
- Демидова Е.Ю., Бурский О.В., 2012. Продуктивность четырех массовых видов дроздов (роды *Turdus*, *Zoothera*) за сезон размножения // Фауна и экология позвоночных животных России и сопредельных территорий: Матер. Всерос. науч. конф. / Под ред. Спиридонова С.Н. Саранск. С. 36–41.
- Дольник В.Р., 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука. 360 с.
- Королькова Г.Е., 1966. Закономерности распределения животных в дубравах Теллермановского леса (лесостепная зона) // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. С. 113–145.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2008. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы ее проявления // Зоол. журн. Т. 87. № 4. С. 446–457.
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 125. Л.: Наука. 285 с.
- Птицы Советского Союза. Т. 6., 1954 / Под ред. Дементьева Г.П., Гладкова Н.А. М.: Сов. наука. 792 с.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И., 1991. Птицы Центрально-сибирского биосферного заповедника. Ч. 2. Воробьиные птицы // Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 32–152.
- Челинцев Н.Г., 2000. Математические основы учета животных. М.: Изд-во ГУ Центрорхотконтроль. 431 с.
- Alerstam T., Hogstedt G., 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitat for survival and breeding // *Ornis Scand.* V. 13. P. 25–37.
- Ashmole N.P., 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds // *Ibis*. V. 103b. № 3. P. 458–473.
- Berthold P., 1993. Bird migration: a general survey. Oxford: Oxford Univ. Press. 239 p.
- Clement P., Hathway R., 2000. Thrushes. Helm identification guides. L.: Christopher Helm. 463 p.
- Cooch E., White G., 2009. Program MARK: A gentle introduction, 8th ed. www.phidot.org/software/mark/docs/book.
- Cox G.W., 1968. The role of competition in the evolution of migration // *Evolution*. V. 22. № 1. P. 180–192.
- Cox G.W., 1985. The evolution of avian migration system between temperate and tropical regions of the New World // *Amer. Nat.* V. 126. № 4 P. 451–474.
- Greenberg R., 1980. Demographic aspects of long-distance migration // *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation* / Eds Keast A., Morton E.S. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 493–504.
- Hegemann A., Matson K.D., Versteegh M., Tieleman B.I., 2012a. Wild skylarks seasonally modulate energy budgets but maintain energetically costly inflammatory immune responses throughout the annual cycle // *PLoS ONE*. V. 7. № 5. P. e36358.
- Hegemann A., Matson K.D., Both C., Tieleman B.I., 2012b. Immune function in a free-living bird varies over the annual cycle, but seasonal patterns differ between years // *Oecologia*. V. 170. № 3. P. 605–618.
- Herrera C.M., 1978. On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined // *Auk*. V. 112. № 3. P. 496–509.
- Hutto R.L., 1990. Measuring availability of food resources // *Studies in Avian Biology*. № 13. P. 20–28.
- Jenni L., Winkler R., 1994. Moults and ageing of European passerine birds. L.: Acad. Press UK. 225 p.

- Lack D.*, 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press. 404 p.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R.*, 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecol. Monogr.* V. 62. № 1. P. 67–118.
- MacArthur R.H.*, 1959. On the breeding distribution pattern of North American migrant birds // *Auk.* V. 76. № 3. P. 318–325.
- Mönkkönen M., Forsman J.T.*, 2005. Ecological and biogeographical aspects of the distribution of migrants versus residents in European and North American forest bird communities // *Birds of two worlds. The ecology and evolution of migrations* / Eds Greenberg R., Marra P.P. Baltimore; London: Johns Hopkins Univ. Press. P. 131–142.
- Morse D.*, 1971. The insectivorous bird as an adaptive strategy // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 2. P. 177–200.
- Norris D.R., Marra P.P., Kyser T.K., Sherry T.W., Ratcliffe L.M.*, 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird // *Proc. of the Royal Soc. of London. Ser. B., Biol. Sci.* V. 271. № 1534. P. 59–64.
- Peach W.J., Buckland S.T., Baillie S.R.*, 1996. The use of constant effort mist-netting to measure between-year changes in the abundance and productivity of common passerines // *Bird Study.* V. 43. № 2. P. 142–156.
- Ricklefs R.E.*, 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis // *Auk.* V. 97. № 1. P. 38–49.
- Ricklefs R.E.*, 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories // *Condor.* V. 102. № 1. P. 9–22.
- Salewski V., Bruderer B.*, 2007. The evolution of bird migration – a synthesis // *Naturwissenschaften.* V. 94. № 4. P. 268–279.
- Skutch A.F.*, 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? // *Ibis.* V. 91. № 3. P. 430–455.
- StatSoft, Inc.*, 2008. STATISTICA (data analysis software system), version 8. www.statsoft.com.
- Stearns S.C.*, 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // *Quart. Rev. Biol.* V. 51. № 1. P. 3–47.
- Svensson L.*, 1975. Identification Guide to European Passerines // *Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm.* P. 184.
- Verner J.*, 1985. Assessment of counting techniques // *Current Ornithology.* V. 2. P. 247–302.
- Verner J., Milne K.A.*, 1990. Analyst and observer variability in density estimates from spot mapping // *Condor.* V. 92. № 2. P. 313–325.
- Williams K., Nichols J., Conroy M.*, 2002. Analysis and Management of Animal Populations. San Diego: Acad. Press. 1040 p.

Population dynamics of thrushes and seasonal resource partition

O. V. Bourski, E. Yu. Demidova, A. A. Morkovin

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071 Moscow, Leninskii Pr., 33
e-mail: obourski@gmail.com*

We studied seasonal population dynamics in birds using four thrush species from the Yenisei middle taiga region as an example. Long-term data on bird route censuses, capture-mark-recapture, and nest observations were incorporated in the analysis. Particularly, methodological problems that complicate a direct comparison between assessed numbers at different phases of the annual cycle are considered. The integrated analysis of the results allowed comparing changes in numbers, energy expenditure, age structure, migrating status, and density distribution of selected populations during the snowless period and relating them to seasonal changes in food resource abundance.

Thrush population numbers within the breeding range, and their energy consumption in the Yenisei middle taiga proportionately reflect the seasonal change in abundance of food resources. The compliance between resource intake and carrying capacity of the environment is attained by: timing of arrival and departure regarding to the species' range of tolerance; change in numbers as a result of reproduction and mortality; change in numbers due to habitat changes and long-distance movements; increasing energetic expenditures during reproduction and molt; timing, intensity and replication of nesting attempts; timing of molt and proportion of molting individuals in a population; individual variations of the annual cycle.

Reproductive growth of local bird populations is not fast enough to catch up with seasonal growth of ecosystems productivity. Superabundance of invertebrates at the peak of the season offers a temporal niche which, on the one hand, is suitable for species capable of diet switching, while, on the other hand, may be used by specialized consumers, namely tropical migrants for whom, at high resource level, a shortened breeding period suffices.