

ВЗАИМОСВЯЗАННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА У ДУБРОВНИКА (*EMBERIZA AUREOLA*)

О.В. Бурский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

INTERRELATED CHANGES OF LIFE HISTORY TRAITS IN YELLOW-BREASTED BUNTING (*EMBERIZA AUREOLA*)

O.V. Bourski

N. Severtsov Institute of Animal Ecology and Evolution, Moscow, Russia

e-mail: obourski@gmail.com

Представления об эволюции жизненного цикла птиц основаны на сравнительных исследованиях различных систематических групп (Ricklefs, 2000). Изменение отдельных переменных жизненного цикла эмпирически прослежено в некоторых работах на коротких отрезках времени, тогда как анализ длительных взаимодействий доступен только на моделях или лабораторных организмах (Stearns, 2000). В представленной работе мы объединили результаты собственного исследования популяции дубровника в Центральной Сибири (до начала ее сокращения в 2000 г.) и литературные данные по экологии и динамике вида в ареале. Вместе они позволяют, по крайней мере, в общих чертах, проследить тысячелетнюю экологическую историю вида, в основе которой лежит долговременное и постепенное увеличение обилия кормовых ресурсов в области зимовки.

Область зимовки дубровника охватывает Юго-Восточную Азию, наибольшая концентрация птиц отмечается на юге Китая. Зимнее благополучие вида связано с питанием семенами, преимущественно рисом, оставшимся на полях после уборки урожая (Byers et al., 2012). С тех пор, как в 13 в. в Китае были освоены скороспелые сорта риса, численность народонаселения здесь непрерывно росла, причем до середины 20 в. – преимущественно за счет экстенсивного увеличения посевных площадей (Agriculture in China, 2015). Соответственно должна была расти и численность дубровника.

Дубровника относят к китайскому фауногенетическому комплексу, связанному с лесостепными ландшафтами (Штегман, 1938). В бассейне Амура обитает подвид *E. a. ornata*, по-видимому, близкий к исходной форме. Он проводит на местах гнездования более 5 месяцев, улетая после линьки, полной у взрослых и частичной у молодых птиц (Byers et al., 2012). Происхождение подвида *E. a. aureola*, заселившего ареал от Балтики до Чукотки, по-видимому, связано с развитием человеческой цивилизации. История его быстрого расселения на протяжении последних двух веков хорошо документирована (Паевский, 2004; BirdLife International, 2015).

В Центральной Сибири дубровник населяет открытые местообитания с богатым травяным покровом. В таежной зоне они представлены изолированными участками в долинах крупных рек и занимают не более 1-5% площади. Благоприятность гнездовой территории в пределах пригодной площади определяется двумя факторами: богатством почв и пойменным режимом местообитаний ($R^2 = 0,63$; $p < 0,001$).

Динамика изученной популяции складывается под влиянием локальных и общих факторов среды. Локальные факторы – длительность половодья и фенологическое смещение – влияют на выбор местообитаний. Ежегодные колебания численности популяции в целом малы: меньше, чем у 12 других видов из 13 доступных для сравнения. Тем не менее, существенная часть этих колебаний совпадает с изменениями других видов, зимующих в Юго-Восточной Азии ($R^2 = 0,31$; $p = 0,04$). Таким образом, условия зимовки, по-видимому, оказывают решающее воздействие на годовые отклонения численности.

Многолетнее картирование гнездовой популяции показало, что фрагменты популяции, одинаковые по средней численности, различаются по стабильности в зависимости от качества местообитания. С ростом благоприятности участков межгодовая вариация численности на них существенно сокращается ($r = -0,63$; $p = 0,02$). В половине обследованных фрагментов численность регулярно достигает уровня насыщения, и плотность популяции значительно ограничивает ежегодные колебания. Остальные местообитания служат резервуаром для вытесненных особей. Полученные результаты соответствуют моделям идеального деспотического распределения (Fretwell, Lucas, 1970) и присваивающего распределения (Pulliam, 1988). Таким образом, территориальное доминантное поведение в популяции дубровника не только обеспечивает регуляцию численности в зависимости от плотности в период размножения, но и создает иерархию, в которой доступ к ресурсам резко ограничен для особей, впервые вступающих в размножение.

Сравнивая относительную вариацию фрагментов различного масштаба, – от отдельных территорий до популяции, населяющей 450 км², – мы обнаружили наибольший стабилизирующий эффект плотности в промежуточном масштабе: в локальных поселениях на участках внетаежных местообитаний. Каждое из них представляет собой отдельную субпопуляцию, динамика которой определяется общими воздействиями на зимовках, а регуляция происходит через доминантное распределение территорий в пределах смежных местообитаний.

Отлов и мечение птиц показали высокую степень филопатрии в популяции. Медианная дальность дисперсии самцов не превышает 200 ц. Среди изученных видов воробьиных, ранжированных по дальности natalной дисперсии (Paradis et al., 1998; Sutherland et al., 2000), дубровник попадает в число первых 10%. Учитывая структуру ландшафта, можно предполагать беспрепятственный, но слабый обмен особями между субпопуляциями вдоль долин крупных рек. Но заселение пригодных участков вдали от деки, по расчетам максимальной дисперсии (Sutherland et al., 2000), имеет ничтожную вероятность.

Выживаемость взрослых птиц, по оценке с помощью стохастического моделирования вероятности повторных регистраций в модуле CJS программы MARK (White, Burnham, 1999; Cooch, White, 2009), составила $0,54 \pm 0,06$ (SE). Эти показатели выше, чем у любого вида дроздов, оценка выживаемости которых была получена нами при тех же условиях (0,33-0,48; Бурский, 2011). С учетом размеров тела дубровника и суровости климата в регионе, а также с поправкой на эмиграцию, мы считаем эту оценку предельно высокой.

Сезонная динамика иммиграции, эмиграции и транзита в период пребывания популяции в гнездовом ареале оценена по данным мечения в модуле POPAN (Amason, Schwarz, 1999) программы MARK. Средняя продолжительность пребывания местных птиц составила 58, 56 и 37 суток для взрослых самцов, самок и молодых птиц соответственно. Это сопоставимо лишь со сроком пребывания некоторых ласточек и мухоловок (Рогачева и др., 1991). Чрезвычайно коротки также периоды фертильности самок и развития птенцов. Обращает внимание практическое отсутствие предгнездового и послегнездового периода у взрослых птиц. Самки не перемещаются с прилета до отлета и покидают место гнездования сразу после потери связи с потомством. Самцы превышают самок по численности на 25% (незначимо). Они, наоборот, в течение гнездового периода могут появляться и оседать на новых местах, а исчезают одновременно в связи с распадом территориальной структуры. Молодые птицы улетают почти сразу по окончании выкармливания, а поиск территории начинают, по-видимому, только следующей весной и часто остаются холостыми. Все птицы покидают регион до начала линьки.

История приспособления дубровника к дополнительным зимним ресурсам представляется разветвленной реакцией, охватившей все аспекты жизненного цикла цепью итеративных изменений (рис. 1). Возросшая зимняя выживаемость периодически нарушала демографический баланс и вызывала рост численности. В области зимовки изобилие способствовало концентрации птиц в местах скопления корма и дальнейшему развитию стайного поведения. В гнездовых местообитаниях плотность регулярно превышала емкость среды, поэтому отбор благоприятствовал доминантному территориальному поведению, при котором цена завладения чужой территорией превышает возможные выгоды (Fretwell, Lucas, 1970). Особи, не нашедшие места в насыщенной территориальной структуре, устранились от размножения до следующего сезона или расселились. Вместе с отложенным размножением откладывалось и формирование окончательного брачного наряда, что отличает морфологию номинального подвида от приамурского (Byers et al., 2012).

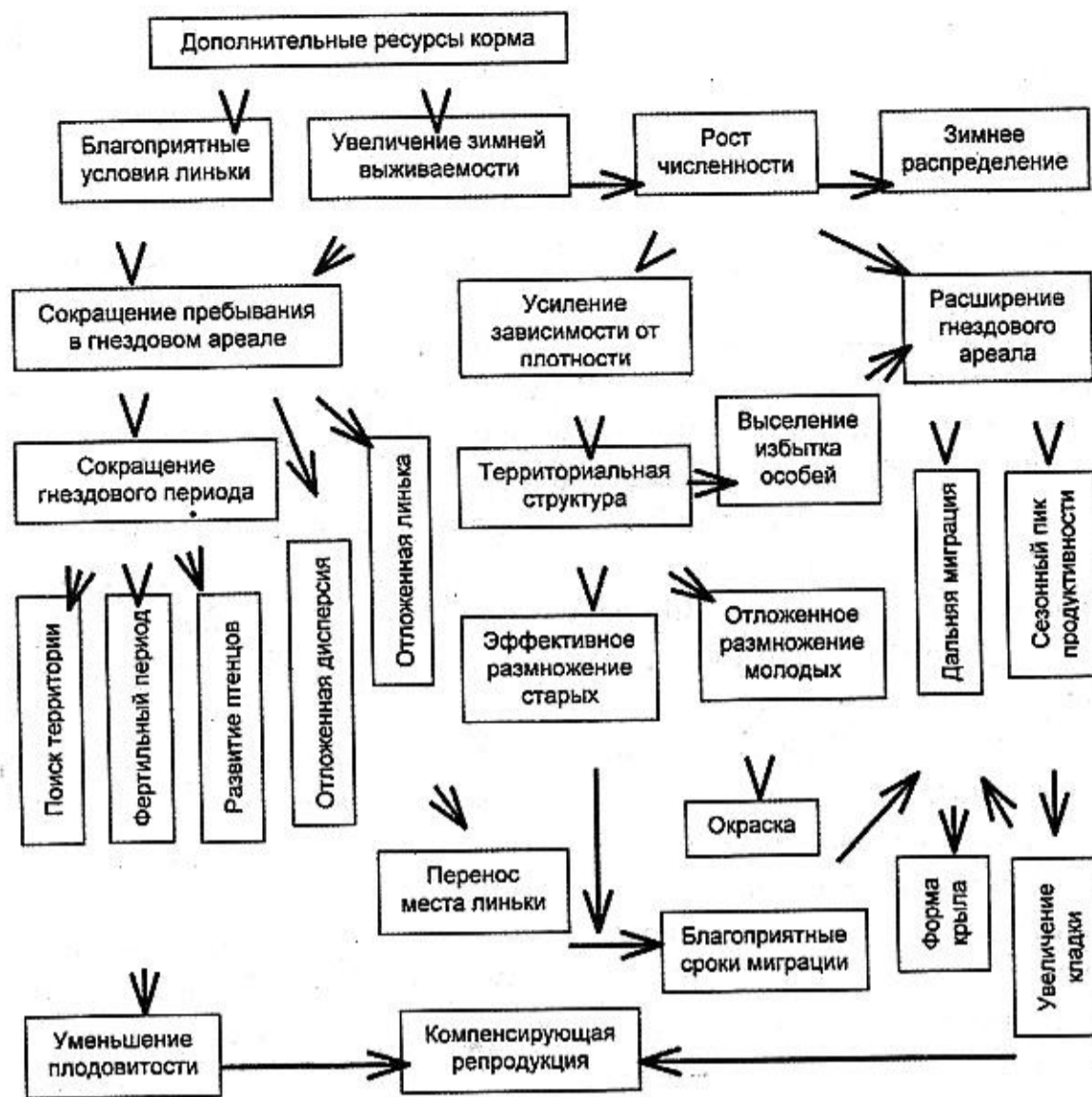


Рис. 1. Ожидаемые изменения параметров популяции при устойчивом увеличении ресурсов корма в зимней части ареала. Пояснения в тексте.

При росте численности популяции некоторые вытесненные особи вблизи границы ареала расселялись за его пределы. Такая возможность создавалась в долинах рек, из-за чего расширение ареала шло быстро, но использование местообитаний всегда оставалось спорадичным (Дементьев, Гладков, 1954; Паевский, 2004). Пути миграций, по-видимому, повторяют пути расселения, что подтверждается наземными наблюдениями (Дементьев, Гладков, 1954) и доказано для других недавно расселившихся видов (Ruegg, Smith, 2002). Быстрое формирование стратегии дальнего мигранта у дубровника также не противоречит современным представлениям (Zink, 2011). Проникновение далеко на север стало возможным благодаря сезонному пику продуктивности северных экосистем и краткому гнездовому циклу вида. Возрастание сезонности с широтой способствует увеличению кладки (Ricklefs, 1980), что может компенсировать затраты на дальность миграции (Greenberg, 1980). По некоторым данным, у дубровника такое увеличение имеет место (Доржиев, Юмов, 1991). Форма крыла номинального подвида (Byers et al., 2012) изменилась в соответствии с дальностью перелетов (Winkler, Leisler, 1992).

Увеличение производства риса охватывало не только области зимовки на юге и юго-востоке Азии, но и долину Янцзы на пути пролета, где взрослые и молодые дубровники делают остановку на линьку. Возможно, именно перенос места линьки в этот древний очаг рисоводства был первым шагом к росту численности подвида. Такое положение линьки в местах сезонного изобилия ресурсов отмечено у североамериканских дальних мигрантов (Rohwer et al., 2005) и хорошо согласуется с теоретическими построениями (Barta et al., 2008). Благоприятные условия в местах линьки и зимовки направляли отбор по пути сокращения пребывания в гнездовом ареале (Greenberg, 1980). В итоге все фазы гнездового цикла у дубровника короче, чем у родственных видов овсянок (Рогачева и др., 1991; Доржиев, Юмов, 1991). Натальная дисперсия у дубровника сместилась на следующий гнездовой сезон, подобно тому, как это отмечено у садовой овсянки в Европе (Dale et al., 2006). Отлет к местам линьки сместился на сроки более ранние, чем начало линьки у дальневосточного подвида (Byers et al., 2012). Краткое пребывание позволило не только укладывать размножение в короткий летний сезон на севере ареала, но и перенести дальние перелеты на период, благоприятный в кормовом отношении, что для других видов является существенным фактором риска (Bell, 2005). Дополнительные выгоды от увеличения кладки из-за изобилия сезонных кормов и от большей успешности гнездования опытных особей вносили свой вклад в продуктивность размножения, а благоприятный «фенологический коридор» для миграций – в выживаемость. Это определяло положительный демографический баланс в самых дальних точках ареала и способствовало его расширению.

При сравнении с родственными видами, дубровник отличается неполным использованием экологической ниши в гнездовом ареале. Спорадическое распространение, эфемерность заселения междуречий указывает на то, что дальность дисперсии не соответствует степени фрагментации местообитаний в таежном ландшафте. Короткий срок пребывания в гнездовом ареале означает, что кормовая ниша вида ограничена массовыми объектами. В целом, расселение дубровника – это в большей мере экологический, чем эволюционный ответ на увеличение доступности зимних ресурсов. В его основе лежат механизмы регуляции, зависящие от плотности, и генетическая пластичность некоторых переменных жизненного цикла. Прочные адаптации к использованию ресурсов гнездового ареала не сформировались, потому что отбор в условиях постоянного превышения емкости среды был направлен против плодовитости.

В последние 20-25 лет выживаемость дубровника в зимнем ареале резко сократилась (BirdLife International, 2015). Центральносибирская гнездовая популяция, сохранявшая стабильную численность вплоть до 1999 г., полностью исчезла в 2006 г. Стремительное сокращение ареала *E. a. augeola* может оказаться фатальным, так как восстановление фаз годового цикла, обеспечивающих плодовитость, требует времени. Положение *E. a. ornata*, видимо, более надежно, поскольку фазы размножения и линьки у него приурочены к гнездовому ареалу и не испытывали описанных изменений.

Автор благодарен всем участникам экспедиции, в разные годы проводившим отлов птиц на биостанции Мирное. Исследование поддержано грантами РФФИ №№ 11-04-01614, 15-04-08491 и программой Президиума РАН «Живая природа».

Список литературы

- Бурский О.В., 2011. Оценка выживаемости дроздов: модель повторных регистраций перепончатокрылых // Журн. общ. биол. Т. 72. № 3. С. 163-182. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.), 1954. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Советская наука. 803 с.
 Доржиев Ц.З., Юмов Б.О., 1991. Экология овсянковых птиц (на примере рода *Emberiza* в Забайкалье). Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР. 176 с.
 Паевский В.А., 2004. Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.-СПб.: КМК. С. 186-202.
 Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И., 1991. Птицы Центральносибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы // Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 32-152.
 Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики (Фауна СССР Нов. сер. № 19: Птицы. Т. 1, вып. 2). М.-Л.: Изд-во

- AH CCCP 138 c. Agriculture in China. 2015. In: Wikipedia. Retrieved February 18, 2015, from http://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Agriculture_in_China&oldid=646141786
- Arnason A.N., Schwarz C.J., 1999. Using POPAN-5 to analyze banding data // *Bird Study*. V. 46 (suppl). P. s157-s168.
- Barta Z., McNamara J.M., Houston A.I., Weber T.P., Hedenstrom A., Fero O., 2008. Optimal moult strategies in migratory birds // *Phil. Trans. R. Soc. B*. Vol. 363. P. 211-229.
- Bell C.P., 2005. Inter- and intrapopulation migration patterns. Ideas, evidence and research priorities // Greenberg R., Marra P.P. (eds.). *Birds of two worlds. The ecology and evolution of migration*. Baltimore, USA: John Hopkins Univ. Press. P. 41-52.
- BirdLife International, 2015. Species factsheet: *Emberiza aureola*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 05/03/2015.
- Byers C., Olsson U., Curson J., 2012. *Buntings and Sparrows*. London: A&C Black. 264 p.
- Cooch E., White G., 2009. Program MARK: A Gentle Introduction, 8th ed. www.phidot.org/soft_ware/mark/doc_s/book.
- Dale S., Lunde A., Steifetten O., 2005. Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting // *Behav. Ecol*. Vol. 16. No. 1. P. 20-24.
- Fretwell S.D., Lukas H.L., Jr., 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development // *Acta Biotheoretica*. Vol. 19. P. 16-36.
- Greenberg R., 1980. Demographic aspects of long-distance migration // Keast A., Morton E.S. (eds.). *Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution, and Conservation*. Wash., D.C.: Smith. Inst. Press. P. 493-504.
- Paradis E., Baillie R., Sutherland W.J., Gregory R.D., 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds // *J. Anim. Ecol*. Vol. 67. P. 518-536.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation // *Am. Nat*. Vol. 132. P. 652-661.
- Ricklefs R.E., 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis // *Auk*. Vol. 97. No. 1. P. 38-49.
- Ricklefs R.E., 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories // *Condor*. Vol. 102. No. 1. P. 9-22.
- Rohwer S., Butler L.K., Froehlich R., 2005. Ecology and demography of east-west differences in molt scheduling of neotropical migrant passerines // Greenberg R., Marra P. P. (eds.). *Birds of two worlds. The ecology and evolution of migration*. Baltimore, USA: John Hopkins Univ. Press. P. 87-105.
- Ruegg K.C., Smith T.B., 2002. Not as the crow flies: a historical explanation for circuitous migration in Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) II *Proc. R. Soc. Lond.* Vol. 269. P. 1375-1381.
- Stearns S.C., 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects // *Naturwissenschaften*. Vol. 87. P. 476-486.
- Sutherland G. D., Harestad A.S., Price K., Lertzman K.P., 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals // *Conserv. Ecol*. Vol. 4. No. 1. 16 p. <http://hdl.handle.net/10535/2986>.
- Winkler H., Leisler B., 1992. On the ecomorphology of migrants // *Ibis*. Vol. 134. Suppl. P. 21-28.
- White G.C., Burnham K.P., 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. Vol. 46. Suppl. P. 120-138.
- Zink R.M., 2011. The evolution of avian migration // *Biol. J. Linnean Soc*. Vol. 104. P. 237-250.