

УДК 598.28/.29; 574.34; 57.022; 57.055

## ХРОНИКА ИСЧЕЗНОВЕНИЯ ДУБРОВНИКА (*EMBERIZA AUREOLA*, *EMBERIZIDAE*, *PASSERIFORMES*): ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ

© 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*) из-за резкого сокращения численности внесен в Красный список МСОП как вид, находящийся под угрозой вымирания. В прошлом многочисленный обитатель лугов, он исчез как гнездящийся вид Центральной Сибири за короткий период между 1999 и 2006 г. Мы изучали плотность гнездования, использование местообитаний, пространственную структуру и динамику численности популяции дубровника в енисейской средней тайге с 1978 г. до исчезновения. Вид населял редкие изолированные вкрапления открытых биотопов среди тайги. Большинство гнездовых местообитаний регулярно заселялись с высокой плотностью, достигавшей насыщения, и указывали на благополучное состояние популяции. Ежегодные отклонения численности популяции были малы и определялись условиями зимовки. Регуляция численности происходила на местах гнездования путем жестких территориальных отношений, зависящих от плотности. В соответствии с моделью идеального деспотического распределения, в годы повышенной численности избыточные особи выселялись в местообитания, мало пригодные для размножения. Такое распределение достигалось в каждой изолированной группе пригодных местообитаний независимо, а обмен особями между группами был минимальным. Отмеченные популяционные особенности, вместе с отличительными чертами подвида *E. a. aureola*, позволяют предположить долговременную зависимость экологии и динамики дубровника от истории культивирования риса в Юго-Восточной Азии. Использование антропогенных кормовых ресурсов зимой, вероятно, было причиной как предшествующего расселения, так и современного сокращения численности при изменении сельскохозяйственных технологий. Тысячелетнее использование дополнительных зимних ресурсов изменило параметры жизненного цикла вида в направлении “медленной жизни”. Это осложнило формирование адаптаций к условиям расширенного ареала в таежной зоне. Современное снижение доступности зимних кормов обесценило приобретенные изменения и привело к краху популяции. Истребление птиц на зимовках существенно ускорило падение численности, но вряд ли было его главной причиной.

DOI: 10.7868/S3034543X25060034

В прошлом дубровник был многочисленным видом открытых ландшафтов Центральной Сибири. В 1970-е гг. он встречался на всех пойменных лугах и небольших пастбищах вокруг приенисейских поселков (Рогачева, 1988; Рогачева и др., 1991; Бурский, 2002). Вдали от речных долин он был обычен на низинных и переходных болотах. Теперь дубровник полностью исчез из региона как гнездящийся вид и не отмечается даже во время миграций. Он исчез также из большей части гнездового ареала (BirdLife

International, 2024), что заставляет пересмотреть экологические особенности вида и попытаться найти в них ключ к пониманию происходящей трагедии.

Дубровника относят к китайскому типу фауны: его происхождение связывают с лесостепной зоной Приамурья (Штегман, 1938). Основные зимовки вида лежат в Южном Китае, где птицы собираются большими стаями для кормежки на рисовых полях (Byers et al., 2012). Юго-восточный подвид *E. a. ornata*, обитающий в бассейне Амура,

проходит послебрачную и постювенильную линьку преимущественно в области гнездования (Byers et al., 2012); молодые птицы завершают ее на миграционных остановках (Park et al., 2020). Подвид *E. a. aureola*, занимающий основную часть ареала от Балтики до Чукотки, не линяет до отлета, чем отличается от подавляющего большинства воробьиных (Jenni, Winkler, 1994). Птицы мигрируют сразу после гнездования и проходят линьку на промежуточной остановке в долине р. Янцзы (Stresemann, Stresemann, 1969, цит. по: Byers et al., 2012). Пролетные пути огибают Тибет с востока (Irwin D., Irwin J., 2005). Эти факты дают основание считать проникновение вида в таежную зону недавним явлением, последние этапы которого многократно отмечались в орнитологической литературе (Merikallio, 1958).

С начала 1990-х гг. стали отмечать резкое снижение численности вида в европейской части ареала. В начале 2000-х он исчез из Финляндии, Украины и Центральной России, а в Казахстане ареал отступил на 300 км к северу (BirdLife International, 2024). Вместе с тем, по сообщениям из Восточного Казахстана, Прибайкалья и Приамурья, некоторые популяции пока сохраняются без явных изменений (Kamp et al., 2015; BirdLife International, 2024). Параллельно отмечалось катастрофическое падение численности на зимовках в Китае (Chan, 2004), Непале (Inskipp, Baral, 2011), Камбодже (Goes, 2013). Главной причиной сокращения считается отлов птиц на зимовках в Юго-Восточной Азии для приготовления священного блюда (Li, 2013; Kamp et al., 2015; BirdLife International, 2024). По приблизительным оценкам численность вида, составлявшая десятки миллионов особей, за десятилетие уменьшилась до менее 10 тысяч, что, вероятно, является самым впечатляющим сокращением численности птиц в современном мире.

Цель работы – установить связи между временной и пространственной динамикой вида, испытавшего столь масштабные изменения за исторический период. На имеющихся материалах предпринята попытка восстановить особенности выбора гнездовых местообитаний и популяционной динамики и использовать их как индикаторы состояния вида в период роста и сокращения численности. Наблюдения, основанные на многолетнем картировании гнездящихся воробьиных птиц в широком спектре местообитаний Центральной Сибири, прослеживают региональную популяцию дубровника на протяжении 22 лет устойчивого существования

и последующих лет до полного исчезновения. В данной работе рассматриваются особенности пространственной структуры этой популяции до начала снижения численности. Определены факторы среды, ответственные за благоприятность местообитаний в различных масштабах. Изучение многолетней динамики популяции позволило найти ее связи с факторами местного и общего значения. На основе анализа вариации частот популяции сделан вывод о территориальных отношениях, которые лежат в основе регуляции численности популяции. В заключении обсуждается вероятная история изменений численности, ареала и жизненного цикла дубровника, последствия которых необходимо иметь в виду для сохранения вида.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в 1978–2014 гг. в окрестностях биостанции Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Мирное (62°20' с.ш., 89°00' в.д.) на Енисее, в подзоне средней тайги Центральной Сибири. Ежегодные учеты включали картирование гнездовых территорий воробьиных птиц (Tomiałojć, 1980) на 15 учетных площадках (в сумме 450 га), охватывающих полный спектр биотопов в радиусе 30 км (Бурский, 2002); после 1993 г. учеты ограничивались поймой Енисея. Популяция дубровника (около 30 гнездовых пар), наряду с другими видами, ежегодно находилась под наблюдением в течение длительного периода стабильного существования и сокращения.

Чтобы получить представление о факторах среды, определяющих выбор и использование местообитаний, в пределах учетной площади выделили 53 пробы различных биотопов, по 4 га каждая, и описали на них структуру растительности. Все количественные оценки сделаны на глаз, с двух характерных точек на 4-гектарной площадке, а затем усреднены. Умножая проективное покрытие растительности на высоту, рассчитывали объем яруса подроста, древесного, кустарникового и травяного яруса, а также оценивали долю эдификаторных видов растений в верхних ярусах (подробнее см. Bourski, Forstmeier, 2000). Пользуясь растительными индикаторами (Раменский и др., 1956), шкалировали местообитания по богатству и увлажнению почв. Результаты измерений 12 переменных (табл. 1) на учетных площадках объединили методом главных компонент пакета STATISTICA 12 (StatSoft Inc.) в три главных

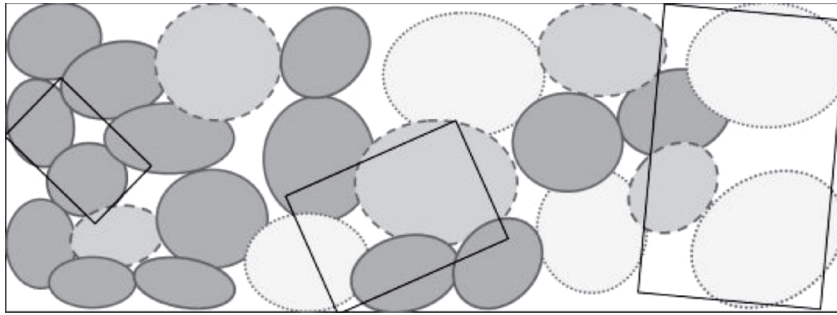
(ортогональных) фактора (F1–F3), описывающих основные особенности природной среды с учетом распространенности местообитаний в регионе. Информация о представленности местообитаний получена с карт и спутниковых фотографий и уточнена по личному опыту знакомства с территорией. Влияние признаков местообитаний оценивали в двух масштабах: региональном и локальном, подбирая линейную регрессионную модель с наибольшим значением  $R^2_{adj}$ . В региональном масштабе оценивали зависимость гнездового обилия в 4-гектарных пробах от признаков местообитаний, взвешивая пробы пропорционально представленности местообитаний в регионе. В локальном масштабе использовали те же модели, но взвешивали пробы по их вкладу в численность популяции, получая результат, сравнимый с другими исследованиями (Beermann et al., 2021; Heim et al., 2022, 2024).

Емкость среды в различных частях популяции определяли (только в сравнительных целях) как среднюю плотность вида за период между 1978 и 1999 г., до очевидного падения численности. Для этого подсчитывали гнездовые территории, заключенные в границах учетной площади, с точностью до 0.1 и усредняли за годы наблюдений. Общую численность популяции за годы наблюдений определяли по лог-трансформированным значениям индексов численности в модуле GLM (StatSoft Inc.) с учетом пропуска в рядах данных по отдельным площадкам.

В поисках факторов, связанных с динамикой популяции, использовали данные ближайшей метеостанции ([http://rp5.ru/Weather\\_archive\\_in\\_Bakhta](http://rp5.ru/Weather_archive_in_Bakhta)). Влияние половодья на приречные биотопы выражали числом дней в июне, когда пробная площадь была затоплена. Кроме того, использовали собственные учетные данные по динамике популяций других видов птиц, полученные на тех же площадках (Бурский, 2002), как биологический индикатор изменения условий в местах совместного пребывания. Подход основан на допущении, что условия региона – прежде всего климатические аномалии – сказываются на динамике популяций сходным образом (Бурский, 2009), так что изменения обилия видов, сопутствующих дубровнику зимой и летом, несут информацию о факторах, действующих на него в различные сезоны. Для сравнения взяли 12 наиболее многочисленных видов в регионе, исключив зарничку (*Phylloscopus inornatus*), гнездящуюся нестабильными полуколониями (Рогачева и др., 1991), что резко ограничивало репрезентативность оценок. Оценки обилия логарифмировали для

нормализации ежегодных колебаний и из каждого временного ряда исключали влияние автокорреляции путем регрессии по обилию предыдущего года (Dennis et al., 2006). Регрессионные остатки подвергли дисперсионному анализу по двум факторам: год наблюдений и область зимовки, включив также взаимодействие между ними. Выделяли четыре области зимовки: Центральная Сибирь, Западная Евразия севернее 34° с.ш., Африка и Западная Евразия южнее 34° с.ш. и Юго-Восточная Азия (к востоку от Тибета). Вклад видов в модель взвешивали пропорционально средней численности. Если ряды динамики видовых популяций обнаруживали групповое сходство и межгрупповые различия, то групповые ряды могли служить индикатором ежегодных условий в областях общего пребывания видов (Бурский, 2009).

Данные по заселенности различных участков использовали, чтобы установить, насколько выбор местообитаний зависит от изменений численности популяции. Если особи идеальны, то они способны сделать лучший выбор и избежать как неблагоприятных, так и перенаселенных местообитаний (Fretwell, Lucas, 1970). Идеальное свободное распределение допускает, что территориальное поведение птиц не препятствует свободному вселению добавочных особей, а служит лишь средством расщепления, позволяющим эксплуатировать одни и те же ресурсы. Тогда территории в различных местообитаниях обеспечивают хозяев одинаковой приспособленностью, которая снижается по мере роста численности популяции. Следовательно, два участка, “плохой” и “хороший”, при прочих равных условиях должны иметь одинаковую вариацию численности во времени. В противоположность этой модели, идеальное деспотическое распределение предполагает, что хозяева активно защищают занятую территорию, а новые поселенцы выбирают свободные участки, обеспечивающие наибольшую приспособленность. В крайнем случае “несжимаемых” территорий идеальные особи должны заселять их строго в порядке от лучших к худшим (Pulliam, 1988; Pulliam, Danielson, 1991). Тогда межгодовая вариация фрагмента, занимающего “хорошее” местообитание, будет меньше, чем вариация численности в “плохом” местообитании (рис. 1). В реальном мире особи не могут посетить все потенциальные территории и дать им точную оценку. Поэтому их выбор не идеален, и результаты двух моделей поведения могут быть не столь различными (Jonzén et al., 2004). Однако можно определить качество местообитаний по многолетней плотности их заселения, и если с ростом



**Рис. 1.** Схематическое представление вариации численности фрагментов популяции. Качество местообитаний уменьшается слева направо. Овалы обозначают территории гнездящихся пар: темные участки заняты в течение каждого из трех лет наблюдений, более светлые – два или один год из трех соответственно. Пробные фрагменты популяции (прямоугольники) содержат в среднем две пары в год; их площадь различна, поскольку средняя плотность популяции определяется качеством местообитаний. Вариация численности увеличивается с падением качества местообитаний. Одинаковая средняя численность фрагментов позволяет сравнивать их вариацию без поправок.

**Fig. 1.** Schematic representation of variation of abundance in population fragments. Habitat quality decreases from left to right. Ovals represent territories of breeding pairs: birds occupied dark areas during each of the three years of observation, while lighter areas were occupied two or one year of the three, respectively. Sample population fragments (rectangles) contain, on average, two pairs per year; their sizes vary because the average population density is determined by habitat quality. Variation of abundance increases as habitat quality decreases. The same average abundance of fragments allows for comparison of their variation without adjustments.

благоприятности вариация уменьшается, то можно утверждать, что выбор местообитаний основан на доминантных территориальных отношениях (Бурский, 2008).

Для исследования пространственной структуры популяции заселенную площадь поделили на компактные фрагменты, примерно равные по средней численности, но различные по условиям обитания: всего 14 фрагментов со средней численностью около 2 (от 1.5 до 3) территорий в год. Для каждого фрагмента определили занимаемую площадь, среднюю численность и стандартное отклонение в течение стабильного периода между 1978 и 1999 г. Среднюю плотность заселения (в парах на гектар) считали показателем благоприятности местообитания. Для оценки изменчивости заселения использовали относительную вариацию, выраженную логарифмом отношения дисперсии (квадрата стандартного отклонения) к средней численности фрагмента (Hanski, 1982). Логарифмирование необходимо для нормализации распределения значений (Gaston, McArdle, 1994). При случайных изменениях этот показатель равен нулю (дисперсия равна среднему), положительные значения свидетельствуют о колебаниях численности, а отрицательные значения характеризуют стабилизацию за счет территориальных отношений.

Изменение вариации при объединении соседних фрагментов показывает роль выбора местообитаний при заселении. Вариация увеличивается,

если численность фрагментов меняется синхронно в ответ на изменение численности всей популяции. Вариация увеличивается меньше, если местообитания различаются по качеству: тогда субоптимальное местообитание играет роль буфера, стабилизирующего численность популяции. Вариация сохраняется, если фрагменты независимы (не обмениваются особями) или выбираются случайно. Вариация сокращается, если в зависимости от условий года (например, при затоплении или засухе) преимущество получает то одно, то другое местообитание. Таким образом, оценка вариации фрагментов позволила определить: (1) силу территориальных отношений в сравнении со случайной вариацией; (2) функциональную роль местообитаний при сравнении с вариацией после их объединения; (3) пространственный масштаб, в котором обмен особями затруднен; (4) экологическую насыщенность при сравнении с плотностью заселения (Бурский, 2008).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

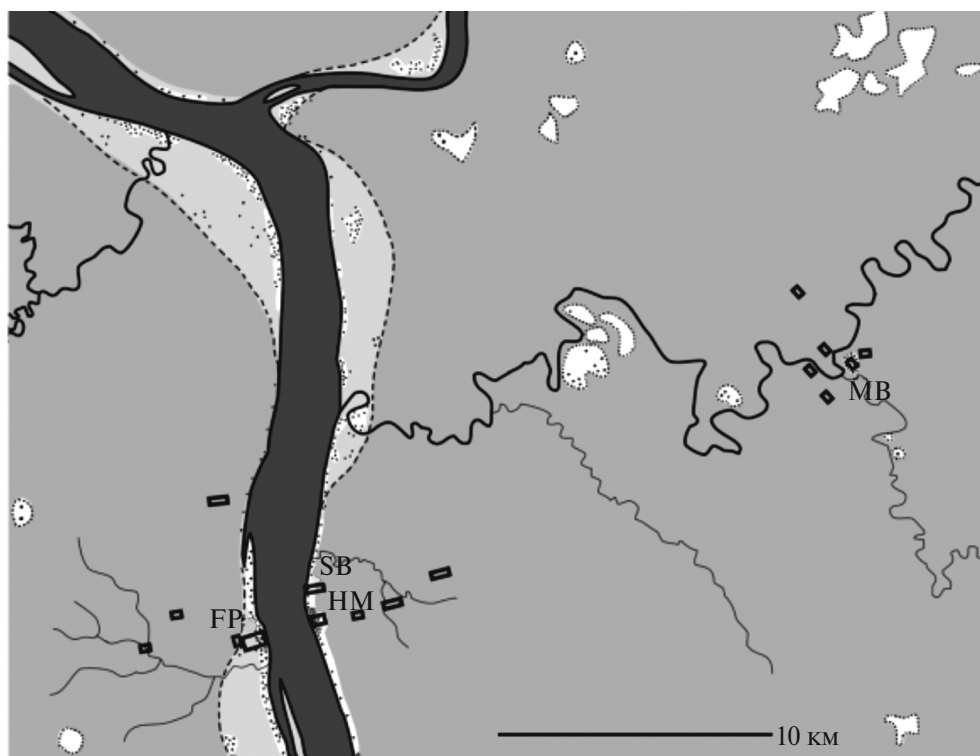
### *Пространственная структура гнездовых местообитаний*

Для луговых видов птиц таежная зона в целом выглядит негостеприимно. В районе работ облесенность превышает 90%, а открытые пространства представлены в основном верховыми

болотами (рис. 2). Среди главных факторов (табл. 1) F1 (36% вариации измеренных переменных) соответствовал открытости ландшафта и был противоположен облесенности, которая измерялась общим объемом растительности (на единицу площади) и долей древесных крон в общем объеме. Фактор F2 (19%) учитывал сукцессионную смену вторичных мелколиственных лесов первичными темнохвойными лесами из кедра и ели. Фактор F3 (21%) определялся богатством почв, обязанным долинному положению и поверхностному стоку и влияющим на растительные сообщества. Обилие дубровника высоко коррелировало со многими частными переменными среды (табл. 1, ws), но их предсказательная сила ограничена взаимной корреляцией. Наиболее надежные предсказания давало сочетание двух главных факторов, F1 и F3 (рис. 3). Они учитывали большую часть вариации по использованию местообитаний ( $R^2 = 0.59$ ,  $F_{2, 50} = 6.3$ ,  $p < 0.001$ ) и ясно отделяли пригодные местообитания от непригодных.

Попадая в подходящий ландшафт, птицы проявляли довольно слабую реакцию на те переменные среды, которые были информативными при широкомасштабном выборе предпочтений (табл. 1, ws), потому что на заселенной территории они слабо различались. Взвешивая пробы по средней многолетней плотности гнездования (табл. 1, wa), мы получили регрессионную модель заселения пригодных местообитаний, в которой плотность зависела от двух переменных среды: богатства почв и продолжительности половодья (рис. 4). Участки пригодных биотопов были разбросаны по большой площади (см. рис. 2) и ограничены местами с растительностью на ранних стадиях сукцессии.

Избираемые местообитания можно разделить на четыре пространственные группы (рис. 5). Наибольшая концентрация гнездовых пар в среднем за 1978–1999 гг. отмечалась на сенокосном лугу (НМ) в окрестностях малого поселка на высоком берегу Енисея. Два фрагмента, ближайшие к реке (НМ1 и НМ2), занимали огородные залежи, заросшие сорным крупнотравьем, тогда как другие



**Рис. 2.** Схема распределения гнездовой популяции в районе исследований. Гнездящиеся пары изображены точками. Фоном показана степень облесенности: прерывистые линии ограничивают пойму, точечные линии обозначают болота. Прямоугольниками показаны учетные площадки. Площадки, подписанные буквами, изображены на рис. 5.

**Fig. 2.** Schematic distribution of the breeding population in the study area. Nesting pairs are depicted as dots. The background shows the degree of forestation: dashed lines delineate the floodplain, and dotted lines indicate bogs. Rectangles represent survey plots. Plots labeled with letters are shown in Fig. 5.

**Таблица 1.** Коэффициенты корреляции Пирсона между измеренными переменными среды (53 4-гектарные пробы) и главными факторами среды или обилием дубровника

**Table 1.** Pearson correlation coefficients between measured environmental variables (53 4-hectare samples) and the main environmental factors (principal components) or the Yellow-breasted Bunting abundance

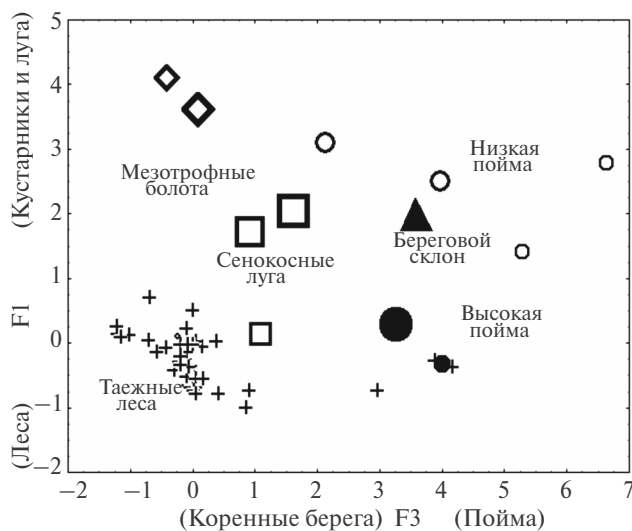
| Измеренные переменные среды                                   | Главные факторы (ws) |        |       | Обилие |        |
|---|----------------------|--------|-------|--------|--------|
|   | F1                   | F2     | F3    | ws     | wa     |
| Продолжительность затопления в июне                           | 0.20                 | 0.12   | 0.75* | 0.24   | -0.48  |
| Богатство почв  | 0.18                 | -0.11  | 0.90* | 0.56*  | 0.52   |
| Увлажнение почв   | 0.74*                | 0.45   | -0.06 | 0.37*  | -0.64* |
| Общий объем растительности                                    | -0.76*               | 0.30   | 0.27  | -0.39* | -0.09  |
| Доля деревьев   | -0.91*               | 0.21   | -0.23 | -0.72* | -0.01  |
| Доля подроста   | 0.01                 | -0.76* | -0.15 | -0.07  | -0.02  |
| Доля кустарников  | 0.86*                | 0.12   | 0.42  | 0.72*  | -0.35  |
| Доля травяного яруса  | 0.86*                | 0.02   | 0.08  | 0.68*  | 0.40   |
| Доля темнохвойных   | -0.41                | 0.76*  | -0.33 | -0.33* | -0.28  |
| Доля таежных светолюбивых (береза, осина, лиственница, сосна) | -0.25                | -0.88* | -0.17 | -0.33* | -0.02  |
| Доля нетаежных теневыносливых (ольха, ольховник, черемуха)    | -0.04                | 0.10   | 0.70* | 0.18   | 0.30   |
| Доля нетаежных светолюбивых (ивы)                             | 0.82*                | 0.13   | 0.41  | 0.78*  | -0.46  |

**Примечание:** \* Значимые корреляции ( $p < 0.05$ ). Пробы взвешены по доле местообитания в площади региона (ws) или по среднему гнездовому обилию дубровника (wa). Главные факторы F1, F2 и F3 учитывают 0.36, 0.19 и 0.21 вариации переменных.

два (НМ3 и НМ4) располагались на сухих сенокосах, покрытых низкой травянистой растительностью. Подобные островки антропогенного ландшафта в Центральной Сибири, площадью не более

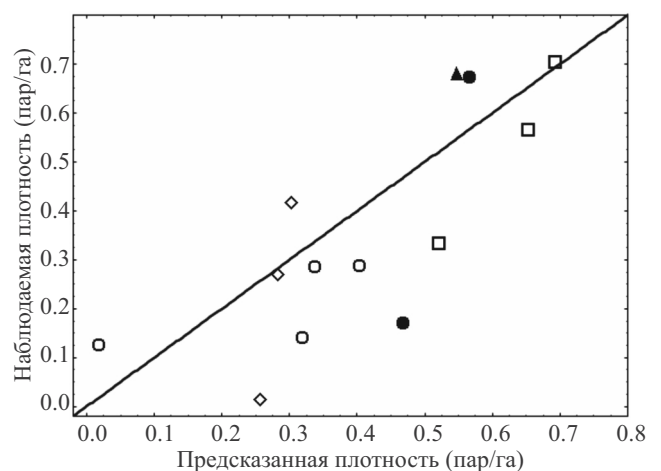
10–50 га, разбросаны на расстоянии 20–30 км друг от друга вдоль крупных рек.

Крутые берега Енисея и некоторых притоков формируют линейные открытые местообитания



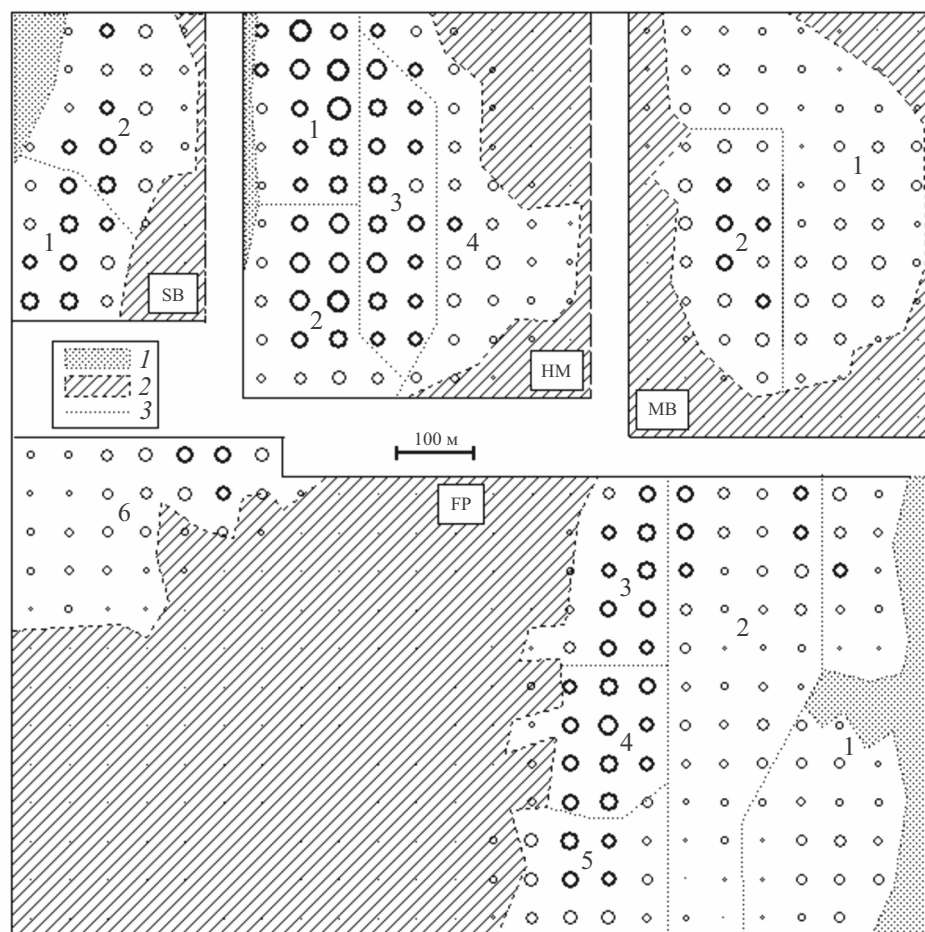
**Рис. 3.** Региональный выбор местообитаний: положение пробных площадок в пространстве главных факторов среды F1 и F3. Подписаны основные типы местообитаний; площадь значков пропорциональна плотности (от 0 до 0.7 пар/га).

**Fig. 3.** Regional habitat choice: location of sample plots in the space of the main environmental factors F1 and F3. The main habitat types are labeled; the area of the symbols is proportional to the density (from 0 to 0.7 pairs/ha).



**Рис. 4.** Локальный выбор местообитаний: наблюдаемая многолетняя средняя плотность дубровника на 4-гектарных площадках и плотность, предсказанная по двум переменным среды – богатство почв и продолжительность половодья ( $R^2 = 0.63$ ,  $p < 0.001$ ). Значки местообитаний как на рис. 3.

**Fig. 4.** Local habitat choice: observed long-term mean density of the Yellow-breasted Bunting in 4-hectare plots and the density predicted by two environmental variables: soil richness and flood duration ( $R^2 = 0.63$ ,  $p < 0.001$ ). Habitat icons as in Fig. 3.



**Рис. 5.** Крупномасштабная схема распределения гнездовой популяции на учетных площадках. Плотность гнездования обозначена площадью кружков (от 0 до 1.2 пар/га). Группы местообитаний: SB – крутой берег, HM – сенокосный луг, MB – переходное болото, FP – пойма. Окраины заселенных местообитаний ограничены свежими речными наносами (1) и сомкнутым пологом леса (2). Фрагменты популяции пронумерованы и разделены точечной линией (3).

**Fig. 5.** Large-scale distribution of the breeding population on the survey plots. Nesting density is indicated by the area of circles (from 0 to 1.2 pairs/ha). Habitat groups: SB – steep bank, HM – hay meadow, MB – mesotrophic bog, FP – floodplain. The edges of the occupied habitats are delimited by fresh river sediments (1) and closed forest canopy (2). Population fragments are numbered and separated by a dotted line (3).

(SB), которые поддерживаются нарушением растительности во время весеннего ледохода. Это непрерывное местообитание представляло собой чередование низкотравных и высокотравных лугов и примятых кустарников между каменистым берегом и опушкой леса. Два фрагмента наблюдавшейся популяции (SB1 и SB2) занимали это благоприятное местообитание, в большей и меньшей степени свободное от кустарников.

На пологих берегах Енисея и других крупных рек сформирована полоса наиболее важного ландшафта с разнообразием пойменных местообитаний (FP) различного облика от самого

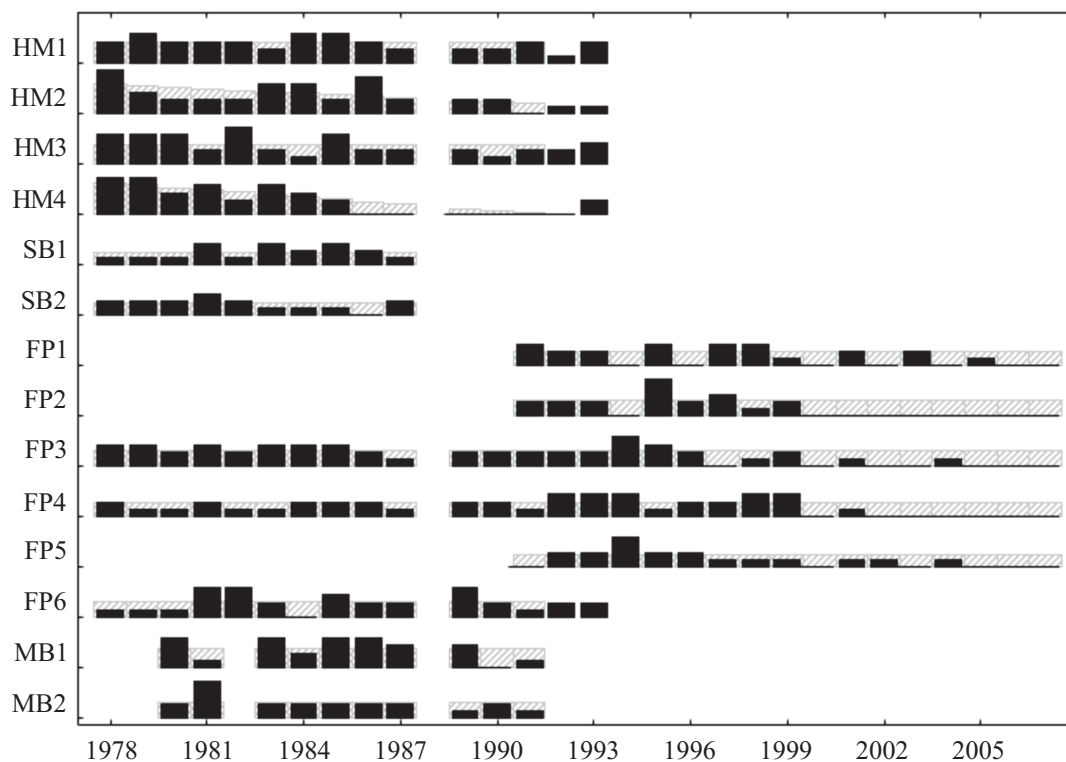
берега до внутренней лесной части этой полосы. В районе работ пойма достигала ширины около 1 км и включала три типа пригодных местообитаний. Фронтальные, низкие новые участки (FP1 и FP2) покрыты пионерной травянистой растительностью и недавней порослью ивовых кустарников, кое-где перемещенных льдом и течением. На удалении от реки, на более высоких и старых участках, преобладающие ивовые кустарники перемежаются высокотравными лугами в наиболее возвышенной части (FP3 и FP4) или растительностью переходного типа возле стариц (FP5). Луга на возвышенных старых участках более

развиты и более благоприятны для гнездования дубровника. Дальше пойма в основном покрыта лесом, хотя в некоторых понижениях встречаются заболоченные (соровые) луга (FP6), менее привлекательные из-за высокой и густой травы. Высокое или продолжительное половодье в отдельные годы препятствовало гнездованию или задерживало его в пониженных частях пойменных местообитаний. Водный и ледовый режим поддерживают открытые сукцессионные стадии растительности долгое время, предоставляя широкий выбор гнездовых биотопов.

Переходные болота (MB) в долинах притоков представляют собой разрозненные островки, пригодные для обитания. Здесь плотность была невелика (MB1), хотя немного повышалась в местах с более богатым минеральным питанием (MB2). На обширных водораздельных верховых болотах дубровник обычно не гнезился; отдельные пары изредка поселялись вдоль дренированного края.

### Динамика популяции

Дубровник населял открытые биотопы, обычно с растительностью, подверженной быстрым сукцессионным изменениям. В двух фрагментах (рис. 6) плотность популяции в течение периода наблюдений сокращалась из-за сооружения хозяйственных построек (HM2:  $r = -0.61$ ,  $p = 0.016$ ) или из-за прекращения сенокоса (HM4:  $r = -0.81$ ,  $p < 0.001$ ). Безусловно, это искусственное изменение емкости среды не имело отношения к общему сокращению популяции. В то же время сукцессия, расширяющая емкость среды, шла на месте, занятом фрагментами FP1 и FP2. В 1978 г. здесь был песчаный пляж, лишенный растительности, затем он покрылся пионерной растительностью и всходами ивы, а в 1990-х местообитание превратилось в высокотравный луг с разбросанными по нему куртинами ивовых кустарников. Первые гнездящиеся пары замечены здесь в 1980 г., до начала регулярных наблюдений в 1991 г. Позднее, до 2000 г.,



**Рис. 6.** Динамика фрагментов популяции (черный) на фоне предположительной емкости местообитаний (серый). Масштаб столбиков — от 0 до 7 гнездящихся пар. Незакрашенные участки означают отсутствие данных. Обозначение фрагментов как на рис. 5.

**Fig. 6.** Population fragment dynamics (black) against the background of estimated habitat carrying capacity (gray). Bars scale from 0 to 7 breeding pairs. Unshaded areas indicate no data. Fragment designations are as in Fig. 5.

никаких направленных изменений уже не отмечали, потому что местообитание достигло того состояния, когда сукцессия растительности сдерживалась частыми нарушениями под действием речных вод и льда. Таким образом, ухудшение и улучшение местных условий в целом компенсировали друг друга в мозаике местообитаний в широком масштабе, выходящем за рамки обследованной площади.

Положение изменилось с 2000 г., когда ни одно местообитание не заселялось сверх емкости, если заселялось вообще, и многие прежние гнездовые участки оставались пустыми до конца сезона. Сукцессия растительности, в частности рост ив и смыкание их крон, могла способствовать снижению численности фрагментов FP2 и FP4 в последние годы. Независимо от этого, дубровники исчезли из всех прочих местообитаний региона как гнездящийся вид после 2005 г. и лишь единично встречались до 2014 г.

Половодье влияло на заселение поймы (рис. 7). Влияние было наибольшим и отрицательным в низкой пойме, на среднем уровне менялось на положительное, а в высокой пойме оставалось нейтральным. Таким образом, гнездящиеся пары сдвигали территории

обычно не дальше, чем до ближайшего пригодного участка суши. При очень высоком половодье наблюдали пару, беспокоящуюся у гнезда в еловом лесу. Учеты на других площадках, однако, показали, что влияние могло быть более широким (табл. 2). Несмотря на то, что сравнения проведены в различные годы, а частные случаи давали незначимые оценки, вместе они допускали возможность временного перемещения из поймы в другие группы местообитаний. Сенокосные луга вокруг поселка были особенно привлекательны из-за отсутствия других открытых биотопов в окружающей тайге.

Мы сравнили динамику популяции дубровника с 12 многочисленными видами, обитавшими на той же площади в 1978–1993 гг. По вариации численности популяции дубровник занял одно из последних мест (табл. 3), т.е. отличался стабильной численностью, мало подверженной межгодовым колебаниям. Колебания популяций других 12 видов (табл. 3) имели значительное сходство ( $F_{14, 120} = 2.86, p < 0.001$ ), связанное с общностью летнего пребывания в Центральной Сибири. Динамика популяции дубровника, однако, слабо коррелировала с их общей динамикой ( $r = 0.18, p = 0.51$ ) и, следовательно, мало зависела

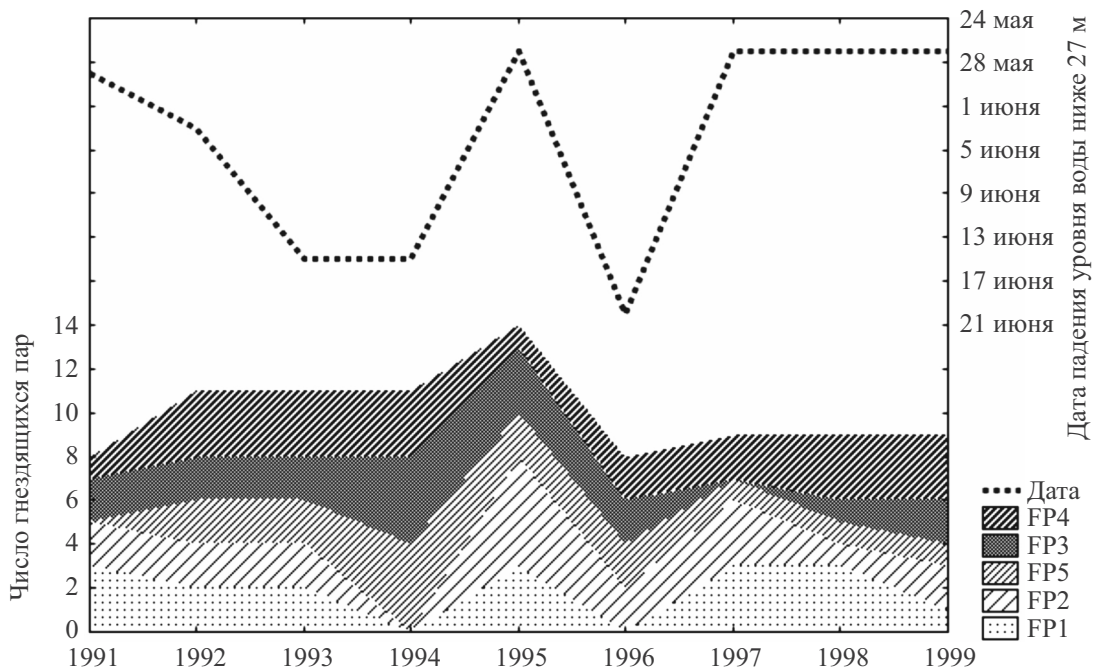


Рис. 7. Распределение популяции в пойме в соответствии с продолжительностью затопления сверх 27 м над ур. м. на различных высотных уровнях. Названия фрагментов как на рис. 5.

Fig. 7. Population distribution by floodplain elevation depending on flood duration above 27 m above sea level. Fragment names as in Fig. 5.

**Таблица 2.** Реакция численности популяции на продолжительность половодья в различных пространственных масштабах (после устранения долговременного тренда)**Table 2.** Population density response to flood duration at different spatial scales (after removing the long-term trend)

| Отдельные фрагменты |          |          |          |          |          | Группы местообитаний |          |          |          |          |          |
|---------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>f</i>            | <i>a</i> | <i>n</i> | <i>m</i> | <i>b</i> | <i>p</i> | <i>f</i>             | <i>a</i> | <i>n</i> | <i>m</i> | <i>b</i> | <i>p</i> |
| FP1                 | 25–28    | 9        | 1.9      | –5.8     | 0.01     | FP                   | 25–36    | 21       | 11.9     | –0.3     | 0.51     |
| FP2                 | 26–29    | 9        | 2.1      | –2.9     | 0.29     | SB                   | 25–36    | 10       | 3.4      | –1.7     | 0.24     |
| FP3                 | 32–35    | 21       | 2.2      | 1.4      | 0.20     | НМ                   | 40–50    | 15       | 10.0     | 1.6      | 0.04     |
| FP4                 | 32–36    | 21       | 1.9      | 0.6      | 0.56     | МВ                   | 55–56    | 10       | 4.7      | 0.9      | 0.35     |
| FP5                 | 28–34    | 9        | 1.7      | 4.5      | 0.08     | Популяция в целом    |          |          |          |          |          |
| FP6                 | 29–31    | 15       | 2.1      | –2.0     | 0.38     | РТ                   | 25–56    | 21       | 29.9     | 0.1      | 0.86     |

**Примечание:** *f* – название фрагмента (см. рис. 5 и текст), *a* – преобладающие высоты (м над ур. м.), *n* – число лет, *m* – среднее число гнездящихся пар, *b* – коэффициент регрессии, рост численности (%) при задержке обсыхания низкой поймы (27 м над ур. м.) на 1 день, *p* – значимость по *t*-тесту.

**Таблица 3.** Динамика популяций наиболее многочисленных гнездящихся видов на учетной площади 450 га в течение 15 лет и ее сходство с динамикой популяции дубровника**Table 3.** Population dynamics of the most numerous breeding species in the 450 ha survey area over 15 years and its similarity with the population dynamics of the Yellow-breasted Bunting

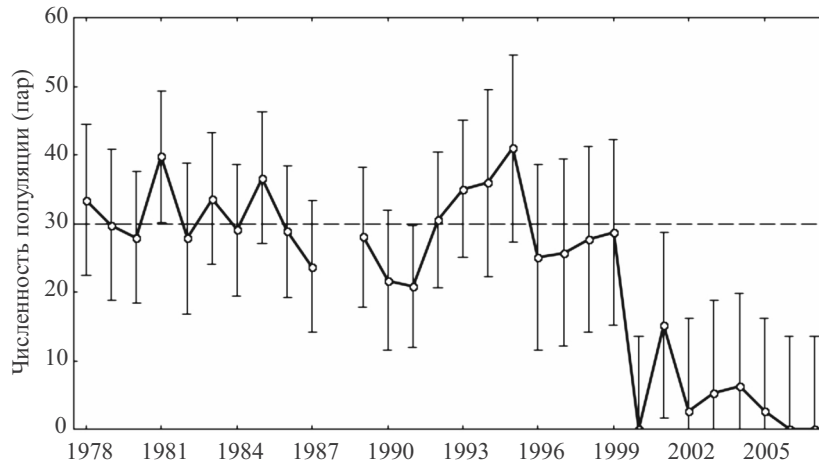
| Общий сезонный ареал                           | Вид   | <i>N</i> | <i>SD(lnN)</i> | <i>partR</i> <sup>2</sup><br>( <i>p</i> ) | <i>R</i> <sup>2</sup> ( <i>p</i> ) |
|--|---|----------|----------------|---|------------------------------------|
| Центральная Сибирь зимой                       | Пухляк ( <i>Parus montanus</i> )                    | 115      | 1.06           | 60%<br>(0.004)                            | 11%<br>(0.23)                      |
|  | Поползень ( <i>Sitta europaea</i> )                 | 24       | 2.18           |   |                                    |
|  | Снегирь ( <i>Pyrrhula pyrrhula</i> )                | 21       | 1.56           |   |                                    |
| Западная Евразия севернее 34° с.ш. зимой       | Юрок ( <i>Fringilla montifringilla</i> )            | 78       | 2.95           | 80%<br>(0.004)                            | 2%<br>(0.62)                       |
|  | Чернозобый дрозд ( <i>Turdus atrogularis</i> )      | 36       | 2.12           |   |                                    |
| Африка и Западная Евразия южнее 34° с.ш. зимой | Славка-завирушка ( <i>Sylvia curruca</i> )          | 31       | 1.22           | 48%<br>(0.46)                             | 0%<br>(0.92)                       |
|  | Садовая камышевка ( <i>Acrocephalus dumetorum</i> ) | 26       | 1.15           |   |                                    |
| Юго-Восточная Евразия южнее 34° с.ш. зимой     | Пятнистый конек ( <i>Anthus hodgsoni</i> )          | 56       | 0.98           | 30%<br>(0.04)                             | 27%<br>(0.04)                      |
|  | Певчий сверчок ( <i>Locustella certhiola</i> )      | 31       | 0.68           |   |                                    |
|  | Мухоловка-касатка ( <i>Muscicapa sibirica</i> )     | 27       | 1.05           |   |                                    |
|  | Соловей-красношейка ( <i>Calliope calliope</i> )    | 22       | 0.57           |   |                                    |
|  | Таловка ( <i>Phylloscopus borealis</i> )            | 20       | 1.01           |   |                                    |
| Центральная Сибирь летом                       | Все виды (без дубровника)                           | 675      | 0.38           | 10%<br>(0.15)                             | 3%<br>(0.51)                       |
| Юго-Восточная Евразия южнее 34° с.ш. зимой     | Дубровник ( <i>Emberiza aureola</i> )               | 24       | 0.75           |   |                                    |

**Примечание:** *N* – средняя численность (пар в год), *SD(lnN)* – изменчивость численности, *partR*<sup>2</sup> – доля общей вариации в группе видов, *R*<sup>2</sup> – доля общей вариации дубровника с группой видов, *p* – уровень значимости.

от летних условий. Динамика контрольных видов различалась по местам их зимовки ( $F_{42, 120} = 4.34$ ,  $p < 0.001$ ). Обилие дубровника коррелировало с обилием юго-восточных мигрантов ( $r = 0.52$ ,  $p < 0.05$ ), динамика которых имела существенную общую составляющую ( $F_{14, 60} = 1.91$ ,  $p < 0.05$ ). Таким образом, в годы процветания численность популяции дубровника колебалась слабо и главным

образом под влиянием условий зимовки или путей миграции.

Динамику общей численности популяции дубровника определили за все годы наблюдений (рис. 8). За период между 1978 и 1999 г. популяция испытывала подъемы и спады, но отклонения численности в отдельные годы не выходили за пределы случайных ( $p > 0.05$ ). В 1995 г. отмечена рекордно высокая плотность, а за ней – почти



**Рис. 8.** Общая численность популяции на контрольной площади (жирная линия) и предполагаемая емкость среды (прерывистая линия). Диапазон обозначает 95% доверительные границы.

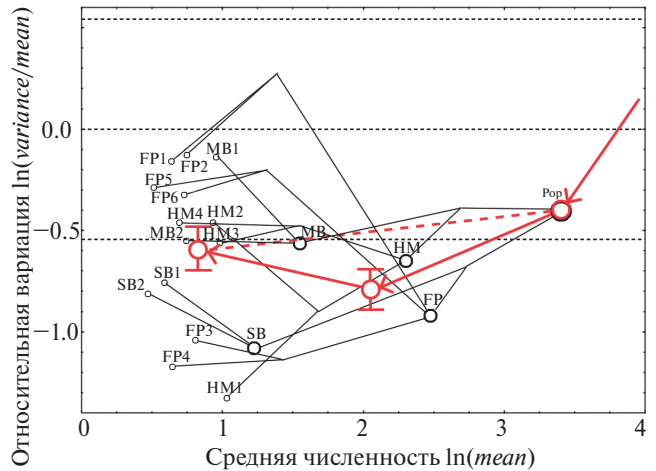
**Fig. 8.** Total population size in the control area (bold line) and estimated carrying capacity (dashed line). Ranges represent 95% confidence limits.

двукратное снижение за следующие четыре года. Окончательное падение случилось в 2000 г., хотя отдельные гнездящиеся пары продолжали встречаться. С 2006 г. территориальных особей больше не отмечали, несмотря на упорные поиски. Таким образом, численность популяции в 1978–1999 гг. колебалась вокруг стабильного уровня. Исчезновение дубровника произошло не более чем за 10 лет, с 1996 по 2006 г. ( $r = -0.86$ ,  $p < 0.001$ ).

Была ли динамика одинаковой во всех группах местообитаний? Некоторые различия можно увидеть в период временного сокращения численности примерно на 30% в 1987–1991 гг. Эта депрессия была более существенной или, по крайней мере, более значимой в надпойменных местообитаниях (НМ:  $p = 0.01$ ; МВ:  $p = 0.01$ ). Вблизи реки гнездовая численность подвергалась обычным колебаниям из-за половодья в том же диапазоне, что и в другие годы (FP:  $p = 0.32$ ; SB:  $p = 0.75$ ).

*Вариация численности в фрагментах популяции*

Мы рассмотрели относительную вариацию численности в 1978–1999 гг. в равновеликих фрагментах популяции с целью определить качество местообитаний и взаимосвязь между частями популяции в различных пространственных масштабах (рис. 9). Все отдельные (элементарные) фрагменты варьировали меньше, чем это было бы в случайной выборке (в среднем  $-0.59 \pm 0.11$ ,  $p < 0.001$ ), причем половина



**Рис. 9.** Межгодовая вариация фрагментов популяции. Тонкие линии показывают порядок объединения соседних проб. Тонкие пунктирные линии обозначают случайную вариацию и ее 95% доверительный интервал ( $F$ -тест). Красные значки соответствуют взвешенным средним значениям (со стандартной ошибкой) в различном масштабе. Стрелки показывают порядок выбора местообитаний особями, вернувшимися с зимовки; красный пунктир – ожидаемая линейная зависимость при свободном выборе ( $a = -0.64 \pm 0.15$ ,  $p < 0.001$ ;  $b = 0.07 \pm 0.06$ ,  $p = 0.27$ ). Сокращения как на рис. 5.

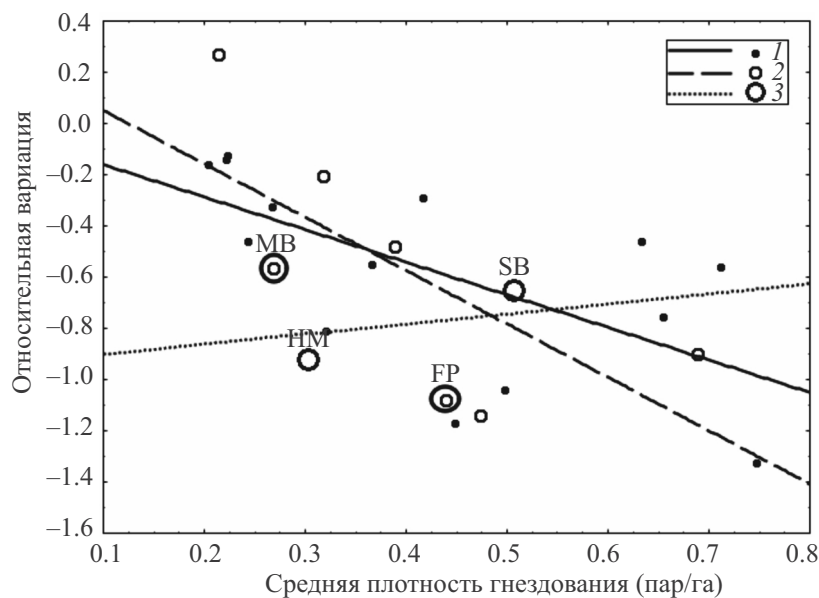
**Fig. 9.** Interannual variation in population fragments. Thin lines show the order in which adjacent samples are combined. Thin dashed lines represent random variation and its 95% confidence interval ( $F$ -test). Red symbols correspond to weighted means (with standard error) at different scales. Arrows show the order in which individuals returned from wintering sites chose habitats; the red dashed line is the expected linear relationship under free choice ( $a = -0.64 \pm 0.15$ ,  $p < 0.001$ ;  $b = 0.07 \pm 0.06$ ,  $p = 0.27$ ). Abbreviations as in Fig. 5.

попадала ниже доверительного интервала, указывая на высокую насыщенность пространства оптимальных местообитаний и равномерное распределение центров охраняемых территорий.

Слияние соседних фрагментов показывало взаимодействие между ними. При сильном внешнем воздействии оба испытывали синхронные колебания обилия, и вариация объединенной выборки росла. Такое взаимодействие имело место в низкой пойме (FP1 + FP2) в связи с половодьем. Сокращение вариации отмечалось в случае, когда разнообразие соседних местообитаний давало возможность выбора между альтернативными условиями в разные годы. Такой тип наблюдался на крутых речных берегах (SB1 + SB2), где градиент высот предоставлял разнообразие условий в отношении открытости местообитания, высоты травяного яруса и продуктивности, которые можно выбрать в зависимости от весенней фенологии или ситуации с половодьем. Во многих случаях относительная вариация соседних фрагментов различалась, вплоть до значимого уровня: HM2 к HM1 ( $F_{14, 14} = 2.33, p = 0.06$ ), FP56 к FP34 ( $F_{11, 20} = 2.53, p = 0.03$ ). Такие контрасты возникали из-за вытеснения лишних особей при повышенной численности из оптимальных местообитаний в соседние, менее благоприятные.

Если сравнить среднюю величину относительной вариации для каждого масштаба (рис. 9), обнаруживается, что наибольшая стабильность достигалась на уровне групп соседних местообитаний. В мелких фрагментах численность варьировала в среднем сильнее, так как они различались по качеству местообитаний, и некоторые заселялись не каждый год, в зависимости от изменения условий и уровня численности, тем самым поддерживая постоянную плотность популяции в лучших местообитаниях. Суммарная численность популяции также варьировала сильнее, потому что в ней суммировались синхронные колебания всех фрагментов под влиянием общих условий в течение года. Относительная вариация в группах местообитаний в среднем была значимо ниже ожидаемой при свободном выборе местообитаний (отличие от пунктирной линии регрессии:  $F_{17} = 4.97, p = 0.04$ ). Следовательно, регуляция, зависящая от плотности, происходила на уровне групп смежных местообитаний, в то время как обмен особей между группами затруднялся пространственной изоляцией.

Относительная вариация фрагментов отрицательно коррелировала с плотностью популяции (рис. 10). Стабильность популяции увеличивалась в предпочитаемых местообитаниях, что соответствовало гипотезе идеального



**Рис. 10.** Соотношение между относительной вариацией и средней плотностью в различных масштабах. 1 – элементарные фрагменты ( $r = -0.65, p < 0.01$ ); 2 – сдвоенные фрагменты ( $r = -0.71, p < 0.05$ ); 3 – группы соседних местообитаний ( $r = 0.23, p = 0.78$ ). Группы местообитаний подписаны как на рис. 5.

**Fig. 10.** Relationship between relative variation and mean density at different scales. 1 – elementary fragments ( $r = -0.65, p < 0.01$ ); 2 – paired fragments ( $r = -0.71, p < 0.05$ ); 3 – groups of adjacent habitats ( $r = 0.23, p = 0.78$ ). Habitat groups are labeled as in Fig. 5.

деспотического распределения. Зависимость от плотности между 14 элементарными фрагментами проявлялась с высокой значимостью ( $R^2 = 0.46$ ,  $p = 0.006$ ). После попарного объединения фрагментов зависимость от плотности не снижалась ( $R^2 = 0.51$ ,  $p = 0.04$ ). Между группами местообитаний, однако, такая зависимость отсутствовала. Следовательно, вытесненные особи распределялись по соседним фрагментам, но не переселялись в отдаленные группы местообитаний.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### *Экологические особенности популяции*

#### **Специализация в использовании местообитаний.**

Дубровник в Центральной Сибири, по сравнению с другими видами (Бурский, 2002), демонстрировал весьма определенный и строго ограниченный выбор гнездовых местообитаний. Это утверждение контрастирует с выводами некоторых авторов (Beermann et al., 2021; Heim et al., 2022) о широкой пространственной нише. Они изучали характеристики местообитаний только в пределах гнездовых территорий или не далее 100 м от них, куда не попадали участки непригодного ландшафта, преобладающего по площади (тайги, верховых болот, сухих степей, горных склонов). Согласно теории (Colwell, Futuyma, 1971), ширина экологической ниши — величина относительная и имеет смысл только в контексте доступного разнообразия ресурсов. Мы показали, что в исследованном регионе дубровник использовал не более 1% площади доступных местообитаний, а среди них отдавал явное предпочтение богатым экотопам. Оба фактора не учтены в цитированных работах, что затрудняет сравнение, но, обобщая, можно сказать, что вид населяет широкий спектр открытых местообитаний, имеющих весьма ограниченное распространение в таежной зоне, которая занимает большую часть ареала.

**Стабильность гнездовой популяции.** Изучение вариации популяций птиц во времени нередко приводило к выводу, что колебания их численности имеют случайную природу (Enemar et al., 1984, 2004; Svensson et al., 1984; Naila et al., 1993; Cuervo, Møller, 2013). Мы показали, что ежегодные колебания численности популяции дубровника (до начала общего сокращения) были существенно меньше случайных и по амплитуде уступали большинству видов, доступных для сравнения. Это предполагает

относительно постоянные условия существования, отсутствие сильных нарушающих воздействий и эффективную регуляцию численности факторами, зависящими от плотности.

**Зимнее ограничение численности.** На динамику популяций влияет комплекс факторов среды, но их относительная значимость остается недостаточно ясной (Holmes, 2007). Одна из точек зрения заключается в том, что мигрирующие воробьиные ограничены главным образом событиями, влияющими на выживаемость в гнездовой сезон (напр., Baillie, Peach, 1992; Sæther et al., 2004; Reif, 2013; Newton, 2025). Другие авторы считают наиболее важными события в местах размножения, особенно те, которые влияют на плодовитость (напр., Sillett, Holmes, 2005; Ockendon et al., 2013). Нам ближе точка зрения, связывающая приспособленность фенотипа с полным комплексом условий в соответствии с частотой их воздействия (Stearns, 2000), так что каждый вид в равной степени адаптирован к существованию в любое время года, хотя изменения экологических условий могут временно нарушать этот баланс. Мы показали, что летние факторы, не зависящие от плотности, такие как половодье, влияли на благоприятность и использование дубровником отдельных местообитаний, но не были причиной существенных колебаний численности. Отклонения численности популяции от среднего уровня были связаны с факторами, определяющими выживаемость за пределами гнездового ареала. На этом основании (Lindström, Forchhammer, 2010) мы предполагаем, что многолетние изменения среднего уровня численности также были связаны с зимними условиями.

**Высокая насыщенность в гнездовом ареале.** Мы показали, что численность изученной популяции до сокращения была высока и постоянна. Часто считают, что численность гнездовых популяций мигрирующих птиц низка и не достигает емкости среды из-за недостатка благоприятных мест для перезимовки (Ricklefs, 1980; Alerstam, Högstedt, 1982). В результате ресурсы гнездовых местообитаний недоиспользуются, а их заселенность может колебаться в широких пределах. Хански с соавт. (Hanski, 1982, 1990; Hanski, Tiainen, 1989) применили вариацию плотности популяции для оценки насыщенности как полноты использования среды. Многолетние исследования показали, что регулярная занятость территории — индивидуальный аналог насыщенности — отражает все аспекты использования

среды обитания (Sergio, Newton, 2003). В исследовании популяции дубровника выявлено, что заселение большинства местообитаний ежегодно было близким к предельному уровню насыщения за исключением отдельных лет, когда их качество изменялось локальным воздействием. Насыщение достигалось тем чаще, чем выше благоприятность местообитания, измеренная многолетней средней плотностью.

**Роль доминантных отношений.** В нашем исследовании установлено, что доступ к благоприятным местообитаниям в популяции дубровника определялся доминантными территориальными отношениями. Такие отношения являются действенным механизмом регуляции численности (Krebs, 1971). В случае конкуренции за пространственно распределенные ресурсы самцы присваивают, удерживают и защищают территорию пары от посягательств других самцов, ограничивая их доступ к размножению. При острой конкуренции в благоприятных местообитаниях поддерживается постоянно высокая численность, достигающая насыщения емкости среды (Siivonen, 1949). Лишние особи вытесняются в местообитания, не обеспечивающие успешное размножение (Fretwell, Lucas, 1970). Таким образом, территориальное поведение угнетало размножение дубровника и обеспечивало регуляцию популяции, сдерживая рост численности.

**Изолированность фрагментов популяции.** С позиций теории метапопуляций (Hanski, 2005; Fahrig, 2007) жизнеспособность вида зависит от вероятности вымирания и реколонизации отдельных участков, что, в свою очередь, зависит от площади и фрагментированности пригодных местообитаний, которые определяются структурой ландшафта. По сравнению с другими видами, дубровник был распределен по региону крайне спорадично. Структура таежного ландшафта такова, что участки пригодных местообитаний занимают в ней ничтожную площадь и имеют линейное распространение или изолированы друг от друга десятками километров. Изолированные части популяции, благодаря собственной регуляции, имели стабильную численность с отклонениями значительно меньше случайных. Автономная динамика этих субпопуляций свидетельствовала о том, что обмен особями между ними практически отсутствовал, повышая вероятность локального вымирания.

### *Историческая связь с культурой риса*

Отмеченные особенности популяционной динамики дубровника свидетельствуют о том, что в период расцвета и расселения вида (точнее, номинального подвида) его зимние ресурсы устойчиво превышали потребности. Основным кормом дубровника вне сезона размножения служат семена риса (Byers et al., 2012), и можно предположить, что избыточный ресурс появился с введением риса в культуру. Около 10000 лет назад, по мере перехода к сельскохозяйственному производству продовольствия, человек расширял для себя емкость среды и увеличивал свою численность (Hopfenberg, 2014). Хотя это увеличение не было равномерным во времени и пространстве (Dyson, 2019), население Юго-Восточной и Восточной Азии за последнее тысячелетие выросло более чем в 10 раз, причем большая часть прироста приходилась на последние столетия (Bolt, Zanden, 2025). Соответственно росло и производство риса, обеспечивая дубровника зимними кормовыми ресурсами в избытке. Это, вероятно, и послужило причиной долговременного роста численности и расселения вида. Только за 100 лет, с 1825 по 1925 г., ареал дубровника увеличился примерно на 20% (Nowak, 1971), преимущественно в таежной зоне. С высокой вероятностью расселение шло и раньше, так что таежная зона заселялась в историческое время по мере увеличения производства риса.

Наши материалы показывают, что в таежной зоне пригодные местообитания занимают ничтожную долю площади и рассеяны в непригодном матриксе. Расселение шло в основном по речным долинам с линейным простиранием луговых участков, причем некоторые случайно оставались незаселенными (Дементьев, Гладков, 1952). Недостаток местообитаний при избыточной численности повлиял на поведение, увеличив затраты на поиск, присвоение и защиту территории. Эти затраты снижали продуктивность размножения доминирующих пар (Fretwell, Lucas, 1970), тогда как особи, вытесненные в маргинальные местообитания, практически теряли шансы на размножение. Территориальные отношения усилили субординацию особей по признакам возраста, социального и территориального статуса, что облегчило выбор индивидуальной тактики в пользу выживания, отложенного размножения или дальнейшей дисперсии. Отложенное размножение и дальняя дисперсия получали селективное преимущество, поскольку

если изменения в среде повышают выживаемость, то отбор поддерживает механизмы ограничения рождаемости (Roff, 1993; Stearns, 2000).

Таким образом, в течение последних тысячелетий дубровник использовал антропогенный источник зимнего корма, предоставляемый человеком. Избыточные зимние ресурсы вызвали в первую очередь демографическую реакцию: сокращение смертности, рост численности и снижение успешности размножения. Отбор благоприятствовал поведению, направленному на поиск пригодной территории, в ущерб размножению в текущем сезоне. Адаптации жизненного цикла смещались в пользу увеличенного вклада в индивидуальную приспособленность, социальную и территориальную иерархию за счет отложенного размножения, увеличения репродуктивного возраста, сокращения вклада в размножение. С течением времени изменения жизненного цикла, обусловленные внешними факторами, имеют тенденцию закрепляться в ряду поколений путем установления внутренних корреляций между параметрами жизненного цикла (Stearns, 2000). При этом адаптации к новому ареалу (сезонным условиям, биотопическим и кормовым ресурсам таежной зоны) не формировались, пока расселение было доступной альтернативой, или не успели возникнуть за период, незначительный по эволюционным масштабам. В итоге за продолжительный период роста численности и расселения дубровник (номинальный подвид) приобрел черты, отрицательно влияющие на состояние равновесной популяции. Среди них узкая специализация в питании и выборе местобитаний, увеличенные затраты на территориальное поведение, низкий репродуктивный потенциал, низкая связность метапопуляции, затраты на дальнюю миграцию. Все эти особенности опирались на дополнительные зимние ресурсы, обилие которых зависело от хозяйственной деятельности человека.

Рост производства риса традиционными способами продолжался в Китае до середины XX в. (Zhang et al., 2004). К 1980-м гг. площадь сельскохозяйственных земель достигла своего предела, а прирост населения достиг наивысшей точки. В результате реформ в 1980-х гг. в КНР коренным образом изменились экономика, демография и землепользование. Прирост населения пошел на убыль. В сельском хозяйстве распространялись интенсивные технологии, включая применение удобрений и ядохимикатов и контроль потерь урожая. Индустриализация

и приток сельских жителей в города сопровождался изъятием сельскохозяйственных земель из оборота под промышленные комплексы и городскую застройку. За вторую половину XX в. обрабатываемые земли сократились более чем на 10% (Zhang et al., 2004). Из-за притока населения в индустриальные районы урбанизация в наибольшей степени затронула основные рисоводческие районы в долине р. Янцзы и в провинции Гуандун – важнейшие места концентрации птиц в период линьки, миграций и зимовки (Byers et al., 2012). Сходные процессы, вероятно, шли и в других областях зимовки. Именно в этот период началось сокращение численности дубровника (Kamp et al., 2015).

Все это дает основание полагать, что состояние зимовок вида существенно ухудшилось именно на рубеже тысячелетий. Ресурсы корма оскудели или стали менее доступными, местобитания, благоприятные для отдыха, исчезли, емкость среды сократилась и стала причиной постоянно высокой зимней смертности, повлекшей повсеместное сокращение численности. Однако приобретенные особенности жизненного цикла сохранились. Они катализировали сокращение численности и служат препятствием для ее восстановления. Прямое преследование и незаконная добыча дубровника для культурных целей, по-видимому, могли существенно ускорить сокращение численности (Kamp et al., 2015). Вместе с тем вековые народные традиции вряд ли могли быть главной причиной внезапного и резкого сокращения. Более вероятно, что механизм сокращения, как и роста численности в прошлом, действовал через изменение зимней смертности в соответствии с доступностью кормовых ресурсов. Прежде смертность долгое время искусственно поддерживалась на низком уровне, что привело к многократному росту численности и заселению огромной площади таежного биотопа, к условиям которого вид не приспособлен. Освоение тайги стало возможным за счет изменения особенностей жизненного цикла, развившихся на основе избыточной численности. В настоящее время, когда зимние условия выживания ухудшились, зависимость от зимнего изобилия и сопутствующие особенности экологии спровоцировали крах таежных популяций, восстановление которых вряд ли возможно.

Отмеченные особенности экологии дубровника нуждаются в уточнении. Однако вместе они характеризуют синдром, все аспекты которого поддерживают одну и ту же цепочку

причинных связей: продукция риса — зимняя выживаемость — избыточная гнездовая численность — экологическое сдерживание размножения — эволюционное изменение жизненного цикла. Наибольшие шансы на выживание имеют дальневосточный подвид, жизненный цикл которого больше связан с гнездовым ареалом и, по-видимому, меньше изменился.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен членам рабочей группы биостанции Мирное, принимавшим участие в программе учетов, а также Г. Маттесу, В. Форстмайеру, А.В. Чабовскому, Т. Ван Пелту и О. Романенко за ценные комментарии.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование профинансировано грантами РФФИ № 11(12, 13)-04-01614а, 12(13)-04-10166к и проектом Президиума РАН “Живая природа” (2012–2014).

### 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., 2002. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: ИПЭЭ РАН. С. 218–307.
- Бурский О.В., 2008. Выбор местообитаний и структура метапопуляции: анализ многолетнего распределения пятнистого конька *Anthus hodgsoni* Richm. (Aves, Passeriformes) // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 5. С. 323–340.
- Бурский О.В., 2009. Влияние дальних пространственных связей на динамику популяций воробьиных птиц // Докл. РАН. Т. 424. № 3. С. 422–425.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., 1952. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Сов. наука. 804 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А., 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Рогачева Э.В., 1988. Птицы Средней Сибири. М.: Наука. 309 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И., 1991. Птицы Центрально-сибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы // Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 32–152.
- Штегман Б.К., 1938. Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. Основы орнитогеографического деления Палеарктики / Ред. Зернов С.А., Штакельберг А.А. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 215 с.
- Alerstam T., Högstedt G., 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding // *Ornis Scand.* V. 13. № 1. P. 25–37.
- Baillie S.F., Peach W.J., 1992. Population limitation in Palearctic-African migrant passerines // *Ibis*. V. 134. № 51. P. 120–132.
- Beermann I., Thomas A., Anisimov Y., et al., 2021. Range-wide breeding habitat use of the critically endangered Yellow-breasted Bunting *Emberiza aureola* after population collapse // *Ecol. Evol.* V. 11. P. 8410–8419. <https://doi.org/10.1002/ece3.7668>
- BirdLife International, 2024. Species factsheet: *Emberiza aureola*. <http://www.birdlife.org>
- Bolt J., Zanden J.L., van, 2025. Maddison-style estimates of the evolution of the world economy: A new 2023 update // *J. Econ. Surv.* V. 39. № 2. P. 631–671.
- Bourski O.V., Forstmeier W., 2000. Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian *Phylloscopus* warblers // *Oikos*. V. 88. № 2. P. 341–350.
- Byers C., Olsson U., Curson J., 2012. Buntings and Sparrows. L.: A&C Black. 264 p.
- Chan S., 2004. Yellow-breasted Bunting *Emberiza aureola* // *BirdingASIA*. V. 1. P. 16–17.
- Colwell R.K., Futuyma D.J., 1971. On the measurement of niche breadth and overlap // *Ecology*. V. 52. № 4. P. 567–576.
- Cuervo J.J., Møller A.P., 2013. Temporal variation in population size of European bird species: Effects of latitude and marginality of distribution // *PLoS One*. V. 8. № 10. Art. e77654. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077654>
- Dennis B., Ponciano J.M., Lele S.R., Taper M.L., Staples D.F., 2006. Estimating density dependence, process noise, and observation error // *Ecol. Monogr.* V. 76. № 3. P. 323–341.
- Dyson T., 2019. The Population History of Asia // *Oxford Research Encyclopedia of Asian History*. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190277727.013.344>
- Enemar A., Nilsson L., Sjöstrand B., 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study // *Ann. Zool. Fennici*. V. 21. № 3. P. 321–338.
- Enemar A., Sjöstrand B., Andersson G., Proschwitz T., von, 2004. The 37-year dynamics of a subalpine passerine bird community, with special emphasis on the influence

- of environmental temperature and *Epirrita autumnata* cycles // *Ornis Svecica*. V. 14. № 3. P. 63–106.
- Fahrig L., 2007. Landscape heterogeneity and metapopulation dynamics // *Key Topics in Landscape Ecology* / Eds Wu J., Hobbs R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 78–91.
- Fretwell S.D., Lucas H.L., Jr., 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development // *Acta Biotheor.* V. 19. P. 16–36.
- Gaston K.J., McArdle B.H., 1994. The temporal variability of animal abundance: measures, methods and patterns // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. V. 345. № 1314. P. 335–358.
- Goes F., 2013. *The Birds of Cambodia: An Annotated Checklist*. Phnom Penh: Centre for Biodiversity Conservation and Flora & Fauna International. 503 p.
- Haila Y., Hanski I.K., Raivio S., 1993. Turnover of breeding birds in small forest fragments: The “sampling” colonization hypothesis corroborated // *Ecology*. V. 74. № 3. P. 714–725.
- Hanski I., 1982. On patterns of temporal and spatial variation in animal populations // *Ann. Zool. Fennici*. V. 19. № 1. P. 21–37.
- Hanski I., 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. V. 330. № 1257. P. 141–150.
- Hanski I., 2005. *The Shrinking World: Ecological Consequences of Habitat Loss*. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute. 307 p.
- Hanski I., Tiainen J., 1989. Bird ecology and Taylor’s variance-mean regression // *Ann. Zool. Fennici*. V. 26. № 3. P. 213–217.
- 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., Thomas A., Berner I., Korschevsky T., Hölzel N., Kamp J., 2022. Anthropogenic fire patterns affect niche breadth and niche overlap in sympatric songbird species // *Sci. Total Environ.* V. 833. Art. 155160.
- Holmes R.T., 2007. Understanding population change in migratory songbirds: Long-term and experimental studies of Neotropical migrants in breeding and wintering areas // *Ibis*. V. 149. № s2. P. 2–13.
- Hopfenberg R., 2014. An expansion of the demographic transition model: The dynamic link between agricultural productivity and population // *Biodiversity*. V. 15. № 4. P. 246–254.
- Inskipp C., Baral H.S., 2011. Potential impacts of agriculture on Nepal birds // *Our Nature*. V. 8. № 1. P. 270–312.
- Irwin D.E., Irwin J.H., 2005. Siberian migratory divides: The role of seasonal migration in speciation // *Birds of Two Worlds: The Ecology and Evolution of Migration* / Eds Greenberg R., Marra P.P. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 27–40.
- Jenni L., Winkler R., 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. L.: Academic Press. 225 p.
- Jonzén N., Wilcox C., Possingham H.P., 2004. Habitat selection and population regulation in temporally fluctuating environments // *Am. Nat.* V. 164. № 4. P. E103–E114.
- 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>
- Krebs J.R., 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. // *Ecology*. V. 52. № 1. P. 2–22.
- Li J., 2013. Yellow-breasted bunting ‘endangered’ as Guangdong diners refuse to stop eating it // *South China Morning Post*. <http://www.scmp.com/news/china/article/1365285/chinese-gourmands-drive-migratory-bird-endangered-list>
- Lindström J., Forchhammer M.C., 2010. Time-series analyses // *Effects of Climate Change on Birds* / Eds Møller A.P., Fiedler W., Berthold P. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 57–66.
- Merikallio E., 1958. *Finnish Birds: Their Distribution and Numbers*. Helsinki: Societas pro Fauna et Flora Fennica. 153 p.
- Newton I., 2025. Migration mortality in birds // *Ibis*. V. 167. № 1. P. 106–123.
- Nowak E., 1971. *O rozprzestrzenianiu się zwierząt i jego przyczynach*. Warszawa: Zeszyty Naukowe Instytutu Ekologii PAN. 255 s.
- Ockendon N., Leech D., Pearce-Higgins J.W., 2013. Climatic effects on breeding grounds are more important drivers of breeding phenology in migrant birds than carry-over effects from wintering grounds // *Biol. Lett.* V. 9. № 6. Art. 20130669. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0669>
- 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.
- Pulliam H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation // *Am. Nat.* V. 132. № 5. P. 652–661.
- Pulliam H.R., Danielson B.J., 1991. Sources, sinks, and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics // *Am. Nat.* V. 137. P. S50–S66.
- Reif J., 2013. Long-term trends in bird populations: A review of patterns and potential drivers in North America and Europe // *Acta Ornithol.* V. 48. № 1. P. 1–16.
- Ricklefs R.E., 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole’s hypothesis // *Auk*. V. 97. № 1. P. 38–49.

- Roff D., 1993. Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. L.: Springer Science & Business Media. 548 p.
- Sæther B.E., Sutherland W.J., Engen S., 2004. Climate influences on avian population dynamics // Adv. Ecol. Res. V. 35. P. 185–209.  
https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35009-9
- Sergio F., Newton I., 2003. Occupancy as a measure of territory quality // J. Anim. Ecol. V. 72. № 5. P. 857–865.
- Siivonen L., 1949. Does the willow warbler, *Phylloscopus trochilus* (L.), belong to those species of birds fluctuating greatly in number? // Ornis Fennica. V. 26. № 4. P. 89–97.
- Sillett T.S., Holmes R.T., 2005. Long-term demographic trends, limiting factors, and the strength of density dependence in a breeding population of a migratory songbird // Birds of Two Worlds: Advances in the Ecology and Evolution of Temperate-Tropical Migration Systems / Eds Greenberg R., Marra P.P. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 426–436.
- Stearns S.C., 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects // Naturwissenschaften. V. 87. P. 476–486.
- Svensson S., Carlsson U.T., Liljedahl G., 1984. Structure and dynamics of an alpine bird community, a 20-year study // Ann. Zool. Fennici. V. 21. № 3. P. 339–350.
- Tomiałojć L., 1980. The combined version of the mapping method // Bird Census Work and Nature Conservation / Ed. Oelke H. Goettingen: Dachverband Deutscher Avifaunisten. P. 92–106.
- Zhang X., Mount T.D., Boisvert R.N., 2004. Industrialization, urbanization and land use in China // J. Chin. Econ. Bus. Stud. V. 2. № 3. P. 207–224.

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

O. V. Bourski\*

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

Due to a sharp decline in numbers, the Yellow-breasted Bunting (*Emberiza aureola*) is listed as a threatened species on the IUCN Red List. Formerly an abundant inhabitant of meadows, it disappeared as a breeding species in Central Siberia in a short period between 1999 and 2006. We studied breeding density, habitat use, spatial structure and population dynamics of the Yellow-breasted Bunting population in the Yenisei middle taiga since 1978 in the years preceding the decline, and further on. The species showed a narrow specialization in the choice of habitats and occupied rare isolated patches of open habitats in taiga. Most breeding habitats were regularly populated at high densities, reached saturation and indicated a prosperous state of the population. Annual deviations in population size were small and were determined by wintering conditions. Regulation of numbers occurred at breeding sites through strict territorial relationships depending on density. In accordance with the model of ideal despotic distribution, excess individuals in years of increased abundance were displaced to habitats that were unsuitable for reproduction. This distribution was achieved independently in each isolated group of suitable habitats, and the exchange of individuals between groups was minimal. The noted population characteristics, together with the distinctive features of the subspecies *E. a. aureola*, suggest a long-term dependence of the ecology and dynamics of Yellow-breasted Bunting on the history of rice cultivation in Southeast Asia. The use of anthropogenic food resources in winter was likely reason for both previous expansion and modern decline in numbers due to changes in agricultural technologies. The millennial use of additional winter resources changed the parameters of the species' life history in the direction of "slow life," which did not contribute to the formation of adaptations to the conditions of the expanded range in the taiga zone. The current decrease in the availability of winter food has devalued the acquired changes and led to the collapse of the population. The extermination of birds in wintering grounds significantly accelerated the decline in numbers, but was hardly its main cause.