

ХРОНИКА ИСЧЕЗНОВЕНИЯ ДУБРОВНИКА (*EMBERIZA AUREOLA*, *EMBERIZIDAE*, *PASSERIFORMES*): СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ

© 2025 г. О. В. Бурский*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

*E-mail: obourski@gmail.com

Поступила в редакцию 01.10.2024 г.

После доработки 14.07.2025 г.

Принята к печати 05.11.2025 г.

Дубровник (*Emberiza aureola*) – тропический мигрант, гнездящийся в таежной зоне. Некогда многочисленный, вид находится в Красном списке МСОП, с 2017 г. – в статусе особо уязвимого. Биология вида остается недостаточно изученной. Задачей работы было собрать сведения по ежегодной выживаемости и сезонной динамике дубровника в гнездовом ареале и установить, насколько они могли предопределить его роковую судьбу. По материалам отлова и мечения птиц таежной популяции в Центральной Сибири мы провели анализ повторных встреч с помощью мультиномиального стохастического моделирования. Сезонная динамика показала, что продолжительность фаз годового цикла, проходящих в гнездовом ареале, у дубровника короче, чем у близких видов. Ряд признаков указывал на ограниченную дисперсию. Выживаемость взрослых достигала высоких значений. При этом драйвером популяционных колебаний численности была выживаемость годовалых особей. Между 1998 и 2004 г. выживаемость резко сократилась, после чего популяция не смогла восстановиться. На основе полученных данных обсуждается связь вымирания популяции с недавним беспрецедентным расселением вида как вероятным следствием эксплуатации урожая риса в Юго-Восточной Азии. Избыток кормовых ресурсов в зимнем ареале определил расширение области гнездования, существенные изменения годового и жизненного цикла. Снижение доступности зимних ресурсов привело к современному сокращению численности и ареала. Для поддержания численности вида необходимо хотя бы локальное устранение причин ее сокращения. Адаптации, приобретенные в ходе экспансии, будут препятствовать восстановлению.

DOI: 10.7868/S3034543X25060042

Дубровник (*Emberiza aureola*) – характерный обитатель лугов, пастбищ и сенокосов лесной зоны Сибири и Дальнего Востока. В XIX–XX вв. его расселение в европейской части ареала хорошо прослежено орнитологами (рис. 1). Возможно, продвижение на запад шло не везде монотонно, а скорее волнами (Glutz von Blotzheim, Bauer, 1997), но существенный рост общей численности, несомненно, продолжался, по крайней мере, на протяжении двух столетий. Заселив Европу до Балтийского моря, дубровник, казалось, прочно вошел в европейскую фауну (Byers et al., 2012). Однако в середине 1980-х были отмечены популяционные колебания на крайнем северо-западе ареала (Hagemeijer, Blair, 1997), а с 1990-х гг.

началось сокращение численности в Финляндии, Украине и соседних областях России (BirdLife International, 2017). В 2004 г., когда реальность сокращения стала очевидной, вид был занесен в Красный список МСОП в категорию близких к угрозе, а уже в 2017 г. признан критически уязвимым. Причину стремительного сокращения численности усматривали в низкой эффективности размножения, которая при критической дальности миграции приобретала неустойчивый характер (Hagemeijer, Blair, 1997). Высказывалось предположение, что снижение численности связано с сокращением площади естественных местообитаний из-за расширения сельскохозяйственных площадей (Hagemeijer, Blair, 1997).

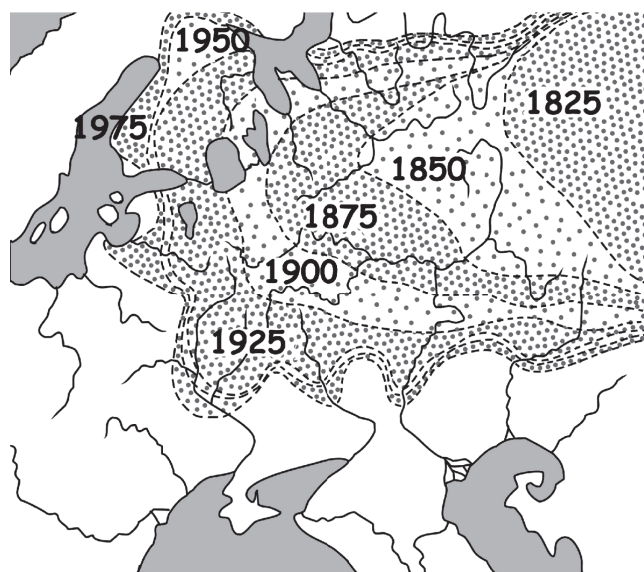


Рис. 1. Расширение ареала дубровника на запад, документированное орнитологами (по: Timofeeff-Ressovsky, 1940; Деметьев, Гладков, 1952; Hagemeyer, Blair, 1997; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1997).

Fig. 1. The westward expansion of the Yellow-breasted Bunting's range, documented by ornithologists (based on: Timofeeff-Ressovsky, 1940; Dementyev, Gladkov, 1952; Hagemeyer, Blair, 1997; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1997).

В последнее время более важной причиной считается массовый нелегальный отлов птиц и сокращение местообитаний, пригодных для отдыха, в области зимовки (Kamp et al., 2015; BirdLife International, 2017; Neim et al., 2021).

Мы проводили мониторинг популяции в Центральной Сибири, где сокращение численности началось после 1999 г. (Бурский, 2025). С помощью учетов на значительной площади установлена большая раздробленность популяции, отсутствие контактов между участками, разделенными десятками километров тайги. На каждом участке колебания численности были синхронными и определялись, вероятно, в основном условиями в области зимовки независимо друг от друга. В этом сообщении мы рассмотрим результаты кольцевания и мечения на одном из участков изученной популяции по данным, собранным в период стабильного существования и сокращения. В число задач входит детальная характеристика сезонной динамики численности и перемещений в популяции, оценка ежегодной выживаемости птиц и случаев дисперсии. Цель статьи — на основе полученных результатов расширить представление о вероятной истории и причинах деградации вида, совсем недавно преуспевавшего на протяжении огромного ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые наблюдения

Исследование выполнено в 1989–2014 гг. на биостанции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Мирное (62°20' с.ш., 89°00' в.д.) на Енисее, в среднетаежной подзоне Центральной Сибири. Отлов птиц паутинными сетями на модельной площади 30 га в пойме р. Енисей начат в 1989 г., а с 1990 г. продолжен с постоянным усилием в течение всего периода пребывания вида в гнездовом ареале. Стандартные сети (10 × 3 м, ячея 16 мм) устанавливали в 50 м друг от друга на всей площади (200 позиций), а с 1999 г. — только в высокой пойме (60 позиций). Каждая сеть работала с 20:00 до 12:00 следующих суток. Одновременно работали 20–30 сетей, на следующий день — 20–30 сетей на соседнем участке и т.д., поочередно охватывая всю зону отлова. Через 10 дней отлов повторяли в том же порядке. Сезон отлова длился с конца мая до начала сентября, а после 1999 г. — до конца июля. Все пойманные птицы были окольцованы, а с 1992 г. также помечены цветными кольцами. Всего обработаны 702 индивидуально опознаваемые встречи 345 особей — поимки, повторные поимки и визуальные встречи.

Исследованная популяция занимала полосу пойменных местообитаний шириной около 500 м, вытянутую вдоль берега и уходящую за пределы площади отлова. Местообитания представлены разнотравно-злаковыми лугами, перемежающимися с куртинами ив различного возраста. В высокой пойме, включающей прирусловый вал и его склон, луга, как правило, были доступны для остановки мигрантов и для гнездования сразу после прилета. В низкой пойме благоприятные участки освобождались от воды в разные годы на 1–3 недели позднее и заселялись не полностью. В конце июля, однако, почти все взрослые и молодые птицы переселялись в низкую пойму, привлекающую высокой продуктивностью, задержанной из-за половодья (рис. 2). Во время осенней миграции транзитные особи придерживались краевых участков растительности вдоль песчаного пляжа. Наблюдения за мечеными птицами позволяли считать, что их перемещения редко выходили за пределы площади отлова, которая включала весь комплекс взаимно дополняющих местообитаний. Поэтому время пребывания дубровников на контрольной

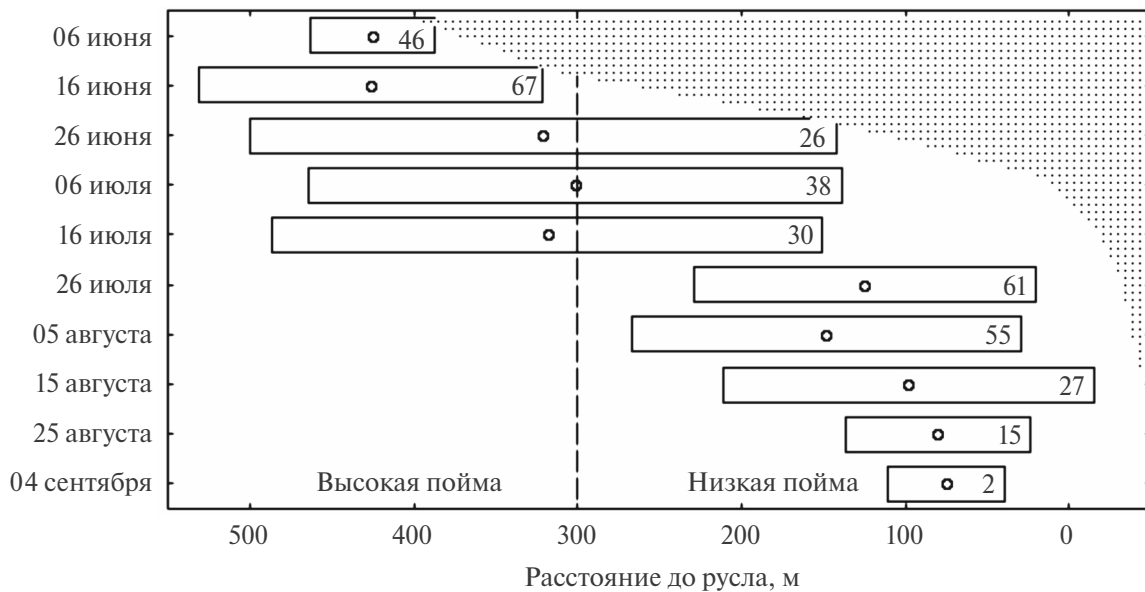


Рис. 2. Сезонное смещение распределения поимок по профилю поймы в 1990–1995 гг. Представлены среднее расстояние до песчаного пляжа (кружок), стандартное отклонение (полоска) и число поимок за каждые 10 дней. Прерывистая линия разделяет местообитания высокой и низкой поймы. Фоном показана затопленная площадь.

Fig. 2. Seasonal shift in the distribution of catches along the floodplain profile in 1990–1995. The mean distance to the sandy beach (circle), standard deviation (bar), and number of catches (numeral) are shown for each 10 days. The dashed line separates high- and low-floodplain habitats. The flooded area is shown in the background.

площади отражало сроки пребывания популяции в гнездовом ареале.

Модель сезонной динамики

Сезонные изменения числа местных особей анализировали в модуле POPAN (Arnason, Schwarz, 1999) программного пакета MARK (White, Burnham, 1999; Cooch, White, 2009). Использовали данные отлова за 1990–1998 гг., наиболее представительные как по площади, так и по сезонной продолжительности. Ежегодные данные (603 наблюдения, 346 индивидуальных годовых историй встречаемости) объединены, как будто представляли наблюдения за один год, подразделенные на 10-дневные периоды отлова (далее декады). Важнейшее допущение метода – равная вероятность регистрации особей в течение декады – предполагает исключение из анализа транзитных особей (сезонных мигрантов и летних нерезидентов) с единственной поимкой. Однако среди этих птиц могут быть и представители локальной популяции, отделить которых можно только статистически, если знать, с какой вероятностью местная особь может быть поймана только один раз за сезон. К местной гнездовой популяции (табл. 1) относили взрослых птиц, встреченных хотя бы раз

в другие годы (“знакомые”) или хотя бы дважды в год наблюдений (“незнакомые”), с учетом визуальных встреч меченых птиц. Число встреч каждой категории за сезон следовало распределению Пуассона, что позволило с помощью модуля Nonlinear Estimation (StatSoft Inc.) оценить параметр λ и определить ожидаемое число незнакомых местных особей с одной поимкой. Мы распределили их встречи по декадам пропорционально регистрации безусловно местных особей и вычли из числа однократных поимок, а остаток представили как динамику поимок транзитных особей.

В истории каждой местной особи указывали, ловилась ли она в данную декаду или нет. Мультиномиальная модель POPAN рассматривает вероятность каждой истории как результат взаимодействия между вероятностью “выживания” ϕ , вероятностью регистрации p , вероятностью “входа” $pent$ и численностью “суперпопуляции” N (суммы всех входов). В сезонном контексте ϕ означает вероятность остаться в пределах контрольной площади до следующего отлова (декады), тогда как $(1 - \phi)$ соответствует вероятности эмиграции. Значение $pent$ позволяет оценить вероятность иммиграции (первого появления за сезон) в промежутке между данным

Таблица 1. Распределение числа встреч птиц в 1990–1995 гг., знакомых по встречам в другие годы и незнакомых, отмеченных только в течение одного сезона

Table 1. Distribution of the number of bird encounters in 1990–1995, familiar from encounters in other years and unfamiliar, noted only during one season

Группа	Категория	Особь с числом встреч:										Параметр			Ожидание	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	λ	CL	CU	n	m
Самцы	знакомые	21	10	5	6	2	5	3	1	1	1	1.55	1.21	1.88	21	0
	незнакомые	<i>50</i>	<i>15</i>	<i>4</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>				17	33
Самки	знакомые	8	7	5	3	3	0	2	0	0	0	1.67	1.37	1.96	8	0
	незнакомые	<i>45</i>	<i>17</i>	<i>6</i>	<i>2</i>	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>				16	29
Молодые	знакомые	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.55	0.44	0.67	4	0
	незнакомые	<i>99</i>	<i>13</i>	<i>3</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>				42	57

Примечание: Жирным шрифтом выделены данные, использованные для расчета параметра λ распределения поимок в каждой половозрастной группе, чтобы разделить незнакомых особей с одной поимкой (курсив) на ожидаемое число местных (n) и транзитных особей (m). CL, CU – границы 95% доверительного интервала.

и следующим отловом. Значение p относится к вероятности обнаружить особь хотя бы раз за декаду, если она находится в пределах контрольной площади. Численность N включает всех местных особей, появившихся на контрольной площади в течение сезона, независимо от возможности их обнаружить. Все параметры модели (по сути, коэффициенты регрессии) проиндексированы в соответствии с тем, какую из трех групп g (самцы, самки и молодые) они характеризуют. Все параметры, кроме N , могли варьировать во времени и поэтому также имели индекс t : по номеру декады наблюдения для p и по номеру промежутка между ними для ϕ и $pent$. Из-за сильного несовпадения сроков пребывания взрослых и молодых птиц мы провели два отдельных анализа, охватывающих 8 декад для первых и 5 декад для вторых.

Тесты программы RELEASE (встроенные в MARK) подтвердили, что данные по взрослым особям соответствуют допущениям метода (Test 3: $\chi^2_{18} = 12.03$, $p = 0.85$; Test 2: $\chi^2_8 = 9.61$, $p = 0.29$). Полная сезонная модель (M1, табл. 2) насчитывала бы $2 \cdot 8 + 2 \cdot 9 + 2 \cdot 8 + 3 = 53$ параметра, но в действительности в насыщенной модели их было 35, так как начальные и конечные параметры каждого ряда взаимозависимы и не оцениваются по отдельности. Последующая процедура состояла в пошаговом упрощении модели путем сокращения числа параметров для достижения парсимонии – компромисса между числом различных параметров и возможностью их точной оценки. Сокращение достигалось связыванием сходных параметров: различия между ними предполагали несущественными

и заменяли одним общим значением. Новую модель как новую гипотезу сравнивали с предыдущей, оценивая результат по скорректированному информационному критерию Акаике (AIC_c). Потери информации при множественных различиях моделей избегали с помощью LR-теста. Лучшей считали модель с минимальным значением критерия; существенным (значимым) считали снижение $\Delta AIC_c \geq 2$.

Модель M2 (табл. 2) с постоянными параметрами показала существенные различия между группами, но сокращение сезонных различий привело к значительной потере информации (LR-тест: $\chi^2_{46} = 64.7$, $p = 0.03$). Связывание параметров регистрации (вероятности обнаружения), напротив, существенно упростило модель M3 без потери информации (LR-тест: $\chi^2_{30} = 9.72$, $p = 0.99$). Обнаружено, что различимы только два значения: одно – для самцов в первые 2 декады, другое – для всех остальных случаев. Используя это упрощение, мы последовательно связывали сходные параметры других категорий, групп и периодов до тех пор, пока не получили лучшую комбинацию всего из 10 параметров (M4). Затем рассмотрели каждый чувствительный блок лучшей модели, как, например, параметры иммиграции (M5) или эмиграции (M6). Увеличивая или уменьшая число параметров в блоке, пытались найти экологически допустимую комбинацию, подстановка которой создаст существенный контраст с лучшей моделью. Потеря качества объяснения (в единицах ΔAIC_c), за которым стоит убедительная диспропорция оценок правдоподобия (Burnham, Anderson, 2002), использовалась в дальнейшем как оценка

Таблица 2. Модели сезонной динамики взрослых особей и шаги их упрощения

Table 2. Models of seasonal dynamics of adults and steps of their simplification

Шаги упрощения	Модель	К	AIC _c	ΔAIC _c	w
М4. Лучшая модель	$\{\phi(mf_{1234}/g_{56}/g_7)p(m_{12}/o) pent(m_{tr}/f_1/fo)N(g)\}$	10	728.5	0.0	0.28
М5а. Изменение <i>pent</i> (<i>mf</i>)	... <i>pent</i> (<i>m_{tr}</i> / <i>f_{tr}</i>)...	10	728.6	0.1	0.27
М5б. Изменение <i>pent</i> (<i>mf</i>)	... <i>pent</i> (<i>m₁₂</i> / <i>m₃₄₅</i> / <i>mo</i> / <i>f₁</i> / <i>fo</i>)...	11	728.7	0.2	0.26
М6а. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>mf</i> ₁₂₃₄ / <i>g</i> ₅ / <i>g</i> ₆ / <i>g</i> ₇)...	11	729.7	1.2	0.15
М5с. Изменение <i>pent</i> (<i>mf</i>)	... <i>pent</i> (<i>mf</i> ₁₂ / <i>mfo</i>)...	8	734.8	6.3	0.01
М6б. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>mf</i> ₁₂₃₄ / <i>mf</i> ₅₆ / <i>mfo</i>)...	9	734.9	6.4	0.01
М5д. Изменение <i>pent</i> (<i>mf</i>)	... <i>pent</i> (<i>mf</i> ₁ / <i>mfo</i>)...	8	735.7	7.3	0.01
М6с. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>mf</i> ₁₂₃₄ / <i>m_{tr}</i> / <i>f_{tr}</i>)...	12	736.1	7.7	0.01
М6д. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>mf</i> ₁₂₃ / <i>m_{tr}</i> / <i>f_{tr}</i>)...	12	737.4	8.9	0.00
М6е. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>mf</i> ₁₂₃ / <i>g</i> ₄₅₆ / <i>g</i> ₇)...	10	740.2	11.8	0.00
М5е. Изменение <i>pent</i> (<i>mf</i>)	... <i>pent</i> (<i>m</i> / <i>f</i>)...	8	743.3	14.8	0.00
М6е. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>mf</i> ₁₂₃₄₅ / <i>g</i> ₆ / <i>g</i> ₇)...	11	749	21.1	0.00
...Оптимизация ϕ и <i>pent</i>	...				
М3. Оптимальные <i>p</i>	$\{\phi(g)p(m_{12}/o)pent(g)N(g)\}$	30	765.3	36.8	0.00
М1. Полная модель	$\{\phi(g^*t)p(g^*t)pent(g^*t)N(g)\}$	35	770.7	42.2	0.00
М2. Постоянные ϕ , <i>p</i> и <i>pent</i>	$\{\phi(g)p(g)pent(g)N(g)\}$	6	813.4	84.9	0.00

Примечание: ϕ – “выживаемость”, *p* – вероятность обнаружения, *pent* – вероятность “входа”, *N* – численность, *g* – половозрастная группа (*m* – самцы, *f* – самки, *j* – молодые-сеголетки), *t* – период (декада) наблюдений с номерами 1–9, *tr* – тренд; сочетание вариантов *g* и *t* обозначает группировку параметров, где “/” – разделитель, *o* – остальные сочетания *g* и *t*; К – число оцениваемых параметров, *w* – вес по AIC_c. Шаги упрощения описаны в тексте. Модели М5–М6 основаны на изменении лучшей модели М4.

Таблица 3. Модели сезонной динамики молодых особей и шаги их упрощения

Table 3. Models of seasonal dynamics of young individuals and steps of their simplification

Шаги упрощения	Модель	К	AIC _c	ΔAIC _c	w
М9. Лучшая модель	$\{\phi(t_1/t_{23}/t_4) p(\text{fixed}) pent(t_{12}/t_{34}) N(g)\}$	5	75.4	0.0	0.33
М10а. Изменение <i>pent</i>	... <i>pent</i> (<i>tr</i>)...	5	76.0	0.6	0.25
М11а. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>t</i> ₁ / <i>t</i> ₂₃₄)...	4	76.4	1.0	0.20
М11б. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (<i>t</i>)...	6	76.9	1.5	0.15
М10б. Изменение <i>pent</i>	... <i>pent</i> (<i>t</i>)...	7	79.7	4.3	0.04
М7. Полная модель	$\{\phi(t)p(\text{fixed}) pent(t)N(\cdot)\}$	8	81.7	6.2	0.01
М10с. Изменение <i>pent</i>	... <i>pent</i> (\cdot)...	3	82.3	6.9	0.01
М11с. Изменение ϕ (<i>mf</i>)	... ϕ (\cdot)...	3	83.0	7.6	0.01
М8. Постоянные ϕ , <i>p</i> и <i>pent</i>	$\{\phi(\cdot)p(\text{fixed}) pent(\cdot)N(\cdot)\}$	2	97.9	22.5	0.00

Примечание: Вероятность обнаружения фиксирована: *p* = 0.36. Обозначения см. в табл. 2.

значимости различий между связанными параметрами. Итоговые оценки параметров выводили из 5 лучших моделей с ΔAIC_c < 2, усредняя их со взвешиванием по AIC_c-весам, которые обеспечивали вклад моделей пропорционально их парсимонии (Burnham, Anderson, 2002). Доверительные интервалы численности эмигрантов получены из логит-значений ϕ и *pent* методом Монте-Карло в среде R4.3.3 (R Core Team, 2024).

Молодые особи если и встречались повторно, то только в последовательные декады, что не давало возможности установить вероятность их обнаружения. Мы анализировали их динамику в упрощенных моделях, где по параметру *p* они приравнены к самкам. Полная модель М7 (табл. 3) оказалась намного информативнее модели М8 с постоянными параметрами (LR-тест: $\chi^2_6 = 30.0$, *p* < 0.0001). Небольшое

число параметров и фиксированная вероятность регистрации позволили легко найти модель с наибольшей парсимонией (M9) и оценить значимость ее компонентов по алгоритму, примененному при анализе динамики взрослых особей. Средняя оценка дана по четырем лучшим моделям.

Модель ежегодной выживаемости взрослых

Для оценки выживаемости использовали модуль CJS программного пакета MARK (White, Burnham, 1999; Cooch, White, 2009). Метод предполагает, что особь, помеченная на контрольной площади, доживает до следующего года с вероятностью ϕ и может быть обнаружена на той же площади хотя бы раз в год с вероятностью p . Оценка ϕ считается “кажущейся” выживаемостью, потому что она не включает особей, навсегда покинувших контрольную площадь, но не погибших, а переселившихся в другое место. В анализе использованы все имеющиеся данные, в том числе визуальные встречи меченых взрослых птиц (всего 702 регистрации 349 особей). Параметры могли различаться в зависимости от года наблюдений t и пола особи g . Задача сводилась к тому, чтобы подобрать оптимальные оценки параметров, описывающих фактические истории встреч 349 особей, при которых достигается минимальное значение AIC_c .

Эффективность контроля меченых особей определялась главным образом стандартными отловами в гнездовой период на 15 га в высокой пойме. В некоторые годы контроль был лучше

за счет увеличения площади или сезонной продолжительности отлова, а также введения цветного мечения. Полная модель $\{\phi(g^*t)p(g^*t)\}$, различающая 2 пола и 24 года наблюдений (96 оцениваемых параметров), успешно прошла проверку на соответствие допущениям метода в программе RELEASE (Test 2 + Test 3, самки: $\chi^2_9 = 0.71$, $p = 0.99$; самцы: $\chi^2_{20} = 15.65$, $p = 0.74$). Многие параметры, однако, оказались недостаточно обеспеченными данными из-за малого числа повторных регистраций за один год. В этой связи параметры лет наблюдений объединили в триплеты, а всех последних лет – в параметры одного периода, потому что начиная с 2002 г. повторные поимки прекратились. В итоге получили 5 периодов (t), внутри которых значение параметров предполагалось неизменным. Чтобы частично отделить местных птиц от транзитных, использовали параметр времени после мечения (t_{sm}): различали первый годовой интервал и все последующие, рассчитывая, что все транзитные особи окажутся в первой группе, а вторая группа будет состоять только из местных птиц и даст искомую оценку. После этих изменений общая модель M1 имела 30 параметров (табл. 4), но по информативности уступала даже модели M2 с постоянными ϕ и p . Исключение из M1 членов, содержащих взаимодействие между параметрами, привело к аддитивной модели M3 с 13 параметрами без существенной потери информации (LR-тест: $\chi^2_{17} = 13.6$, $p = 0.70$). Со времени введения цветного мечения и слежения

Таблица 4. Модели выживаемости взрослых и шаги их упрощения

Table 4. Adult survival models and steps in their simplification

Шаги упрощения	Модель	K	AIC_c	ΔAIC_c	w
M8. Тренд $\phi(t_{-exp})$	$\{\phi(t_{sm}+t_{-exp})p(g+t_{1/2345})\}$	6	353.5	0.0	0.39
M7. Объединение $\phi(t_{1234})$	$\{\phi(t_{sm}+t_{1234/5})p(g+t_{1/2345})\}$	6	353.8	0.3	0.32
M6. Объединение $\phi(t_{123})$	$\{\phi(t_{sm}+t_{123/4/5})p(g+t_{1/2345})\}$	7	355.6	2.1	0.13
M8a. Удаление $\phi(t_{sm})$	$\{\phi(t_{-exp})p(g+t_{1/2345})\}$	5	356.9	3.4	0.07
M7a. Удаление $\phi(t)$	$\{\phi(t_{sm})p(g+t_{1/2345})\}$	5	357.0	3.5	0.07
M5. Удаление $\phi(g)$	$\{\phi(t_{sm}+t_{1/2/3/4/5})p(g+t_{1/2345})\}$	9	359.9	6.4	0.02
M4. Объединение $p(t_{2345})$	$\{\phi(g+t_{sm}+t_{1/2/3/4/5})p(g+t_{1/2345})\}$	10	361.8	8.3	0.01
M3. Аддитивная модель	$\{\phi(g+t_{sm}+t_{1/2/3/4/5})p(g+t_{1/2/3/4/5})\}$	13	367.5	14.0	0.00
M4a. Удаление $p(g)$	$\{\phi(g+t_{sm}+t_{1/2/3/4/5})p(t_{1/2/3/4/5})\}$	9	369.6	16.1	0.00
M2. Постоянные ϕ и p	$\{\phi(\cdot)p(\cdot)\}$	2	370.4	16.9	0.00
M1. Исходная модель	$\{\phi(g^*t_{sm}^*t_{1/2/3/4/5})p(g^*t_{1/2/3/4/5})\}$	30	394.5	41.0	0.00

Примечание: ϕ – выживаемость, p – вероятность обнаружения, g – пол, t_{sm} – время после мечения, t – период наблюдений, 1–5 – номера периодов (разделитель “/” показывает их группировку), t_{-exp} – ковариата из 5 экспоненциально убывающих чисел, K – число параметров, w – вес по AIC_c . Шаги упрощения описаны в тексте.

за мечеными птицами вероятность регистрации менялась мало, что позволило сократить еще 3 параметра в модели М4. Половая принадлежность значимо влияла на вероятность регистрации: удаление этих различий не поддерживалось (М4а). Наоборот, половые различия по выживаемости оказались незначительными (М5). Уровень ежегодного выживания был сходным в течение первых трех периодов (М6). В следующее трехлетие его уменьшение еще не было значимым (М7), но в 2001–2004 гг. произошло резкое падение выживаемости (М7а). Это сокращение лучше описывалось заменой периодов на экспоненциальный тренд (М8). Важность различий, связанных со временем после мечения, показана в модели М8а, где эти различия сняты.

Оценка половозрастной структуры и дисперсии

По полным данным (349 годовых регистраций взрослых особей) рассчитали также ежегодную долю годовалых птиц (родившихся в год, предшествующий регистрации). Изменение возрастного состава сравнили с динамикой численности популяции по расширенным данным (Бурский, 2025) путем тестирования зависимости логит-доли половозрастной группы от логарифма численности по t -критерию для независимых выборок.

Для оценки дальности дисперсии строили распределение дистанций между центрами территорий за последовательные годы наблюдений и сравнивали его с простой случайной моделью, где индивидуальная принадлежность повторных встреч рандомизирована (Greenwood, Harvey, 1982). Имитация повторена 10 раз, результаты распределения усреднены.

Дальнейшую обработку количественных данных и отображение результатов вели с помощью стандартных средств статистического пакета STATISTICA 12.0 (StatSoft Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная динамика популяции

По визуальным наблюдениям в окрестностях биостанции, первая весенняя встреча самцов приходилась в среднем на 28 мая ($n = 10$ лет; $SD = 4$ дня); появление самок отмечено на 4 дня позже ($n = 2$). Появление новых самцов (табл. 4, рис. 3) продолжалось в течение 5 декад после прилета, с постепенным

убыванием, а иммиграция самок полностью закончилась к середине июня (модели М4, М5а, М5b в табл. 2). Модели с одинаковой динамикой иммиграции полов (М5с, М5d) значительно проигрывали лучшей модели ($\Delta AIC_c > 6$), а половые различия без динамики проигрывали еще сильнее (М5е: $\Delta AIC_c = 14.8$). Эмиграция самцов и самок поддерживалась на сходном минимальном уровне в течение июня–первой декады июля (М4, М6а); продолжительность стабильного периода на декаду больше или меньше не имела поддержки (М6е, М6f: $\Delta AIC_c > 11$). Интенсивная эмиграция начиналась после середины июля. В начале августа, после некоторой паузы, исчезали последние особи (М4, М6а). Среди них существенно преобладали самки – вероятно, с поздними выводками. Постепенная эмиграция и отсутствие половых различий имели слабую поддержку (М6b, М6с, М6d: $\Delta AIC_c > 6$).

Таким образом, самцы отличались продолжительной иммиграцией, а самки – продолжительной эмиграцией. Самцы появлялись в районе гнездования раньше самок, и многие сразу занимали территории. Остальные же (29%) присоединялись к популяции позднее, в любое время между окончанием миграции и отлетом. Массовый отлет наблюдался через 5 декад после прилета. Самки появлялись не позднее середины июня, когда их число достигло максимума, но при этом еще продолжался пролет северных популяций. Самки покидали гнездовую популяцию постепенно, в течение 6 декад, и 3 последних декады они численно преобладали над самцами.

Самостоятельные молодые особи появлялись в отловах во второй и третьей декаде июля (табл. 3, рис. 3), реже – в две последующие декады (М9 в табл. 3). Такая динамика неотличима от нисходящего тренда иммиграции в течение 4 декад (М10а: $\Delta AIC_c = 0.6$), но информативнее, чем 4 разных параметра (М10b: $\Delta AIC_c = 4.3$) или постоянный параметр иммиграции (М10с: $\Delta AIC_c = 6.9$). Эмиграция молодых птиц начиналась после 20 июля; после 10 августа среди местных молодых не было ни одной особи, помеченной раньше (М9). Эмиграция в августе была более интенсивной, чем в июле (М11а: $\Delta AIC_c = 1.0$), и значимо отличалась от постоянной величины (М11с: $\Delta AIC_c = 7.6$).

Динамика транзитных особей близко повторяла динамику обновления местной популяции (рис. 3) с опозданием на 4 дня ($r = 0.89$, $p < 0.0001$), что отвечает задержке северных

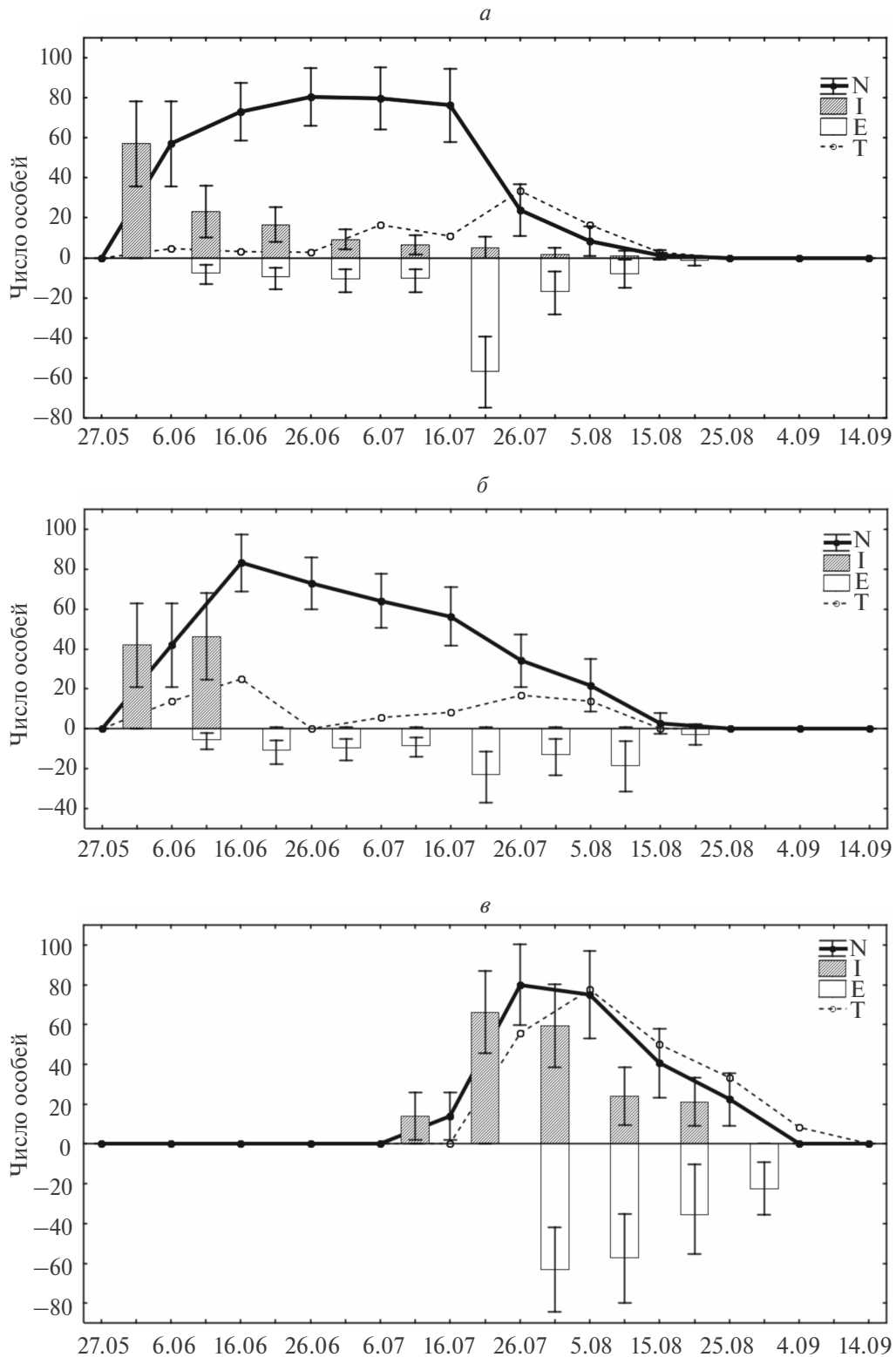


Рис. 3. Сезонная динамика популяции (в сумме за 6 лет) на контрольной площади: *a* – самцы, *б* – самки, *в* – молодые. Средние значения, выведенные из модели POPAN (с 95% доверительным интервалом): N – численность, I – число иммигрантов за 10 дней, E – число эмигрантов за 10 дней, T – число транзитных особей.

Fig. 3. Seasonal population dynamics (summed over 6 years) in the control plot: *a* – males, *b* – females, *c* – juveniles. Average values derived from the POPAN model (with 95% confidence interval): N – abundance, I – number of immigrants for 10 days, E – number of emigrants for 10 days, T – number of transient individuals.

Таблица 5. Оценки параметров, описывающих сезонную динамику местной популяции в лучших моделях для взрослых (M4) и молодых (M9) особей**Table 5.** Estimates of parameters describing the seasonal dynamics of the local population in the best models for adults (M4) and young (M9) individuals

Параметр	Декады t			Экологическое содержание	Оценка	
	m	f	j		MLE	SE
ϕ	1–4	1–4		Стабильное пребывание взрослых	0.87	0.03
ϕ	5–6			Послегнездовая эмиграция самцов	0.26	0.08
ϕ	7			Отлет самцов	0.03	0.04
ϕ		5–6		Послегнездовая эмиграция самок	0.61	0.10
ϕ		7		Отлет самок	0.12	0.12
ϕ			5	Стабильное пребывание молодых	1.00	0.25
ϕ			6–7	Эмиграция молодых	0.22	0.8
ϕ			8	Отлет молодых	0.00	0.00
p	1–2			Демонстративная подвижность самцов	0.64	0.09
p	3–8	1–8	5–9	Обычная подвижность	0.36	0.04
$pent$	1–...			Иммиграция самцов, тренд от...	0.20	0.06
$pent$... –7			Иммиграция самцов, тренд до...	0.01	0.01
$pent$		1		Предгнездовая иммиграция самок	0.51	0.12
$pent$		2–7		Отсутствие иммиграции самок	0.00	0.01
$pent$			5–6	Появление самостоятельных молодых	0.34	0.03
$pent$			7–8	Перемещения молодых	0.12	0.03
N	1			Численность самцов	120.2	7.7
N		1		Численность самок	90.2	6.5
N			1	Численность молодых	184.0	18.1

Примечание: В ячейках для каждой группы (m – самцы, f – самки, j – молодые-сеголетки) указаны декады связанных исходных параметров (t). MLE – наиболее правдоподобная оценка, SE – стандартная ошибка.

популяций. Принимая, что местные особи мигрировали на 4 дня раньше, и объединяя их с датами появления иммигрантов в местную популяцию за первые две декады, получим среднюю дату прилета самцов 4 июня (SD = 5), самок – 7 июня (SD = 6). Аналогично, усредняя даты всех поимок транзитных особей после 16 июля, получим среднюю дату отлета самцов 25 (SD = 8) июля, самок – 29 (SD = 9) июля. Таким образом, самцы проводили в гнездовой области в среднем 51 день, а самки – 52 дня. Отлет молодых, усредненный по данным после 26 июля, приходился на 10 (SD = 10) августа. По нашим данным (Рогачева и др., 1991), в выборке из почти 50 гнезд медиана вылупления птенцов приходилась на 2 июля. Следовательно, они покидали место рождения в возрасте около 38 дней.

Общее число взрослых самцов в контрольной популяции (табл. 4) составило 120 (95% CL: 105–136), а число местных взрослых самок – 90 (95% CL: 78–103). Соотношение полов, таким образом, было существенно смещено в пользу

самцов. Общее число молодых, рожденных на модельной площади, оценивалось в 184 (95% CL: 149–220) особи, или по 2.05 на самку. Эта оценка занижена из-за того, что нарушено допущение модели о равной возможности каждой особи быть пойманной. Разность между средневзвешенными датами иммиграции и эмиграции (рис. 3) составляла 12 дней, а в августе еще меньше, так что многие молодые птицы успевали повзрослеть и покинуть площадку в пределах 10-дневного интервала между отловами, избежав даже возможности регистрации.

Ежегодная выживаемость взрослых

Вероятность обнаружения меченых особей (табл. 6) существенно возросла после введения цветного мечения в 1992 г.: самцы ловились чаще самок и были более заметны визуально (M4 и M4a в табл. 4). Ежегодная выживаемость взрослых особей составляла более 50% (табл. 6) и не зависела от пола (M4 и M5). В период 1989–2001 гг. она

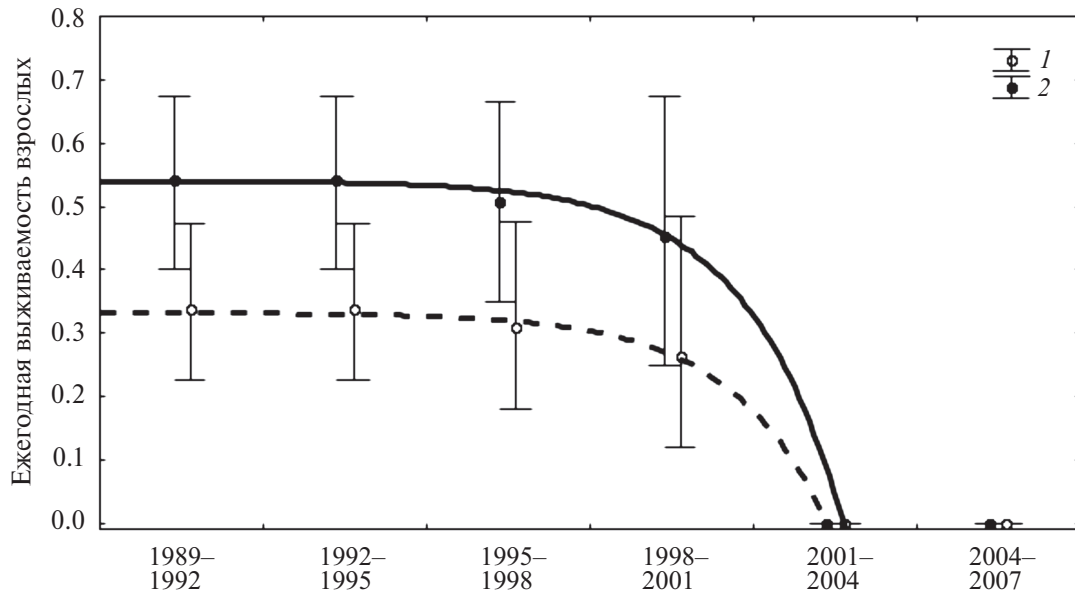


Рис. 4. Ежегодная выживаемость взрослых по триплетам лет и ее экспоненциальное сокращение. Возраст после мечения: 1 – 1 год, 2 – 2 года и более. Показаны 95% доверительные интервалы максимально правдоподобных оценок по данным моделей M7 и M8.

Fig. 4. Annual adult survival by year triplets, and its exponential decay. Age after tagging: 1 – 1 year, 2 – 2 years and older. 95% confidence intervals of the maximum likelihood estimates based on models M7 and M8 are shown.

Таблица 6. Параметры лучших моделей выживаемости взрослых

Table 6. Parameters of the best adult survival models

Параметр	Группа особей	Годы наблюдений	M7: $\{\phi(tsm+t_{1/234/5}) p(g+t_{1/2345})\}$		M8: $\{\phi(tsm+t_{-exp})p(g+t_{1/2345})\}$	
			MLE	SE	MLE	SE
ϕ	tsm_1	1989–2001	0.32	0.06	0.33*	0.06
ϕ	tsm_1	2001–2004	0		0	
ϕ	tsm_2	1989–2001	0.52	0.06	0.54*	0.05
ϕ	tsm_2	2001–2004	0		0	
p	m	1989–1992	0.40	0.13	0.40	0.13
p	m	1992–2004	0.71	0.10	0.70	0.07
p	f	1989–1992	0.10	0.06	0.10	0.05
p	f	1992–2004	0.28	0.08	0.28	0.08

Примечание: ϕ – выживаемость, p – вероятность обнаружения, m – самец, f – самка, tsm_1 – год мечения, tsm_2 – годы после мечения, t – период наблюдений, 1–5 – номера периодов, * – оценка за первую триаду лет наблюдений; MLE – максимально правдоподобная оценка, SE – стандартная ошибка.

испытывала незначительные колебания (M5, M6 и M7), но в последующие годы меченые особи повторно не встречались. Сокращение выживаемости правдоподобно описывалось кривой экспоненциального увеличения смертности в зависимости от года наблюдений (M8, рис. 4). Начальная оценка этой модели – 0.535 ± 0.053 – соответствовала наиболее реалистичному значению “кажущейся”

выживаемости до начала сокращения популяции. Оценка “выживания” в первый год после мечения изменялась пропорционально оценке выживания за последующие годы (рис. 4), но была устойчиво более низкой (M8 и M8a) из-за присутствия транзитных особей. Эта пропорция указывала на значительную долю транзитных особей (tsm_1) в выборке (39% особей и 24% встреч).

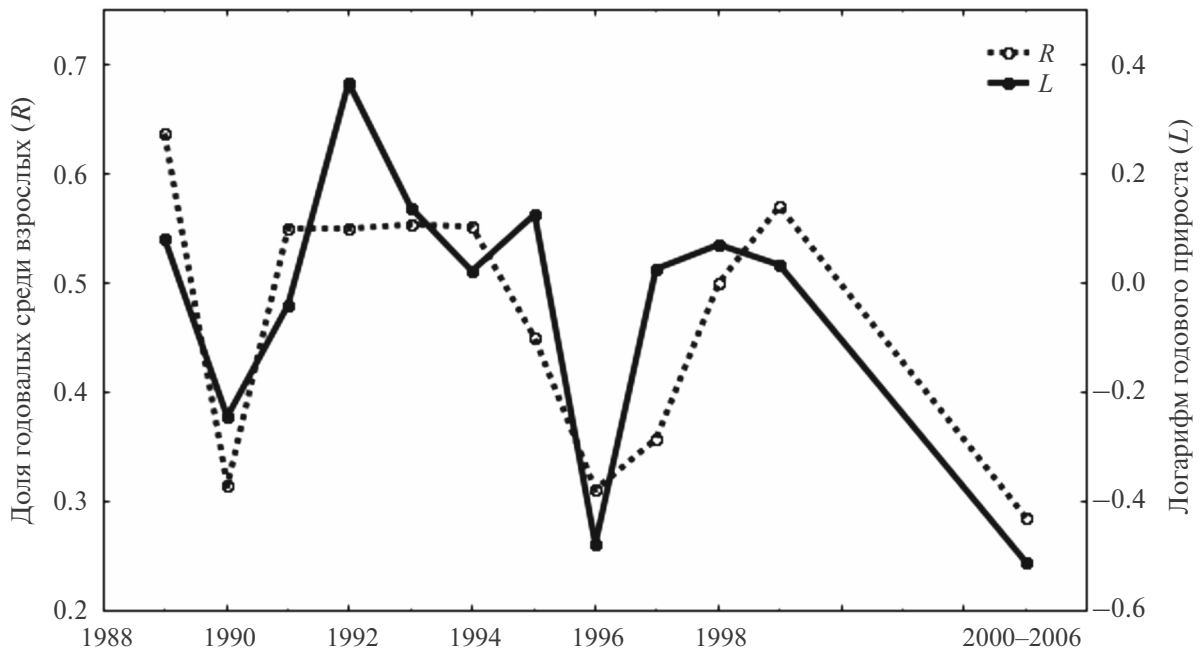


Рис. 5. Синхронные изменения численности и возрастного соотношения ($n = 12$, $r = 0.76$, $p = 0.004$).

Fig. 5. Synchronous changes in abundance and age ratio ($n = 12$, $r = 0.76$, $p = 0.004$).

Возрастная структура

Доля годовалых особей в 1989–1999 гг. в среднем составляла 49.0% (SE = 2.7%), что соответствовало уровню смертности старых особей. Ежегодные отклонения коррелировали с приростом популяции (рис. 5). При этом абсолютная численность годовалых и более старых особей колебалась синхронно ($r = 0.68$, $p = 0.015$, $n = 12$), но первых — сильнее. Временное снижение численности в 1990 и 1996 гг. сопровождалось уменьшением доли молодых птиц, а при окончательном сокращении популяции в 2000–2006 гг. их доля снизилась до 29%. При снижении численности в популяции повышалась доля старых особей (2 года и больше) и особенно — доля старых самцов ($t = 2.77$, $p = 0.02$ и $t = 3.15$, $p = 0.01$ соответственно).

Филопатрия и дисперсия

Дальность гнездовой дисперсии самцов (35 случаев) была существенно меньше случайной ($\chi^2_5 = 14.1$, $p = 0.01$), с медианой менее 200 м (рис. 6). Распределение дистанций у 13 самок, однако, не отличалось от случайного ($\chi^2_5 = 7.1$, $p = 0.21$), так что некоторая часть самок могла выживать и размножаться на следующий год за пределами площадки. С другой стороны,

большинство дальних перемещений в пределах площадки было вынужденным: оно происходило в направлении к реке или от реки в зависимости от уровня половодья. Таким образом, смещение территорий вдоль берега было меньше 200 м и не приводило к широкому обмену между участками популяции.

В большинстве случаев у птиц главную роль в таком обмене играет натальная дисперсия (Paradis et al., 1998). В нашей выборке из 9 сеголеток, окольцованных после 1999 г., переломного в динамике популяции, на контрольную площадь 15 га не вернулся ни один. В стабильный период (до 1999 г.) на площади местообитаний около 30 га 142 особи окольцованы в год рождения, причем 85 родились на этой территории. Из них 4 (1 самец и 3 самки) снова пойманы на следующий год гнездящимися. В какой мере это характеризует натальную дисперсию? Выживаемость воробьиных птиц от вылета из гнезда до годовалого возраста составляет около 20% (Паевский, 1985; Ricklefs, 2000). Тогда из 85 окольцованных особей могли выжить 17. Учитывая, что вероятность обнаружения гнездящейся особи за сезон составляла 0.49, при полном отсутствии дисперсии встреча 8 особей была бы наиболее вероятной. Встреча 4 особей

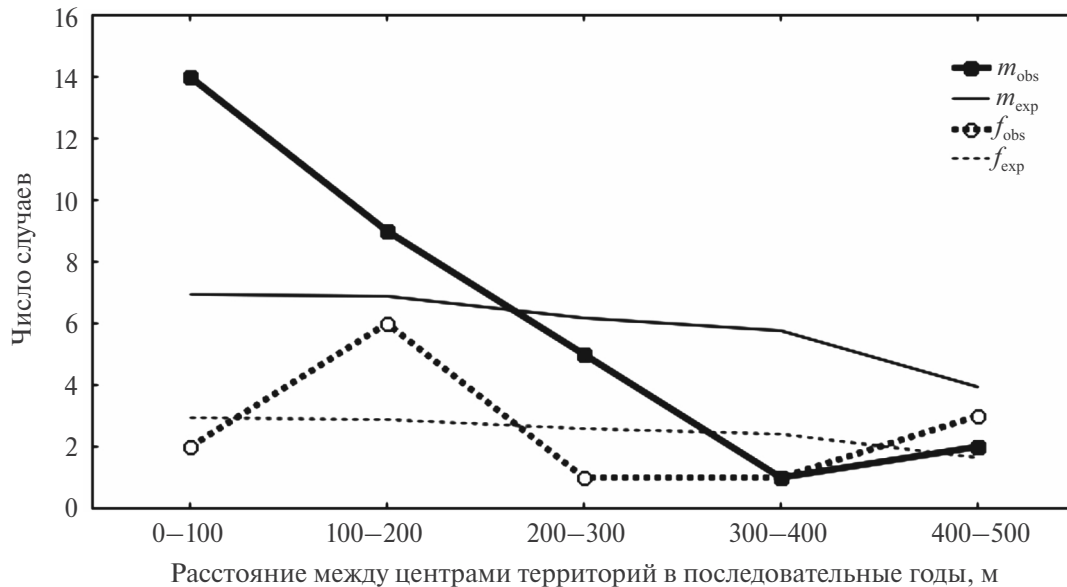


Рис. 6. Частотное распределение наблюдаемой дальности гнездовой дисперсии в пределах площади отлова у взрослых самцов (m_{obs}) и самок (f_{obs}) в сравнении с ожидаемой дальностью случайных перемещений (m_{exp} и f_{exp}).

Fig. 6. Frequency distribution of observed nest dispersal range within the capture area for adult males (m_{obs}) and females (f_{obs}) compared with the expected range of random movements (m_{exp} and f_{exp}).

в пределах 400 м соответствует медианной дальности natalной дисперсии около 400 м.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности изученной популяции

Моделирование сезонной динамики показало, что оба пола ограничены во времени пребывания в гнездовом ареале сроком менее двух месяцев. Самцы прилетали раньше самок и превышали их по численности на треть. Большинство самцов были связаны со своей территорией в течение всего гнездового периода, но 29% самцов впервые появлялись в зоне отлова после появления всех самок – в середине или конце гнездового периода. Эта активность отличала самцов от самок и, вероятно, объяснялась избытком самцов, занятых поиском территории в условиях напряженной конкуренции за нее.

Активность самок варьировала во времени в целом сильнее. Прилетая позже самцов, все самки занимали гнездовые участки в самом начале гнездового периода, и их иммиграция на этом полностью заканчивалась, из чего можно заключить, что все самки имели пару. Растянутость сроков отлета самок может быть объяснена их привязанностью к гнезду и выводку. Как только эта связь обрывалась, они покидали

гнездовую область. В случае неудачи отлет мог последовать сразу за окончанием фертильного периода. Самки, начавшие повторную кладку в конце этого периода, в случае успеха, вероятно, улетали последними.

Пребывание самостоятельных молодых в месте рождения ограничивалось несколькими днями. Сроки их эмиграции и пролета, более синхронные, чем у самок, заставляют предполагать отсутствие осенних перемещений, связанных с ювенильной дисперсией и освоением будущей территории.

Таким образом, период, отведенный на пребывание в гнездовом ареале, оказался короче, чем это следует из справочных данных по срокам прилета и отлета (Дементьев, Гладков, 1952; Byers et al., 2012). Он сокращен всеми доступными средствами (табл. 7). Эти средства специфичны для возраста и пола, поскольку распределение времени у самцов направлено на поиск и удержание благоприятной территории, самки зависят от связи с брачным партнером, гнездом и потомством, а молодые птицы должны иметь время на достижение самостоятельности при достаточной обеспеченности кормом.

Ранний отлет взрослых птиц из таежной зоны означает, что область гнездования менее пригодна для послебрачной линьки, чем юго-восточные, вероятно, исходные части ареала. То же

Таблица 7. Вероятные способы сокращения пребывания в гнездовой области**Table 7.** Possible ways to reduce the time spent in the breeding area

	Предгнездовая фаза	Гнездовая фаза	Послегнездовая фаза
Гнездящиеся самцы	Сокращенный поиск территории	Значительный вклад в заботу о потомстве	Отлет раньше успешных самок
Холостые самцы	Возможная задержка прилета	Поиск территории для будущего гнездования	Ранний отлет
Гнездящиеся самки	Подготовка к размножению на последней фазе миграции	Сокращенный период фертильности (возможности повторной кладки)	Отлет раньше молодых
Холостые самки	Возможная задержка прилета	Возможность отложенного размножения	Ранний отлет
Молодые		Ускоренный рост и развитие	Отлет без выбора территории

справедливо и для постювенильной линьки, ради которой молодые покидают место рождения в раннем возрасте. Дефицит времени, очевидно, ограничивает возможность поиска будущей гнездовой территории в первую осень жизни. Эта задача переносится на весну, сразу после прилета, когда время тоже ограничено и решение не всегда может быть успешным. Часть молодых самцов оттесняются в субоптимальные местообитания (Бурский, 2025), остальные создают избыток самцов в оптимальных местообитаниях. Как было показано на примере садовой овсянки в Норвегии (Dale et al., 2005), эти самцы могут оставаться холостыми, но получают возможность выбрать лучшую территорию для будущего гнездования.

Наличие холостых самцов и краткость фертильного периода свидетельствуют о невысокой средней продуктивности популяции за сезон размножения. Тем не менее она компенсирует ежегодную смертность, которая мала из-за длительного пребывания в низких широтах. Оценки выживаемости дубровника, полученные в других частях ареала – около 0.40 (Heim et al., 2024), – занижены из-за включения в анализ транзитных самцов. Полученная нами средняя оценка выживаемости взрослых до начала сокращения популяции 0.54 (SE = 0.05) выше, чем у любого вида дроздов, оценка выживаемости которых (0.33–0.48) была получена нами в тех же условиях (Бурский, 2011). В том числе дубровник превзошел сибирского дрозда (*Geokihla sibirica*; 0.48), который также зимует в тропиках Юго-Восточной Азии. В действительности вероятность выживания еще выше, поскольку полученная “кажущаяся” оценка приравнивает к погибшим всех птиц, не вернувшихся на место гнездования, среди которых могут быть

особи, переселившиеся за границы контрольной площади (Lebreton et al., 1992). Такие показатели характерны для резидентов тропических широт и для некоторых дальних мигрантов (Greenberg, 1980). Сокращение выживаемости произошло между 1999 и 2004 г., а после 2005 г. гнездовые пары на контрольной площади уже не встречались.

Ранее мы установили, что колебания численности местной популяции связаны главным образом со смертностью за пределами гнездового ареала (Бурский, 2025). Данные отлова показали, что всякое снижение численности сопровождалось увеличением доли особей старших возрастов, особенно старых самцов. Повышенная смертность молодых в годы депрессии означает избирательное выживание под конкурентным давлением со стороны более старых когорт (Павевский, 1985; Lok et al., 2013). Изменение возрастной структуры, следовательно, указывает на конкуренцию за ограниченные ресурсы из-за ухудшения условий на зимовках.

Дубровника отличала также слабая дисперсия. Парадиз и соавт. (Paradis et al., 1998) на обширном материале по британским популяциям воробьиных нашли, что только у 4 видов из 47 геометрическая средняя дистанция natalной дисперсии меньше 0.5 км. Другие овсянки в этой выборке – камышовая и обыкновенная – расселялись в среднем на 1 и 2 км соответственно. Из 30 случаев natalной дисперсии садовой овсянки в Норвегии только один укладывался в пределы 1 км от места рождения (Dale et al., 2005). Сазерленд и соавт. (Sutherland et al., 2000), обработав другую представительную базу данных, предложили эмпирическую формулу для расчета медианной дальности дисперсии. Согласно их модели, учитывающей массу тела, диету и тип

сезонных миграций, у воробьиной птицы с параметрами дубровника медиана дальности дисперсии должна быть 1.3 км. Те же авторы предложили расчет вероятности дальней дисперсии: их алгоритм определяет вероятность расселения дубровников на 20 км как 2 случая на миллион. Недалекую дисперсию в целом связывают с непрерывностью местообитаний и устойчивой динамикой (Sutherland et al., 2000) — чертами, которые, вероятно, были свойственны дубровнику в прошлом, до экспансии на север и запад. Также отмечали пониженную дисперсию у многочисленных и широко распространенных видов (Sutherland et al., 2000), каковым был дубровник до недавнего времени. В таежной зоне дубровник столкнулся с фрагментацией и спорадичностью местообитаний, что могло привести к увеличению дальности дисперсии. Этого не произошло, по-видимому, из-за ослабленного отбора на успешность размножения или из-за недавнего освоения таежной зоны.

Зависимость от зимних кормовых ресурсов

Дубровник по-китайски — рисовая птичка. В Юго-Восточной Азии, в отличие от других регионов, биология именно этого вида в наибольшей мере связана с культурой риса. В районах зимовки птицы кормятся стаями на рисовых полях, преимущественно на сухих участках, а ночуют в ближайших тростниковых или кустарниковых зарослях, собираясь большими стаями (Byers et al., 2012; BirdLife International, 2017; Ху Юньбяо, личное сообщение). Вид принадлежит к кладе из 9 видов “лесных” овсянок — перелетных наземных потребителей семян злаков — с центром разнообразия в Восточной Азии (Коблик, 2007). Судя по генетической дистанции (Grapputo et al., 2001; Alström et al., 2008), более 5 млн лет назад адаптивная радиация разделила виды по предпочтению лесных и открытых, горных сухих и прибрежных влажных местообитаний, где они приобретали морфологическую специализацию к размерам и форме семян массовых видов растений. В гнездовой период все виды переходят на неспециализированное питание беспозвоночными. Дубровник морфологически и экологически хорошо отличается от остальных 8 видов группы по явному предпочтению открытых луговых местообитаний и по строению рамфотеки, наименее специализированной и не приспособленной для обработки мелких семян (Коблик, 2007).

Дубровник зимует на рисовых плантациях в Южном Китае и Северном Индокитае, на запад до Непала (Byers et al., 2012). Далее на запад, в долине Ганга, его сменяет желчная овсянка (*E. bruniceps*), а в долине Инда — черноголовая овсянка (*E. melanocephala*). Эти два близких вида, не родственные дубровнику, также имеют примитивную рамфотеку (Коблик, 2007), в массе кормятся на рисовых полях и похожи по годовому циклу (Byers et al., 2012). Конвергентное сходство и выраженная парапатрия как в зимнем, так и в летнем ареале предполагают конкурентные отношения между этими видами.

“Лесные” овсянки, включая дальневосточный подвид дубровника (*E. a. ornata*), распространение которого ограничено бассейном Амура, линяют на месте гнездования или вблизи от него, для чего задерживаются в умеренном поясе на 4–7 месяцев (Дементьев, Гладков, 1952; Byers et al., 2012; Park et al., 2020). В противоположность им, рассматриваемый подвид (*E. a. aureola*), заселивший всю лесную зону от Балтики до Камчатки, покидает гнездовой ареал в августе без линьки и перемещается в рисоводческие районы долины р. Янцзы, где в это время снимают основной урожай риса. Здесь птицы делают миграционную остановку: молодые проходят частичную, а взрослые — полную линьку (Jenni, Winkler, 1994; Byers et al., 2012). В октябре они перемещаются южнее в места зимовки, где рис дает несколько урожаев в год. Примечательно, что западные аналоги дубровника — черноголовая и желчная овсянки — в гнездовом ареале также не линяют или только начинают линьку, а проходят ее на зимовках, причем и взрослые, и молодые меняют оперение полностью (Jenni, Winkler, 1994; Byers et al., 2012).

Барта и соавт. (Barta et al., 2008) на реалистичных моделях годового цикла убедительно показали, что для линьки вне мест размножения необходим второй пик обилия ресурсов, доступных в зимнем ареале или на пути к нему. Таким образом, не срок миграции диктует место линьки, а сезонное распределение доступных ресурсов определяет места и сроки пребывания популяции в течение года. Фазы годовой активности распределяются между ними так, чтобы размножение приходилось на период наибольшего изобилия, а линька — на период, следующий по качеству. “Рисовые” овсянки, очевидно, подпадают под эту закономерность и привлекаются на линьку и зимовку в мировые

смертности до первого размножения и плодовитости взрослых особей на удивление постоянно у всех исследованных групп. Демографический баланс при этом поддерживается увеличением возраста первого размножения. У воробьиных, созревающих в возрасте года, это выражается в увеличении резерва холостых особей с отложенным размножением. Вектор полового отбора, всегда важный у овсянок (Panhuis et al., 2001), в этом случае перемещается со скорейшего образования пары на получение высокого статуса в гнездовой популяции. Вероятно, с этим связано изменение окраски самцов *E. a. aureola*: в возрасте года они менее яркие, чем у амурского подвида, но с годами яркость возрастает (Vyers et al., 2012). Статус определяет территориальную иерархию и открывает доступ к благоприятным местообитаниям. Территориальное доминирование, выраженное у дубровника (Бурский, 2025), ведет к насыщению местообитаний и, вероятно, усиливает регуляцию численности популяции. Повышенная филопатрия позволяет поддерживать иерархическую территориальную структуру.

В соответствии с сезонным распределением ресурсов, чем больше область зимовки способствует выживанию, тем менее выгодно долго находиться в летнем ареале (Greenberg, 1980; Alerstam, Hogstedt, 1982; Barta et al., 2008). Продолжительность пребывания дубровника в местах гнездования сократилась благодаря дополнительным ресурсам не только для зимовки, но и для линьки в месте промежуточной остановки. Продолжительность размножения сократилась за счет редуцированного предгнездового периода, краткого фертильного периода и быстрого взросления слетков. По наблюдениям в Забайкалье, развитие птенцов в гнезде дубровника также проходит быстрее, чем у других симпатричных овсянок (Доржиев, Юмов, 1991). Отлет переместился вплотную к окончанию размножения, а дисперсия и выбор территории отложены до следующей весны.

Расширение ареала на север простирается в области с резко выраженной сезонностью климата, где пик продуктивности становится короче и выше. Такие условия определяют не только сокращение сезона размножения, но и увеличение средних размеров кладки (Ricklefs, 1980). У дубровника увеличение кладки имеет место (Доржиев, Юмов, 1991). Кроме того, вследствие выраженного деспотического распределения (Бурский, 2025), успешное размножение дубровника в большей степени, чем у близких

видов, сопряжено с опытными родителями, лучшими местообитаниями и лучшим временем года. Успешность гнездования, по имеющимся данным, высока (Рогачева и др., 1991; Доржиев, Юмов, 1991). В итоге размножение остается достаточно эффективным для положительного демографического баланса даже в самых дальних точках ареала. Поздний прилет и ранний отлет позволяют вписать миграции в благоприятный фенологический коридор, хорошо обеспеченный кормами (Bell, 2005), что снижает миграционные риски и влияет на демографический баланс. Вместе с тем короткий период пребывания дубровника в гнездовой области указывает на недоиспользование временной ниши, доступной прочим симпатричным овсянкам — видам, которые в силу долгой адаптации к ареалу в условиях сбалансированного отбора имеют широкий спектр питания весной и осенью, в частности в период линьки.

Изменения, связанные с распределением ресурсов и ростом популяции, происходили также за пределами гнездового ареала. Особое место линьки — в долине р. Янцзы, на пути к зимовкам, — очевидно, связано с сезоном урожая. Зимнее перемещение далеко на юг, в Южный Китай, Непал и Индокитай, охватывает исторические центры развития рисоводства. Крупные массивы полей и неодновременный урожай на них, возможно, способствовали развитию стаиности и зимних кочевок вслед за поспеванием урожая. До сих пор, несмотря на резкое падение численности, зимующие дубровники собираются в крупные стаи (BirdLife International, 2017). Вероятно, зимняя номадность объясняет сходство отрицательной динамики в разных точках зимнего ареала и последовательное отступление летнего ареала с запада на восток, в соответствии с уровнем миграционных рисков (Kamp et al., 2015; Neim et al., 2021, 2024).

Современное сокращение численности и его причины

В настоящее время наибольшей угрозой для вида считают браконьерский вылов в области зимовки (Kamp et al., 2015). В качестве сопутствующих причин рассматривают осушение пойм в районах гнездования и интенсификацию сельского хозяйства в области зимовки. В частности, выделяют переход к орошаемому рисоводству, ограничившему доступ к стерне после уборки урожая, сокращение посевных площадей, растущее использование пестицидов, потерю

тростниковых зарослей как места отдыха, изменение структуры ландшафта вследствие роста населения, индустриализации и урбанизации (BirdLife International, 2017). Рассмотрим валидность предполагаемых угроз.

Наши данные показывают, что полное исчезновение процветающей популяции произошло не более чем за 10 лет при полном отсутствии резких направленных изменений в летней среде обитания. Потепление климата в регионе почти на 2°C за последние 30 лет повлияло на популяции других видов: их численность выросла в среднем в 2 раза (наши данные). Сравнение ежегодных колебаний обилия дубровника с другими видами показало, что популяционные колебания определяются, скорее всего, условиями за пределами области гнездования (Бурский, 2025). Эти три аргумента, на наш взгляд, исключают условия гнездового ареала из числа причин сокращения, оставляя лишь причины зимней (или внегнездовой) смертности.

Беспрецедентно широкий сбор данных по численности дубровника показал стремительное и повсеместное сокращение после 1980-х гг. (Kamp et al., 2015). Однако для вида с растущей численностью следствием тех же причин, видимо, было прекращение экспансии в 1950–1975 гг., а еще раньше – ее резкое торможение к 1925 г. (рис. 1). Эти причины сначала должны были привести к сокращению популяционного резерва холостых особей, его исчерпанию, изреживанию локальных популяций в черте ареала и лишь затем – к его сокращению. Следовательно, деградация вида началась задолго до 1980 г. и имеет не катастрофический (как в локальных популяциях), а дряблый характер, вызванный постепенными изменениями на большой площади зимнего ареала, которые согласуются с темпами экономического развития стран Юго-Восточной Азии.

Камп и соавторы (Kamp et al., 2015) исследовали жизнеспособность популяции с помощью индивидуально-ориентированной стохастической модели в программе Vortex (Lacy, 1993). Они пришли к выводу, что данные мониторинга численности объясняются браконьерским отловом птиц в местах концентрации, тогда как другие факторы смертности при сходной силе воздействия вызывают слабый эффект и поэтому могут играть лишь второстепенную роль. Мы повторили их расчеты и получили другие результаты. Vortex использует различные способы для параметризации факторов, но сводит их к доле погибших от общего числа особей, поэтому

с его помощью *невозможно* определить, который из факторов больше влияет. Следовательно, браконьерство – не более сильный, а лишь более изученный фактор.

Ключевую роль в разделении зимних факторов играет обнаруженное нами смещение в половозрастном соотношении при сокращении численности. Оно однозначно указывает на избирательность зимнего воздействия, при котором больший шанс на выживание имеют более конкурентоспособные особи. Этим фактором не может быть неизбирательный отлов и тем более отлов старых самцов для содержания или изготовления талисмана, а не для еды (BirdLife International, 2017). Вряд ли велик и вклад химического загрязнения, действие которого не избирательно. Главную роль могло бы играть уменьшение доступности риса на полях, сокращение площади полей, а также сокращение мест, удобных для ночевки поблизости, – т.е. однообразие сельского ландшафта. Масштабы влияния этих факторов можно оценить только на месте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В естественной среде адаптивная эволюция распределяет давление отбора со стороны всех факторов среды обитания сбалансированно в течение года в различных частях ареала. Пример дубровника предоставил нам редкую возможность наблюдать долговременное нарушение этого баланса, когда ослаблен важнейший лимитирующий фактор – емкость среды на зимовках. Из-за скудности данных по исчезающему виду не все особенности изученной популяции выявлены с желаемым уровнем определенности. Вместе с тем все отмеченные изменения годового цикла и структуры популяции соответствуют друг другу и подтверждают одну и ту же тенденцию с различных сторон. Они указывают на то, что история расселения и сокращения численности дубровника может быть связана с производством риса и структурой землепользования в Юго-Восточной Азии.

Необыкновенно массовая и длительная экспансия дубровника в течение всей истории орнитологических наблюдений – уникальная особенность вида, не отмеченная в числе важных с позиции его охраны (BirdLife International, 2017). Предположительно, экспансия была вызвана экологическим фактором огромной силы – положительным антропогенным влиянием исторического масштаба. Подобно домашним

животным, вид прошел быстрый “полу-искусственный отбор”, связавший его жизненный цикл исключительно с зимним благополучием ценой утраты адаптивного баланса к условиям гнездового ареала. Современное изменение антропогенного вектора на противоположный ведет к разрушению описанных экологических, поведенческих и эволюционных реакций (рис. 7). Однако свойства, усиливавшие созданный фенотип, будут препятствовать его возвращению к норме и восстановлению численности в той же мере, в какой они поддерживали прежнюю экспансию.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен всем участникам экспедиции, в разные годы проводившим отлов птиц на биостанции Мирное. Ценным вкладом послужили наблюдения Ху Юньбяо, лично знакомого с ситуацией на зимовках. В обсуждении проблемы участвовали А.В. Чабовский и Х. Маттес, которым автор выражает искреннюю признательность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантами РФФИ 11-04-01614, 15-04-08491 и программой Президиума РАН “Живая природа”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В., 2011. Оценка выживаемости дроздов: статистическая модель повторных регистраций // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 3. С. 163–183.
- Бурский О.В., 2025. Хроника исчезновения дубровника (*Emberiza aureola*, Emberizidae, Passeriformes): пространственная структура и динамика популяции // Журн. общ. биологии. Т. 86. № 6. С. 441–458.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А., 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 189 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., 1952. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Сов. наука. 804 с.
- Доржиев Ц.З., Юмов Б.О., 1991. Экология овсянковых птиц: изучение на примере рода *Emberiza* в Забайкалье. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 176 с.
- Коблик Е.А., 2007. Таксономическая ревизия рода *Emberiza sensu lato* L. (Emberizidae, Aves). Комментарии к списку птиц Российской Федерации // Орнитология. № 34. С. 141–163.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И., 1991. Птицы Центрально-сибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы // Биологические ресурсы и биотеннозы енисейской тайги. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 32–152.
- Alerstam T., Hogstedt G., 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitat for survival and breeding // Ornith. Scand. V. 13. № 1. P. 25–37.
- Alström P., Olsson U., Lei F., Wang H.T., Gao W., Sundberg P., 2008. Phylogeny and classification of the Old World Emberizini (Aves, Passeriformes) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 47. № 3. P. 960–973.
- Arnason A.N., Schwarz C.J., 1999. Using POPAN-5 to analyze banding data // Bird Study. V. 46. № 1. P. S157–S168.
- Barta Z., McNamara J.M., Houston A.I., Weber T.P., Hedenström A., Feró O., 2008. Optimal moult strategies in migratory birds // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 363. № 1490. P. 211–229.
- Bell C.P., 2005. Inter- and intrapopulation migration patterns. Ideas, evidence and research priorities // Birds of Two Worlds. The Ecology and Evolution of Migration / Eds Greenberg R., Marra P.P. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 41–52.
- BirdLife International, 2017. Species factsheet: Yellow-breasted Bunting *Emberiza aureola*. <https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/yellow-breasted-bunting-emberiza-aureola>
- Burnham K.P., Anderson D., 2002. Model Selection and Multimodel Inference. 2nd ed. N.-Y.: Springer-Verlag. 496 p.
- Byers C., Olsson U., Curson J., 2012. Buntings and Sparrows. L.: A&C Black. 264 p.
- Cooch E., White G., 2009. Program MARK: A Gentle Introduction, 8th ed. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>
- Dale S., Lunde A., Steifetten Ø., 2005. Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting // Behav. Ecol. V. 16. № 1. P. 20–24.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K., 1997. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 14. Wiesbaden: Aula Verlag. 1966 p.
- Grapputo A., Pilaastro A., Baker A.J., Marin G., 2001. Molecular evidence for phylogenetic relationships among buntings and American sparrows (Emberizidae) // J. Avian Biol. V. 32. № 2. P. 95–101.

- Greenberg R.*, 1980. Demographic aspects of long-distance migration // *Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution, and Conservation* / Eds Keast A., Morton E.S. Washington: Smith. Inst. Press. P. 493–504.
- Greenwood P.J., Harvey P.H.*, 1982. The natal and breeding dispersal of birds // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 13. № 1. P. 1–21.
- Hagemeijer W.J.M., Blair M.J.* (eds.), 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. L.: T. & A.D. Poyser. 904 p.
- Heim W., Anisimov Y., Bastardot M., Davaasuren B., Nakul G., et al.*, 2024. Migration routes and adult survival of the critically endangered yellow-breasted bunting *Emberiza aureola* // *Sci. Rep.* V. 14. № 1. Art. 30593.
- Heim W., Chan S., Hölzel N., Ktitorov P., Mischenko A., Kamp J.*, 2021. East Asian buntings: Ongoing illegal trade and encouraging conservation responses // *Conserv. Sci. Pract.* V. 3. № 6. Art. e405. <https://doi.org/10.1111/csp2.405>
- Jenni L., Winkler R.*, 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. L.: Academic Press. 225 p.
- Joseph L.*, 2005. Molecular approaches to the evolution and ecology of migration // *Birds of Two Worlds. The Ecology and Evolution of Migration* / Eds Greenberg R., Marra P.P. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 18–26.
- Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Y.A., Gashev S.N. et al.*, 2015. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // *Conserv. Biol.* V. 29. № 6. P. 1684–1694. <https://doi.org/10.1111/cobi.12537>
- Lacy R.C.*, 1993. Vortex: A computer simulation model for population viability analysis // *Wildlife Res.* V. 20. № 1. P. 45–65.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R.*, 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies // *Ecol. Monogr.* V. 62. № 1. P. 67–118.
- Lok T., Overdijk O., Tinbergen J.M., Piersma T.*, 2013. Seasonal variation in density dependence in age-specific survival of a long-distance migrant // *Ecology*. V. 94. № 10. P. 2358–2369.
- Panhuis T.M., Butlin R., Zuk M., Tregenza T.*, 2001. Sexual selection and speciation // *Trends Ecol. Evol.* V. 16. № 7. P. 364–371.
- Paradis E., Baillie R., Sutherland W.J., Gregory R.D.*, 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds // *J. Anim. Ecol.* V. 67. № 4. P. 518–536.
- Park J.G., Park C.U., Jin K.S., Kim Y.M., Kim H.Y., et al.*, 2020. Moult and plumage patterns of the critically endangered Yellow-breasted Bunting (*Emberiza aureola*) at a stopover site in Korea // *J. Ornithol.* V. 161. P. 257–266.
- R Core Team, 2022. R version 4.2.2: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricklefs R.E.*, 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis // *Auk*. V. 97. № 1. P. 38–49.
- Ricklefs R.E.*, 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories // *Condor*. V. 102. № 1. P. 9–22.
- Ruegg K.C., Smith T.B.*, 2002. Not as the crow flies: A historical explanation for circuitous migration in Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 269. № 1498. P. 1375–1381.
- Salewski V., Bruderer B.*, 2007. The evolution of bird migration – a synthesis // *Naturwissenschaften*. V. 94. № 4. P. 268–279.
- Sutherland G.D., Harestad A.S., Price K., Lertzman K.P.*, 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals // *Conserv. Ecol.* V. 4. № 1. P. 1–36.
- Timofeeff-Ressovsky N.W.*, 1940. Zur Frage über die „Eliminationsregel“: Die geographische Größenvariabilität von *Emberiza aureola* Pall. // *J. Ornithol.* V. 88. № 2. P. 334–340.
- White G.C., Burnham K.P.*, 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. V. 46. № s1. P. S120–S138.
- Zink R.M.*, 2011. The evolution of avian migration // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 104. № 2. P. 237–250.

Chronicle of the disappearance of the Yellow-breasted Bunting (*Emberiza aureola*, Emberizidae, Passeriformes): Seasonal population dynamics and survival

O. V. Bourski*

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution
Leninsky prosp., 33, Moscow, 119071 Russia
E-mail: obourski@gmail.com

The Yellow-breasted Bunting (*Emberiza aureola*) is a tropical migrant breeding in taiga zone. Once numerous, the species is on the Red List, and since 2017 has been classified as especially threatened. Biological traits of the species are still not studied enough. The purpose of the present study is to fill in the gap with original data on annual survival and seasonal peculiarities of main events on the breeding grounds and determine whether they can play a role in its unlucky fortune. Treating the trapping and marking data on the taiga population in Central Siberia, we carried out the capture-recapture analysis by means of multinomial stochastic modeling. As shown by seasonal dynamics, the phases of the annual cycle allocated to the breeding area are heavily shortened. Some features point out that the dispersal is poorly developed. Annual adult survival reached high values. At the same time, the driver of population fluctuations was the survival rate of one-year-old individuals. The survival has shrunk sharply between 1998 and 2004, so that the population has not recovered thereafter. Based on the data obtained, the connection between the extinction of the population and the recent unprecedented expansion of the species as a probable consequence of the exploitation of rice crops in Southeast Asia is discussed. An excess of food resources in the winter range determined the expansion of the breeding area and significant changes in the annual and life cycle. The sharp depletion of winter resources has led to a modern reduction in numbers and range. To maintain the population of the species, at least local elimination of the causes is necessary. Adaptations acquired during expansion will impede the recovery.