

УДК 574.34:57.022:591.543.43:591.526:598.288.5:59.087

## ВОЗРАСТНОЕ СООТНОШЕНИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ДРОЗДОВ, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В ЕНИСЕЙСКОЙ СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ

© 2011 г. О. В. Бурский, Е. Ю. Демидова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия  
e-mail: obourski@gmail.com; katya-parva@yandex.ru; batova\_olga@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2010 г.

Для оценки выживаемости 7 видов дроздов (*Zoothera*, *Turdus* spp.), совместно гнездящихся в пойме р. Енисей, использовано соотношение годовалых и более старых птиц в гнездовой популяции. Возраст определялся у части птиц по данным кольцевания в прошлые годы, у большинства — по признакам оперения. По частоте расхождений при повторном определении возраста разработан метод коррекции ошибок и смещения оценки возрастного соотношения. С учетом поправок полученные оценки адекватно отражают выживаемость трех многочисленных видов среднетаежной енисейской поймы. Сравнение их с оценками в других популяциях дроздов (Ricklefs, 1997) подтверждает закономерное снижение выживаемости взрослых с увеличением географической широты пребывания популяции в течение года. У мигрантов с общей областью гнездования различия по выживаемости связаны с различной широтой мест зимовки. Выживаемость может быть надежно предсказана по сочетанию минимальной среднемесячной температуры в области зимовки и годовой амплитуды среднемесячных температур в области гнездования ( $R^2 = 0.87$ ). Рассмотрены вероятные механизмы этой зависимости.

**Ключевые слова:** возрастное соотношение, птицы, дрозды (*Turdus*), демография, жизненный цикл, выживаемость, методы оценки, широтные градиенты.

Выживаемость взрослых особей служит ключевой демографической характеристикой вида, отражающей основные черты его жизненной стратегии в ответ на воздействие среды обитания (Шмальгаузен, 1939; MacArthur, Wilson, 1967; Stearns, 1976). Исследования популяций различных видов птиц показывают тенденцию к снижению выживаемости от экватора к полюсам (Ricklefs, 1983; Паевский, 1985; Curio, 1989; Karr et al., 1990). Однако сравнение близкородственных видов приводит к противоречивым результатам. Так, в популяциях некоторых неотропических дроздов получены оценки смертности взрослых птиц, сходные со значениями, известными для видов из умеренных широт (Karr et al., 1990). Широкая ревизия рода *Turdus* Нового Света, проведенная Риклефсом (Ricklefs, 1997), показала снижение выживаемости с возрастанием географической широты. Однако предметом изучения были, главным образом, оседлые популяции тропических и субтропических видов, тогда как данные из умеренных широт представлены всего одним видом.

Смертность взрослых птиц считается наиболее стабильным демографическим показателем популяции (Ricklefs, 1983; Паевский, 1985). Уже после первой зимы смертность сокращается до некоторой постоянной величины и сохраняется по крайней мере до тех пор, пока возрастная когорта

превышает 1% популяции (Паевский, 2008). Если численность не испытывает значительных межгодовых колебаний, то возрастная структура также остается стабильной. Пополнение популяции за счет годовалых птиц ежегодно компенсирует убыль старых, так что выживаемость взрослых можно оценить по соотношению  $A/(A + I)$ , где  $A$  — число старых особей (два года и более),  $I$  — число молодых (годовалых) птиц в гнездовой популяции (Ricklefs, 1997).

Эти две категории возраста у многих видов воробьиных различимы по деталям оперения — как правило, по отдельным не вылинявшим перьям, оставшимся от ювенильного наряда (Виноградова и др., 1976; Svensson, 1992; Clement, Hathway, 2000). Возрастное соотношение  $A/(A + I)$  в доступной выборке при известных допущениях может служить оценкой выживаемости взрослых особей в популяции. Применение этого метода к материалам музейных коллекций, однако, подвергалось критике в связи с неясной репрезентативностью данных (Conn et al., 2005). С другой стороны, прижизненное определение возраста по деталям оперения при отловах не всегда достоверно, и это вынуждает ограничивать анализ видами, для которых такая оценка наиболее надежна (Ricklefs, Rohwer, 2005).

Ошибки определения неизбежно возникают даже при работе с такими видами, возрастные признаки которых считаются надежными. Например, треугольные светлые пятна на кроющих крыла у дроздовых могут быть настолько сношены, что молодых птиц можно ошибочно отнести к старым. У таких видов, как сибирский и темнозобый дрозд, усиление яркой окраски, характерное для старых особей, иногда встречается и у молодых. Ошибки могут носить не только случайный, но и систематический характер, поскольку верность признаков возраста зависит и от самого возраста. Так, при отсутствии или нестандартном виде ювенильных перьев некоторых молодых птиц можно причислить к старым, но не наоборот. В результате несимметричных ошибок не исключено смещение оценки в сторону одного из возрастов.

Несмотря на возможность ошибок, оценка возраста по оперению намного более результативна, чем по возвратам меченых птиц — методу, надежность которого достигается ценой многократного, порой недостижимого увеличения выборки. Поэтому коррекция ошибок в визуальном определении могла бы способствовать получению массовых данных по возрастной структуре популяций.

Мы исследовали возрастное соотношение в популяциях семи видов дроздов родов *Turdus* и *Zoothera* в области их совместного гнездования в енисейской средней тайге: рябинника (*T. pilaris* L.), белобровика (*T. iliacus* L.), темнозобого (*T. ruficollis* Pall.), певчего (*T. philomelos* Brehm), оливкового (*T. obscurus* Gm.), пестрого (*Z. dauma* Lath.) и сибирского (*Z. sibirica* (Pall.)). Данные получены путем многолетних наблюдений за гнездовыми популяциями с применением массового отлова птиц. Все семь популяций совершают сезонные миграции, но географическая широта и условия их зимовки резко различаются. Целью работы были определение возраста, коррекция ошибок и сравнение выживаемости взрослых особей в популяциях в зависимости от условий в течение годового цикла, которые во многом определяются широтой пребывания.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Данные наблюдений

Работа выполнена в Центральной Сибири, на стационаре ИПЭЭ РАН “Мирное” в Туруханском р-не Красноярского края (62°20' с.ш., 89°00' в.д.). Отлов птиц проводили в пойме р. Енисей на площади, которая варьировала от 15 до 50 га в разные годы. Стандартные паутинные сети (длина 10 м, высота 3 м, ячей 16 мм) устанавливали в 50 м друг от друга по всей контрольной площади. Для работы обычно открывали по 20 сетей одновременно,

начиная в 20 ч. Их проверяли с интервалом в 1 ч и закрывали в 12 ч следующего дня. Таким образом, рабочие “сутки” составляли 16 ч, с перерывом в середине дня, когда перемещения птиц менее активны. Пойманных птиц кольцевали и обрабатывали по стандартной методике (Виноградова и др., 1976; Svensson, 1992). Многие гнездящиеся птицы получали также цветные метки. В течение 3–8 дней облавливали всю контрольную площадь; через 10 дней облов повторялся. Такие серии отловов проводили с конца мая—начала июня до конца июля—начала сентября.

В настоящей работе использованы материалы прижизненного осмотра птиц за период с 1989 по 2008 гг. Проанализированы 5719 поимок 5059 особей 7 видов, возраст которых определяли по деталям оперения и данным кольцевания в предыдущие годы.

### Оценка точности определения возраста

Определение возраста допускает некоторую, иногда существенную, вероятность ошибки, зависящую от выраженности признаков возраста, индивидуальной изменчивости, состояния оперения, опыта наблюдателя, условий освещения и многих других случайных обстоятельств. Оценка возраста — это вероятностное событие, имеющее два взаимоисключающих исхода: “верно” и “неверно”. Каждая оценка возраста одной и той же птицы — независимое наблюдение, если наблюдатель не знает о результатах предыдущих попыток такой оценки. Это условие соблюдается для всех птиц, кроме особей с метками прошлых лет. Результаты повторных независимых испытаний, каждое из которых имеет лишь два возможных исхода, описываются биномиальным распределением

$$P(x|n, p) = \{n! / [(n-x)! x!]\} p^x (1-p)^{n-x},$$

где  $P(x|n, p)$  — вероятность верного определения точно  $x$  раз из  $n$  независимых попыток при условии, что средняя вероятность верного определения равна  $p$ . Выражение в фигурных скобках называется биномиальным коэффициентом. Это число различных последовательностей из  $n$  объектов (независимых попыток), включающая  $x \leq n$  объектов типа 1 (“верно”) и  $n - x$  объектов типа 2 (“неверно”).

Повторные поимки одних и тех же особей в течение сезона можно использовать как основу для проверки точности определения возраста. Оценки возраста, скажем, в группе молодых птиц, пойманных по 5 раз каждая, должны иметь биномиальное распределение (рис. 1): сочетание из 5 верных определений каждой птицы как молодой, скорее всего, будет преобладающим, 4 верных определения и 1 ошибка также возможны, а большее число ошибок менее вероятно. Если к выборке добавить старых особей, пойманных по 5 раз,

вероятность определения птиц как “старых” также будет велика. Суммарная частота оценок возраста в данной смешанной выборке выразится двухвершинной кривой с преобладанием 5 оценок “молодая” или 5 оценок “старая”, тогда как особи с двойным определением (4 “молодая” + 1 “старая” и т.д.) займут промежуточные позиции. Их будет тем больше, чем вероятнее ошибка, и больше со стороны той возрастной группы, признаки которой легче допускают двойное толкование.

Составим общую модель соотношения оценок возраста для аналогичной выборки. Обозначим через  $i$  и  $a$  вероятность верного определения возраста молодых и старых особей, соответственно. Пусть поймано  $N$  особей, ровно по  $n$  раз каждая, причем старые птицы среди них составляют неизвестную долю  $d$ . Тогда вероятность верного определения старой птицы  $x$  раз за  $n$  попыток равна  $P(x|n, a)$ , а их общее число равно  $N d P(x|n, a)$ . В то же время, каждая комбинация оценок (столбик на рис. 1) может содержать и молодых птиц, определенных  $x$  раз как “старые” и  $n - x$  раз как “молодые”. Вероятность попадания молодых в группу птиц с данной комбинацией составляет  $P((n - x)|n, i)$ , а их общее число равно  $N (1 - d) P((n - x)|n, i)$ . Таким образом, ожидаемые частоты  $N_x^*$  каждой комбинации оценок возраста типа “ $x$  раз как “старая” из  $n$  попыток”, или, кратко, “ $x|n$ ”, выразятся:

$$N_x^* = N \{ (1 - d) P((n - x)|n, i) + d P(x|n, a) \}.$$

Выборочные частоты  $N_x$  должны соответствовать ожидаемым, с некоторым случайным отклонением. Для каждого  $x$  можно составить уравнения с известными значениями (например, на рис. 1  $n = 5$  и  $N = 180$ ) и тремя общими неизвестными параметрами:  $i$ ,  $a$  и  $d$ . Путем подстановки произвольных значений трех неизвестных параметров можно подобрать распределение  $N_x^*$ , близко соответствующее примеру, изображенному на рис. 1.

Практически такая задача решается многими статистическими пакетами. Мы использовали программу STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., 2001), модуль Nonlinear Estimation. Этот алгоритм, подбирая значения неизвестных параметров, оценивает квадраты различий фактических и ожидаемых значений  $N_x$ . Оптимальным сочетанием значений признается такое, при котором сумма квадратов различий минимальна. Путем исследования функции суммы квадратов отклонений находится не только оптимальное сочетание параметров, но и их статистические ошибки. Для этого используется производная функции в окрестностях ее минимума: чем “круче” функция и яснее выражен минимум, тем меньше ошибка.

Приведенный пример, однако, идеализирует ситуацию. В реальных данных большинство составляют особи с одной или двумя поимками. Се-

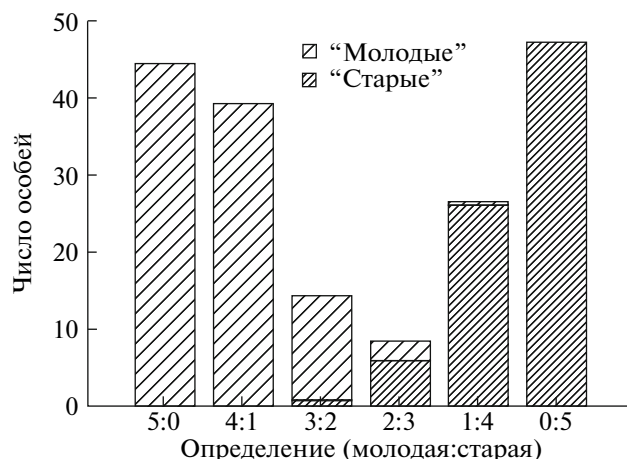


Рис. 1. Распределение оценок возраста при 5-кратном определении у 180 птиц: 100 молодых особей с 15% ошибкой и 80 старых особей с 10% ошибкой. Варианты оценки особей каждого возраста имеют биномиальное распределение частоты встречаемости.

рийные повторы распадаются на группы особей с 3, 4, 5 поимками и т.д., в наших данных — до 13. Число особей в каждой группе обычно невелико, и в них большинство комбинаций оценок возраста остаются не реализованными. Для объективного взвешенного учета всех данных необходимо оценить для каждой комбинации три значения:

- вклад данной группы поимок в получение итоговых параметров;
- вклад возможных комбинаций в результат по данной группе поимок;
- соотношение реализованных и не реализованных случаев среди возможных.

Вклад каждой группы, очевидно, соответствует числу независимых оценок возраста при поимке. Например, в выборке по белобровику (табл. 1) 20 особей имели по 3 поимки. Следовательно, суммарный вклад отмеченных у них комбинаций определения должен быть равен  $N \cdot n = 60$ . Определение каждой особи создаст одну из  $(n + 1) = 4$  комбинаций: “0|3”, “1|3”, “2|3” или “3|3”, причем в случае нуль-гипотезы (если в определении возраста нет никакой закономерности) они должны встречаться с равной вероятностью  $1 / (n + 1) = 1/4$ , или по 15 из 60. Ожидаемая вероятность реализации комбинации для каждого  $n$  и  $x$  рассчитывается как

$$y^* = (1 - d) P((n - x)|n, i) + d P(x|n, a).$$

В реальности, однако, она может быть либо  $y = 0$ , либо  $y = 1$ . Так, в таблице 1 комбинация “3|3” у 20 особей реализована  $k = 4$  раза и, следовательно, не реализована  $k = 16$  раз. Весовые вклады этих событий,  $w = k \cdot n / (n + 1)$ , соответствуют 3 и 12, в сумме 15 поимкам. Функция суммы квадратов отклонений,  $\Sigma(y - y^*)^2 \cdot w$ , следовательно, будет минимизирована, если ожидаемая вероят-

**Таблица 1.** Пример представления данных для оценки параметров определения возраста (белобровик, начало июня–конец июля)

Независимые переменные			Зависимая переменная реализация, $y$	Объем данных		
фракция, $f$	число определений, $n$	число “старых”, $x$		особей в группе, $N$	с данной реализацией, $k$	вклад (вес), $w$
1	1	0	0	181	77	38.5
1	1	0	1		104	52.0
1	1	1	0		104	52.0
1	1	1	1		77	38.5
1	2	0	0	43	17	11.3
1	2	0	1		26	17.3
1	2	1	0		35	23.3
1	2	1	1		8	5.3
1	2	2	0		34	22.7
1	2	2	1		9	6.0
1	3	0	0	20	10	7.5
1	3	0	1		10	7.5
1	3	1	0		15	11.2
1	3	1	1		5	3.8
1	3	2	0		19	14.2
1	3	2	1		1	0.8
1	3	3	0		16	12.0
1	3	3	1		4	3.0
...	...	...	...	...	...	...

Пояснения в тексте.

ность комбинации “3|3” ближе к 0, чем к 1. В случае нуль-гипотезы, например, она будет минимальной при  $y^* = 1/4$ .

Особи в пределах вида могут принадлежать к фракциям с различной выраженностью признаков возраста или возрастным соотношением: например, самцы и самки, местные и мигранты (см. ниже). При необходимости проанализировать совместно две фракции  $f$ , в которых доля старых особей,  $d_1$  и  $d_2$ , может различаться, в расчет добавляется условие:

$$y^* = [1 - d_1(f=1) - d_2(f=2)] P((n-x)|n, i) + [d_1(f=1) + d_2(f=2)] P(x|n, a).$$

В зависимости от значения  $f$  в строке таблицы, используется тот параметр  $d$ , коэффициент при котором содержит верное равенство. Число фракций определяется предметными соображениями и может быть увеличено.

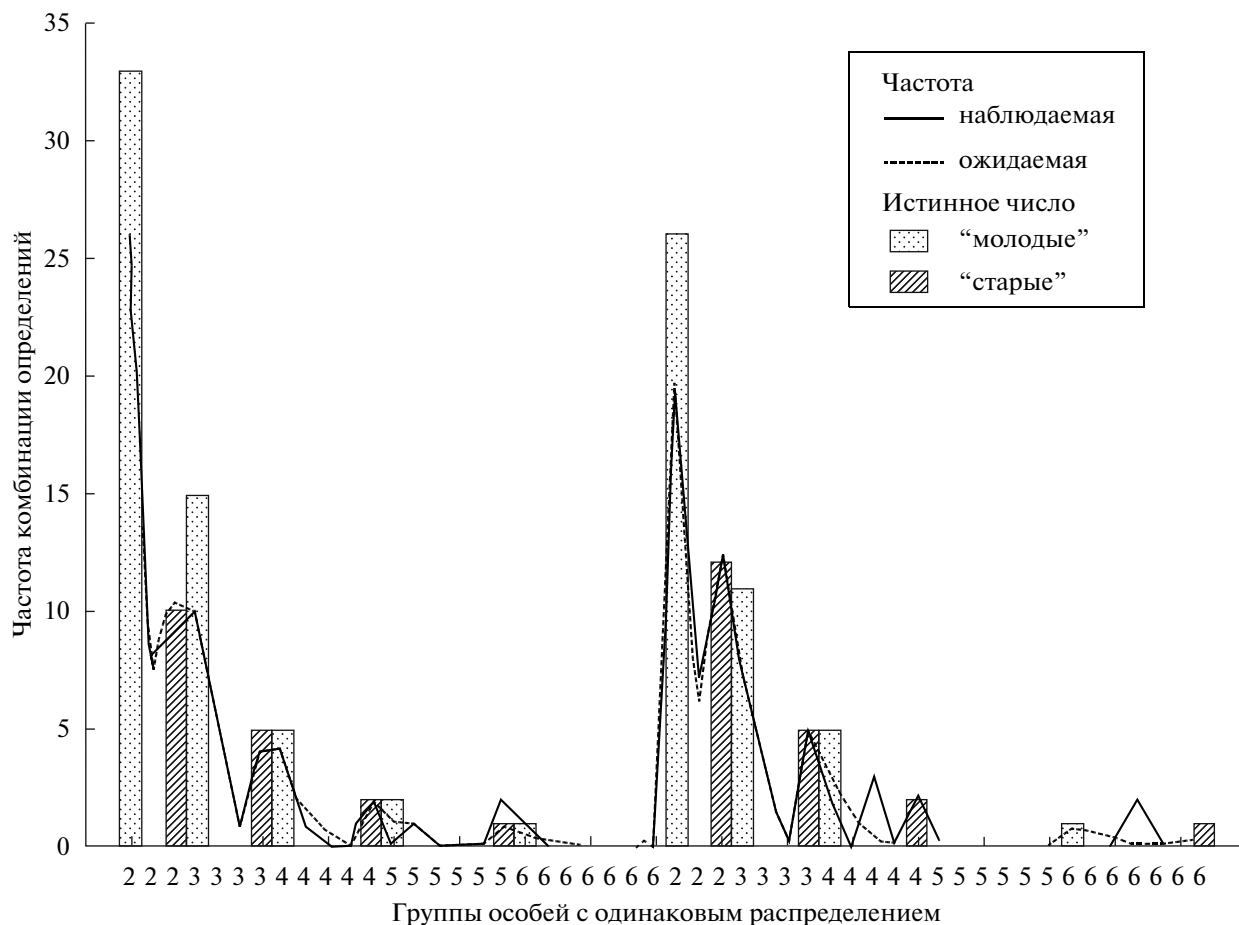
Вычисления выполнены в модуле Nonlinear Estimation. Подбирая значения неизвестных параметров, он оценивает сумму квадратов различий вероятности  $y^*$  и ее реализации  $y$  по всем строкам, взвешивая их по весовому коэффициенту  $w$ . Благодаря этому оптимизация функции про-

исходит в точном соответствии с объемом выборки в каждом классе встречаемости (рис. 2), что позволяет подобрать наиболее правдоподобные параметры  $i$ ,  $a$  и  $d$ .

#### Учет неоднородности выборки

Для межвидового сравнения демографических параметров больше всего подошли бы оценки, характеризующие выживаемость крупных подразделений вида, таких как географические популяции, за период, когда все особи находятся на одной и той же стадии годового цикла. Но результаты отлова птиц представляют собой локальную и неслучайную выборку, состоящую, по крайней мере, из нескольких естественных групп (фракций):

- пролетные в период весенней миграции;
- местные, гнездящиеся на контрольной площадке;
- местные, гнездящиеся за пределами контрольной площадки;
- бродячие негнездящиеся в гнездовой период;
- кочующие с выводками в послегнездовой период;



**Рис. 2.** Пример коррекции определения возраста (белобровик, начало июня–конец июля). По абсциссе для каждой группы приведено общее число определений  $n$ , в пределах которого число определений особи как “старая”,  $x$ , увеличивается слева направо от 0 до  $n$ . Особи с одиночными поимками не включены в анализ. В левой части диаграммы представлена фракция местных самцов, в правой – фракция местных самок. Ожидаемая частота комбинаций определена как  $Ny^*$  с параметрами  $a = 0.988$ ,  $i = 0.884$ ,  $d_1 = 0.276$ ,  $d_2 = 0.345$ . Соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми частотами (включая одиночные поимки)  $R^2 = 0.914$ . Скорректированное число особей каждого возраста помещено в категории “ $0/n$ ” и “ $n/n$ ” на оси абсцисс.

– прибывшие на период послебрачной линьки.

Выборка по каждому виду включает различные фракции в своеобразной пропорции, причем их состав несинхронно изменяется в течение сезона. Каждая фракция может отличаться по возрастному составу, что необходимо учитывать при оценке искажений в определении возраста.

Принадлежность большинства пойманных особей к той или иной фракции удавалось установить лишь с некоторой вероятностью. Мы ограничились выделением двух фракций – “местных” и “краевых” – для каждого вида и третьей фракции “специальных” в особых случаях, когда значительная группа птиц отличалась особыми свойствами. К “местным” относили особей местной гнездовой популяции, по которым либо получены дополнительные сведения о гнездовании (с помощью индивидуального мечения), либо есть несколько поимок с интервалом более суток, из

которых хотя бы одна приходится на период с 1 июня по 10 июля. Особи, пойманные в этот период не более одного раза, считались “краевыми”, без дальнейшей детализации. Их статус не может быть определен индивидуально из данных, отобранных для анализа, но по другим сведениям ясно, что большинство этих птиц гнездились на краю или за краем площадки, хотя некоторые могли принадлежать к любой из перечисленных групп. Во фракцию “специальных” выделяли пролетных сибирских дроздов, пойманных один раз в первой декаде июня, и линных темнозобых дроздов, если они впервые пойманы после начала линьки.

Среди сибирских дроздов и белобровиков встречались птицы с прошлогодними цветными метками. Их возраст был заранее известен наблюдателю, поэтому при оценке искажений они были исключены.

Таблица 2. Точность определения возраста по оперению

Вид	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>n</i>	$i \pm s_i$	$a \pm s_a$	<i>mt</i>	$R^2$
Сибирский дрозд ( <i>Z. sibirica</i> ), самцы	425	М, К	>2	$0.959 \pm 0.014$	$0.951 \pm 0.024$	924	0.967
Сибирский дрозд ( <i>Z. sibirica</i> ), самки	756	М, К	>0	$0.879 \pm 0.042$	$0.663 \pm 0.076$	864	0.975
Рябинник ( <i>T. pilaris</i> ), самцы, самки	435	М, К	>1	$0.911 \pm 0.038$	$0.829 \pm 0.053$	1140	0.876
Белобровик ( <i>T. iliacus</i> ), самцы, самки	359	М, К	>1	$0.874 \pm 0.026$	$0.989 \pm 0.054$	717	0.914
Темнозобый дрозд ( <i>T. ruficollis</i> ), самцы, самки	198	М	>0	$0.831 \pm 0.152$	$0.745 \pm 0.110$	631	0.929
Певчий дрозд ( <i>T. philomelos</i> ), самцы, самки	98	М, К	>0	$0.823 \pm 0.202$	$0.717 \pm 0.489$	98	0.980
Оливковый дрозд ( <i>T. obscurus</i> )	68	М, К	>0	$0.999 \pm 0.147$	$0.994 \pm 0.211$	68	0.910
Пестрый дрозд ( <i>Z. dauma</i> )	9	К	>0	$1.000 \pm 0.000$	$1.000 \pm 0.000$	9	0.978

Примечание. *m* – число поимок, использованных в анализе; *f* – фракции популяции, т.е. категории особей с различным характером пребывания, включенные в анализ (М – местные, К – краевые); пол (самцы, самки) – группы, для которых оценивался самостоятельный параметр возрастного соотношения *d*; *n* – число оценок возраста каждой особи; *i* – вероятность верного определения молодых птиц; *a* – вероятность верного определения старых птиц; *mt* – полное число поимок;  $R^2$  – полнота объяснения наблюдаемых частот в группах особей с общими значениями *f*, *n* и *x* с помощью параметров *i*, *a* и *d* (см. пример на рис. 2).

Верность определения возраста рассчитывалась путем поэтапного увеличения выборки следующим образом. Сначала использовались наиболее информативные данные – по местным особям с тремя поимками и более. Вычислялись оценки параметров *a* и *i* с их ошибками, а также возрастное соотношение  $d_1$  и  $d_2$  – отдельно для самцов и для самок. Затем в анализ добавлялись группы с меньшим числом поимок и новые фракции до тех пор, пока не будет получена оценка параметров *a* и *i* с наименьшей ошибкой. Эта оценка использовалась в дальнейшем для коррекции возраста.

#### Оценка возрастного соотношения

Возрастное соотношение в гнездовых популяциях определяли по уловам за период с 1 июня по 10 июля. В каждой выборке (по виду и полу) подсчитывалось число особей, возраст которых точно известен по данным прошлого года кольцевания (старых – *A* и молодых – *I*), а также число птиц, впервые пойманных в год анализа (*U*). Для последних подсчитывали число поимок без определения возраста ( $m_u$ ) и с определением по оперению как “старых” ( $m_a$ ) и как “молодых” ( $m_i$ ). В определении по оперению вносилась корректировка искажений из расчета, что  $m_a = a \cdot z_a + (1 - i) \cdot z_i$ ,  $m_i = i \cdot z_i + (1 - a) \cdot z_a$ , где  $z_a$  и  $z_i$  – истинное число поимок старых и молодых птиц. Отсюда следует, что

$$z_a = [i(m_i + m_a) - m_i] / (a + i - 1),$$

$$Z_a = U z_a / (z_a + z_i) \text{ и } Z_i = U - Z_a,$$

где  $Z_a$  и  $Z_i$  – истинное количество старых и молодых среди *U* особей. В итоге возрастной состав всей выборки описывался суммой особей, возраст которых известен по данным кольцевания (*A* и *I*) или рассчитан косвенным путем ( $Z_a$  и  $Z_i$ ), от-

куда искомая доля старых особей в данной совокупности равна  $(A + Z_a) / (A + I + Z_a + Z_i)$ .

Статистическая оценка результатов проводилась на основе ошибки определения возраста, правил расчета ошибки выборочной доли (с поправкой Пирсона) и арифметических действий с ошибками выборочных средних (Лакин, 1990).

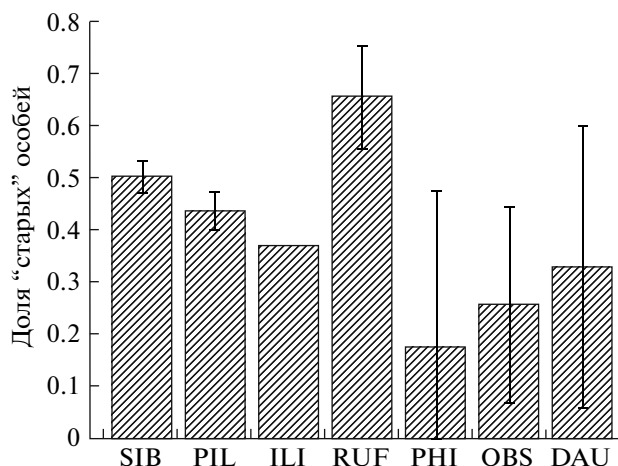
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Оценка определения возраста

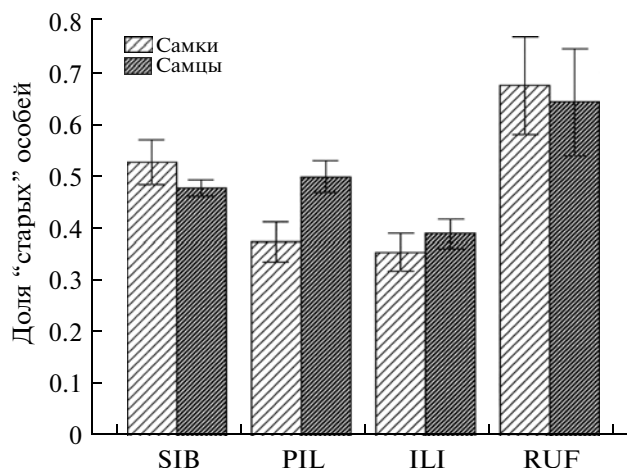
У сибирского дрозда оценка проведена отдельно по полу. Птицы с многократными поимками образовали достаточную выборку для самцов (табл. 2). Самки реже ловились повторно, поэтому добавление особей позволило улучшить оценку возрастного соотношения и результат в целом. Данные по рябиннику и белобровику более чем на половину представлены неповторными поимками. Такие особи исключены из расчетов, так как снижают точность оценки. Птицы с двукратными поимками, несмотря на случайные колебания их количества, уточняют оценку параметров у этих видов. При анализе темнозобых дроздов мы исключили фракцию послегнездовых иммигрантов, из которых ни один не имел более двух поимок. Без них искажения в определении несколько усилились, но их оценка стала точнее. Для остальных видов, редко гнездящихся в пределах площадки, использовали птиц с любым числом поимок.

### Возрастное соотношение

Возрастное соотношение в гнездовой период определяется с достаточной репрезентативностью у трех массовых видов (рис. 3). У сибирского дрозда доля старых птиц существенно выше, чем у белобровика ( $t = 2.56$ ,  $p < 0.01$ ). Рябинник зани-



**Рис. 3.** Возрастное соотношение 7 видов дроздов, отловленных в июне–начале июля. Виды расположены в порядке убывания численности: SIB – сибирский ( $n = 1180$  особей), PIL – рябинник ( $n = 684$ ), ILI – белобровик ( $n = 456$ ), RUF – темнозобый ( $n = 326$ ), PHI – певчий ( $n = 34$ ), OBS – оливковый ( $n = 25$ ), DAU – пестрый ( $n = 3$ ). Среднее значение получено простым усреднением по полу. Стандартная ошибка учитывает число особей и точность определения возраста.



**Рис. 4.** Половые различия в возрастном соотношении четырех видов дроздов. Число особей (самки/самцы): SIB – 530/650, PIL – 260/424, ILI – 181/275, RUF – 144/182. Обозначения см. на рис. 3.

мает промежуточное положение ( $t = 1.41$  и  $t = 1.31$ ,  $p < 0.2$ ). Исключительно высокой долей старых птиц отличается от них выборка из популяции темнозобого дрозда ( $t > 2.03$ ,  $p < 0.05$ ). У остальных, малочисленных видов доля старых птиц в целом ниже (тест Манна–Уитни,  $p < 0.05$ ), но точность оценки не позволяет сделать более определенные выводы.

Доля старых особей в гнездовых популяциях различалась в зависимости от пола (рис. 4). Значимое различие отмечено у рябинника ( $t = 2.51$ ,  $p < 0.01$ ).

#### Постоянство состава популяций

Доля птиц, окольцованных в прошлые годы, в уловах обычных видов дроздов составляла 9–18% (11–20% по числу поимок) и снижалась у редких видов (рис. 5). Корреляция с численностью особенно велика для доли возвратов старых птиц ( $r = 0.92$ ,  $p < 0.01$ ). Она сохранялась и без учета редких видов, как по числу особей, так и по поимкам ( $n = 4$ ,  $r = 0.98$ ,  $p = 0.02$ ).

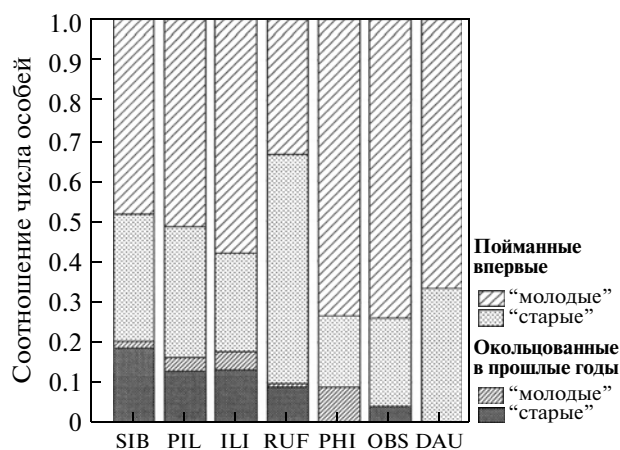
Ежегодные изменения в составе популяций в целом согласованы с видовыми особенностями возрастного соотношения. Этот результат не противоречит ожиданию, согласно которому оба показателя отражают выживаемость. Темнозобый дрозд, несмотря на преобладание старых особей в уловах, по доле окольцованных птиц занял промежуточное положение среди прочих видов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Применение метода коррекции возраста

Результаты оценки искажений открыли довольно пессимистичную картину: у 10% молодых и 16% старых птиц возраст определяется неверно.

Объективные различия между видами показывают, что наибольшую трудность в определении вызывают самки сибирского дрозда и темнозобые дрозды, у которых ювенильные перья отличаются не рисунком, а тоном. Интенсивность окраски этих птиц подвержена заметной индивидуальной вариации. Низкой надежностью отличается также определение молодых белобровиков. По нашим наблюдениям, некоторые особи не только рано снашивают охристые окончания третьесте-



**Рис. 5.** Соотношение возрастов и межгодовая преемственность в гнездовых популяциях по данным отлова в гнездовой период. Обозначения и объем выборки см. на рис. 3.

пенных маховых, но могут их вовсе не иметь в свежем ювенильном наряде. Сомнительные признаки или противоречивое сочетание их иногда удается проверить, анализируя симметричность, изношенность оперения, структуру ростовых полос, но не всегда это возможно.

Нередко ошибки возникали по субъективным причинам. Около половины птиц в нашей выборке обследованы наблюдателями с опытом работы три–четыре сезона, когда тонкие навыки определения еще продолжают совершенствоваться. Однако без их помощи выборка была бы вдвое меньше. Более опытные наблюдатели тоже ошибались, поскольку на тщательное изучение признаков не всегда хватает времени. Специфика работы с паутинными сетями при изучении гнездящейся популяции требовала придерживаться правил максимальной безопасности для птиц и обрабатывать их на месте поимки в кратчайшие сроки. При недостаточном освещении и в непогоду количество ошибок также возрастало.

Таким образом, объективные и субъективные ошибки неизбежны. Осознавая необходимость поиска других способов решения проблемы, мы считаем предложенный метод коррекции достаточно эффективным средством.

Чтобы получить качественный результат, важно уделять внимание однородности выборки при объединении данных. Соотношение возрастов может различаться в группах птиц различного пола и степени оседлости, причем имеет значение способ выделения групп. Целесообразность объединения групп в одну выборку зависит от видовой принадлежности. Важно учитывать, что для оценки трех параметров коррекции необходимы особи с тремя поимками и более. Вклад особей с меньшим числом поимок в уточнение оценки непропорционально мал, однако часто именно такие птицы составляют большинство. Их вклад увеличивается, если принадлежность особей к одной фракции не вызывает сомнения. В любом случае необходимость объединения определяется по качеству результата — уменьшению статистической ошибки.

#### Возрастное соотношение в местных популяциях

Описанные особенности возрастного соотношения относятся в первую очередь к локальным гнездовым популяциям. Их можно экстраполировать на региональную популяцию настолько, насколько место отлова характеризует типичную ситуацию. Диаграмма (рис. 6) изображает биотопические предпочтения и численность региональных популяций на площади около 450 км<sup>2</sup> (Бурский, 2002).

В окрестностях стационара и на удалении до 25 км от него одним из авторов в 1978–1999 гг. были организованы учеты населения птиц (Бурский,

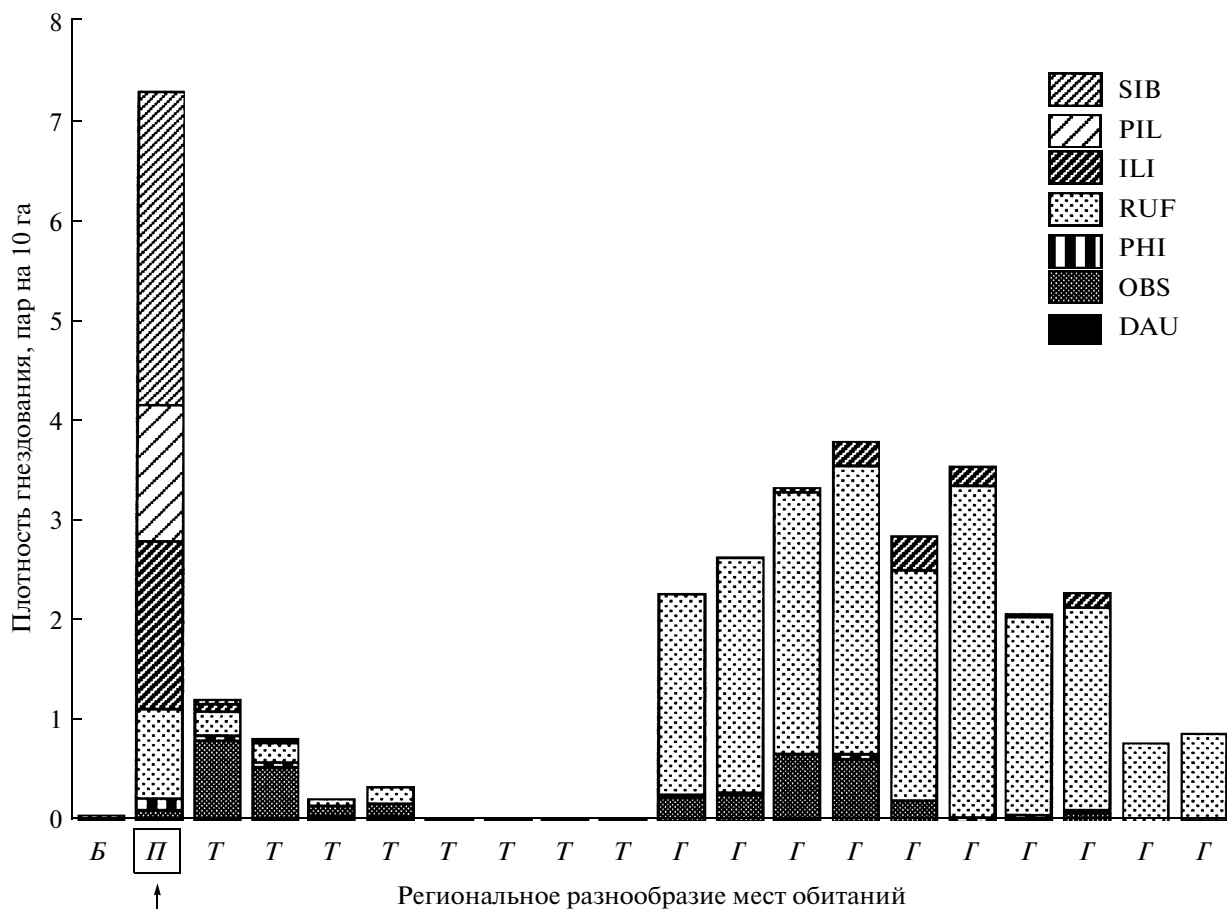
2002) методом картирования гнездовых участков (Tomiałojć, 1980). Работа проводилась на 15 постоянных площадках общей площадью 450 га, в среднем по 15 лет на каждой. Параллельно проведено детальное описание биотопов на учетных площадках и оценка их площадей с помощью карт, аэрокосмических снимков и наземного обследования. Это дало возможность экстраполировать учетные данные на весь район исследований (приблизительно 30 × 15 км). Биотопы региона, выстроенные по градиенту изменения населения птиц (см. рис. 6), разделены на 20 участков равной площади, чтобы продемонстрировать распределение популяций и оценить репрезентативность выборки, использованной при определении возраста.

Из распределения плотности региональных популяций (см. рис. 6) следует, что площадка отлова репрезентативно отражает условия обитания популяций трех пойменных видов: сибирского дрозда, рябинника и белобровика. Она также охватывает около половины местообитаний певчего дрозда, но его низкая численность не позволяет получить удовлетворительные оценки параметров. Для пестрого, оливкового и темнозобого дрозда пойма не является основным гнездовым местообитанием. Птицы, попадающие здесь в уловы, представляют собой неслучайную выборку из популяции, в которой возрастное соотношение может отличаться.

Другой взгляд на репрезентативность выборки дает ее положение в сезонной динамике использования видами площади отлова (рис. 7). Выборка по рябиннику и белобровику состоит почти исключительно из местных гнездящихся птиц. То же относится и к певчему дрозду. Среди сибирских дроздов, несомненно, присутствуют весенние мигранты, но их доля не так велика. Пестрый и оливковый дрозды попадают сюда до или после гнездования. Их обилие увеличивается в конце июля в связи с послегнездовыми кочевками и линькой.

Динамика темнозобого дрозда оригинальна в двух отношениях. Во-первых, в середине июля дрозды этого вида буквально наводняют пойму, превосходя по численности остальные виды. По времени это совпадает с массовым окончанием гнездования на гаях — в основных гнездовых местообитаниях популяции (см. рис. 6). Птицы переходят на питание созревающими ягодами черники в тайге, смородины и черемухи в пойме. Молодые особи в связи с этим начинают дальние кочевки, выраженный пик которых приходится на вторую половину июля (Рогачёва и др., 1991). Взрослые птицы, переселившиеся в пойму, ведут оседлую жизнь до окончания линьки. Более того: они стремятся вернуться на старое место линьки в последующие годы. Таким образом, большинство темнозобых дроздов, появившихся в пойме, при-





**Рис. 6.** Положение площадки отлова на экологическом профиле разнообразия местообитаний: *Б* – болота и другие открытые биотопы; *П* – пойменные биотопы, среди которых расположена площадка; *Т* – коренная тайга террас и водоразделов; *Г* – таежные гари. Число изображенных участков местообитаний различных типов пропорционально их площади в регионе. Плотность гнездования дана в среднем за многолетний ряд наблюдений (Бурский, 2002). Обозначения см. на рис. 3.

надлежит к “ядру” популяции: они гнездились в лучших местообитаниях на гаях, закончили гнездование в нормальные сроки и заняли участки в местообитаниях, лучших на период линьки.

Во-вторых, обилие темнозобых дроздов в пойме нарастает плавно в течение всего гнездового периода, а не только после массового вылета птенцов. Если на гаях большинство кладок появляется в конце мая, то в пойме в эти сроки они единичны. Число свежих кладок здесь возрастает в июне, а отдельные встречаются и в июле, когда на гаях размножение уже закончено. Примечательно, что ранние гнезда располагаются в березово-еловых лесах тыловой части поймы, а поздние – в передовых тальниковых зарослях низкой поймы, т. е. на наиболее продуктивных участках, практически не заселенных другими дроздами. Поскольку еще недавно они находились под водой, это подтверждает иммиграцию родителей из других мест, где первая попытка их гнездования закончилась неудачей.

Объединяя эти наблюдения, можно предположить следующее. Специфическая особенность темнозобого дрозда – успешное обитание на гаях, вероятно, связанное со способностью эффективно кормиться на участках почвы с выгоревшим моховым покровом (Бурский, 1987). Ранний (в сезоне) переход на питание ягодами позволил темнозобому дрозду освоить огромный и мало востребованный ресурс таежной зоны. Это свойство сочетается с гнездованием на гаях, где в отсутствие затенения раньше сходит снег, раньше начинаются и заканчиваются сезонные продуктивные процессы. Однако для пар, лишившихся гнезда, гари уже не имеют этого преимущества. Более перспективны богатые пойменные местообитания, среди которых после схода воды появляются и незаселенные участки. Мобильность вида, развитая в связи с перемещениями за сезонным урожаем ягод, используется опытными парами и для поиска сезонно выгодных гнездовых биотопов. В любом случае после завершения

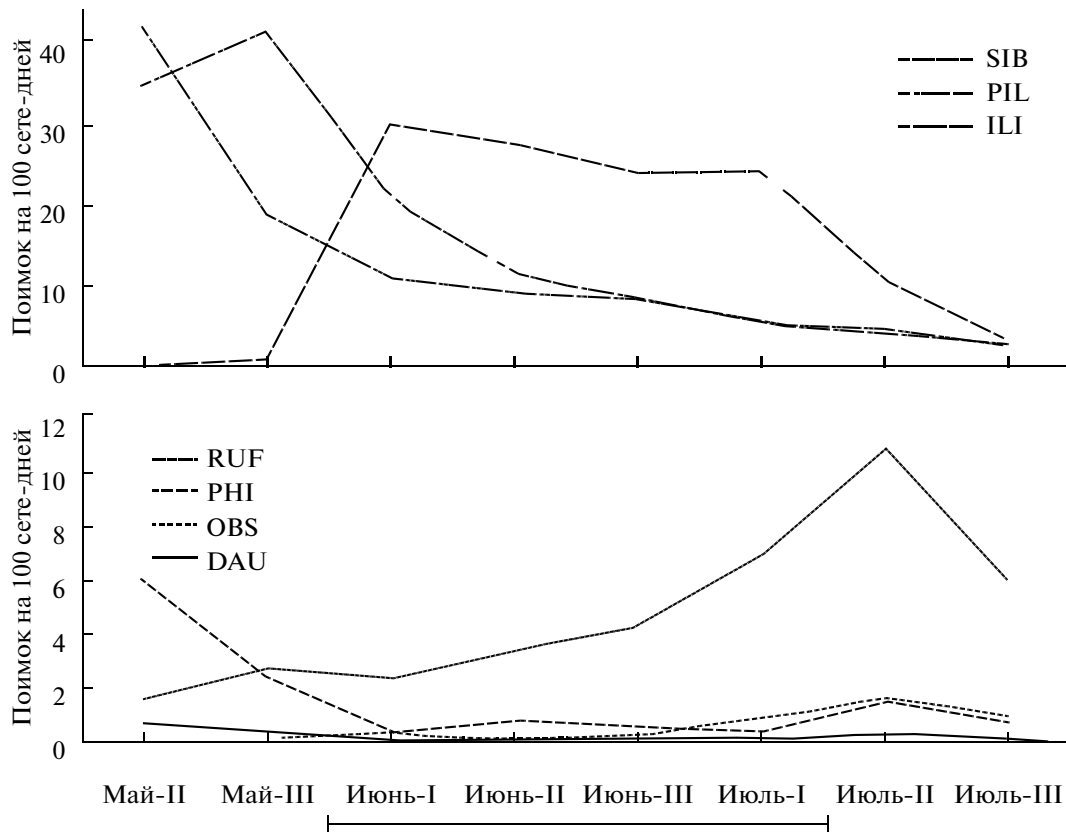


Рис. 7. Сезонная динамика уловов взрослых дроздов 7 видов в расчете на стандартное усилие по декадам. Под осью абсцисс указан период, выбранный для анализа гнездовых популяций. Обозначения см. на рис. 3.

гнездования на гарях смена биотопа необходима для благополучного питания и линьки. Старые птицы, лучше знакомые с окрестностями района гнездования, в состоянии сделать лучший выбор. После разорения они перемещаются дальше и раньше занимают продуктивные пойменные местообитания, где могут повторить попытку размножения и остаться на линьку. Такой возрастной сортировке может способствовать прошлогоднее запечатление благоприятного места линьки.

Преобладание старых птиц в пойме и их возвращение на прежнее место линьки может означать, что оптимальный выбор участка на период линьки важнее, чем на время гнездования, или указывает на острый дефицит пригодных участков. Действительно, площадь благоприятных пойменных биотопов по крайней мере в 20 раз меньше, чем площадь гарей — гнездовых местообитаний вида. Они могут вместить лишь небольшую, избранную часть популяции, возрастной состав которой не может быть экстраполирован на остальные части этой популяции.

### Возрастное соотношение как оценка выживаемости

Выживаемость трех видов, популяции которых почти полностью приурочены к пойменным биотопам, адекватно оценивается как возрастным соотношением среди взрослых особей, так и долей возвратов птиц, помеченных в прошлые годы.

Недостаток использования доли возвратов состоит в том, что она отражает одновременно выживаемость, верность месту отлова и вероятность поимки, поскольку представляет собой произведение этих трех вероятностей. Доля старых особей, по крайней мере, не включает вероятность поимки, и поэтому оценивает выживаемость в общем лучше при условии, что выборка охватывает всю популяцию. И гнездящиеся, и пролетные птицы характеризуют региональную популяцию, поэтому оценка доли старых особей более желательна, чем оценка доли поимок старых особей. Она меньше подвержена ошибке репрезентативности (при выборе площадки) и искажениям, связанным с низкой активностью самок и линных птиц. Различная вероятность поимки не сказывается на межвидовых сравнениях. Пониженная верность птиц месту отлова должна была бы

повлиять на постоянство состава контролируемой популяции, а не на возрастное соотношение.

Повышенная выживаемость самцов у воробьиных, по мнению Паевского (1985, 2008), является следствием полового диморфизма в размерах, который обусловлен разделением репродуктивных функций. Превосходство самцов выражено тем сильнее, чем выше степень их социальной полигамии и меньше вклад в заботу о потомстве (Owens, Hartley, 1998). В негнездовое время морфологические различия приводят к социальному доминированию самцов и их более успешной перезимовке (Паевский, 2008). В итоге накапливается некоторый избыток самцов, образующий “популяционный резерв” особей, устраненных от участия в размножении (Рябицев, 1993). Устанавливается внутривидовая иерархия, обостряющая конкуренцию за самок, в том числе через выбор лучшей гнездовой территории.

По нашим данным, у трех видов половые различия по выживаемости соответствуют этим гипотезам. Наибольшее преимущество самцов у рябинника, промежуточное у белобровика и перевес в пользу самок у сибирского дрозда соответствуют убыванию половых различий по размеру тела. Однако этот порядок рушится при включении данных по темнозобому дрозду. В этом случае преимущественная выживаемость самцов имеет тенденцию к увеличению с увеличением широты ареала зимовки видов.

#### **Связь оценки выживаемости с географической широтой**

Проблема широтных градиентов демографических особенностей популяций занимает центральное место в исследованиях по экологии птиц. С одной стороны, соотношение демографических параметров контролируется факторами, зависящими от плотности, а с другой стороны, оно определяется всем комплексом адаптаций к условиям обитания на протяжении жизненного цикла. Разработка этой темы традиционно основывалась на изучении географической изменчивости величины кладки как наиболее доступного показателя.

Долгое время исследователи состязались в аргументации важности, первичности отдельных сторон жизненного цикла и факторов, их определяющих (Ricklefs, 2000). Доминирующей была точка зрения Лэка (Lack, 1947, 1954), согласно которой важнейшим регулятором демографической структуры была признана плотность популяции, а первичным, наиболее консервативным параметром — величина кладки. Лэк считал, что величина кладки адаптирована к среде обитания таким образом, что позволяет родителям выкармливать максимальное число птенцов в выводке. Продолжительный световой день в высоких широтах позволяет выкармливать более крупные вы-

водки, чем в тропиках. Факторы, зависящие от плотности, приводят возросшую численность популяции в соответствие с емкостью среды. Остальные параметры определялись Лэком как вторичные, зависящие от плотности в масштабе экологического времени. Гипотезы о влиянии на них других факторов рассматривались как вспомогательные и, благодаря авторитету и веской аргументации Лэка, долгое время оставались на втором плане.

Спустя многие годы Риклефс (Ricklefs, 1980) обратил внимание на конкурирующую гипотезу Эшмола о первичности уровня смертности и собрал данные в ее поддержку. Эшмол (Ashmole, 1963) предполагал, что плотность популяции, обусловленная уровнем смертности, влияет на запас пищи для птенцов и ограничивает плодовитость на уровне ниже максимально возможного. Гипотеза предсказывала широтные изменения величины кладки в зависимости от соотношения между плотностью взрослых членов популяции и обилием ресурсов в гнездовой период. Если ресурсы ограничивают популяцию в негнездовой период, то кладка должна расти с увеличением сезонных различий их обилия. Риклефс сформулировал эту гипотезу в тестируемой форме и подобрал данные из различных географических областей, позволяющие проследить связь между широтой, климатом, эвапотранспирацией, уровнем различий плотности населения птиц летом и зимой, с одной стороны, и величиной кладки — с другой. Он показал, что в высоких широтах гнездовая плотность меньше, а величина кладки — больше, чем это может быть объяснено с позиций биопродуктивности в течение сезона размножения. Кроме того, он обнаружил увеличение кладки в тропических регионах со сходным уровнем ресурсов, если в них плотность популяций в негнездовой период ограничивается обилием мигрантов, прибывших на зимовку.

В соответствии со взглядами Риклефса, в широтах с выраженной сезонностью плотность популяций удерживается на низком уровне суровыми условиями неблагоприятного периода года, так что ко времени гнездования каждая выжившая пара имеет достаточно корма для размножения, и выращивание крупных выводков повышает приспособленность родителей. В среде со слабо выраженной сезонностью высокая выживаемость поддерживает плотность популяции на постоянно высоком уровне, так что к наступлению гнездового периода удельное обилие кормовых ресурсов оказывается весьма ограниченным, и крупные кладки не имеют адаптивного преимущества. Автор (Ricklefs, 1980), несмотря на недостаток сравнимых данных, обнаружил, что плотность населения птиц в тропиках действительно выше, чем в умеренных областях, даже с учетом их различий по биопродуктивности. В то же время были

получены первые приблизительные оценки выживаемости (Greenberg, 1980), которые показали, что у тропических мигрантов в умеренных областях гнездовая плотность выше, чем у местных оседлых популяций, а продуктивность мигрантов заметно ниже. Эти наблюдения согласуются с закономерностью, выявленной на примере дроздов Нового Света: выживаемость взрослых птиц повышается в благоприятных тропических условиях и вызывает ответное отрицательное влияние их плотности на успех размножения (Ricklefs, 1997).

Казалось бы, факторы, обеспечивающие высокую выживаемость в низких широтах, могут обеспечить также и высокую плодовитость. Она могла бы поддерживаться и другими факторами, скоррелированными с климатом, — например, длительным сезоном размножения в тропиках. Сравнительные данные по видам дроздов (Ricklefs, 1997), однако, указывают на их высокую выживаемость, но низкую плодовитость в тропиках. Это было бы невозможным без обратной связи между демографическими параметрами через плотность популяции, повышение которой приводит к дефициту ресурсов для каждой гнездящейся пары. В итоге эволюционная оптимизация ведет к отрицательной зависимости между адаптациями жизненного цикла, направленными на выживаемость и плодовитость. Так, на примере 32 видов, далеких в систематическом отношении, установлена существенная корреляция между “скоростью жизни”, выраженной в демографической структуре, и такими адаптациями как возраст первого размножения, величина кладки, масса яйца, продолжительность инкубационного периода и скорость роста птенцов (Ricklefs, 2000a).

Рассматривая широтные градиенты выживаемости дроздов Нового Света, Риклефс (Ricklefs, 1997) отметил, что для этой группы, избегающей ксерофитных местообитаний, географические и сезонные различия в обилии ресурсов описываются средней температурой самого холодного и самого теплого месяца. Выживаемость рассмотренных популяций целиком определялась сезонным перепадом температур. Положительная корреляция с температурой самого холодного месяца была значимой, но поглощалась преобладающим влиянием сезонности, а годовая сумма осадков не играла существенной роли.

Изученные нами популяции существенно отличаются от описанных выше миграционным статусом, высокоширотным положением мест гнездования и континентальностью их климата. Поэтому мы пересмотрели имеющиеся данные по выживаемости дроздов в популяциях Северного полушария, дополнив их своими (табл. 3). Мы отобрали для анализа 14 северо- и центрально-американских популяций из данных Риклефса, а также 4 популяции из Средней и Западной Евро-

пы (Beklova, 1972, Dobson, 1990 — цит. по: Ricklefs, 1997). Для оседлых популяций приведены авторские данные по условиям обитания. Места зимовок определены приблизительно по общим сводкам (Птицы..., 1954; Clement, Hathway, 2000). Среднемесячные температуры взяты с общедоступных климатических карт. При определении мест зимовок неизбежны неточности, поэтому из вероятных районов мы выбирали такие, которые не приводят к необоснованному увеличению различий между видами (например, местом зимовки популяции сибирского дрозда считался Таиланд, а не юг Индонезии, где этот вид также зимует).

Использование температур как биоклиматических показателей широко распространено и в данном случае предпочтительно по нескольким причинам. Во-первых, прямое измерение емкости среды сталкивается с проблемой оценки пригодности и доступности кормовых объектов в различных условиях. Поэтому не существует данных о кормовых ресурсах птиц, хоть сколько-нибудь пригодных для экстраполяции и межвидового сравнения. Во-вторых, для масштабных сравнений нужен географический показатель, слабо зависящий от локальной мозаики биотопов. В-третьих, это должна быть характеристика, описывающая сезонный ход продуктивных процессов в экосистемах, не сводимая к широте. Более сложные характеристики, такие как спутниковые индексы биомассы, мы вынуждены отбросить, так как их преимущества для оценки сезонной емкости среды пока не подтверждены.

Вслед за Риклефсом, мы использовали разность среднемесячных температур самого теплого и самого холодного месяцев как индекс сезонности климата. У популяций, рассмотренных ранее, сезонность условий сильно скоррелирована с широтой местности, как и многие другие факторы среды, что не позволяет выделить ни один из них в качестве причины, объясняющей преимущество высокой плодовитости в высоких широтах (Hussell, 1985). С добавлением в анализ сибирских видов увеличивается широтный диапазон, появляется градиент континентальности, и нарушается корреляция сезонности с широтой. Наиболее точное предсказание выживаемости в 21 популяции дроздов дает уравнение регрессии (рис. 8)

$$S_{\text{pred}} = 0.64 + 0.0067t_{\text{nw}} - 0.0066(t_{\text{bs}} - t_{\text{bw}}),$$

где  $t_{\text{nw}}$  — средняя температура области зимнего обитания популяции в самый холодный месяц, а  $t_{\text{bs}}$  и  $t_{\text{bw}}$  — средние температуры области гнездования, соответственно, в самый холодный и теплый месяцы, разность которых характеризует сезонность климата. Полнота объяснения выживаемости этими двумя факторами составляет 87% ( $F_{2,18} = 61.1, p < 0.001, R^2 = 0.87$ ). Из них 19% приходится на уникальный вклад сезонности климата в

Таблица 3. Сравнительные данные по 21 популяции дроздов из равнинных областей Северного полушария

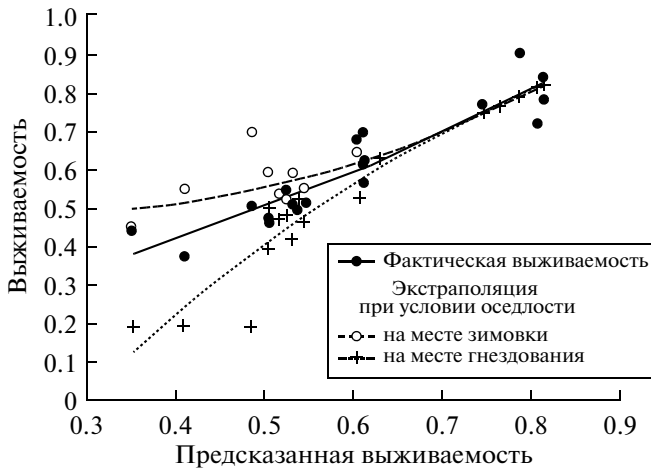
Регион, автор	Вид, подвид или популяция	$L_b$	$t_{sb}$	$t_{wb}$	$L_n$	$t_{sn}$	$t_{wn}$	$S$
Центральная Америка (Ricklefs, 1997)	<i>T. albicollis daguae</i>	3	24	24	3	24	24	0.715
	<i>T. albicollis leucauchen</i>	16	27	21	16	27	21	0.765
	<i>T. grayi casius</i>	9	27	26	9	27	26	0.777
	<i>T. grayi grayi</i>	15	28	23	15	28	23	0.764
	<i>T. nudigenis</i>	10	27	26	10	27	26	0.836
	<i>T. plumbeus</i>	18	27	24	18	27	24	0.899
Северная Америка (Ricklefs, 1997)	<i>T. amaurochalinus</i>	31	24	11	31	24	11	0.613
	<i>T. migratorius achrusterus</i>	36	26	5	36	26	5	0.493
	<i>T. migratorius propinquus</i>	40	21	-1	35	25	4	0.538
	<i>T. migratorius migratorius</i> (восток)	40	24	0	36	25	5	0.516
	<i>T. migratorius migratorius</i> (центр)	40	26	-4	30	25	9	0.460
	<i>T. migratorius migratorius</i> (север)	43	20	-6	32	25	9	0.507
	<i>T. migratorius nigrideus</i>	47	16	-5	33	25	6	0.510
	<i>T. migratorius caurinus</i>	58	14	-2	34	20	10	0.676
Европа (Dobson, 1990; Beklova, 1972)	<i>T. viscivorus viscivorus</i> (Великобритания)	51	17	6	51	17	6	0.690
	<i>T. philomelos clarkei</i> (Великобритания)	51	17	6	51	17	6	0.620
	<i>T. merula merula</i> (Великобритания)	51	17	6	51	17	6	0.560
	<i>T. merula merula</i> (Чехословакия)	50	19	-1	50	19	-1	0.470
Сибирь (наши данные)	<i>Z. sibirica sibirica</i> (Центральная Сибирь)	62	16	-24	18	24	16	0.504
	<i>T. iliacus iliacus</i> (Центральная Сибирь)	62	16	-24	44	23	5	0.372
	<i>T. pilaris</i> (Центральная Сибирь)	62	16	-24	50	20	-4	0.438

Примечание.  $L_b$  и  $L_n$  – широта пребывания в гнездовой и негнездовой период;  $t$  – среднемесячные температуры ( $t_{sb}$  и  $t_{wb}$  – самого теплого и холодного месяца в гнездовой области,  $t_{sn}$  и  $t_{wn}$  – то же в области зимовки);  $S$  – выживаемость.

гнездовой области ( $t_{18} = 5.11$ ,  $p < 0.001$ ), 10% – на благоприятность условий перезимовки ( $t_{18} = 3.70$ ,  $p = 0.0016$ ), а совместное их действие, обусловленное широтой и континентальностью, составляет 58%.

Из чего складывается смертность оседлых видов? По Риклефсу, смертность определяется внутривидовой конкуренцией и зависит от плотности популяции, которая достигнута в результате размножения за счет сезонного избытка продукции и поэтому превышает сезонный минимум емкости среды. Наш анализ предполагает, что для оседлых видов в морском климате, т.е. при той же сезонности, что и в тропиках, смертность возрастает также под действием факторов, не зависящих от плотности и связанных с понижением температуры. Обе эти причины порознь объясняют различия смертности (и выживаемости) в 12 оседлых популяциях одинаково хорошо ( $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.79$ ), но факторы сильно скоррелированы друг с другом ( $r = 0.92$ ), из-за чего вклад каждого неясен.

Допустим, что оба фактора вносят равный вклад, и экстраполируем оценки выживаемости оседлых популяций на остальные, предположив, что они перешли к оседлой жизни в зимней или гнездовой части современного ареала (рис. 9). В местах зимовки условия размножения неблаго-

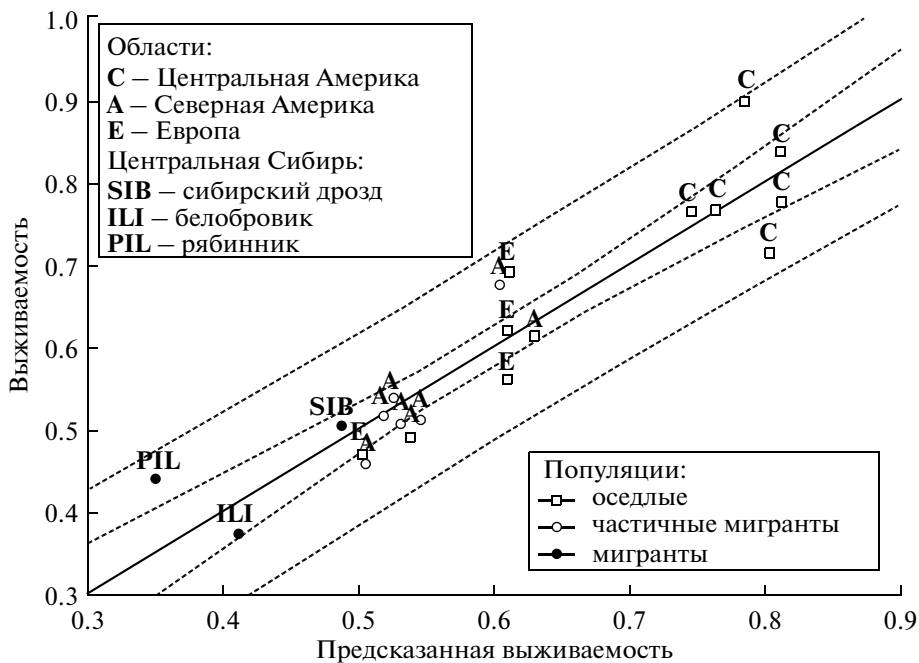


**Рис. 8.** Выживаемость дроздов в 21 равнинной популяции Северного полушария в сравнении с оценками, предсказанными регрессией по сезонности климата в местах размножения и благоприятности условий зимовки. Пунктиром обозначены 95% доверительные интервалы линии регрессии и индивидуальные оценок.

приятны, так как сезонный избыток ресурсов мал, но выживаемость ожидается высокой. В гнездовой области ожидается низкая выживаемость из-за противоположных условий, которые

связаны почти исключительно с понижением зимней температуры, ответственной и за сезонность, и за зимнюю смертность. Фактическая выживаемость мигрирующих популяций принимает промежуточные значения. По расстоянию между графиками можно видеть, что перенос зимовки из высоких широт в низкие существенно увеличивает выживаемость. Наоборот, перенос гнездования из низких в высокие широты вызывает дополнительную смертность, связанную с затратами на миграции. Она, однако, составляет менее половины того риска, который сопряжен с зимовкой в местах гнездования. Этот важный вывод не изменится, если допустить, что факторы, зависящие и не зависящие от плотности, оказывают неравное влияние на выживаемость.

Различия сезонности обусловлены, главным образом, различиями зимних температур, поскольку летние температуры мало различаются в рассматриваемом диапазоне широт. Поэтому температуры зимы в годовом ареале обитания популяции ( $t_{nw} + t_{bw}$ ) описывают вариацию выживаемости почти с такой же полнотой (83%), как и сочетание гнездовой сезонности с зимней благоприятностью обитания (87%). Зимняя суровость гнездовой области накладывает жесткие ограничения на продолжительность пребывания в ней, а, следовательно, и на продуктивность размножения.



**Рис. 9.** Влияние условий зимовки и миграций на выживаемость в популяциях дроздов Северного полушария. По оси абсцисс — выживаемость, предсказанная на основе линейной регрессии (см. текст и рис. 8). По оси ординат для каждого фенотипа — фактическая выживаемость и две гипотетические величины, предсказанные по климатическим показателям и выживаемости 12 оседлых популяций. Линии квадратичной регрессии показывают, что фактическая выживаемость для мигрантов является выгодным компромиссным результатом приспособления к различным областям гнездования и зимовки.

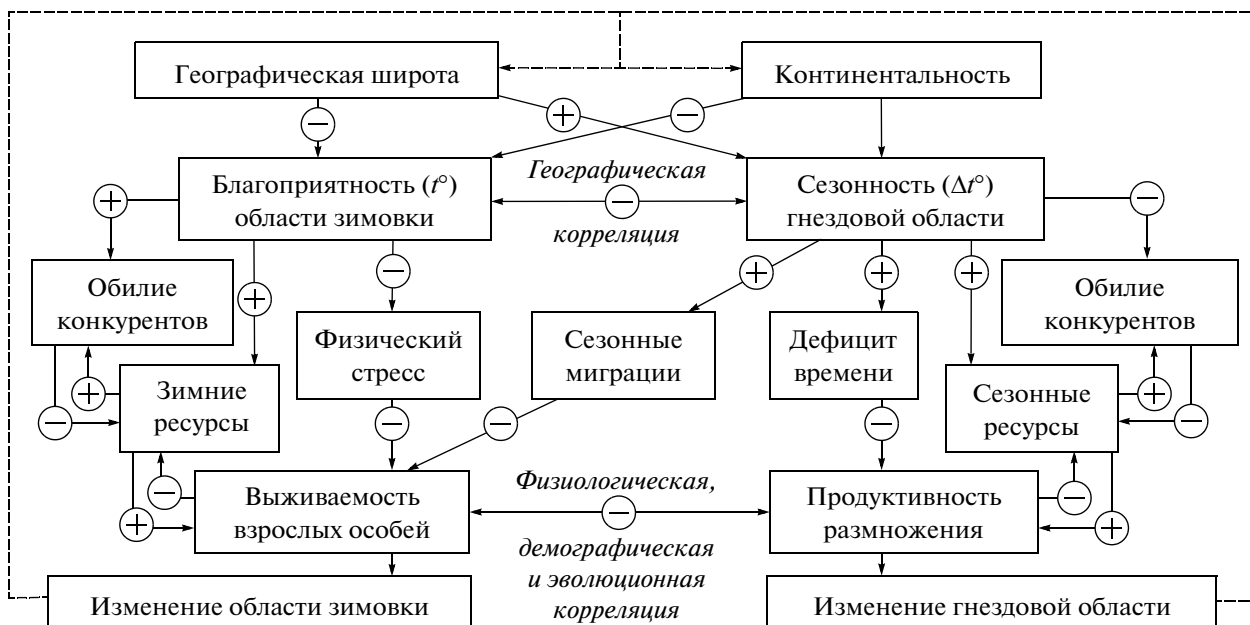


Рис. 10. Основные экологические факторы и механизмы, определяющие географические различия выживаемости в популяциях дроздов. Возможность изменения ареала отмечена пунктирной стрелкой.

Дальность миграций не вошла в число факторов, вносящих существенный уникальный вклад в выживаемость из-за скоррелированности с зимней температурой в гнездовой области ( $r = 0.92$ ,  $p < 0.001$ ), хотя вклад миграционных рисков как причины смертности, безусловно, велик: в сочетании с условиями перезимовки они описывают 78% вариации смертности ( $p < 0.001$ ).

Каждый оседлый вид потенциально способен производить мигрирующие формы (Salewski, Bruderek, 2007), поэтому экспансия на север у ряда видов сопровождалась формированием перелетности. Возникновение миграций и их влияние на выживаемость связаны не только с географическим положением популяций, но и с особенностями кормовой специализации видов. Виды, проводящие зиму вблизи “снеговой границы”, способны находить пищу в суровых условиях, а высокую смертность компенсируют продуктивным размножением, на которое отводится значительная часть годового цикла. Годовой цикл сибирского дрозда – тропического мигранта, – по-видимому, ориентирован на добывание подвижных беспозвоночных при более высоких температурах. Возможность его гнездования ограничена коротким периодом изобилия корма в наиболее продуктивных местообитаниях (Рогачёва и др., 1991). Вероятно, поэтому миграции сибирского дрозда строго приурочены к определенным срокам, отклонение от которых сказывается на выживаемости или плодовитости сильнее, чем у других видов. Тем не менее, он сохраняет высо-

кую выживаемость, проигрывая по плодовитости. Миграции сибирских популяций рябинника и белобровика значительно растянуты и, несмотря на сходную дальность (4.5–6 тыс. км), по-видимому, меньше влияют на выживаемость (см. рис. 9).

Разброс значений выживаемости вокруг линии регрессии может быть обусловлен как влиянием других факторов, так и выборочной ошибкой. Мы полагаем, что высокая выживаемость рябинника отчасти связана с крупными размерами тела. Эта связь реализуется через снижение скорости метаболизма, эффективную терморегуляцию и использование малокалорийных кормов, что особенно важно для зимовки в суровых условиях.

Проведенный анализ позволяет дополнить представления о факторах и механизмах, определяющих выживаемость (рис. 10). Из него, в частности, следует, что изменение условий в области зимовки и гнездования вызывает эквивалентный эффект с противоположным знаком, влияя одновременно на взаимосвязанные показатели смертности и плодовитости. Учитывая это, можно измерить затраты на миграцию в единицах выживаемости, что открывает новые возможности для выявления видовых стратегий жизненного цикла и территориальной экспансии, для изучения закономерностей регуляции численности и динамики популяций. Новые данные по выживаемости птиц смогут уточнить ее зависимость от взаи-

модействующих факторов среды и оценить величину их уникального вклада.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны всем участникам работ по отлову птиц на стационаре “Мирное”, в особенности А.И. Панаютиди, И.В. Ребровой и О.Н. Батовой, на долю каждой из которых выпала обработка не менее 5% пойманных дроздов. Большая помощь получена при обсуждении рукописи с анонимным рецензентом.

Исследование поддержано Программой фундаментальных исследований президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В.*, 1987. Гнездовое размещение воробьиных птиц в енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука. С. 108–142. — 2002. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН. С. 218–307.
- Виноградова Н.В., Ефремов В.Д., Дольник В.Р., Паевский В.А.*, 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука. 189 с.
- Лакин Г.Ф.*, 1990. Биометрия. 4-е изд. М.: Высшая школа. 352 с.
- Паевский В.А.*, 1985. Демография птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 125. Л.: Наука. 285 с. — 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб.- М.: Товарищество научных изданий КМК. 235 с.
- Птицы Советского Союза, 1954. Под ред. Дементьева Г.П. и Гладкова Н.А. Т. 6. М.: Советская Наука. 792 с.
- Рогачёва 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. 32–152.
- Рябицев В.К.*, 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение. 296 с.
- Шмальгаузен И.И.*, 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.- Л.: Изд-во АН СССР. 232 с.
- Ashmole N.P.*, 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds // *Ibis*. V. 1036. P. 458–473.
- Clement P., Hathway R.*, 2000. Thrushes. Helm identification guides. London: Christopher Helm. 463 p.
- Conn P.B., Doherty P.F., Nichols J.D.*, 2005. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.): Comment // *Ecology*. V. 86. № 9. P. 2536–2541.
- Curio E.*, 1989. Some aspects of avian mortality patterns // *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin*. V. 65. Supplement: *Annalen der Ornithologie*. № 13. P. 47–70.
- Greenberg R.*, 1980. Demographic aspects of long-distance migrations // *Migrant birds in the neotropics*. Washington, D.C., USA: Smithsonian Institution Press. P. 493–504.
- Hussell D.J.T.*, 1985. Clutch size, daylength, and seasonality of resources: comments on Ashmole’s hypothesis // *Auk*. V. 102. P. 632–634.
- Karr J.R., Nichols D.J., Klimkiewicz M.K., Brawn J.D.*, 1990. Survival rates of tropical and temperate forest birds // *American Naturalist*. V. 136. P. 277–291.
- Lack D.*, 1947. The significance of clutch-size. Parts 1 and 2 // *Ibis*. V. 89. P. 302–352. — 1954. The natural regulation of animal numbers. London, UK: Oxford University Press. 404 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.*, 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 380 p.
- Owens I.P.F., Hartley I.R.*, 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? // *Proc. R. Soc. Lond. B*. V. 265. P. 397–407.
- Ricklefs R.E.*, 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole’s hypothesis // *Auk*. V. 97. № 1. P. 38–49. — 1983. Comparative avian demography // *Current Ornithology*. V. 1. P. 1–32. — 1997. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.) // *Ecological Monographs*. V. 67. P. 23–43. — 2000. Lack, Scutch and Moreau: the early development of life-history thinking // *Condor*. V. 102. P. 3–8. — 2000a. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories // *Condor*. V. 102. P. 9–22.
- Ricklefs R.E., Rohwer S.*, 2005. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.): Reply // *Ecology*. V. 86. № 9. P. 2541–2544.
- Salewski V., Bruderer B.*, 2007. The evolution of bird migration – a synthesis // *Naturwissenschaften*. V. 94. № 4. P. 268–279.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA. Data Analysis Software System. Vers. 6. www.statsoft.com
- Stearns S.C.*, 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // *The Quarterly Review of Biology*. V. 51. № 1. P. 3–47.
- Svensson L.*, 1992. Identification Guide to European Passerines. 4th edition. Stockholm: Naturhistoriska Riksmuseet. 368 p.
- Tomiałojć L.*, 1980. The combined version of the mapping method // *Bird census work and nature conservation*. Göttingen: Univ. Göttingen. P. 92–106.



**AGE RATIO AND SURVIVAL OF THRUSHES BREEDING  
IN THE YENISEI MIDDLE TAIGA****O. V. Burskii, E. Yu. Demidova***Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: obourski@gmail.com*

The proportion between the number of old birds (2-year-old and older) and 1-year-old birds in population was used to assess the survival rate of 7 thrush species (*Zoothera*, *Turdus* spp.) breeding in the Yenisei river floodplain. The age of some birds was determined based on the results of ringing obtained in the last years; in most birds, it was determined by plumage characteristics. According to the frequency of discrepancies in the repeated aging, a method for correction of mistakes and biases in the age ratio was developed. After the correction, the obtained ratios were recognized as appropriate estimates for the survival of three numerous species in the middle taiga of the Yenisey floodplain. The estimates obtained confirm the earlier data on the significant decrease in the survival of thrush populations with increasing the latitude of the bird residence all the year round. Migrants having the common breeding area differ in survival depending on the latitude of their wintering grounds. A reliable forecast of survival can be based on the combination of data on minimal mean monthly temperature in the wintering area and the amplitude of mean monthly temperatures in the breeding area ( $R^2 = 0.87$ ) during a year. Probable proximate mechanisms of this relationship are discussed.