

ВЛИЯНИЕ ДАЛЬНИХ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

© 2009 г. О. В. Бурский

Представлено академиком Д.С. Павловым 11.06.2008 г.

Поступило 20.06.2008 г.

Одна из острых экологических проблем – оценка глобальных изменений, происходящих как под влиянием хозяйственной деятельности, так и без участия человека [1]. Разрушение местообитаний – прямое, а также косвенное через нарушение пространственных связей приводит к сокращению популяций животных по всему миру [2]. Поэтому необходима система индикации, контроля таких изменений, которые могли бы дать сравнительную оценку ситуации в крупных регионах.

Птицы как индикаторная группа представляют особый интерес, поскольку изменения их численности несут информацию о состоянии обширных географических регионов. Как и другие позвоночные, они комплексно реагируют на среду обитания, а не на отдельные факторы, но значительно меньше ограничены географическими рубежами. Сообщества птиц разнообразны, многочисленны и сравнительно доступны для наблюдения. Поэтому многолетнее слежение за численностью популяций птиц признается перспективным направлением биологического мониторинга. Наиболее интересные результаты были получены при использовании этого индикатора для изучения влияния на экосистемы пестицидов [3] и глобального потепления [4].

Современные взгляды на проблему зависимости популяций воробьиных птиц от условий в районах гнездования и зимовки основываются на представлении о том, что во внегнездовой период ресурсы корма наиболее ограничены [5]. Перелетные популяции не составляют исключения, поскольку у большинства из них зимние ареалы значительно уступают летним по площади, а ресурсы ограничены обилием конкурентов [6]. В условиях сезонного изменения климата эволюция жизненного цикла птиц подчинена задаче компенсации зимней смертности [7]. Несмотря на логичность этих

утверждений, пока нет возможности продемонстрировать их на достаточно надежных фактах [8].

Длительные наблюдения за численностью популяций палеарктических птиц проводятся в разных частях Западной Европы (например, [9]). Они указывают на значительное сходство изменений в соседних популяциях [3]. Вместе с тем именно соседство и сходство поведения хорошо изученных популяций затрудняют выяснение того, где и когда они испытывают действие лимитирующих факторов. Поэтому нами изучалась динамика численности гнездовых популяций птиц в двух отдаленных географических точках Палеарктики: в Восточной Балтике и в Центральной Сибири. Итак, основная задача данного исследования состояла в оценке условий зимовок воробьиных птиц в различных регионах Старого света.

В качестве исходных материалов по Восточной Балтике использованы ежегодные данные о численности птиц, отловленных в течение сезона (с апреля по ноябрь) одними и теми же стационарными ловушками на Куршской косе Балтийского моря (55° с.ш., 21° в.д.). Эти данные по 36 многочисленным видам воробьиных за 22 сезона наблюдений (1960–1981 гг.) взяты из работы В.А. Паевского [3] и подвергнуты авторской обработке [10].

Данные по Центральной Сибири собраны автором [11] в енисейской средней тайге (62° с.ш., 89° в.д.). Птиц учитывали методом картирования территорий гнездящихся пар [12] на 18 пробных площадях, крайние из которых удалены на 30 км друг от друга. Составляя в сумме 450 га, они охватывали природное разнообразие местообитаний района. На этой площади за 15 лет наблюдений (1978–1993 гг.) получена оценка численности 67 видов воробьиных, из которых 27 наиболее обычных пригодны для анализа ежегодных флуктуаций.

Число птиц, отловленных или учтенных за сезон, у многих видов варьировало в широких пределах, указывая на мультипликативную природу процесса. В этом случае изменение логарифма численности является наиболее адекватной ха-

рактической [10]. Поэтому годовые изменения популяций оценивались стандартизованной разностью логарифмов численности между двумя соседними членами ряда. Долговременная динамика популяций – более сбалансированный аддитивный процесс, связанный с изменением емкости среды. Поэтому для характеристики популяционных трендов использован линейный коэффициент корреляции натуральных значений численности со шкалой времени.

Для поиска факторов, определяющих ежегодные популяционные флуктуации, выполнен предварительный анализ, основанный на корреляции видов по рядам динамики. В качестве меры для сравнения использован коэффициент линейной корреляции. Выявленные связи динамики с особенностями распространения и биологии видов уточнялись по общим и региональным сводкам ([13] и др.). Затем виды были объединены в группы на основе экологических особенностей, которые могли бы быть использованы для объяснения причин изменения численности. С помощью дисперсионного анализа по двум факторам, один из которых – годы, а другой – группы, получена оценка связи кратковременных изменений численности с предполагаемыми причинами. Для сравнения долговременных трендов составлены гистограммы распределения их значений среди видов регионального сообщества. Различие трендов по районам зимовки (после Z-трансформации) тестировано средствами дисперсионного анализа. Расчеты выполнены в программе STATISTICA 6.0 [14].

Корреляционный анализ показал значительное сходство межгодовых колебаний численности видов, зимующих в одном районе. Группировка балтийских популяций по 4 основным районам зимовки (табл. 1) объясняет 37.5% дисперсии

($F_{83, 672} = 4.86, p < 0.001$). Из них только 7.0% приходится на колебания, общие для всех видов и, вероятно, связанные с районом гнездования.

В пределах каждого района зимовки экологические условия неравноценны для видов с различной кормовой специализацией. Так, в группе оседлых и кочующих птиц сходной динамикой обладают древесные виды со смешанным питанием (“виды синичьих стай”). Специализированные потребители семян более связаны с плодоношением ели, березы, ольхи. В группе ближних мигрантов различным факторам подвержены птицы лесных и открытых местообитаний. Введение этих дополнительных условий позволяет сгруппировать данные в 6 классов, которые объясняют 48.7% дисперсии ($F_{125, 630} = 4.78, p < 0.001$).

Выборочные данные по отловам птиц подвержены высокой случайной вариации, но точность оценки возрастает пропорционально корню из средней численности выборки. Присвоение видам соответствующих относительных весовых коэффициентов при расчетах увеличило полноту объяснения того же дисперсионного комплекса из 6 классов до 61.0% ($F_{125, 630} = 7.89, p < 0.001$).

Аналогичный анализ динамики гнездовых популяций енисейской тайги (табл. 2) учитывает 33.4% изменений численности ($F_{83, 294} = 1.78, p < 0.001$) за счет группировки видов по 6 районам зимовки. Общая для всех видов доля вариации составляет 11.2% ($F_{13, 364} = 3.55, p < 0.001$). Взвешивание данных по надежности выборки повышает качество объяснения до 37.7% ($F_{83, 294} = 2.14, p < 0.001$). Нужно учесть, что недостаточная изученность зимовок большинства видов в Юго-Восточной Азии снижает возможность их локализации и подразделения. Вместе с тем взвешивание данных позволяет и в этой сборной группе обна-

Таблица 1. Связь ежегодных колебаний численности балтийских популяций (36 видов, 22 года) с районами зимовки

| Район зимовки | Вид | R^2 | F |
|----------------------------------|---|-------|---------|
| Вблизи места гнездования | <i>Spinus spinus</i> , <i>Regulus regulus</i> , <i>Parus ater</i> , <i>P. caeruleus</i> , <i>Pyrrhula pyrrhula</i> , <i>Garrulus glandarius</i> , <i>Chloris chloris</i> , <i>Aegithalos caudatus</i> , <i>Coccothraustes coccothraustes</i> | 19.3 | 2.01** |
| Средняя, Западная и Южная Европа | <i>Fringilla coelebs</i> , <i>Parus major</i> , <i>Fringilla montifringilla</i> , <i>Erithacus rubecula</i> , <i>Turdus philomelos</i> , <i>Anthus pratensis</i> , <i>Lullula arborea</i> , <i>Turdus iliacus</i> , <i>Motacilla alba</i> , <i>Emberiza citrinella</i> , <i>Turdus merula</i> | 37.5 | 6.29*** |
| Северная и Западная Африка | <i>Phylloscopus sibilatrix</i> , <i>Sylvia borin</i> , <i>Muscicapa striata</i> , <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , <i>Ficedula hypoleuca</i> , <i>Phylloscopus collybita</i> , <i>Sylvia communis</i> | 45.9 | 7.13*** |
| Восточная и Южная Африка | <i>Phylloscopus trochilus</i> , <i>Hippolais icterina</i> , <i>Anthus trivialis</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>S. nisoria</i> , <i>S. atricapilla</i> , <i>Carpodacus erythrinus</i> , <i>Lanius collurio</i> , <i>Oriolus oriolus</i> | 50.2 | 6.36*** |

Примечание. Здесь и в табл. 2: названия видов (по [15]) перечислены в порядке убывания численности. R^2 – доля внутригрупповой вариации, связанная с синхронными изменениями численности (%); F – критерий Фишера (уровень значимости: ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Таблица 2. Связь ежегодных колебаний численности центральносибирских популяций (27 видов, 15 лет) с районами зимовки

| Район зимовки | Вид | R^2 | F |
|---------------------------|---|-------|---------|
| Вблизи места гнездования | <i>Parus montanus</i> , <i>Sitta europaea</i> , <i>Pyrrhula pyrrhula</i> , <i>Acanthis flammea</i> | 47.3 | 2.90** |
| Средняя Азия, Европа | <i>Fringilla montifringilla</i> , <i>Turdus atrogularis</i> , <i>Turdus iliacus</i> | 22.9 | 0.63 |
| Северо-Восточный Китай | <i>Emberiza rustica</i> , <i>E. pusilla</i> | 65.6 | 2.06 |
| Юго-Западная Азия, Африка | <i>Phylloscopus collybita</i> , <i>Sylvia curruca</i> , <i>Phoenicurus phoenicurus</i> , <i>Saxicola torquata</i> | 54.0 | 3.79*** |
| Южная Азия | <i>Acrocephalus dumetorum</i> , <i>Emberiza aureola</i> , <i>Luscinia calliope</i> , <i>Carpodacus erythrinus</i> | 42.6 | 2.40** |
| Юго-Восточная Азия | <i>Phylloscopus inornatus</i> , <i>Anthus hodgsoni</i> , <i>Locustella certhiola</i> , <i>Muscicapa sibirica</i> , <i>Phylloscopus borealis</i> , <i>Zoothera sibirica</i> , <i>Locustella lanceolata</i> , <i>Ficedula parva</i> , <i>Phylloscopus proregulus</i> , <i>Turdus obscurus</i> | 12.7 | 1.41 |

ружить значимую общую вариацию (20.1%, $F_{13, 126} = 2.44, p < 0.01$).

В отношении долговременной динамики гнездовые сообщества в двух палеарктических регионах обнаружили значимые различия (рис. 1). У 36

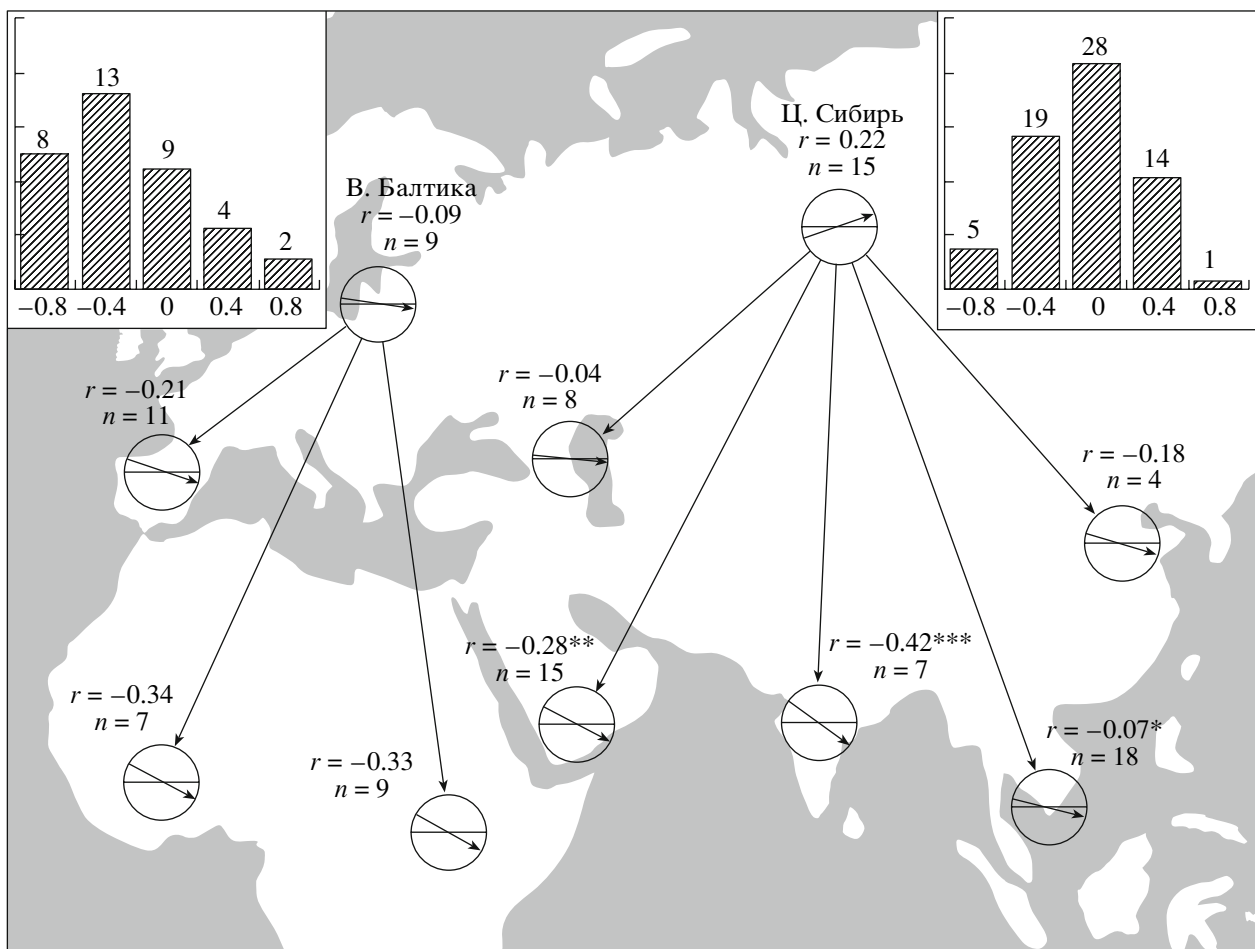


Рис. 1. Многолетние тренды популяций птиц Восточной Балтики и Центральной Сибири в зависимости от мест их зимовки. Столбчатые диаграммы показывают распределение числа видов (вверху) по градациям коэффициентов корреляции рядов динамики (внизу). Круговые диаграммы в основных местах зимовки тех же популяций показывают среднюю величину их многолетнего тренда: r – средний коэффициент корреляции рядов динамики (со значимостью отличия от видов, зимующих в гнездовой области), n – число изученных популяций.

балтийских популяций медианное значение тренда ниже, чем у 67 центральносибирских популяций (тест Манна–Уитни: $U = 911$, $p < 0.05$). Это справедливо также для оседлых видов в отдельности ($U = 33$, $p < 0.05$). В каждом регионе виды, зимующие вблизи мест гнездования, менее подвержены сокращению, чем мигранты. Тропические мигранты отличаются наибольшим снижением численности. Таким образом, значение популяционного тренда связано с широтой района зимовки (линейная регрессия, $F_{1,101} = 11.51$, $p < 0.001$). Частные особенности 10 рассмотренных районов зимовки объясняют не менее 19.0% различий долговременной динамики изученных популяций ($F_{9,93} = 2.42$, $p < 0.01$).

Результаты работы свидетельствуют о следующем.

1. Дальние пространственные связи гнездовых популяций палеарктических воробьиных птиц оказывают значимое и разностороннее влияние на их динамику.

2. Условия существования и запасы кормов в зимний период оказывают существенное, а при исключении случайной вариации – решающее влияние на ежегодные изменения численности.

3. Долговременная динамика – как следствие изменения емкости среды и некомпенсированного баланса рождаемости и смертности – также в значительной степени определяется условиями мест зимовки.

4. Расположение мест зимовки в тропической области – существенный фактор риска, способный приводить к сокращению популяции. Хозяйственная деятельность в районах с плотным народонаселением и растущая засушливость в связи с потеплением климата могут быть непосредственными причинами изменения численности видов.

5. Среди рассмотренных популяций наилучшим состоянием характеризуются птицы, проводящие зиму и лето в пределах Центральной Сибири – наименее нарушенного региона. Потепле-

ние, особенно выраженное в зимний период, могло способствовать росту численности этих популяций в последние десятилетия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соколов В.Е., Решетников Ю.С. В сб.: Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т пробл. экологии и эволюции РАН, 1997. С. 8–25.
2. Hanski I. The Shrinking World: Ecological Consequences of Habitat Loss. Book 14. Excellence in Ecology. Oldendorf; Luhe: Internat. Ecol. Inst., 2005. 307 p.
3. Паевский В.А. Демография птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. В. 125. 285 с.
4. Соколов Л.В. В сб.: Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Материалы Всерос. совещ. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 5–17.
5. Lack D. The Natural Regulation of Animal Numbers. L.: Oxford Univ. Press, 1954. 404 p.
6. Alerstam T., Högstedt G. // Ornithol. Scand. 1982. V. 13. P. 25–37.
7. Ricklefs R.E. In: Current Ornithology. N.Y.; L., 1983. V. 1. P. 1–32.
8. Greenberg R. In: Current Ornithology. N.Y.; L., 1986. V. 1. P. 281–307.
9. Marchant J.H., Hudson S.P., Whillington P. Population Trends in British Breeding Birds. Tring: British Trust Ornithol., 1990. 300 p.
10. Бурский О.В. // Экология. 1993. Т. 24. В. 3. С. 164–176.
11. Бурский О.В. В сб.: Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН, 2002. С. 218–307.
12. Tomiałojć L. Bird Census Work and Nature Conservation. Göttingen: Univ. Göttingen, 1980. P. 92–106.
13. Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 5/6.
14. StatSoft, Inc. STATISTICA. Data Analysis Software System, Vers. 6. 2001. www.statsoft.com.
15. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 727 с.