

УДК 591.543.43

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЙМЫ ЕНИСЕЯ ВОРОБЬИНЫМИ ПТИЦАМИ В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

© 2014 г. А. А. Морковин

Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва 119071, Россия

e-mail: a-morkovin@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.09.2012 г.

В период с конца мая по конец сентября 2008–2009 гг. проведены учеты 62 видов воробьиных в пойме р. Енисей, на пробной площади (50 га), включающей все основные пойменные местообитания. Сравнение пространственно-временного распределения видов позволило выделить 10 типов сезонной динамики. Их представители различались по таким признакам, как сроки пребывания в гнездовом ареале, наличие летне-осенних кочевков, выраженность сезонной смены биотопов. Сопоставив тип динамики и основные экологические параметры видов, мы выявили важнейшие адаптивные причины, которые определяют сезонную стратегию: гнездовая специализация, дальность миграций и состав кормового рациона. По-видимому, сезонные изменения видового и количественного состава населения, а также смена биотопических предпочтений у экологически пластичных видов, отражают ход динамики животных и растительных кормов в различных типах местообитаний региона.

Ключевые слова: воробьиные птицы, смена местообитаний, негнездовая экология, миграции, сезонная динамика.

DOI: 10.7868/S0044513414050055

Многие воробьиные птицы сменяют используемые местообитания в течение годового цикла (Михеев, 1996; Чернецов, 2010; Alatalo, 1981; Bilcke, 1984; Hutto, 1980, 1985, 1985a; Berthold, 1993; Anders et al., 1998; Böhning-Gaese, Oberrath, 2003). В наибольшей степени такая смена выражена в районах с сезонным климатом. Известно, что она может быть обусловлена такими факторами, как динамика кормовых ресурсов (Hutto, 1985; Martin, Karr, 1986; Михеев, 1996), специфические требования к выбору участка для размножения (Block, Brennan, 1993; Alatalo, 1981), внутри- и межвидовая конкуренция (Bilcke, 1984; Hutto, 1985a), влияние хищничества (King et al., 2006). Однако лишь немногие исследования ставили своей задачей выявить общие закономерности сезонной динамики в пределах широкой группы экологически несходных видов (Hutto, 1985a; Alatalo, 1981). Цель нашей работы – проанализировать сезонные изменения численности и биотопического распределения воробьиных птиц в пойме р. Енисей, сделать предположения об экологических и адаптивных причинах этих процессов.

Гнездовое население воробьиных центрально-сибирского региона подразделяется на три типа, связанные с различными стадиями и рядами сук-

цессии фитоценозов (Бурский, 2002). В зональных ландшафтах представлен тип населения коренной тайги. На гарях различного возраста, в долинах мелких притоков Енисея формируется тип населения вторичных лесов. Тип населения вне-таежных биотопов представлен в местообитаниях енисейской поймы и переходных болотах (рис. 1).

Пойма Енисея отличается наибольшим обилием и разнообразием гнездящихся воробьиных. В периоды миграций она в той или иной степени используется всеми видами региональной фауны (Бурский, 2002; Рогачева и др., 1991). Поэтому анализ динамики сообщества птиц поймы, проводимый с учетом данных по их гнездовому размещению, позволяет практически полностью восстановить ход сезонных изменений в населении воробьиных региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района работ

Работа выполнена в окрестностях Енисейской экологической станции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН “Мирное” (62°20' с.ш., 89°00' в.д.), в Туруханском р-не Красноярского края, в подзоне средней тай-

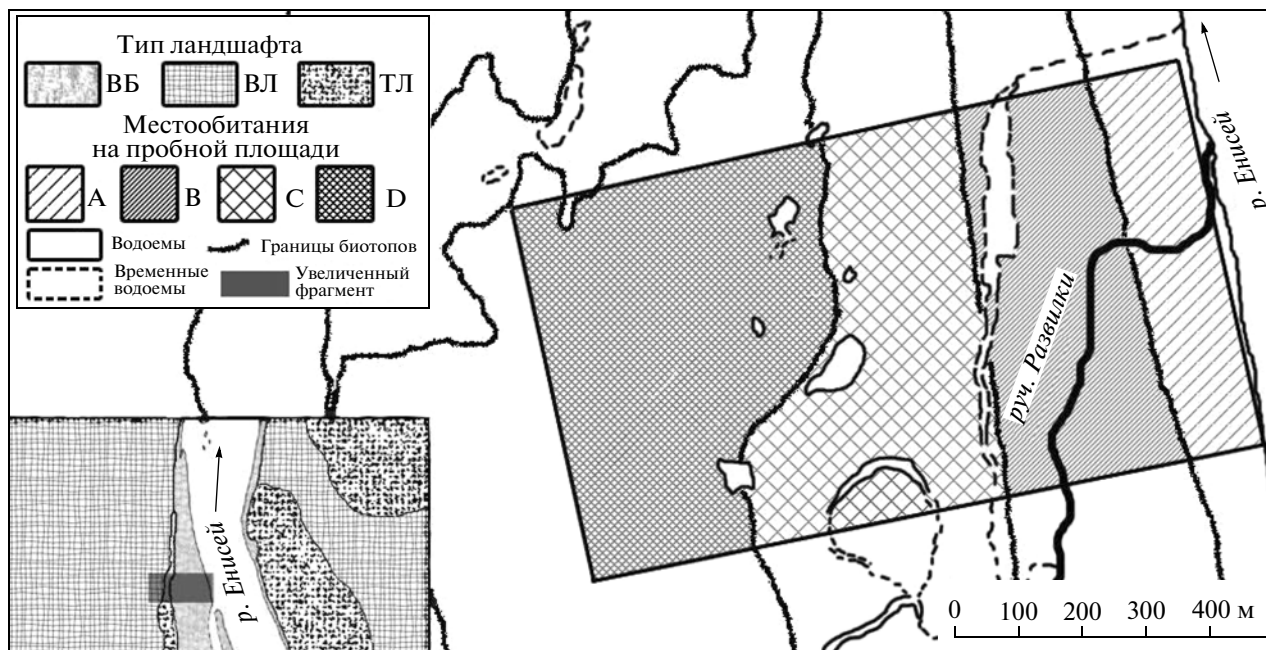


Рис. 1. Биотопы левого берега долины Енисея и типы населения воробьиных птиц региона: А – молодые ивняки, В – зрелые ивняки, С – ивово-черемуховый комплекс, D – елово-ольховниковый лес. На врезке – границы биотопов различными типами гнездового населения: ВБ – тип внегаевых биотопов, ВЛ – тип вторичных лесов, ТЛ – тип таежных лесов.

ги. Учеты птиц проводили на пробном участке площадью 55 га, заложенном в левобережной пойме Енисея (рис. 1). В пределах участка мы выделили четыре биотопа, сменяющие друг друга по мере удаления от берега.

Молодые ивняки из ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados*) покрывают свежие песчаные наносы в низкой пойме. По высоте не превышают 5–6 м, перемежаются открытыми злаково-осоковыми участками. Травяной ярус образуют преимущественно хвоши и разнотравье.

Зрелые ивняки занимают самую низкую часть поймы с сильно заиленной почвой. Древостой достигает высоты 20 м. Подлесок практически отсутствует, в травяном ярусе преобладает крапива (*Urtica dioica*).

Ивово-черемуховый комплекс – мозаика разнородных растительных ассоциаций, покрывающих фронтальную часть высокой поймы. У границы с низкой поймой произрастают ивняки (*Salix dasyclados*), чередующиеся со злаково-крупнотравными луговыми участками. По мере удаления от Енисея они сменяются богатыми смешанными лесами. Их древесный ярус, достигающий высоты 35 м, образован преимущественно ольхой (*Alnus hirsuta*), ивами (корзиночной (*S. viminalis*) и грушелистной (*S. pyrolifolia*)), елью (*Picea obovata*), пихтой (*Abies sibiricus*). Характерен густой подрост и подлесок, в котором преобладают черемуха обыкновенная (*Prunus padus*) и рябинник ря-

бинолистный (*Sorbaria sorbifolia*). Травяной ярус злаково-разнотравный.

Елово-ольховниковый лес занимает основную часть высокой поймы. По составу и структуре растительности он сходен с лесной частью прируслового вала, однако в древостое существенно возрастает участие хвойных пород, ольхи и березы (*Betula alba*). Подлесок образован преимущественно ольховником (*Alnus viridis fruticosa*). Нижний ярус образуют главным образом разнотравье и мхи.

В годы учетов елово-ольховниковый лес был частично залит полыми водами только в I декаде июня. Зрелые ивняки освобождались от воды во II декаде июня, молодые ивняки – на декаду позднее.

Методика учета птиц

Учеты птиц проводили ежедекадно с 7.07 по 20.09.2008 г. и с 26.05 по 6.07.2009 г. на постоянных маршрутах, следуя методике Равкина (Равкин, Ливанов, 2008; Челинцев, 2000). Регистрировали всех воробьиных птиц, за исключением ласточек, врановых и клестов. Четыре километровых учетных маршрута пересекали пробную площадь параллельно друг другу с интервалом 100 м, проходя через все представленные на ней местообитания. При расчете плотности популяций маршруты рассматривались как независимые выборки, хотя на соседних маршрутах отдельные поющие пти-

цы могли регистрироваться учетчиком повторно. Однако эти встречи независимы во времени и поэтому не искажают оценку дальности обнаружения, плотности и выборочной ошибки.

Маршрутные учеты проводили в утренние часы (между 5 и 11 ч) со средней скоростью около 0.8 км/ч и повторяли 4 раза за декаду на незатопленной части поймы. Общая протяженность маршрутов более 170 км. При расчете плотности популяций использовали индивидуальные оценки дальности обнаружения (Челинцев, 2000).

Во время учетов дополнительно отмечали характер перемещения особей. Наряду с летевшими без посадки, отдельно отмечали птиц, которые быстро и направленно перемещались по кронам. Летящих и направленно перелетающих птиц мы далее называем транзитными.

Для более точного определения плотности гнездования использовали данные учетов картографическим методом (Tomiaľojč, 1980, Бурский, 2002), собранные в 2008 и 2009 гг. и предоставленные О.В. Бурским. Пробную площадь обследовали не менее 8 раз за сезон гнездования (конец мая – начало августа). Плотность гнездования и ее ошибку определяли по числу гнездовых территорий, подсчитанных с точностью до 0.1 в пределах контуров биотопов:

$$D = 2n/a; \quad E_D = 2 \times 0.1 \sqrt{k/a},$$

где a – площадь выдела, n – число территорий, k – число краевых территорий.

Гнездовая плотность считалась постоянной в течение 4 декад после массового начала откладки яиц (табл. 1), дата которого установлена по предыдущим наблюдениям (Рогачева и др., 1991). В низкой пойме она сдвигалась с учетом сроков половодья.

В тех случаях, когда значения обилия, полученные на маршрутных учетах, достоверно превышали результаты гнездового учета (односторонний критерий Уэлша, $p < 0.05$), мы считали, что это различие обусловлено присутствием негнездящихся особей. В этом случае использовали значения плотности населения, полученные маршрутным методом. Их ошибку рассчитывали для суммы показателей гнездового обилия и обилия негнездящихся птиц.

Для устранения влияния межгодовых различий в обилии видов на характеристики их сезонной динамики, значения плотности гнездования за два сезона были усреднены:

$$N = (N_1 + N_2)/2,$$

где N_1 и N_2 – плотность населения в гнездовой период в 2008 и 2009 гг. Данные за декады, в которые учеты велись только один год, умножали на коэффициент пропорциональности N/N_1 в 2008 г. или N/N_2 в 2009 г. Эта поправка позволила сохранить

наблюдавшиеся соотношения численности между периодом гнездования и остальными декадами.

Для дальнейшего анализа ряды значений численности птиц сгладили с помощью скользящей средней: три последовательных значения усредняли с коэффициентами $1/4 : 1/2 : 1/4$, а крайнее с соседним – в соотношении $3/4 : 1/4$. Все вычисления производили в программе R 2.11.0 (R Development Core Team, 2010).

Характеристики биотопического распределения птиц

Мы рассчитали следующие показатели, описывающие биотопическое распределение птиц и его временную динамику.

Обилие – плотность популяции вида за декаду для каждого биотопа (табл. 1), для низкой и высокой поймы и для пробного участка в целом. Чтобы оценить интенсивность дневной миграции, мы рассчитали долю транзитных особей в общей оценке обилия.

Гнездовая плотность населения в основных местообитаниях региона (открытых болот, низкой поймы, высокой поймы, коренной тайги и вторичных биотопов) рассчитана на основе детальных данных о структуре населения в период размножения (Бурский, 2002). Сравнение этих показателей позволило выявить региональный гнездовой оптимум каждого вида – биотоп с максимальным значением средней многолетней плотности гнездования (табл. 2). Для четырех видов, не гнездившихся на модельных участках, предпочитаемое гнездовое местообитание указано в соответствии с другими литературными данными (Птицы Советского Союза, 1954, 1954а; Рогачева, 1988; Рогачева и др., 1991).

Индекс прибрежной концентрации рассчитывали как отношение обилия в низкой пойме к среднему обилию во всех биотопах. Его рассчитали для видов с выраженной приземной дневной миграцией (встречено не менее 30 транзитных особей; табл. 1).

Положение местообитаний вида на профиле поймы использовали для обобщенной характеристики биотопического распределения. Местообитаниям А–Г присвоили баллы от 1 до 4 в соответствии с их удаленностью от Енисея (рис. 1). Для каждого вида и декады рассчитали средний балл, взвешенный по обилию в четырех биотопах. Виды, встреченные только в молодых ивняках, получили средний балл 1, только в елово-ольховниковом лесу – 4 балла, у остальных показатель принял промежуточные значения.

Разнообразие местообитаний вида на профиле поймы рассчитали как экспоненту информационного индекса Шеннона (Одум, 1975). В нашем случае показатель может принимать значения от 1

Таблица 1. Плотность населения, число встреч и гнездовых участков птиц в местообитаниях поймы Енисея

| Вид | Биотоп | ЧВ | ГУ | Май | Июнь | | | Июль | | | Август | | | Сентябрь | |
|---|--------|-----|----|-----|-----------|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|-----|-----|----------|----|
| | | | | III | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II |
| Рогатый жаворонок (<i>Eremophila alpestris</i>) | A | 1 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 19 | 5 |
| Пятнистый конек (<i>Anthus hodgsoni</i>) | A | 28 | 0 | | | | 0 | 0 | 3 | 13 | 4 | 1 | 44 | 21 | 5 |
| | B | 27 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 1 | 4 | 2 | 1 | 10 | 25 | 7 |
| | C | 36 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | 4 | 67 | 25 | 15 |
| | D | 27 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | + | + | 8 | 25 | 18 | 5 |
| Желтая трясогузка (<i>Motacilla flava</i>) | A | 15 | 0 | | | | 0 | 0 | 21 | 15 | 4 | 0 | 20 | 17 | 4 |
| | B | 5 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 21 | 29 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Желтоголовая трясогузка (<i>Motacilla citreola</i>) | A | 11 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | + | 60 | 71 |
| Горная трясогузка (<i>Motacilla cinerea</i>) | A | 7 | 0 | | | | 0 | 0 | 14 | 16 | 5 | 1 | + | 0 | 0 |
| | B | 9 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 20 | 82 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 40 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Белая трясогузка (<i>Motacilla alba</i>) | A | 51 | 1 | | | | 11 | 11 | 133 | 124 | 109 | 78 | 32 | 125 | 35 |
| | B | 6 | 2 | | | 18 | 18 | 18 | 18 | 5 | 5 | 1 | 3 | + | 0 |
| | C | 9 | 2 | 26 | 14 | 14 | 14 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Сибирский жулан (<i>Lanius cristatus</i>) | A | 2 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 29 | 1 | 0 | 0 |
| | C | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Свиристель (<i>Bombycilla garrulus</i>) | A | 14 | 0 | | | | 31 | 2 | 104 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |
| | B | 28 | 0 | | | 33 | 44 | 6 | 45 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 89 |
| | C | 49 | 6 | 10 | 7 | 42 | 42 | 42 | 115 | 388 | 104 | 7 | + | 63 | 28 |
| | D | 81 | 11 | 8 | 11 | 54 | 54 | 95 | 54 | 135 | 75 | 17 | 13 | 5 | 43 |
| Сибирская завирушка (<i>Prunella montanella</i>) | A | 6 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 40 |
| | B | 16 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 45 |
| | C | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 38 |
| | D | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 |
| Певчий сверчок (<i>Locustella certhiola</i>) | A | 35 | 8 | | | | 26 | 103 | 103 | 103 | 103 | 296 | 109 | 71 | 0 |
| | B | 14 | 2 | | | 0 | 4 | 12 | 12 | 12 | 12 | 32 | 18 | 2 | 0 |
| | C | 15 | 6 | 0 | 0 | 27 | 39 | 40 | 40 | 40 | 40 | 172 | 14 | 34 | 0 |
| | D | 9 | 9 | 0 | 0 | 26 | 38 | 44 | 44 | 44 | 44 | 13 | 7 | 1 | 0 |
| Пятнистый сверчок (<i>Locustella lanceolata</i>) | D | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Камышевка-барсучок (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>) | A | 23 | 6 | | | | 30 | 75 | 75 | 75 | 75 | 97 | 49 | 24 | 0 |
| | B | 62 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 10 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 50 | 3 | 0 | 14 | 21 | 15 | 20 | 20 | 20 | 20 | 0 | 22 | 2 | 0 |
| Садовая камышевка (<i>Acrocephalus dumetorum</i>) | A | 11 | 0 | | | | 0 | 0 | 3 | 17 | 59 | 228 | 22 | 0 | 0 |
| | B | 11 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 16 | 12 | 19 | 0 | 0 |
| | C | 107 | 54 | 0 | 721 | 430 | 375 | 375 | 375 | 375 | 211 | 149 | 31 | 0 | 0 |
| | D | 54 | 0 | 0 | 68 | 52 | 62 | 9 | 17 | + | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Садовая славка (<i>Sylvia borin</i>) | B | 4 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 44 | 6 | 0 | 19 | 41 | 41 | 58 | 41 | 1 | 9 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 1 | 0 | 0 | 9 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Таблица 1. Продолжение

| Вид | Биотоп | ЧВ | ГУ | Май | Июнь | | | Июль | | | Август | | | Сентябрь | |
|---|--------|-----|-----|-----|------------|------------|------------|------------|------------|------------|--------|-----|-----|----------|-----|
| | | | | III | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II |
| Славка-завирушка (<i>Sylvia curruca</i>) | A | 79 | 0 | | | | 8 | 7 | 144 | 632 | 991 | 386 | 87 | 10 | 0 |
| | B | 66 | 2 | | | 19 | 19 | 19 | 47 | 308 | 935 | 378 | 116 | 28 | 4 |
| | C | 95 | 36 | 244 | 255 | 248 | 248 | 248 | 248 | 196 | 300 | 111 | 32 | 3 | 0 |
| | D | 145 | 60 | 137 | 235 | 295 | 295 | 295 | 295 | 304 | 384 | 151 | 9 | 1 | 0 |
| Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i>) | A | 40 | 0 | | | | 0 | 3 | 5 | 0 | 0 | 20 | 113 | 54 | 12 |
| | B | 28 | 0 | | | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 14 | 79 | 23 |
| | C | 93 | 0 | 2 | 5 | 8 | + | 14 | 0 | 1 | 10 | 5 | 18 | 20 | 7 |
| | D | 8 | 0 | 3 | 1 | 0 | + | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 5 | 2 |
| Теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i>) | A | 104 | 0.1 | | | | 1 | 1 | 1 | 1 | 144 | 45 | 92 | 99 | 128 |
| | B | 187 | 1 | | | 10 | 10 | 10 | 10 | 43 | 88 | 62 | 68 | 97 | 107 |
| | C | 333 | 10 | 89 | 130 | 122 | 69 | 69 | 102 | 22 | 68 | 230 | 131 | 177 | 166 |
| | D | 148 | 12 | 74 | 127 | 62 | 62 | 62 | 62 | 36 | 27 | 23 | 23 | 47 | 14 |
| Таловка (<i>Phylloscopus borealis</i>) | A | 48 | 0.4 | | | | 61 | 5 | 60 | 47 | 22 | 3 | + | 0 | 0 |
| | B | 99 | 7 | | | 552 | 62 | 62 | 117 | 100 | 32 | 1 | 5 | 1 | 0 |
| | C | 154 | 22 | 0 | 227 | 240 | 154 | 154 | 154 | 154 | 27 | 49 | 11 | 1 | 0 |
| | D | 307 | 37 | 0 | 300 | 373 | 182 | 182 | 182 | 182 | 49 | 10 | + | 0 | 0 |
| Зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i>) | A | 2 | 0 | | | | 0 | 0 | 3 | 1 | 15 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| | B | 1 | 0.2 | | | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 11 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 19 | 5 | 0 | 34 | 24 | 33 | 33 | 33 | 33 | 26 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 17 | 13 | 17 | 48 | 41 | 66 | 66 | 66 | 66 | 14 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| Пеночка-зарничка (<i>Phylloscopus inornatus</i>) | A | 86 | 0 | | | | 0 | 6 | 93 | 94 | 258 | 168 | 180 | 131 | 39 |
| | B | 188 | 0 | | | 0 | 4 | 17 | 191 | 91 | 98 | 68 | 102 | 107 | 92 |
| | C | 285 | 0.6 | 65 | 95 | 77 | 51 | 35 | 90 | 159 | 202 | 209 | 88 | 83 | 79 |
| | D | 867 | 52 | 119 | 622 | 477 | 337 | 362 | 258 | 142 | 181 | 149 | 30 | 28 | 14 |
| Корольковая пеночка (<i>Phylloscopus proregulus</i>) | A | 2 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 | 24 | 6 |
| | B | 1 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | + | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 11 | 0 | 0 | 4 | + | 0 | 0 | 4 | 18 | 5 | 3 | + | 8 | 8 |
| | D | 7 | 0 | 0 | 4 | + | 0 | 0 | 5 | 25 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Буряя пеночка (<i>Phylloscopus fuscatus</i>) | A | 19 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 1 | 15 | 66 | 42 | 34 | 79 |
| | B | 27 | 0 | | | 0 | + | 1 | 1 | 5 | 2 | 7 | 50 | 66 | 70 |
| | C | 186 | 9 | 0 | 85 | 122 | 66 | 111 | 66 | 66 | 26 | 94 | 85 | 84 | 28 |
| | D | 25 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 12 | 12 | 50 | 35 | 2 | 4 | 1 |
| Желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i>) | D | 1 | 0.1 | 0 | 7 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Малая мухоловка (<i>Ficedula parva</i>) | A | 12 | 0 | | | | 0 | 0 | 50 | 264 | 225 | 84 | 5 | + | 0 |
| | B | 9 | 0.8 | | | 7 | 7 | 7 | 7 | 9 | 7 | 1 | 1 | + | 10 |
| | C | 24 | 3 | 6 | 23 | 23 | 23 | 23 | 15 | 39 | 45 | 49 | 1 | 4 | 8 |
| | D | 17 | 7 | 3 | 34 | 34 | 34 | 34 | 124 | 236 | 87 | 14 | 1 | 9 | 3 |
| Серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i>) | A | 0 | 0.2 | | | | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | B | 14 | 2 | | | 20 | 14 | 14 | 50 | 14 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 9 | 9 | 9 | 9 | 17 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 35 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Таблица 1. Продолжение

| Вид | Биотоп | ЧВ | ГУ | Май | Июнь | | | Июль | | | Август | | | Сентябрь | |
|--|--------|-----|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|------|--------|-----|-----|----------|-----|
| | | | | III | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II |
| Ширококлювая мухоловка (<i>Muscicapa latirostris</i>) | C | 0 | 0.2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 0 | 0.8 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Черноголовый чекан (<i>Saxicola torquata</i>) | A | 5 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 26 | 10 | 1 | 21 |
| Обыкновенная каменка (<i>Oenanthe oenanthe</i>) | A | 1 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Обыкновенная горихвостка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>) | A | 1 | 0 | | | | 0 | 0 | 39 | 197 | 58 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Соловей-красношейка (<i>Calliope calliope</i>) | A | 10 | 0 | | | | 0 | 4 | 2 | 22 | 187 | 179 | 6 | 0 | 0 |
| | B | 70 | 2 | | | 0 | 33 | 36 | 23 | 23 | 7 | 2 | 24 | 3 | 0 |
| | C | 45 | 18 | 50 | 397 | 177 | 123 | 123 | 123 | 123 | 48 | 3 | 13 | 24 | 14 |
| | D | 18 | 16 | 33 | 205 | 25 | 79 | 79 | 79 | 79 | 7 | 0 | 10 | 1 | 1 |
| Варакушка (<i>Luscinia svecica</i>) | A | 24 | 3 | | | | 36 | 36 | 36 | 36 | 51 | 41 | 37 | 43 | 79 |
| | B | 14 | 3 | | | | 22 | 22 | 22 | 22 | 24 | 5 | 14 | 28 | 35 |
| | C | 39 | 6 | 88 | 78 | 41 | 41 | 41 | 41 | 120 | 32 | 10 | 19 | 20 | 167 |
| | D | 14 | 0 | 16 | 7 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 | 35 |
| Соловей-свистун (<i>Luscinia sibilans</i>) | C | 1 | 0.6 | 0 | 0 | + | 4 | 4 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 30 | 10 | 0 | 0 | 9 | 51 | 51 | 51 | 51 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Синехвостка (<i>Tarsiger cyanurus</i>) | A | 6 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 37 | 15 |
| | B | 13 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 51 | 64 |
| | C | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 66 | 45 |
| | D | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 46 | 51 |
| Оливковый дрозд (<i>Turdus obscurus</i>) | D | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Чернозобый дрозд (<i>Turdus atrogularis</i>) | A | 92 | 0 | | | | 0 | 4 | 986 | 545 | 186 | 13 | 17 | 2 | 18 |
| | B | 65 | 0.1 | | | | 6 | 3 | 3 | 288 | 644 | 199 | 3 | 4 | 10 |
| | C | 268 | 0.6 | 77 | 22 | 5 | 5 | 14 | 767 | 1747 | 683 | 99 | 162 | 186 | 136 |
| | D | 510 | 14 | 93 | 100 | 70 | 70 | 70 | 513 | 503 | 342 | 130 | 125 | 139 | 106 |
| Рябинник (<i>Turdus pilaris</i>) | A | 64 | 3 | | | | 32 | 32 | 822 | 313 | 167 | 69 | 50 | 11 | 2 |
| | B | 140 | 34 | | | | 562 | 363 | 275 | 275 | 109 | 46 | 37 | 53 | 4 |
| | C | 476 | 62 | 593 | 822 | 428 | 428 | 428 | 383 | 498 | 248 | 106 | 99 | 100 | 40 |
| | D | 445 | 7 | 93 | 231 | 160 | 155 | 173 | 230 | 303 | 191 | 131 | 128 | 125 | 66 |
| Белобровик (<i>Turdus iliacus</i>) | A | 32 | 1 | | | | 13 | 13 | 623 | 410 | 292 | 43 | 1 | 0 | 0 |
| | B | 111 | 10 | | | | 126 | 84 | 84 | 84 | 183 | 106 | 45 | 23 | 3 |
| | C | 139 | 30 | 188 | 208 | 208 | 208 | 208 | 244 | 136 | 93 | 35 | 47 | 10 | 0 |
| | D | 418 | 32 | 200 | 226 | 159 | 159 | 279 | 154 | 232 | 98 | 30 | 20 | 42 | 0 |
| Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>) | A | 2 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 1 | + | 0 |
| | B | 40 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 2 | 23 | 19 | 166 | 24 | 7 |
| | C | 48 | 2 | 25 | 12 | 12 | 12 | 12 | 2 | 7 | 2 | 2 | 85 | 30 | 32 |
| | D | 56 | 8 | 33 | 41 | 41 | 41 | 41 | 10 | 8 | 9 | 19 | 40 | 45 | 13 |

Таблица 1. Продолжение

| Вид | Биотоп | ЧВ | ГУ | Май | Июнь | | | Июль | | | Август | | | Сентябрь | |
|--|--------|-----|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|-----|--------|-----|-----|----------|------|
| | | | | III | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II |
| Сибирский дрозд (<i>Zoothera sibiricus</i>) | A | 6 | 0.4 | | | | 16 | 8 | 8 | 8 | 13 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| | B | 18 | 9 | | | 74 | 74 | 74 | 74 | 74 | 57 | 24 | 12 | 1 | 0 |
| | C | 70 | 23 | 2 | 228 | 159 | 159 | 159 | 159 | 180 | 53 | 23 | 1 | + | 0 |
| | D | 57 | 28 | 9 | 121 | 139 | 139 | 139 | 139 | 56 | 17 | 7 | 5 | + | 0 |
| Пестрый дрозд (<i>Zoothera dauma</i>) | B | 3 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 10 | 9 |
| | C | 1 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ополовник (<i>Aegithalos caudatus</i>) | B | 2 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 56 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| | C | 4 | 0.2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 8 | 2 | 0 | 0 | 1 | 3 |
| | D | 0 | 0.4 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Пухляк (<i>Parus montanus</i>) | A | 101 | 0 | | | | 0 | 0 | 3 | 17 | 18 | 155 | 189 | 492 | 1507 |
| | B | 121 | 0.2 | | | 2 | 2 | 2 | 2 | 83 | 47 | 58 | 111 | 133 | 214 |
| | C | 173 | 6 | 45 | 45 | 45 | 45 | 17 | 14 | 16 | 38 | 123 | 290 | 111 | 192 |
| | D | 513 | 19 | 94 | 94 | 94 | 94 | 100 | 75 | 82 | 154 | 191 | 308 | 287 | 723 |
| Сероголовая гаичка (<i>Parus cinctus</i>) | D | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| Московка (<i>Parus ater</i>) | A | 92 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 6 | 1125 | 7811 |
| | B | 53 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 81 | 392 | 1113 |
| | C | 80 | 0 | 11 | 2 | 0 | 0 | 0 | 9 | 1 | 12 | 23 | 89 | 203 | 629 |
| | D | 233 | 5 | 0 | 24 | 24 | 24 | 24 | 0 | 1 | 10 | 25 | 59 | 136 | 420 |
| Обыкновенный поползень (<i>Sitta europaea</i>) | A | 117 | 0 | | | | 0 | 0 | 27 | 13 | 138 | 62 | 147 | 342 | 140 |
| | B | 194 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 86 | 44 | 124 | 61 | 137 | 102 | 55 |
| | C | 310 | 0.4 | 4 | 7 | 2 | 4 | 0 | 140 | 52 | 137 | 70 | 177 | 140 | 80 |
| | D | 571 | 3 | 15 | 35 | 9 | 17 | 0 | 84 | 40 | 104 | 70 | 120 | 77 | 130 |
| Пищуха (<i>Certhia familiaris</i>) | C | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 |
| | D | 5 | 2 | 9 | 9 | 9 | 9 | 0 | 13 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>) | A | 5 | 0 | | | | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 | 20 |
| | B | 9 | 4 | | | 32 | 32 | 32 | 32 | 5 | 1 | 0 | 9 | 8 | 10 |
| | C | 41 | 4 | 39 | 27 | 27 | 27 | 27 | 15 | 13 | 52 | 17 | 21 | 10 | 22 |
| | D | 28 | 0.7 | 18 | 4 | 4 | 6 | 4 | + | 0 | 0 | 0 | 3 | 6 | 6 |
| Юрок (<i>Fringilla montifringilla</i>) | A | 75 | 1 | | | | 16 | 16 | 314 | 265 | 166 | 8 | 1 | 7 | 39 |
| | B | 195 | 9 | | | 73 | 126 | 130 | 161 | 88 | 30 | 3 | 14 | 18 | 18 |
| | C | 322 | 17 | 102 | 175 | 198 | 174 | 117 | 202 | 94 | 40 | 46 | 20 | 34 | 92 |
| | D | 398 | 27 | 147 | 215 | 134 | 134 | 134 | 170 | 105 | 56 | 21 | 7 | 29 | 324 |
| Чиж (<i>Spinus spinus</i>) | A | 6 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 26 |
| | B | 9 | 0 | | | 0 | 3 | 0 | + | + | + | + | + | + | 4 |
| | C | 27 | 2 | 0 | 0 | 13 | 13 | 13 | 13 | 24 | 7 | + | 4 | 8 | 22 |
| | D | 23 | 7 | + | 9 | 36 | 36 | 36 | 36 | 2 | 18 | 7 | + | 3 | 3 |
| Черноголовый шегол (<i>Carduelis carduelis</i>) | C | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |

Таблица 1. Окончание

| Вид | Биотоп | ЧВ | ГУ | Май | Июнь | | | Июль | | | Август | | | Сентябрь | |
|---|--------|-----|-----|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|--------|-----|-----|----------|-----|
| | | | | III | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II |
| Обыкновенная чечетка (<i>Acanthis flammea</i>) | A | 106 | 0.5 | | | | 24 | 78 | 126 | 122 | 38 | + | 1 | 169 | 313 |
| | B | 85 | 3 | | | + | 6 | 25 | 13 | 13 | 13 | + | 8 | 73 | 53 |
| | C | 113 | 10 | + | + | 6 | 2 | 68 | 35 | 36 | 35 | 2 | 1 | 35 | 63 |
| | D | 148 | 19 | + | + | + | + | 93 | 47 | 49 | 48 | 3 | 4 | 12 | 248 |
| Обыкновенная чечевица (<i>Carpodacus erythrinus</i>) | A | 3 | 1 | | | | 38 | 27 | 22 | 22 | 0 | 0 | 10 | 1 | 0 |
| | B | 4 | 3 | | | 91 | 26 | 26 | 26 | 26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | C | 71 | 15 | 22 | 171 | 133 | 103 | 103 | 103 | 103 | 14 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | D | 31 | 3 | 11 | 97 | 18 | 14 | 14 | 14 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Сибирская чечевица (<i>Carpodacus roseus</i>) | C | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 44 |
| Урагус (<i>Uragus sibiricus</i>) | C | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Обыкновенный снегирь (<i>Pyrrhulla pyrrhulla</i>) | A | 49 | 0 | | | | + | 1 | 45 | + | 2 | 68 | 13 | 141 | 147 |
| | B | 44 | 1 | | | 19 | 29 | 21 | 23 | 4 | 11 | 10 | 10 | 59 | 83 |
| | C | 178 | 7 | 6 | 45 | 120 | 45 | 45 | 99 | 108 | 74 | 49 | 61 | 85 | 137 |
| | D | 340 | 13 | 6 | 63 | 102 | 63 | 63 | 158 | 100 | 77 | 77 | 102 | 129 | 213 |
| Дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i>) | A | 2 | 0 | | | | 5 | 0 | 0 | 1 | 10 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | B | 5 | 0.1 | | | | 2 | 1 | 4 | 2 | + | + | + | + | 0 |
| | C | 25 | 2 | 15 | 33 | 14 | 14 | 14 | + | + | 2 | 9 | + | 0 | 0 |
| | D | 31 | 3 | 34 | 16 | 16 | 16 | 16 | 2 | 15 | 120 | 60 | 2 | 2 | 1 |
| Камышевая овсянка (<i>Emberiza schoeniclus</i>) | A | 105 | 8 | | | | 97 | 97 | 422 | 377 | 433 | 115 | 63 | 240 | 184 |
| | B | 54 | 11 | | | | 94 | 161 | 94 | 94 | 8 | 2 | 1 | 7 | 30 |
| | C | 100 | 19 | 222 | 261 | 129 | 129 | 129 | 32 | 0 | 0 | 0 | 10 | 25 | 9 |
| | D | 12 | 8 | 61 | 39 | 39 | 39 | 39 | 16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Полярная овсянка (<i>Emberiza pallasi</i>) | A | 7 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 70 | 42 |
| | B | 4 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 10 |
| | C | 2 | 0 | 0 | 7 | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Желтобровая овсянка (<i>Emberiza chrysophrys</i>) | B | 2 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 41 | 12 |
| Овсянка-ремез (<i>Emberiza rustica</i>) | A | 3 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 43 | 5 | 15 |
| | B | 7 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 43 | 13 |
| | C | 6 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 40 | 10 | 2 |
| | D | 9 | 1 | 14 | 6 | 7 | 7 | 7 | 0 | 12 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| Овсянка-крошка (<i>Emberiza pusilla</i>) | A | 62 | 0 | | | | 0 | + | 90 | 459 | 152 | 122 | 223 | 320 | 245 |
| | B | 70 | 0 | | | 103 | 15 | 3 | 0 | 0 | 0 | 19 | 38 | 228 | 348 |
| | C | 46 | 2 | 32 | 12 | 12 | 12 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 45 | 247 | 141 |
| | D | 54 | 9 | 30 | 43 | 43 | 43 | 43 | 0 | 1 | 6 | 2 | 0 | 79 | 68 |
| Лапландский подорожник (<i>Calcarius lapponicus</i>) | A | 24 | 0 | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 263 |
| | B | 26 | 0 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 130 |
| | C | 18 | 0 | 140 | 32 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + | 20 |
| | D | 16 | 0 | + | + | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 4 |

Примечания. Названия видов приведены по: Степанян (1990). Значения плотности больше 0.5 указаны с точностью до целых, меньше 0.5 – заменены знаком “+”. ЧВ – число встреч на маршрутных учетах, использованное в расчете плотности населения; ГУ – общее число гнездовых участков, отмеченных на пробной площади в 2008–2009 гг. Пустые ячейки – биотоп недоступен из-за половодья. Жирным шрифтом выделены значения обилия в гнездовой период. Звездочкой отмечены виды, включенные в анализ концентрации миграционных потоков вдоль побережья.

Таблица 2. Экологические особенности изучаемых видов

| Вид | Экологические параметры | | | | Среднее многолетнее гнездовое обилие, экз./км ² | | | | |
|--------------------------|-------------------------|----|----|----|--|-------------|-------------|-------------|------|
| | ТД | СП | ДМ | ТП | ОБ | НП | ВП | ВЛ | ТЛ |
| Белая трясогузка | 1 | Г | Б | Ж | 0.0 | 1.8 | 1.6 | 0.0 | 0.0 |
| Певчий сверчок | | Г | Д | Ж | 0.0 | 54.3 | 15.4 | 0.7 | 0.0 |
| Камышевка-барсучок | | Г | Д | Ж | 0.0 | 15.7 | 6.8 | 0.0 | 0.0 |
| Варакушка | | Г | Д | С | 0.0 | 15.9 | 4.1 | 0.0 | 0.0 |
| Камышевая овсянка | | Г | Б | С | 0.0 | 24.8 | 9.0 | 0.0 | 0.0 |
| Садовая камышевка | 2 | Г | Д | Ж | 0.0 | 7.3 | 30.4 | 0.4 | 0.0 |
| Садовая славка | | Г | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 1.4 | 0.1 | 0.0 |
| Таловка | | Г | Д | Ж | 0.3 | 10.3 | 33.0 | 2.3 | 0.3 |
| Зеленая пеночка | | Г | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 6.1 | 0.1 | 0.2 |
| Серая мухоловка | | Г | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | 0.0 |
| Ширококлювая мухоловка | | Г | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.7 | 0.0 | 0.0 |
| Соловей-красношейка | | Г | Д | С | 0.2 | 14.5 | 26.6 | 2.7 | 0.1 |
| Соловей-свистун | | Г | Д | С | 0.0 | 0.0 | 7.4 | 0.0 | 0.1 |
| Сибирский дрозд | | Г | Д | С | 0.0 | 10.9 | 34.5 | 0.0 | 0.1 |
| Обыкновенная чечевица | | Г | Д | Р | 3.9 | 4.8 | 7.5 | 2.1 | 0.0 |
| Желтая трясогузка | 3 | В | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Желтоголовая трясогузка | | Р | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Горная трясогузка | | В | Д | Ж | 0.1 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | 0.0 |
| Сибирский жулан | | Р | Д | Ж | 3.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Пятнистый сверчок | | В | Д | Ж | 23.8 | 8.8 | 5.0 | 0.7 | 0.0 |
| Пеночка-весничка | | В | Д | Ж | 0.6 | 1.2 | 1.0 | 0.2 | 0.0 |
| Бурая пеночка | | Г | Д | Ж | 8.6 | 7.5 | 5.3 | 0.2 | 0.0 |
| Черноголовый чекан | | В | Д | Ж | 19.9 | 0.3 | 0.7 | 0.0 | 0.0 |
| Обыкновенная каменка | | Р | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Рябинник | 4 | Г | Б | С | 0.0 | 3.1 | 15.5 | 0.0 | 0.0 |
| Белобровик | | Г | Б | С | 0.0 | 5.2 | 18.5 | 0.9 | 0.1 |
| Зяблик | | Г | Б | С | 0.0 | 0.0 | 1.8 | 0.0 | 0.1 |
| Юрок | | Г | Б | С | 0.6 | 4.7 | 31.7 | 28.0 | 12.2 |
| Славка-завирушка | 5 | Г | Д | С | 1.0 | 12.6 | 35.0 | 4.1 | 1.2 |
| Теньковка | | Г | Б | Ж | 0.0 | 6.8 | 15.9 | 0.6 | 1.2 |
| Пеночка-зарничка | | Г | Д | Ж | 23.0 | 0.0 | 14.1 | 70.2 | 4.9 |
| Малая мухоловка | | Г | Д | Ж | 0.0 | 0.2 | 5.0 | 3.7 | 2.6 |
| Обыкновенная горихвостка | | Р | Д | С | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 6.1 | 0.3 |
| Свиристель | 6 | Г | О | С | 0.6 | 0.1 | 0.6 | 1.2 | 0.6 |
| Чернозобый дрозд | | Г | Д | С | 0.4 | 0.0 | 11.0 | 19.1 | 0.7 |
| Певчий дрозд | | Г | Б | С | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 0.2 | 0.1 |
| Ополовник | | Г | О | С | 0.0 | 0.1 | 1.9 | 0.0 | 0.1 |
| Чиж | | Г | Б | Р | 0.0 | 0.0 | 1.9 | 0.5 | 0.4 |
| Дубонос | | Г | Б | Р | 0.0 | 0.0 | 2.9 | 0.2 | 0.1 |
| Обыкновенная чечетка | 7 | Г | Б | С | 0.6 | 3.2 | 0.9 | 5.1 | 2.6 |
| Обыкновенный снегирь | | Г | Б | Р | 0.1 | 0.0 | 6.1 | 4.3 | 5.0 |
| Желтобровая овсянка | | Р | Д | С | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 0.1 |
| Овсянка-ремез | | Г | Б | С | 0.2 | 0.1 | 7.6 | 4.1 | 2.2 |
| Овсянка-крошка | | Г | Б | С | 15.7 | 2.6 | 4.5 | 3.4 | 0.1 |

Таблица 2. Окончание

| Вид | Экологические параметры | | | | Среднее многолетнее гнездовое обилие, экз./км ² | | | | |
|------------------------|-------------------------|----|----|----|--|-----|------------|------------|-------------|
| | ТД | СП | ДМ | ТП | ОБ | НП | ВП | ВЛ | ТЛ |
| Желтоголовый королек | 8 | Г | О | С | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.0 |
| Пухляк | | Г | О | С | 1.1 | 0.0 | 19.2 | 24.4 | 32.0 |
| Сероголовая гаичка | | Р | О | С | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Московка | | Г | О | С | 0.0 | 0.0 | 2.1 | 1.8 | 1.3 |
| Обыкновенный поползень | | Г | О | С | 0.0 | 0.0 | 2.7 | 7.4 | 7.9 |
| Пищуха | | Г | О | С | 0.0 | 0.0 | 1.6 | 0.1 | 0.6 |
| Сибирская чечевица | | Р | Б | Р | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 2.1 |
| Пятнистый конек | 9 | Р | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.1 | 13.5 | 18.0 |
| Корольковая пеночка | | Р | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 0.9 | 5.5 |
| Синехвостка | | Р | Д | С | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 | 1.6 |
| Оливковый дрозд | | Р | Д | С | 0.0 | 0.0 | 0.9 | 2.0 | 1.8 |
| Пестрый дрозд | | В | Д | Ж | 0.0 | 0.0 | 0.2 | 0.0 | 0.2 |
| Рогатый жаворонок | | П | Б | С | | | | | |
| Сибирская завирушка | 10 | П | Б | С | | | | | |
| Полярная овсянка | | П | Б | С | | | | | |
| Лапландский подорожник | | П | Б | С | | | | | |
| Черноголовый шегол | | З | Б | Р | | | | | |
| Урагус | | З | Б | Р | | | | | |

Примечания. Жирным шрифтом выделены модельные виды (см. раздел “Сравнение сезонных вариантов населения и динамики численности видов”). Тип динамики (ТД): как на рис. 2. СП – статус пребывания (Рогачева и др., 1991; Бурский, 2002): Г – гнезвился на пробной площади в 2008–2009 гг., В – гнездование в обследованных биотопах отмечено в другие годы (1978–2011 гг.), Р – гнездится в регионе за пределами обследованных биотопов, П – пролетный, З – залетный вид. Дальность миграций (ДМ): О – оседлые и кочующие виды, Б – ближние мигранты, Д – дальние мигранты. Тип питания (ТП): Ж – животной пищи, Р – растительной пищи, С – смешанный. Среднее многолетнее гнездовое обилие в основных местообитаниях региона (жирным шрифтом выделены оптимальные гнездовые биотопы): ОБ – открытые болота, НП – низкая пойма, ВП – высокая пойма, ВЛ – вторичные леса, ТЛ – таежные леса.

(вид отмечен лишь в одном местообитании) до 4 (вид равномерно заселял все 4 биотопа).

Видовые индексы положения и разнообразия используемых местообитаний усредняли для групп видов с весовыми коэффициентами, обратно пропорциональными стандартной ошибке их среднего обилия в пойме.

Сравнение сезонных вариантов населения и динамики численности видов

С помощью индекса Жаккара–Наумова (Бурский, 2002) мы рассчитали попарные коэффициенты сходства 43 сезонных вариантов населения птиц, соответствующих населению каждого биотопа за каждую из декад. Наглядную схему их отношений построили методом многомерного неметрического шкалирования. Для выявления иерархиче-

ской структуры сходства применили кластерный анализ (метод Уорда).

Для выявления типов сезонной динамики отобрали виды с наиболее представительной выборкой (более 50 встреч негнездящихся особей; табл. 2): 43 значения обилия каждого из них трансформировали в квадратный корень и выразили в относительных единицах:

$$I_{ij} = \sqrt{d_{ij}/\sum_j d_{ij}}$$

где d_{ij} – плотность видовой популяции в i -ю декаду в j -м биотопе. На основе полученных показателей рассчитали индекс Жаккара–Наумова между парами видов. Извлечение квадратного корня из обилия позволило в большей степени учесть сходство набора вариантов населения, в которые входили сравниваемые виды. Перевод в относительные единицы дал возможность сравнить пространственно-временное распределение видов безотносительно к их численности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственно-временная
динамика обилия видов

Видовой состав и экологические особенности видов

На учетах отметили 62 вида птиц (табл. 1). Для 39 видов подтверждено гнездование на пробной площади, 6 видов гнездились на ней в другие годы, 11 гнездятся в прочих местообитаниях региона. У 4 видов гнездовой ареал расположен севернее района исследований, и они появляются в нем только во время пролета. Еще 2 вида – залетные, гнездящиеся южнее района исследований.

Основываясь на литературных данных (Птицы Советского союза, 1954, 1954а; Рогачева и др., 1991; Greenberg et al., 2008), мы разделили виды на три группы по дальности миграций. К оседлым и кочующим в зоне устойчивого снежного покрова отнесены 8 видов, к ближним мигрантам, зимующим вблизи “снеговой границы”, – 21 вид. Остальные 33 вида – дальние мигранты, у которых основная часть популяции проводит зиму в тропическом поясе. По типу питания 6 видов отнесены к преимущественно растительноядным, 25 – к преимущественно животнойядным, а у 30 видов питание смешанное (по: Птицы Советского Союза, 1954, 1954а; Птушенко, Иноземцев, 1968; Рябицев, 2008; табл. 2).

Концентрация миграционных потоков

Некоторые виды в низкой пойме были представлены почти исключительно транзитными птицами. Они не останавливались для сбора корма и, по-видимому, попадали в ивняки вынужденно и на короткое время. В пользу этого может свидетельствовать тот факт, что эти виды появляются в низкой пойме главным образом во время интенсивного пролета и не используют ее в другое время.

Чтобы выявить такую связь, мы рассчитали коэффициент корреляции Пирсона между долей транзитных особей и показателем концентрации в низкой пойме. Оба ряда показателей трансформировали для приведения распределения долей к нормальному (Fowler, Cohen, 1995). Расчет корреляции проводили с весовыми коэффициентами, обратно пропорциональными стандартной ошибке оценки обилия в каждую из декад.

Значимую положительную корреляцию продемонстрировали пухляк ($r = 0.83, p < 0.05, t = 3.60$), московка ($r = 0.99, p < 0.00001, t = 17.11$), поползень ($r = 0.86, p < 0.05, t = 3.37$) и чиж ($r = 0.93, p < 0.001, t = 6.05$). Вероятно, эффект концентрации сказывался и на других видах. Однако их миграционные потоки не столь заметны, и поэтому доля отмеченных на учете транзитных особей плохо отражает напряженность перемещений.

Диаграмма сходства пространственно-временного распределения видов (рис. 2) позволяет выявить основные характеристики их сезонной динамики. Значения фактора 1 отражают различия по срокам массового пребывания в пойме. У видов, расположенных в левой части диаграммы, они приходятся на июнь, в правой части диаграммы – на сентябрь. Фактор 2 положительно связан со средней за сезон удаленностью местообитаний вида от Енисея.

Типы динамики выделяли в первую очередь на основе сходства сезонных изменений обилия видов в обследованных биотопах (рис. 2). Дополнительно учитывали сходство гнездового размещения птиц, а также характер их пребывания в пойме (гнездование, кочевки, пролет; табл. 2). На основе этих характеристик модельные виды подразделили на 10 типов, которые для краткости названы по характерным представителям. Виды, не включенные в многомерное шкалирование из-за небольшого числа встреч, отнесены к тому или иному типу предположительно с учетом литературных сведений по их сезонной динамике (Рогачева и др., 1991). Это позволило расширить состав групп для последующего сравнения.

На рис. 3 и 4 показаны изменения суммарной численности для каждого типа сезонной динамики. В обобщенном виде эти изменения отражают динамика разнообразия (рис. 5) и среднего положения (рис. 6) заселяемых птицами биотопов. Ниже мы приводим краткое описание характерных черт сезонной динамики каждого типа, сопоставляя их с литературными данными по срокам пребывания в регионе (Рогачева и др., 1991), питанию и миграциям (табл. 2).

Тип динамики камышевки-барсучка (белая трясогузка, камышевка-барсучок, певчий сверчок, варакушка, камышевая овсянка). Виды, облигатно связанные с лугово-кустарниковыми околоводными станциями, наиболее представленными в низкой пойме. Заселение оптимального биотопа и период массового гнездования смещались на поздние сроки из-за половодья. Рано прилетающие птицы пережидали его в высокой пойме, где могли начать гнездиться у границы затопления или по берегам стариц, озер и проток. После окончания гнездования концентрировались в ивняках и практически не встречались в высокой пойме, за исключением периода осеннего пролета (рис. 3, 6). Покидают регион сравнительно поздно – в сентябре.

Тип динамики таловки (таловка, зеленая пеночка, соловей-красношейка, сибирский дрозд, садовая камышевка, обыкновенная чечевича; по-видимому, также садовая славка, ширококлювая и серая мухоловка, соловей-свистун). Дальние

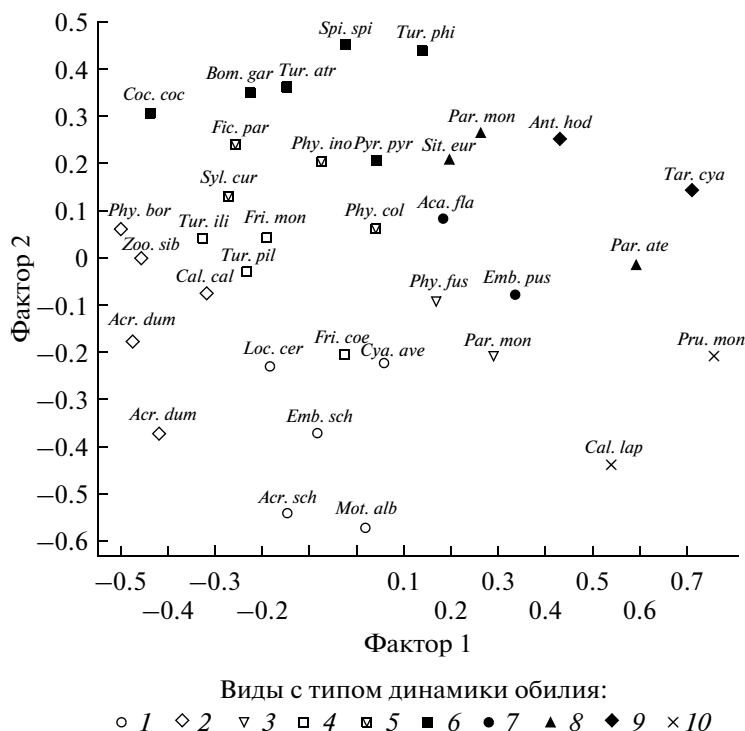


Рис. 2. Типология пространственно-временной динамики видов в пойме: 1 – тип камышевки-барсучка, 2 – тип таловки, 3 – тип веснички, 4 – тип рябинника, 5 – тип зарнички, 6 – тип чернозобого дрозда, 7 – тип овсянки-крошки, 8 – тип пухляка, 9 – тип пятнистого конька, 10 – тип сибирской завирушки; *Aca. fla* – обыкновенная чечетка, *Acr. dum* – садовая камышевка, *Acr. sch* – камышевка-барсучок, *Ant. hod* – пятнистый конек, *Bom. gar* – свиристель, *Cal. cal* – соловей-красношейка, *Cal. lap* – лапландский подорожник, *Car. ery* – обыкновенная чечевица, *Coc. coc* – дубонос, *Sya. sve* – варакушка, *Emb. pus* – овсянка-крошка, *Emb. sch* – камышевая овсянка, *Fic. par* – малая мухоловка, *Fri. coe* – яблук, *Fri. mon* – юрок, *Loc. cer* – певчий сверчок, *Mot. alb* – белая трясогузка, *Par. ate* – московка, *Par. mon* – пухляк, *Phy. bor* – таловка, *Phy. col* – теньковка, *Phy. fus* – бурая пеночка, *Phy. ino* – зарничка, *Pyr. pyr* – снегирь, *Pru. mon* – сибирская завирушка, *Tar. cya* – синехвостка, *Tur. atr* – чернозобый дрозд, *Tur. ili* – белобровик, *Tur. phi* – певчий дрозд, *Tur. pil* – рябинник, *Sit. eur* – обыкновенный поползень, *Spi. spi* – чиж, *Syl. cur* – славка завирушка, *Zoo. sib* – сибирский дрозд.

мигранты, гнездящиеся почти исключительно в богатых лесо- и луго-кустарниковых биотопах высокой поймы. Отличаются поздними сроками прилета (конец мая–начало июня) и ранними сроками отлета (август–начало сентября). Все недолгое время пребывания в гнездовом ареале придерживались гнездовых местообитаний – ивово-черемухового комплекса и елово-ольховниковых лесов (рис. 3). Сезонная смена местообитаний практически не выражена: смещение в ивняки происходило только в конце осенней миграции (рис. 6), когда большая часть популяций уже покинула регион (рис. 4).

Тип динамики веснички (весничка, бурая пеночка; по-видимому, также горная, желтая и желтоголовая трясогузки, сибирский жулан, пятнистый сверчок, черноголовый чекан, обыкновенная каменка). Животные виды, связанные с открытыми и полуоткрытыми биотопами (лугами, кустарниковыми зарослями, переходными болотами). В гнездовой период представители группы придерживались ивово-черемухового

комплекса. По завершении гнездования численность значительно возросла (рис. 3): это указывало на иммиграцию из местообитаний за пределами левобережной поймы. Отлет на тропические зимовки сравнительно поздний, в первой половине сентября.

Тип динамики рябинника (рябинник, белобровик, яблук, юрок). Ближние мигранты со смешанным питанием. Прилетают рано (начало мая), гнездятся в широком спектре пойменных биотопов, а некоторые – и во вторичных лесах. Наивысшее обилие отметили в начале августа, при переходе от гнездования к кочевкам (рис. 4), которые сопровождалась концентрацией птиц в ивняках (рис. 3, 6). Позднее численность снижалась из-за рассредоточения птиц по лесным местообитаниям и другим частям ареала. Осенний отлет поздний: он завершается лишь в октябре.

Тип динамики зарнички (славка-завирушка, пеночка-теньковка, пеночка-зарничка, малая мухоловка; вероятно, также обыкновенная горихвостка). Преимущественно животные виды пой-

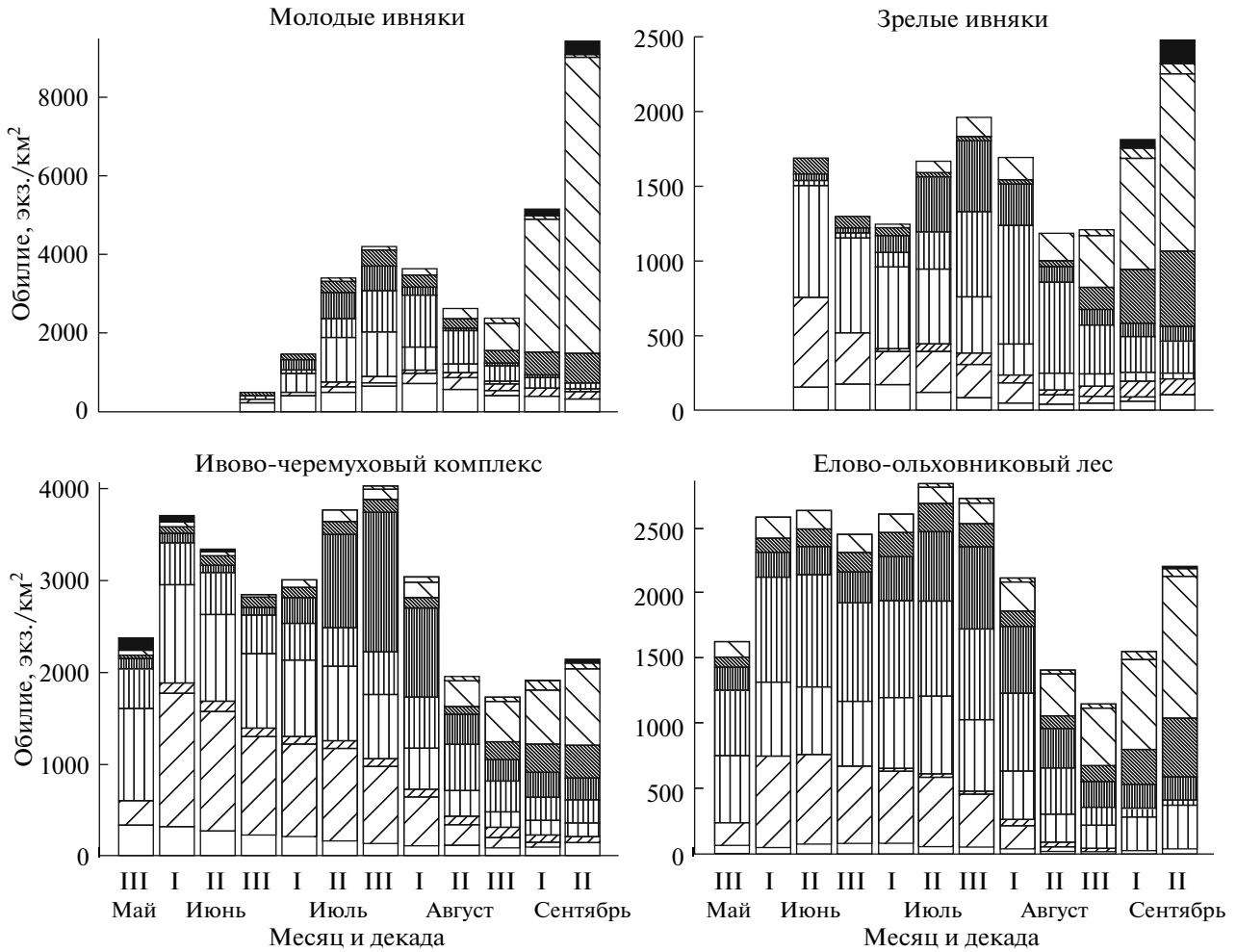


Рис. 3. Изменения суммарного обилия представителей 10 типов динамики плотности населения в четырех местообитаниях поймы р. Енисей. 1–10 – как на рис. 2.

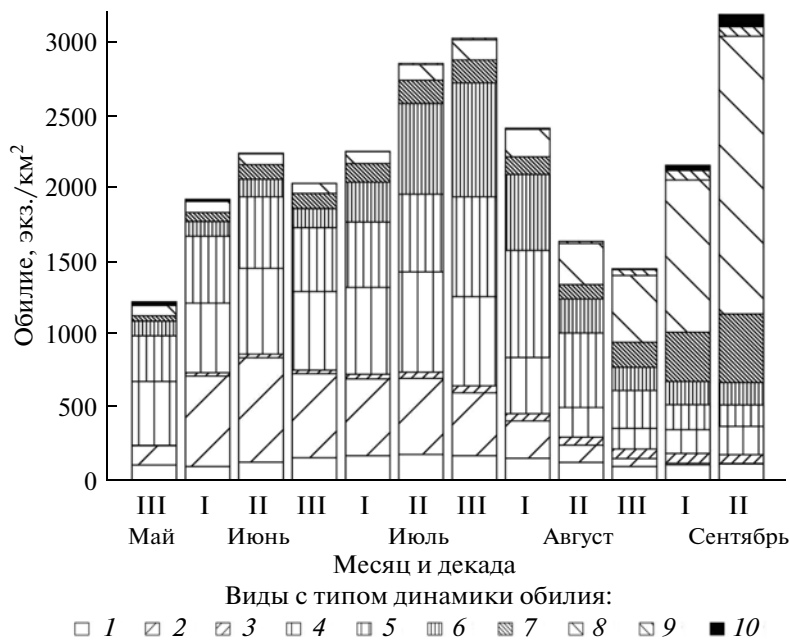


Рис. 4. Изменения среднего обилия представителей 10 типов динамики в пойме р. Енисей. 1–10 – как на рис. 2.

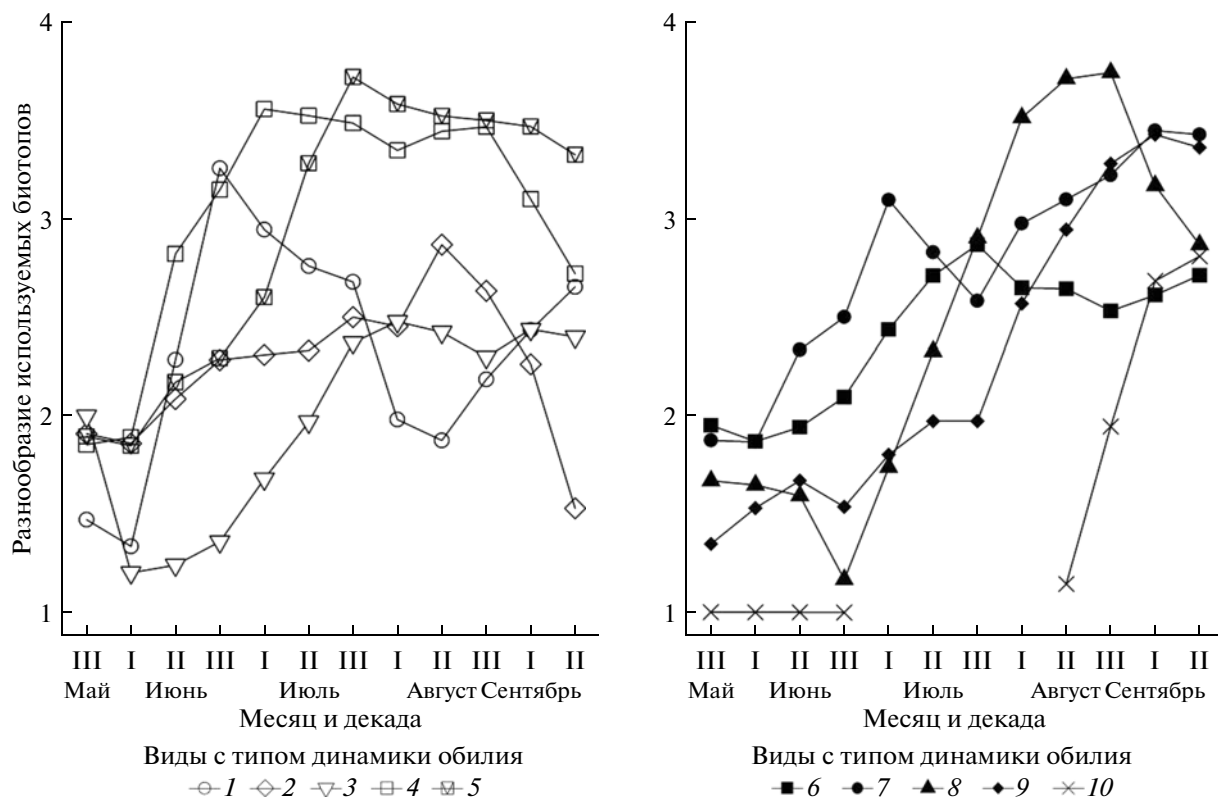


Рис. 5. Изменения разнообразия используемых биотопов у представителей различных типов динамики. 1–10 – как на рис. 2.

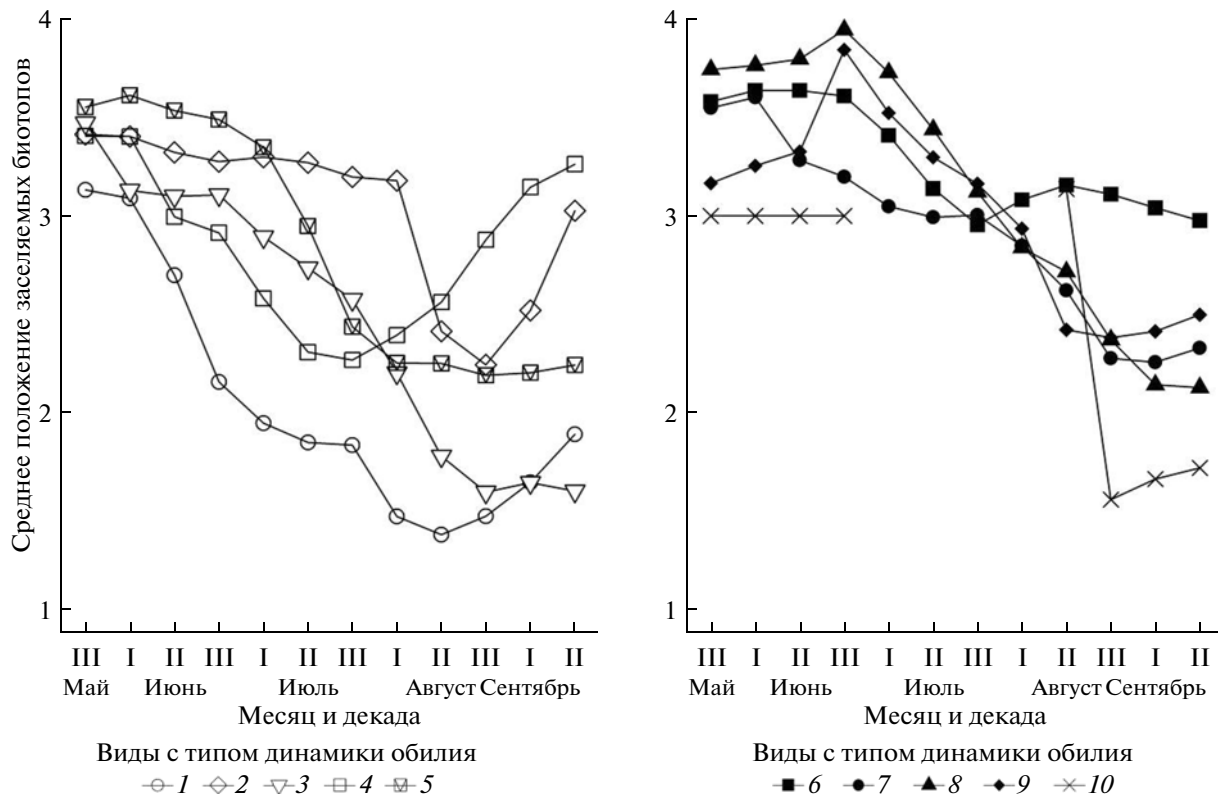


Рис. 6. Сезонные изменения биотопического распределения в пойме у представителей различных типов динамики. 1–10 – как на рис. 2.

менных лесов и наиболее богатых надпойменных местообитаний (гарей, долин притоков). Были многочисленны на гнездовании в высокой пойме, но максимальная численность достигалась уже после завершения размножения (рис. 4) – по-видимому, прежде всего за счет иммиграции. В это время наиболее предпочитаемым биотопом становились ивняки. Напротив, в елово-ольховниковом лесу обилие группы снижалось (рис. 3), а в надпойменных биотопах сокращалось до минимума (Рогачева и др., 1991). Все представители – дальние мигранты, однако часть зимнего ареала у большинства видов лежит в субтропиках, а в тропическом поясе приходится на горные районы. Прилетают и улетают в средние сроки: массовое пребывание в гнездовом ареале – с конца мая по первую половину сентября.

Тип динамики чернозобого дрозда (свиристель, чернозобый дрозд, певчий дрозд, ополовник, чиж, дубонос). Виды высокой поймы и богатых надпойменных лесов, использующие растительные корма. Большинство представителей – ближние мигранты, появляющиеся в регионе не позднее начала мая. Некоторые виды могут оставаться в нем круглый год. Наивысшую гнездовую плотность всех видов отметили в елово-ольховниковом лесу. Резкий подъем численности в пойме происходил в начале послегнездовых кочевок. Он был обусловлен массовой иммиграцией из надпойменных биотопов (Рогачева и др., 1991) и сопровождался кратковременным повышением обилия в низкой пойме (рис. 3, 6). Позднее численность группы снижалась в связи с кочевками по ареалу. В конце лета и осенью предпочитаемым биотопом стал ивово-черемуховый комплекс. Отлет происходит не ранее октября.

Тип динамики овсянки-крошки (обыкновенная чечетка, обыкновенный снегирь, овсянка-ремез, овсянка-крошка; возможно, также желтобровая овсянка). Птицы со смешанным питанием, преобладают ближние мигранты. Предпочитаемые гнездовые биотопы – вторичные леса, леса центральной поймы и долин мелких притоков, окраины переходных болот. В послегнездовое время представители группы частично перемещались в более открытые местообитания: ивово-черемуховый комплекс и ивняки (рис. 3, 6). Первый пик обилия отметили в начале послегнездовых кочевок, а второй – во время осенней миграции. Перелетные виды покидают регион в сентябре–октябре.

Тип динамики пухляка (пухляк, московка, обыкновенный поползень; вероятно, также сероголовая гаичка, желтоголовый королек, длиннохвостая синица, пищуха и сибирская чечевица). Виды хвойных фитоценозов со смешанным или растительным питанием. Предпочитают гнездиться в коренной тайге, старых гарях и лесах высокой поймы. Большинство представителей группы – оседлые виды; ближние мигранты прилетают ра-

но, не позднее начала мая. Начиная с середины июля обилие группы многократно возрастало, главным образом из-за массовых кочевок, связанных с расселением молодых птиц по ареалу. Во время интенсивной миграции многие виды скапливались в молодых ивняках (рис. 3), однако основная часть популяций оставалась в предпочитаемых гнездовых местообитаниях (Рогачева и др., 1991). Частичный отлет происходит не ранее ноября, но почти все представители могут оставаться в регионе круглогодично.

Тип динамики пятнистого конька (пятнистый конек, синехвостка; вероятно, также корольковая пеночка, мухоловка-касатка (на учетах в пойме не отмечена), оливковый дрозд, пестрый дрозд). Представители таежного орнитокомплекса, дальние мигранты со средними сроками пребывания в гнездовом ареале (со второй половины мая по начало сентября). Часть видов осенью используют растительные корма, но основу питания составляют беспозвоночные. На гнездовании в пойме отсутствовали. В периоды линьки и пролета в пойму перемещалась лишь небольшая доля популяций этих видов, а основная часть оставалась в надпойменных биотопах (Рогачева и др., 1991). В пределах пробной площади придерживались главным образом высокой поймы. Появление мигрирующих птиц в ивняках, по-видимому, отчасти обусловлено эффектом концентрации вдоль водной преграды.

Тип динамики сибирской завирушки (рогатый жаворонок, сибирская завирушка, лапландский подорожник, полярная овсянка). Транзитные мигранты со смешанным питанием, гнездящиеся в открытых местообитаниях лесотундры и северной тайги. Использовали пойму для миграций и кормовых остановок в мае–июне и августе–сентябре (рис. 4). Использовали преимущественно приречные биотопы: прирусловой вал весной и ивняки осенью (рис. 3).

Пространственно-временная структура населения

Кластерный анализ позволил разделить сезонные варианты населения поймы на 2 класса, 4 подкласса и 7 групп (рис. 7). Класс I объединил варианты населения с преобладанием местных гнездящихся птиц. В вариантах населения класса II значительную долю составляли птицы из надпойменных биотопов, массово иммигрирующие в пойму со второй половины лета.

Класс I. Подкласс 1. Местное население низкой поймы. Включает единственную группу 1а, объединяющую орнитоценозы ивняков в начале гнездового периода. В них преобладали виды с типами динамики камышевки-барсучка и рябинника и практически отсутствовали птицы надпойменных лесов (рис. 3).

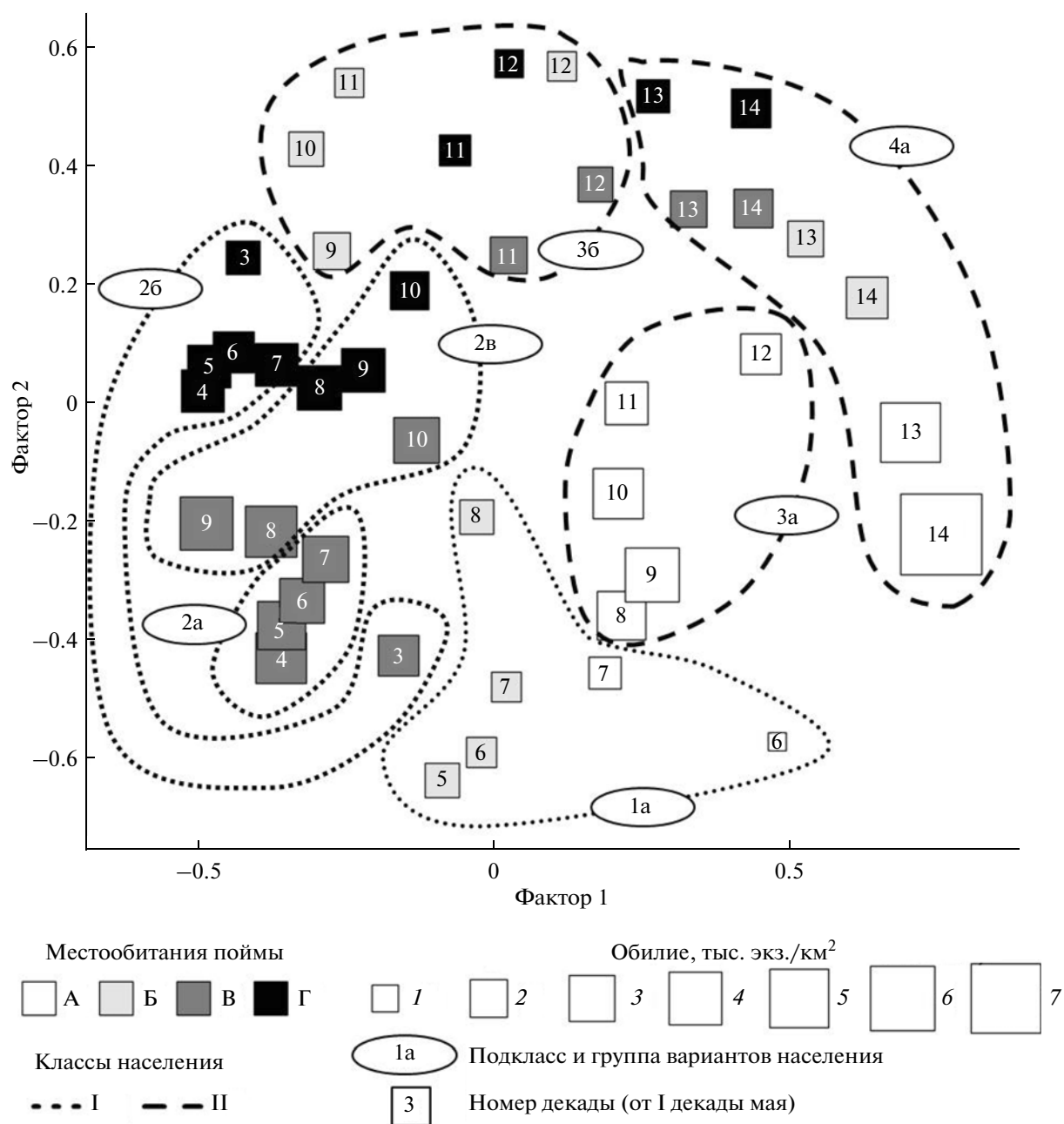


Рис. 7. Типологическая структура сезонных вариантов населения местообитаний поймы. А–Г – как на рис. 1.

Подкласс 2. Местное население высокой поймы. В ивово-черемуховом комплексе доминировали виды с типом динамики таловки (2а). Елово-ольховниковые леса (в конце весеннего пролета – вся высокая пойма) отличались повышенной долей видов с типами динамики зарнички и темнозобого дрозда (2б). Эти группы преобладают в первой волне иммиграции из вторичных лесов (рис. 3); с ее началом все население высокой поймы объединилось в единый комплекс (2в).

Класс II. Подкласс 3. Население периода позднелетних кочевков. Группа 3а включает варианты

населения молодых ивняков. Разгар гнездования местных видов (преобладал тип камышевки-барсучка) совпадал по срокам с массовыми кочевками птиц высокой поймы (тип рябинника) и вторичных биотопов (тип чернозобого дрозда). В других местообитаниях поймы (3б), наряду с видами вторичных лесов, значительную долю населения стали составлять таежные виды (тип пухляка). Участие в населении пойменных видов, напротив, постепенно снижалось.

Подкласс 4. Население периода осенней миграции. Включает варианты населения всех биотопов

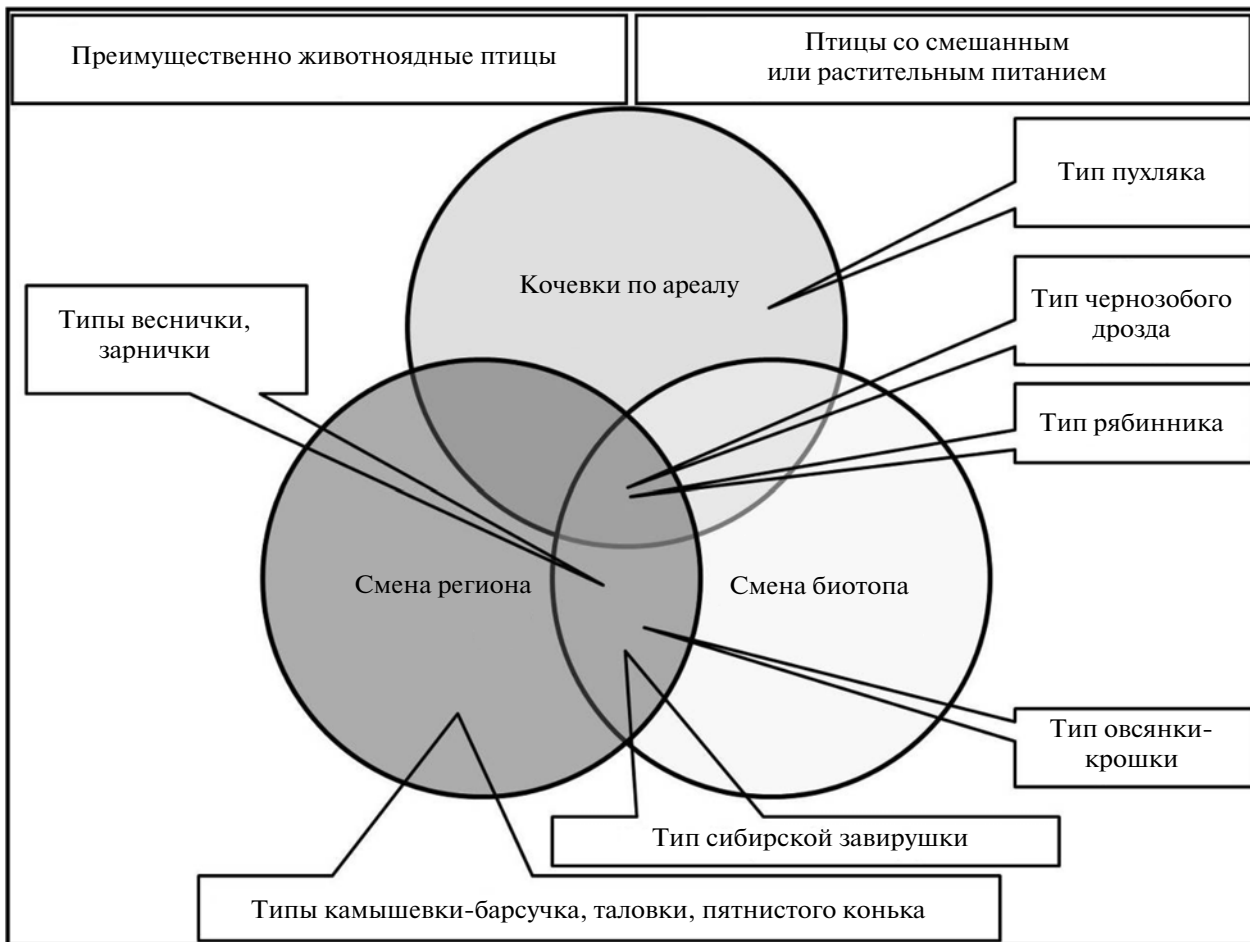


Рис. 8. Варианты смены участка обитания и их возможные сочетания. Выноски указывают, какое из сочетаний характерно для всех или большинства представителей в каждом типе сезонной динамики (см. рис. 2). В левой части диаграммы – группы видов с животным питанием, в правой части – с растительным или смешанным питанием, в средней части – группы, неоднородные по типу питания.

поймы (4а), в которых преобладали виды тайги (тип пухляка), гарей и переходных болот (типы чернозобого дрозда, овсянки-крошки).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные виды воробьиных демонстрировали многообразные стратегии использования биотопов – от строгой привязанности к единственному местообитанию до резкой смены предпочтений в течение сезона. Перемещения между различными станциями не ограничивались пределами поймы: на это указывала массовая иммиграция птиц из местообитаний коренного берега. Различные типы видовой динамики включали то или иное сочетание трех возможных вариантов смены участка: перемещение в другие биотопы, перераспределение по гнездовому ареалу и отлет из региона размножения (рис. 8).

Население обследованных местообитаний поймы сильнее всего различалось в период мас-

сового гнездования (рис. 7). В первую очередь, это связано с тем, что во время размножения большинство видов заселяли более узкий спектр местообитаний, чем в периоды линьки и миграций (рис. 5). Пространственная сегрегация во время гнездования обусловлена несколькими причинами. Во-первых, период размножения предъявляет ряд специфических требований, таких как хорошо предсказуемая обеспеченность кормом, наличие подходящих мест для расположения гнезда (Михеев, 1996; Alatalo, 1981; Block, Brennan, 1993). Во-вторых, гнездование приурочено к наиболее благоприятному времени года, когда обилие и доступность большинства кормовых ресурсов (прежде всего беспозвоночных – насекомых, паукообразных, червей и др.) максимальны во всех биотопах. Позднее, с середины лета, эти показатели постепенно снижаются (Королькова, 1966; Михеев, 1996), и некоторые биотопы могут уже не обеспечивать потребностей птиц – особенно с учетом того, что в результате размножения их чис-

ленность существенно возрастает. Одновременно снимаются специфические ограничения на выбор участка. Все это создает предпосылки для расширения спектра используемых местообитаний или смены биотопических предпочтений.

Мы считаем, что наши данные согласуются с общепринятыми представлениями о ведущей роли кормового фактора в послегнездовых перемещениях птиц (Hutto, 1985; Blake, Hoppes, 1986; Johnson, Sherry, 2001). Мы можем восстановить вероятную динамику кормовой базы, исходя из общих представлений о фенологии используемых птицами беспозвоночных и растений.

Пойменные биотопы отличаются повышенной первичной и вторичной продукцией (Mosley et al., 2006). Во-первых, это связано с привнесением биогенных элементов полыми водами, что обеспечивает высокое богатство почв (Максимов, 1974; Бурский, 2002). В свою очередь, богатство почв положительно связано с обилием почвенной фауны (Рыбалов, Воробьева, 2002) и косвенно — с обилием других групп беспозвоночных (Королькова, 1966). Во-вторых, в древостое преобладают листовенные породы, первичная продукция которых выше, чем у хвойных (Швиденко и др., 2007). Это создает благоприятные условия для разнообразных беспозвоночных-дендробитонтов, прежде всего филофагов (MacArthur, 1959). Высокое обилие животных кормов в пойменных местообитаниях по сравнению с ландшафтами плакоров подтверждается многими специальными исследованиями (Mosley et al., 2006).

Богатство почв уменьшается по мере удаления от Енисея, и особенно резко — при переходе на коренной берег, не испытывающий влияния половодья. В таежных местообитаниях плодородие почв минимально, а древостой образован преимущественно хвойными деревьями. По-видимому, среди биотопов региона они отличаются самым низким обилием животных кормов.

Во вторичных биотопах богатство почв повышается благодаря привнесению минеральных элементов с золой, а в лесах по долинам мелких притоков и на окраинах болот — благодаря водному стоку с окружающей территории. Доля листовенных пород в этих фитоценозах существенно выше, чем в коренной тайге. По-видимому, обилие беспозвоночных в этих местообитаниях также превосходит показатели зональных биотопов, хотя и не достигает уровня поймы.

Различные типы ландшафта различаются не только численностью беспозвоночных, но и особенностями его сезонной динамики. Листовенные породы и травянистые растения отличаются наибольшими сезонными колебаниями продукции, которые связаны с ежегодным отмиранием зеленой фитомассы. При этом спад продуктивности к концу лета быстрее происходит в местообитаниях с бедными почвами (Королькова, 1966; Рафес,

1968). Поэтому можно предположить, что период высокого обилия животных кормов в енисейской пойме длится дольше, чем во вторичных лесах, а в пределах поймы уменьшается по мере удаления от Енисея. При этом его начало может смещаться на более поздние сроки из-за задержки вегетации, вызванной половодьем (Максимов, 1974).

Вечнозеленые побеги хвойных деревьев и стабильные микроклиматические условия зональных местообитаний обеспечивают относительное постоянство численности беспозвоночных в течение года (MacArthur, 1959; Бурский, 2002). Поэтому обилие животных кормов в коренной тайге, вероятно, в течение сезона меняется слабее, чем в других типах биотопов.

Большая часть растительных кормов становится доступной не раньше конца июля. Исключение составляют почки, пыльники, рано созревающие семена некоторых травянистых растений. Они составляют основу летнего питания некоторых растительноядных птиц, хотя большинство видов во время гнездования использует беспозвоночных, по крайней мере, для выкармливания птенцов (Птушенко, Иноземцев, 1968; Михеев, 1996; Рябицев, 2008). Роль растительных кормов возрастает по мере приближения осени. Многие из них обильны и в низкопродуктивных биотопах. Надпойменные леса богаты ягодами кустарничков (черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), голубики обыкновенной (*V. uliginosum*) и др.), семенами кедра (*Pinus sibirica*), ели, березы. Высокая пойма также отличается большим разнообразием растительных кормов: ягод деревьев и кустарничков (черемухи обыкновенной, рябины сибирской (*Sorbus sibirica*), смородины черной (*Ribes nigrum*), смородины красной (*R. rubrum*)), семян хвойных, ольхи, ольховника и березы, а также злаков и разнотравья. В низкой пойме созревает обильный урожай семян крапивы и злаков.

Динамика различных экологических групп птиц хорошо согласуется с предполагаемыми изменениями их кормовой базы. По-видимому, снижение суммарной гнездовой плотности воробьиных в ряду “пойма — гари — тайга” в первую очередь отражает соотношение запасов животных кормов. Послегнездовая смена местообитаний наиболее характерна для видов, населяющих сравнительно низкопродуктивные смешанные леса или открытые биотопы. Эти птицы отличаются ранним прилетом и (или) поздним отлетом. По-видимому, последовательная смена источников кормовых ресурсов с неодинаковой динамикой способствует продлению пребывания в регионе. Непродолжительность летнего пика обилия беспозвоночных в гнездовом биотопе приводит к тому, что по завершении размножения птицы вынуждены перемещаться в более продуктивные местообитания (из надпойменных биотопов — в пойменные, из елово-ольховникового леса — в

ивово-черемуховый комплекс и низкую пойму). Животнойядные виды (типы зарнички, веснички) остаются в них вплоть до отлета, тогда как птицы со смешанным или растительным питанием (типы рябинника, чернозобого дрозда, овсянки-крошки) по мере перехода на растительные корма совершают миграции в зависимости от их урожая. Они могут перемещаться в местообитания коренного берега и мигрировать в другие части ареала. На пробной площади большинство из них концентрировались в лесной части поймы, где были доступны ягоды и семена деревьев. В низкой пойме оставались в основном птицы, в питании которых большую роль играют семена трав (тип овсянки-крошки). Высокопродуктивные местообитания поймы также активно используются транзитными мигрантами (тип сибирской завирушки), для которых они служат главным ландшафтным руслом перелетов.

В коренной тайге сезонный спад обилия беспозвоночных выражен слабо, поэтому данный биотоп обеспечивает достаточно длительное пребывание связанных с ним видов-мигрантов (тип пятнистого конька). Смены предпочтений в послегнездовое время у них не происходит, но спектр заселяемых биотопов расширяется: часть популяций многих видов перемещается в пойму. Растительные корма используются этой группой факультативно. Напротив, у видов с типом динамики пухляка семенные корма с конца лета играют первостепенную роль. Их поиск не требует смены местообитания, однако нерегулярность урожая приводит к кочевкам по ареалу, в ходе которых птицы могут кратковременно задерживаться в нехарактерных станциях.

Специализированные виды высокопродуктивных лесокустарниковых биотопов (тип таловки) используют местообитания с продолжительным периодом высокого обилия кормов. Гнездовые биотопы практически полностью обеспечивают их потребности в гнездовом ареале, продолжительность пребывания в котором невелика. У многих представителей линька переносится в районы зимовок и пролета, расположенные в благоприятном тропическом и субтропическом поясах (Птицы Советского Союза, 1954, 1954а). Кочевки отсутствуют; потребление растительных кормов у большинства видов факультативно, а их поиски не выходят за пределы гнездовых биотопов. Смещение в ивняки во время миграции выражено слабо.

Тип камышевки-барсучка — сборная группа, объединяемая высоким гнездовым предпочтением низкой поймы. Богатые гнездовые биотопы сохраняют свою приоритетность все время пребывания в гнездовом ареале, однако их доступность ограничена половодьем. Поздний прилет камышевки-барсучка и певчего сверчка приурочен к сходу полых вод и появлению необходимых им высокотравных зарослей. Другие виды (белая трясогузка, варакуш-

ка, камышевая овсянка) отличаются долговременным использованием гнездового ареала. Раннему прилету способствует использование высокой части поймы в начале сезона, а продление пребывания осенью может достигаться использованием растительных кормов.

Мы предполагаем, что степень биотопической пластичности животнойядных птиц также связана с условиями зимовок вида. Дальние мигранты используют гнездовой биотоп в наиболее благоприятный период года и зимуют преимущественно в экваториальном и субэкваториальном поясах. Хорошая предсказуемость обилия ресурсов в течение всего годового цикла способствует углублению специализации к определенным видам кормов и способам их сбора (Пианка, 1981). Вероятно, эта специализация делает невыгодной смену местообитаний и тем самым ограничивает биотопическую пластичность. Напротив, у птиц, зимующих в умеренной или субтропической зоне, а также в горных районах тропиков, условия зимовок более суровы. Это может способствовать генерализации трофических адаптаций, которая, в свою очередь, создает предпосылки для биотопической пластичности.

В обобщенном виде сезонную динамику ресурсов поймы отражает смена состава орнитоценозов. Класс населения I, в котором преобладают гнездящиеся пойменные виды, формируется в период нарастания и максимума обилия животнойядных кормов (1а, 2а, 2б на рис. 7). С начала июля, из-за раннего спада продуктивности в ряде надпойменных биотопов, население высокой поймы пополняется иммигрирующими выводками и завершившими размножение особями (2в). Класс населения II соответствует периоду спада обилия и доступности беспозвоночных; поток иммигрантов в пойму усиливается. При этом обособляются два орнитокомплекса: в прибрежной (3а) и внутренней (3б) частях поймы. Во внутренней части доминирование переходит от насекомоядных птиц к видам со смешанным питанием, а плотности населения постепенно сокращается. В прибрежной части плотность возрастает за счет потребителей беспозвоночных, а также из-за концентрации мигрантов. К началу осени в пойме складывается единый орнитокомплекс (4а), в котором преобладают кочующие оседлые птицы со смешанным питанием, а доля животнойядных видов невелика. Сходные изменения, но в обратном порядке и с поправкой на половодье, характерны для населения птиц в весенний период. Они проходят более стремительно и на декадных интервалах прослеживаются лишь в общих чертах.

Благодаря пойменному режиму в долинах крупных рек формируются высокопродуктивные местообитания со своеобразной динамикой кормовых ресурсов. В период гнездования пойма поддерживает наиболее богатый видами орнитоценоз региона. Позднее она обеспечивает благо-

приятные условия для послегнездовых процессов (линьки, подготовки к миграции, кочевков и пролета), и используется не только местными видами, но и иммигрантами из биотопов коренного берега. По-видимому, сезонная смена местообитаний у биотопически пластичных видов способствует более полному использованию кормовых ресурсов региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит О.В. Бурского за руководство работой, помощь в обработке и обсуждении материалов, рецензента статьи за ряд ценных замечаний и комментариев, а также всех участников экспедиции на Енисейской экологической станции “Мирное” за разнообразную помощь и поддержку в работе.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (1-1614-а) и Президиума РАН (“Биоразнообразие”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В.*, 2002. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН. С. 21–7.
- Королькова Г.Е.*, 1966. Закономерности распределения животных в дубравах Теллермановского леса (лесостепная зона) // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. С. 113–145.
- Максимов А.А.*, 1974. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. 260 с.
- Михеев А.В.*, 1996. Биология птиц. Полевой определитель птичьих гнезд. М.: Топикал. 460 с.
- Одум Ю.*, 1975. Основы экологии. М.: Мир. 751 с.
- Пианка Э.*, 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Птицы Советского Союза, 1954. Т. 5. Под общ. ред. Дементьева Г.П. и Гладкова Н.А. М.: Советская наука. 803 с. – 1954а. Т. 6. Под общ. ред. Дементьева Г.П. и Гладкова Н.А. М.: Советская наука. 792 с.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А.*, 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Издательство Московского Ун-та. 461 с.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.*, 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Рафес П.М.*, 1968. Роль и значение растительных насекомых в лесу. М.: Наука. 234 с.
- Рогачева Э.В.*, 1988. Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М.: Наука. 309 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И.*, 1991. Птицы Центрально-сибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы // Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 3–64.
- Рыбалов Л.Б., Воробьева И.Г.*, 2002. Население почвенных беспозвоночных в таежных экосистемах среднего течения реки Енисей // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН. С. 8–42.
- Рябицев В.К.*, 2008. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 634 с.
- Степанян Л.С.*, 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 727 с.
- Формозов А.Н.*, 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 310 с.
- Челинцев Н.Г.*, 2000. Математические основы учета животных. М.: Изд-во ГУ Центрохотконтроль. 431 с.
- Чернецов Н.С.*, 2010. Миграция воробьиных птиц. Остановки и полет. М.: Товарищество научных изданий КМК. 176 с.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г., Нильсон С.*, 2007. Материалы к познанию современной продуктивности лесных экосистем России // Базовые проблемы перехода к устойчивому управлению лесами России – учет лесов и организация лесного хозяйства. Материалы международного семинара (6–7 декабря 2007). Красноярск: Изд-во СО РАН. С. 7–37.
- Alatalo R.V.*, 1981. Habitat selection of forest birds in the seasonal environment of Finland // Ann. Zool. Fenn. V. 18. P. 103–114.
- Anders A.D., Faaborg J., Thompson F.R.*, 1998. Postfledging dispersal, habitat use, and home-range size of juvenile wood thrushes // Auk. V. 115. № 2. P. 349–358.
- Berthold P.*, 1993. Bird migration: a general survey. Oxford, N.Y., Tokyo: Oxf. Univ. Press. 239 P.
- Bilcke G.*, 1984. Seasonal changes in habitat use of resident passerines // Ardea. V. 72. P. 95–99. – 1984a. Residence and non-residence in passerines: dependence on the vegetation structure // Ardea. V. 72. P. 223–227.
- Blake J.G., Hoppes G.W.*, 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot // Auk. V. 103. № 2. P. 328–340
- Bloch W.M., Brennan L.A.*, 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications // Curr. Orn. V. 11. P. 35–91.
- Böhning-Gaese K., Oberrath R.*, 2003. Macroecology of habitat choice in long-distance migratory birds // Oecologia. V. 137. № 2. P. 296–303.
- Fowler J., Cohen L.*, 1995. Statistics for ornithologists. Norfolk: British Trust for Ornithology. 176 p.
- Greenberg R., Kozlenko A., Etersson M., Dietsch T.*, 2008. Patterns of density, diversity, and the distribution of migratory strategies in the Russian boreal forest avifauna // J. Biogeogr. V. 35. № 11. P. 2049–2060.
- Hutto R.L.*, 1980. Winter habitat distribution of migratory land birds in Western Mexico, with special reference to small foliage-gleaning insectivores // Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation. Washington: Smith. Inst. Press. P. 181–203. – 1985. Habitat selection by nonbreeding, migra-

- tory land birds // *Habitat selection in birds*. Orlando, Florida: Academic Press, Inc. P. 455–476 – 1985a. Seasonal changes in the habitat distribution of transient insectivorous birds in Southeastern Arizona: competition mediated? // *Auk*. V. 102. P. 120–132.
- Johnson M.D., Sherry T.W.*, 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica // *J. Anim. Ecol.* V. 70. P. 546–560.
- King D.I., Degraaf R.M., Smith M.-L., Buonaccorsi J.P.*, 2006. Habitat selection and habitat-specific survival of fledgling ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) // *J. Zool.* V. 269. P. 414–421.
- MacArthur R.H.*, 1959. On the breeding distribution pattern of North American migrant birds // *Auk*. V. 76. P. 318–325.
- Martin T.E., Karr J.R.*, 1986. Temporal dynamics of Neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods // *Wilson bull.* V. 98. № 1. P. 38–60.
- Mosley E., Holmes S.B., Nol. E.*, 2006. Songbird diversity and movement in upland and riparian habitats in the boreal mixedwood forest of northeastern Ontario // *Can. J. For. Res.* V. 36. P. 1149–1164.
- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Tomiašojč L.*, 1980. The combined version of the mapping method // *Bird census work and nature conservation*. Göttingen: Dachverband Deutscher Avifaunisten. P. 92–106.

SEASONAL DYNAMICS OF USING HABITAT OF THE YENISEY FLOODPLAIN BY PASSERINE BIRDS IN THE MIDDLE TAIGA ZONE

A. A. Morkovin

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: a-morkovin@yandex.ru

The seasonal dynamics of passerine birds in habitats of the Yenisey River floodplain (the middle taiga zone) and probable ecological and adaptive factors responsible for it were studied. From early May till mid-September (2008–2009), 62 species of passerines in a 50-ha model plot, which included all the common floodplain habitats, were counted. The comparison of the seasonal spatial and temporal distribution of the species allowed one to distinguish 10 types of the dynamics. These types differed in the duration of staying of the species in the nest area, the presence of nomadic movements, and the intensity of seasonal changes in biotopes. The following most important adaptive causes determining the seasonal strategies of the species were revealed: the nest habitat specialization, migration distances, and the composition of food ration. The seasonal changes in the composition of the population and habitat preferences of ecologically plastic species corresponded to the availability of food resources in the main landscapes of the study region.