



Михаил Головатин

# Принципы организации населения птиц северных широт

Взгляд в динамике

 **LAP**  
**LAMBERT**  
Academic Publishing

**Михаил Головатин**

**Принципы организации населения птиц северных  
широт**

**Михаил Головатин**

**Принципы организации  
населения птиц северных  
широт**

**взгляд в динамике**

**LAP LAMBERT Academic Publishing**

### **Impressum/Imprint (nur für Deutschland/only for Germany)**

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Coverbild: [www.ingimage.com](http://www.ingimage.com)

Verlag: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG  
Dudweiler Landstr. 99, 66123 Saarbrücken, Deutschland  
Telefon +49 681 3720-310, Telefax +49 681 3720-3109  
Email: [info@lap-publishing.com](mailto:info@lap-publishing.com)

ДА: Екатеринбург, Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, докторская диссертация, 2011

Herstellung in Deutschland:  
Schaltungsdienst Lange o.H.G., Berlin  
Books on Demand GmbH, Norderstedt  
Reha GmbH, Saarbrücken  
Amazon Distribution GmbH, Leipzig  
**ISBN: 978-3-8465-0188-7**

### **Только для России и стран СНГ**

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Изображение на обложке предоставлено: [www.ingimage.com](http://www.ingimage.com)

Издатель: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG  
Dudweiler Landstr. 99, 66123 Saarbrücken, Germany  
Телефон +49 681 3720-310, Факс  
Email: [info@lap-publishing.com](mailto:info@lap-publishing.com)

Напечатано в России  
**ISBN: 978-3-8465-0188-7**

АВТОРСКОЕ ПРАВО ©2011 принадлежат автору и LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG и лицензиарам  
Все права защищены. Saarbrücken 2011



## СОДЕРЖАНИЕ

1. Введение .....	3
2. Физико-географическая характеристика районов исследования .....	7
2.1. Стационар «Войкар» (Нижнее Приобье).....	8
2.2. Двубье (Пойма Нижней Оби) .....	17
2.3. Полярный Урал .....	26
2.4. Полуостров Ямал .....	32
3. Общие методические замечания .....	42
3.1. Картирование и учет птиц.....	42
3.2. Изучение пространственной сегрегации кормящихся птиц.....	47
3.3. Опыт экспериментального изучения пространственного распределения птиц .....	50
4. Пространственная дифференциация видового состава населения птиц ..	51
4.1 Методические особенности .....	52
4.2 Пространственная дифференциация населения птиц на стационаре «Войкар».....	59
4.3 Пространственная дифференциация населения птиц в пойме Оби.....	76
4.4 Пространственная дифференциация населения птиц Полярного Урала.....	89
4.5 Общие принципы пространственной дифференциации видового состава населения птиц .....	111
5. Долгосрочные изменения видового состава населения птиц севера Западной Сибири .....	119
5.1. Методические особенности .....	120
5.2. Изменение климата.....	122
5.3 История формирования антропогенных ландшафтов.....	125
5.4. Изменение орнитофауны .....	130
5.5. Характер долгосрочных изменений населения птиц севера Западной Сибири .....	147
6. Организация многовидовых сообществ птиц.....	149
6.1. Основные концепции организации сообществ .....	149
6.2. Формы сосуществования близких видов на севере Западной Сибири .....	161
6.3. Организованность сообществ .....	199
7. Пространственное распределение моновидового населения птиц .....	203
7.1. Пространственные предпочтения.....	203
7.2. Пространственное распределение плотных поселений .....	214
7.3. Динамика пространственного распределения птиц с различным уровнем территориального консерватизма .....	229

8. Факторы, определяющие динамику численности воробьиных птиц в северных широтах .....	242
8.1. Методические особенности .....	247
8.2. Связь динамики численности с различными факторами.....	251
9. Динамика сроков прилета и гнездования птиц в северных широтах: связь с погодой .....	265
9.1. Методические особенности .....	268
9.2. Изменчивость сроков прилета .....	269
9.3. Сроки прилета и ход весенних процессов.....	272
9.4. Сроки прилета и погодная обстановка .....	275
9.5. Весеннее заполнение области гнездования.....	279
9.6. Долговременные изменения сроков прилета .....	281
9.7. Продолжительность предгнездового периода и сроки гнездования .	285
9.8. Заключительные замечания .....	288
10. Общее заключение .....	291
Литература.....	293
Приложения .....	334

## **1. ВВЕДЕНИЕ**

В современной экологии изучение принципов организации населения, как биосистем надорганизменного уровня – одно из приоритетных направлений фундаментальной экологии. При этом население организмов как предмет изучения рассматривается с двух позиций. Во-первых, как комплекс видов, включая анализ возможных взаимодействий между ними. Синонимом ему часто служит термин «сообщество», изучению которого, как функциональной единицы экосистем, в конце XX в. был посвящен объем работ, сравнимый с развитием популяционной генетики. Широкое развитие получила теория, в которой ведущая роль в организации сообществ отводилась межвидовой конкуренции. Последующий кризис парадигмы «конкурентного сообщества» не привел к замене ее новой строгой теорией с мощным объяснительным потенциалом (Роговин, 1999). Построение такой теории требовало выявления иных правил организации многовидового населения и ведущих факторов, непосредственно влияющих на процесс его формирования. В этой связи в выгодном положении оказались ученые российской (советской) школы экологов. Изначально, в трудах ее «классиков», межвидовой конкуренции уделялось мало внимания, в лучшем случае ей отводилась роль второстепенного фактора (Северцов, 1951; Наумов, 1955, 1963; Формозов, 1976; Шварц, 1980). Виды рассматривались как независимые члены сообщества, самостоятельно приспособляющиеся к внешним условиям среды. При таком подходе внимание уделяется изучению различных характеристик среды в качестве факторов и на фоне их изменений отслеживаются соответствующие изменения населения. В этой связи актуальным стало изучение населения с иной позиции, как территориальной группировки особей одного или нескольких близких видов. Стали рассматривать слабо изученные аспекты процессов и особенностей освоения видами пространства.

В исследованиях, касающихся населения птиц, важное значение имеет масштаб предмета изучения. Тонкие поведенческие механизмы, лежащие в основе построения пространственной структуры населения и социальной организации особей, были прекрасно изучены на небольших группах птиц, на площадках размером в несколько десятков гектар (например, Панов, 1983; Иваницкий, 1986; Рябицев, 1993; Морозов, 2001, 2002). На небольших однородных участках было рассмотрено влияние особенностей местообитаний на структуру и численность населения птиц (Бурский, 2009). С другой стороны крупномасштабные исследования позволили выявить закономерности географического распределения животных и формирования отдельных фаун (например, Данилов, 1966). Изучение географической изменчивости облика населения и некоторых причин пространственной неоднородности локальных фаун наиболее яркое выражение получило в развитии факторной зоогеографии (например, работы Ю.С. Равкина и его последователей: Равкин, 1978, 1984; Равкин, Равкин, 2005; Равкин, Ливанов, 2008; Вартапетов, 1984, 1998; Жуков, 2004, 2006; Юдкин, 2000, 2009).

Очевидно, что для полного понимания принципов организации, механизмов и закономерностей формирования населения птиц необходимо сочетание исследований разного уровня, т.к. на население одновременно оказывают влияние и локально, и регионально, и глобально действующие факторы. Можно констатировать, что в настоящее время закономерности, протекающие в «микро-» и «макро-» масштабах изучены достаточно хорошо, чего нельзя сказать о тех, которые имеют место в среднем («мезо-») масштабе. В частности, слабо изучены принципы пространственной дифференциации видового состава, особенности пространственного распределения видовых поселений, характер пространственных предпочтений, причины, обуславливающие динамику численности. И это, несмотря на то, что вполне вероятно именно в таком масштабе находят свое воплощение процессы, действующие как на микро-, так и на макро-уровнях.

Так как население птиц (видовой состав, численность, пространственное распределение) обладает очень высокой динамичностью, правильное понимание принципов его организации и закономерностей формирования возможно только на основе долговременных исследований (Collins, 2001). Поэтому использование длительных наблюдений на достаточно обширных стационарных площадках приобретают особое значение. В экологии, в том числе и в орнитологических исследованиях, ощущается острый дефицит работ на долгосрочных стационарных площадках крупного размера. Возможно, этим объясняется и недостаточная разработка вопросов организации населения на мезо- уровне.

Цель настоящей работы заключалась в выяснении принципов организации и закономерностей формирования поли- и моно- видового населения птиц, которые выявляются в процессе его динамики. В качестве модельной территории выбран север Западной Сибири (Нижнее Приобье, полуостров Ямал и Полярный Урал). Выбор этого «полигона» исследований объясняется следующими обстоятельствами. Здесь проводились специальные работы по изучению приспособления животных к специфическим условиям существования на Севере (Данилов, 1966), рассматривались этологические механизмы формирования пространственной структуры населения (Рябицев, 1993), здесь сложились традиции многолетних стационарных исследований. Кроме того, в данном районе на достаточно коротком отрезке имеются самые различные типы ландшафта, от поймы Оби до гор Полярного Урала, с одной стороны, и от северной тайги до тундры – с другой. Наконец, в северных широтах, включая лесотундру и северотаежные леса, можно провести изучение населения на достаточно больших площадках, но южнее, скажем уже в зоне средней тайги, это сделать значительно труднее.

Достижение поставленной цели подразумевало решение следующих задач: – определить характер и принципы дифференциации видового состава населения птиц в пределах конкретной местности; – оценить характер и масштабы долгосрочных изменений видового состава населения

птиц на севере Западной Сибири; – рассмотреть формы сосуществования близких видов и выяснить, участвуют ли в формировании населения межвидовые отношения; – проанализировать пространственные предпочтения видов; – выявить пространственную структуру и характер динамики плотных поселений; – проследить динамику численности воробьиных птиц северных широт и определить основные факторы, влияющие на нее; – проанализировать динамику сроков появления птиц весной.

*Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук (г. Екатеринбург).*

### ***Благодарности***

Научное мировоззрение автора сложилось под глубоким впечатлением от общения с профессором Николаем Николаевичем Даниловым, память о котором я бережно храню. Автор глубоко признателен д.б.н. В.К. Рябицеву за ценные советы по ходу работы, к.б.н. С.П. Пасхальному – за участие в сборе материала в пойме Оби, на Полярном Урале и п-ове Ямал, и за предоставленные для сравнения данные о сроках прилета птиц в г. Лабытнанги, к.б.н. В.А. Соколову – за участие в сборе материала на п-ве Ямал, к.б.н. С.В. Шутову и к.б.н. В.А. Колбину – за помощь при работе на Приполярном Урале, к.б.н. В.Н. Ольшвангу – за помощь при анализе энтомологического материала в корме птенцов, д.б.н. В.С. Мазепе – за помощь в статистической обработке материалов, к.б.н. А.Р. Копорикову – за многолетнее дружеское участие и создание комфортной обстановки при работе на полевом стационаре «Войкар», к.б.н. Л.М. Морозовой и В.В. Павлинину – при работе на Полярном Урале и Ямале.

*Работа была выполнена в рамках программы Президиума Российской академии наук «Биоразнообразие» № 09-П-4-1029.*

## 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа проводилась в самых разных районах севера Западной Сибири и Урала, в разных подзонах растительности, начиная от арктических тундр Среднего Ямала до северной тайги Приобья (рис. 1). Основное место работы – стационар «Войкар», где были сделаны регулярные многолетние наблюдения, расположен в Нижнем Приобье.

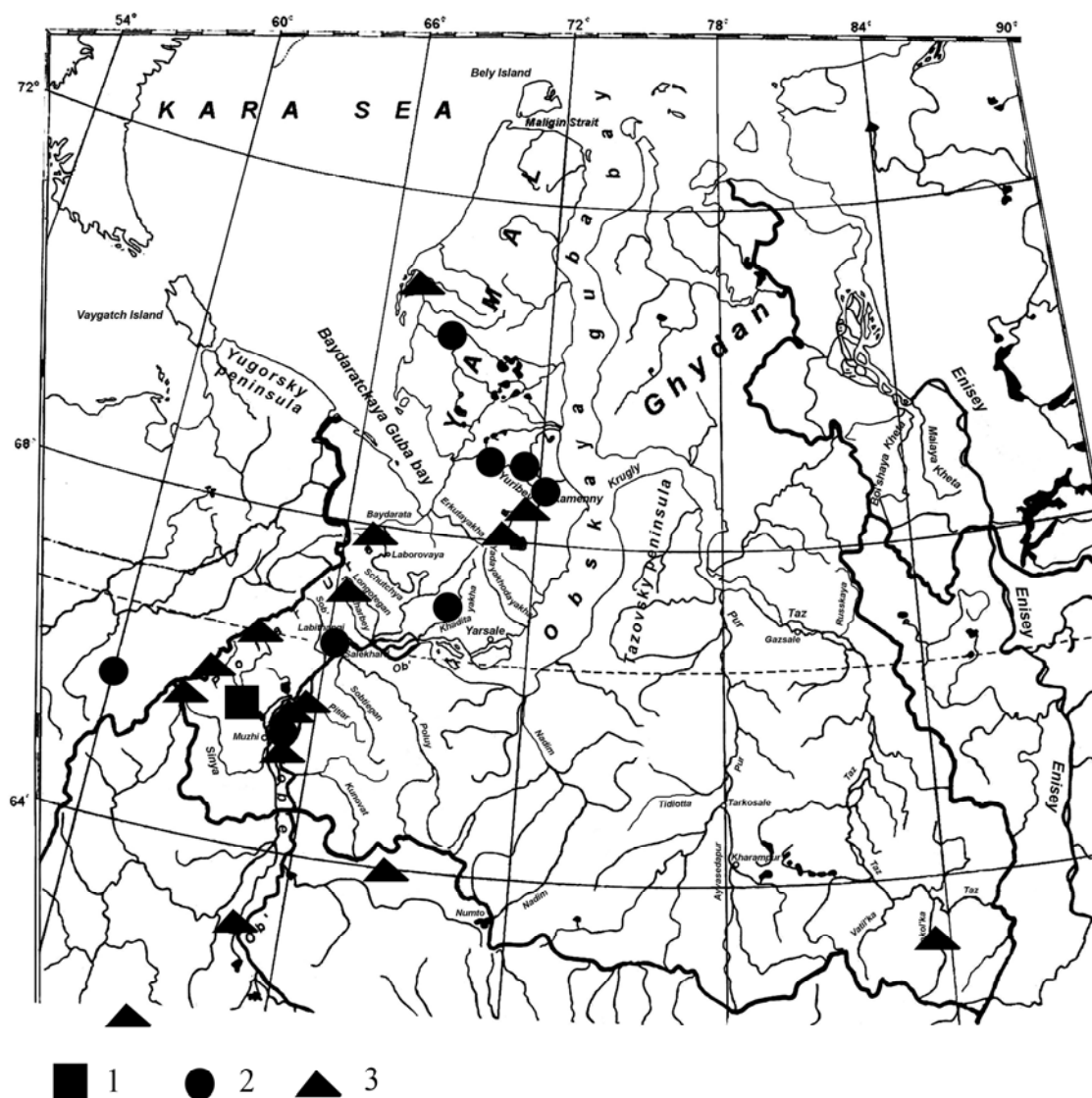


Рисунок 1. Места сбора материала: 1 – стационар «Войкар»; 2 – другие многолетние стационары ( $\geq 2$  лет); 3 – площадки, где проводились работы один сезон

## 2.1. Стационар «Войкар» (Нижнее Приобье)

Стационар «Войкар» (65°46' N, 64°02' E) расположен на р. Войкар (левый приток Оби), в 35 км от устья. По своему характеру Войкар – крупная, типично горная река. На стационаре ширина ее достигает 180 м.

В этой части левобережья Уральские горы подходят очень близко к долине Оби. Абсолютные отметки рельефа от 10-30 до 145 м, в районе стационара максимальные – 68 м н.у.м.

Территория лежит в подзоне предлесотундровых редкостойных лесов (Горчаковский, 1968). Основные лесообразующие породы – лиственница, ель и береза. Дренированные участки на водоразделах (сопки, увалы, склоны гор) заняты лиственнично-еловыми редколесьями и рединами. Высота деревьев 10-12, редко 15 м. В кустарниковом ярусе ерник *Betula nana*, багульник *Ledum palustre*, мирт болотный *Chamaedaphne calyculata*. Сплошной напочвенный покров образован зелеными мхами с пятнами сфагновых мхов.

На пологих и увлажненных частях водоразделов расположены заозеренные тундроподобные плоско- и крупнобугристые болота (I на рис. 2), носящие среди местного населения особое название – «нюрмы». Вблизи гор они занимают обширные открытые пространства, по мере приближения к Оби начинают встречаться разрозненными участками различной величины. Эти тундроподобные болота представляют собой сочетания крупных и плоских торфяных бугров с обводненными участками – озерами и мочажинами (фото 1). Большинство озер соединены между собой ручьями, по которым вода сбрасывается в речную сеть.

Крупные бугры куполообразной формы, высотой до 6-8 м, в поперечнике от десятков до сотен метров. Плоские бугры овальной или вытянутой формы, высотой до 2 м, поперечный размер – 5-15, реже до 20 м. Растительность на буграх кустарничково-мохово-лишайниковая с примесью ерника и багульника. Ерник и багульник на вершинах бугров угнетены, в западинах и на склонах формируют заросли. Среди



кустарничков доминируют голубика *Vaccinium uliginosum*, брусника *V. vitis-idaea* и водяника *Empetrum nigrum*, среди лишайников – *Cladonia ssp.*, среди мхов – *Dicranum ssp.*, *Polytrichum ssp.* и *Sphagnum ssp.* Иногда встречаются единичные угнетенные деревья лиственницы, березы, сосны и кедра.

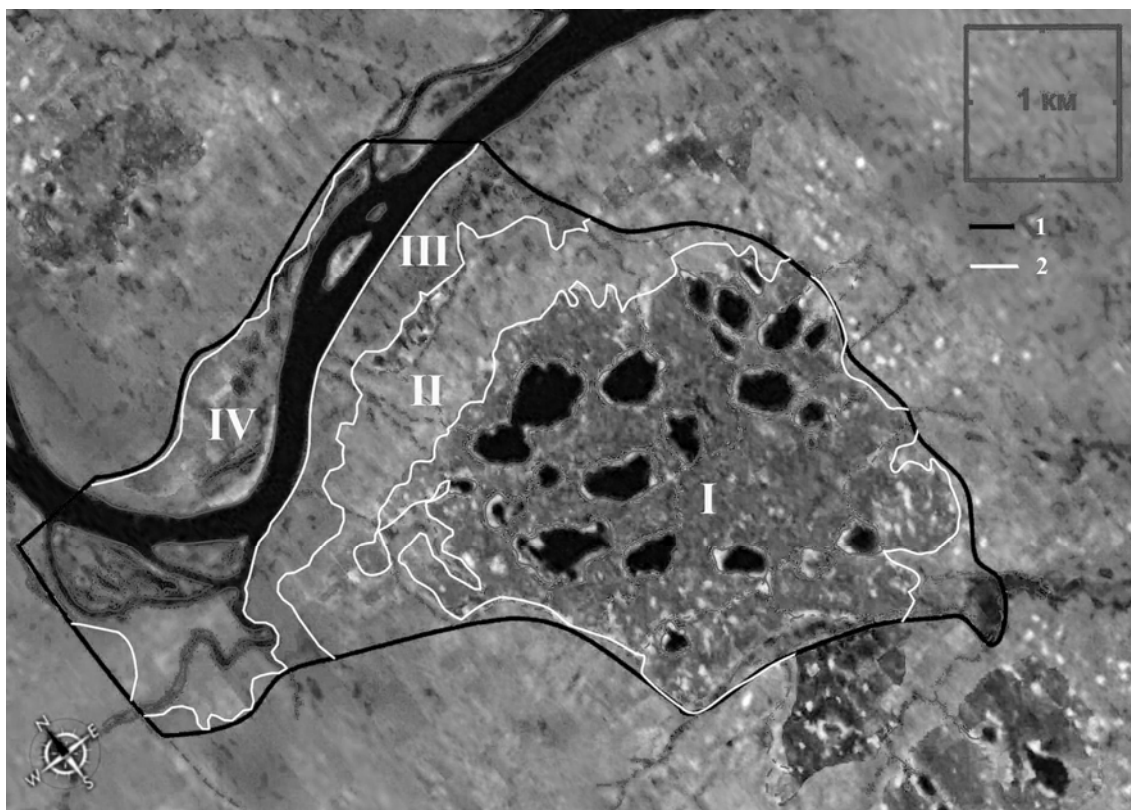


Рисунок 2. Площадка «Войкар» (1 – граница площадки; 2 – граница выделов: I – плоско- и крупнобугристых тундроподобных болот на водоразделе; II – притеррасных облесенных болот; III – террасы; IV – поймы.

Берега озер заболочены, местами топкие, осоковые или осоково-гипновые. По периметру многих из них, а также вдоль ручьев произрастает низкорослая береза, от нескольких куртин до густых зарослей, местами с единичными лиственницами и елями.

По периферии тундроподобных участков тянутся травяно-моховые болота низинного типа (фото 2), шириной от 10-15 до 100-200, редко до 300-400 м. По их краю, как правило, произрастают деревья, а при наличии выраженного стока в виде ручьев – густые заросли ивняка, высотой до 1,5 м.



Фото 1. Общий вид тундроподобных заозеренных крупнобугристых (А) и плоскобугристых болот (Б) на стационаре «Войкар»



Фото 2. Общий вид травяно-моховых болот, расположенных на периферии тундроподобных участков

По склонам водоразделов расположены обширные массивы облесенных моховых болот (II на рис. 2) – заболоченных елово-лиственничных кустарничково-сфагновых редкостойных лесов. Для них характерен разреженный древостой, состоящий из лиственницы и ели с примесью березы (фото 3). Деревья угнетены, высота их до 10-12 м, много сухостоя. В подлеске выражен ярус ерника. Моховой покров из сфагновых мхов сплошной.

На припойменной террасе (III на рис. 2) типичны елово-лиственничные кустарниковые зеленомошно-лишайниковые редкостойные леса (фото 4). Средняя сомкнутость древостоя 0,3-0,4. Высота лиственниц и елей 12-14 м. В подлеске характерна береза, высотой 4-10 м, часто растущая куртинами. Кусты ерника распределяются на поверхности отдельными группами, тяготеющими к стволам деревьев. Мохово-лишайниковый покров сомкнутый. Из лишайников распространены представители рода *Cladonia* и листоватые виды (*Peltigera ssp.*, *Nephroma arcticum*), из мхов – *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum spp.* На береговых склонах террасы и вдоль ручьев в подлеске обильно встречается ольха кустарниковая.

Облесенные болота и террасы пересекают ручьи и ложбины стока, которые тянутся и узкими лентами от тундроподобных болот. Вдоль них произрастают смешанные древостои с деревьями высотой до 15-20 м, с преобладанием ели, прерываемые зарослями кустарников (ив, ольхи).

Пойма р. Войкар (IV на рис. 2) неширокая (250–750 м), представляет собой сочетание смешанных лесов, заболоченных редколесий, зарослей ивы и ерника. Смешанные леса произрастают на дренируемых местах по береговому валу, состоят из ели и лиственницы в верхнем ярусе (высота деревьев до 20-22 м) и березы – во втором (фото 5). В подлеске встречаются ольха, черемуха, редко рябина, в разреженном кустарниковом ярусе – шиповник, смородина *Ribes glabrum*, ерник. Травянистый покров хорошо развит, доминирует вейник Лангсдорфа *Calamagrostis langsdorffii*. Много валежника.



Фото 3. Общий вид облесенных моховых болот на стационаре «Войкар»



Фото 4. Общий вид редкостойных лесов на припойменной террасе стационара «Войкар»



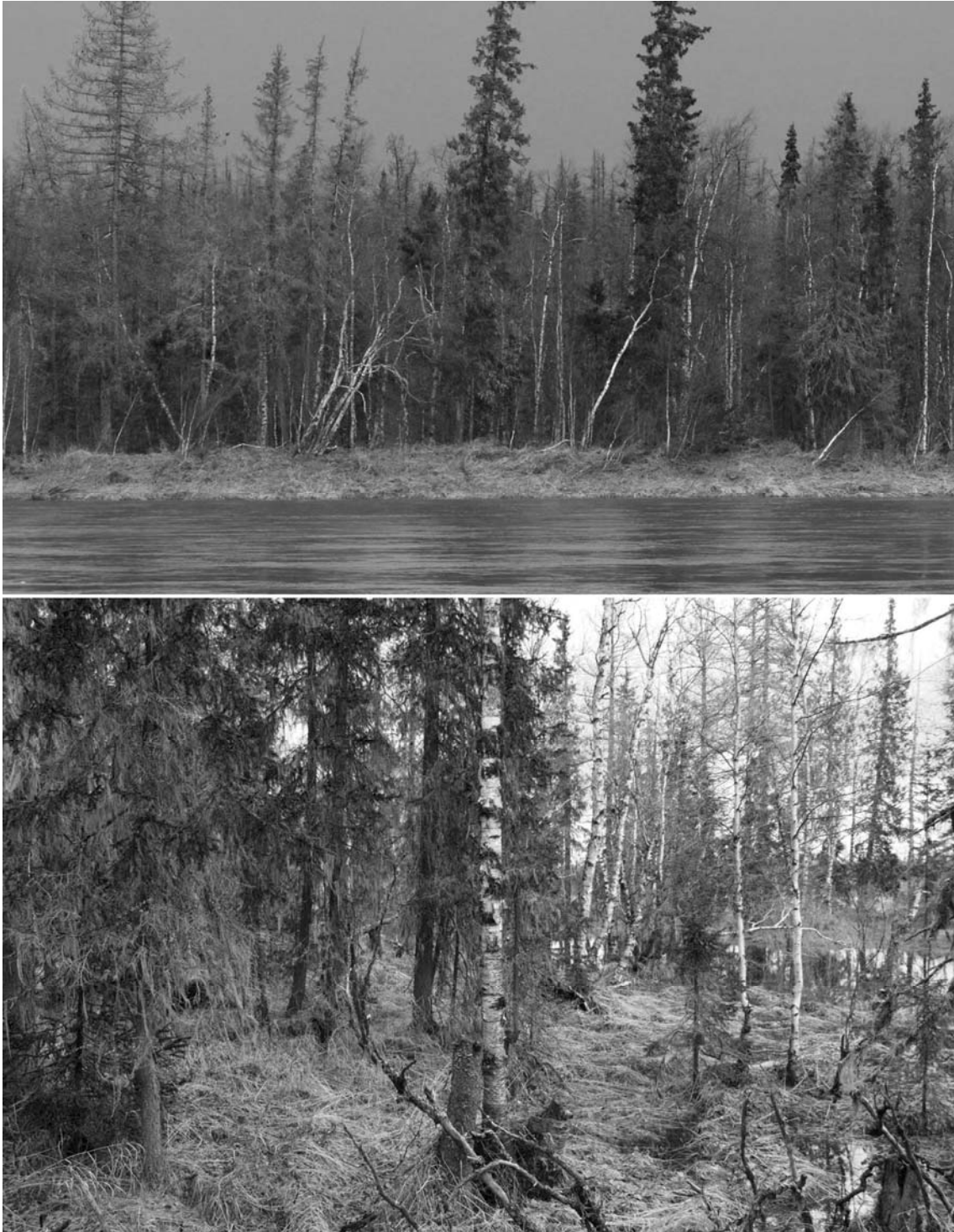


Фото 5. Смешанный лес в пойме реки на стационаре «Войкар»

В понижениях за береговым валом встречаются заболоченные зеленомошно-вейниковые леса. Дрevesтой более угнетенный, состав его тот же, высота деревьев 12-16 м, в подлеске остается ольха, появляются ивы. На широких заболоченных участках во внутренних частях поймы

распространены лиственнично-еловые кустарниково-моховые редколесья, напоминающие внешне облесенные моховые болота на склонах водоразделов, но с более обильным подростом и развитыми зарослями ерника, часто сочетающимися с ивняками (фото 6).



Фото 6. Лиственнично-еловое редколесье в пойме реки на стационаре «Войкар»

Повсеместно в пойме встречаются сплошные заросли кустарников, которые занимают самую различную площадь. На островах по берегам и у основания речных кос узкой полосой произрастают травяные древовидные ивняки из *Salix dasyclados*, *S. viminalis*, высотой до 6 м. У стариц и на косах они образуют густые смешанные заросли с другими ивами (фото 7 А), а также с ольхой и подростом березы. На слабопроточных сырых местах распространены кочковатые кустарниковые ивняки из *Salix spp.*, высотой до 2-2,5 м (фото 7 Б). В широких местах поймы, ближе к периферии встречаются характерного облика травяно-моховые заросли ерника высотой 0,5-1 м с разреженным древостоем (фото 8).



Фото 7. пойменные ивняки на стационаре «Войкар»:  
А – у стариц, Б – на заболоченных участках





Фото 8. Заросли ерника в пойме реки на стационаре «Войкар»

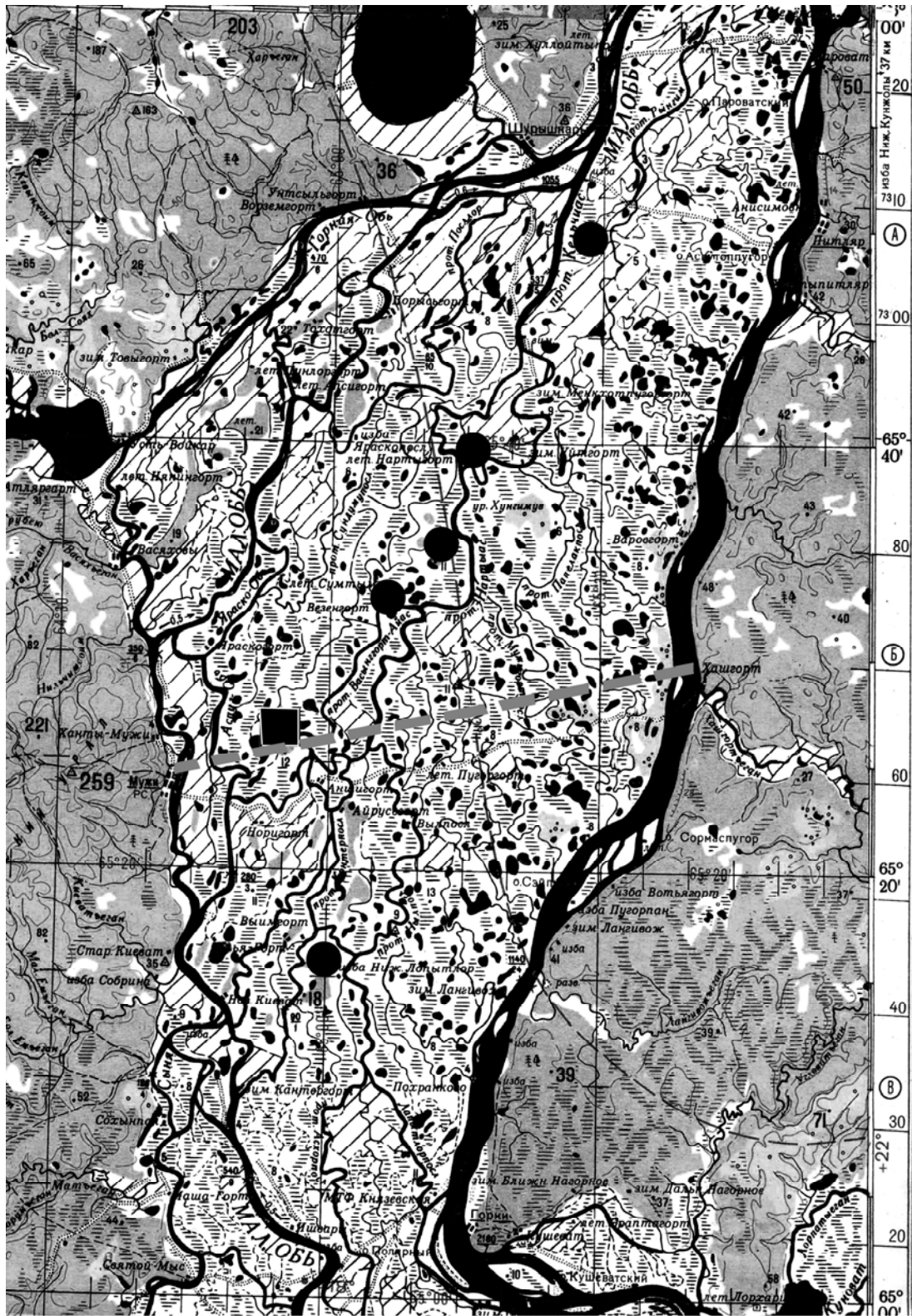
## 2.2. Двубье (Пойма Нижней Оби)

Район Двубья представляет собой расширенный участок поймы Нижней Оби (шириной до 60 км), состоящий из сети рукавов, проток и озер. Ниже по течению он заканчивается слиянием двух крупных рукавов – Малой и Большой Оби, после чего пойма сужается и в районе г. Салехард составляет около 8 км шириной.

Наиболее широкая часть Двубья от пос. Азовы до пос. Шурышкары относится к особому природному пойменному району – Мужинскому (Петров, 1979). Полевые стационары были расположены в разных частях этого района (табл. 1, рис. 3).

Таблица 1 – Координаты мест расположения рабочих площадок в районе Двубья

Площадки	Координаты		Площадки	Координаты	
	N	E		N	E
Лапыгмор	65°16'	65°02'	Варнгопугор	65°35'	65°12'
Васьпугор	65°26'	64°58'	Хотшашас	65°40'	65°15'
Сарммор	65°32'	65°07'	Верхний Рынгим	65°51'	65°31'



■ 1    ● 2    - - - 3

Рисунок 3. Точки сбора материала в Двубье: 1 – долговременный стационар «Васыпугор»; 2 – сезонные площадки. 3 – условная линия с. Мужы – пос. Хошгорт

Для пойменного ландшафта вообще, а для Нижней Оби в особенности характерна незначительная разница высотных уровней рельефа. Достаточно бывает различия в 20-30 см, чтобы поверхности имели существенные отличия, как по характеристикам режима поемности, так и по растительному покрову. В Мужинском районе выделяют три высотно-экологических уровня поймы (Никонова, Фамелис, 1992; Миронов, Агафонов, 1992). Если верхний уровень на местности выделяется сравнительно хорошо, то границы между средним и нижним уровнями бывает провести довольно сложно.

По площади значительно преобладают местообитания низкого пойменного уровня. В южной части района, выше по течению условной линии с. Мужы – пос. Хошгорт (рис. 3), соотношение местообитаний низкого, среднего и высокого пойменных уровней составляет около 75:17:8, ниже по течению – 82:12:6.

Уникальной принадлежностью поймы Оби являются так называемые «соры», характерные для самого низкого уровня (I на рис. 4). Это мелководные озеровидные расширения русел второстепенных проток самой Оби или устьевых отрезков ее притоков, которые образуются за счет естественного подпруживания. Размер соров может быть самым различным, шириной от нескольких сот метров до десятков километров. Вместе с многочисленными протоками и рукавами они весьма эффективно регулируют гидрологический режим вышележащих водотоков, задерживая значительную часть воды половодья, что в сочетании с продольными уклонами дна долины способствует увеличению продолжительности паводка.

На мелководьях и на границе низкого и среднего уровней расположены осоковые луга, которые при выровненном местоположении занимают значительные заочкаренные пространства (фото 9), а при слабонаклонном рельефе – тянутся узкой полосой вокруг соров.

Средний пойменный уровень (II на рис. 4) занимают различной ширины крупнозлаковые луга в сочетании с ивняками или отдельными

куртинами ив (фото 10), и а также заросли древовидной ивы на прирусловых валах или на заболоченных участках – кустарниковых ивняков высотой до 2-2,5 м. Ценозы этого уровня представляют собой ряд серийных сообществ от открытого крупнозлакового луга до парковых ивняков.

Для высоких прирусловых грив крупных проток характерны монодоминантные ивовые травяные леса из *Salix dasyclados* (фото 11). Высота ив 10-14 м. Много сухостоя. Травяной покров на регулярно затапливаемых участках, где имеются наносы аллювия, отсутствует или сильно разрежен.

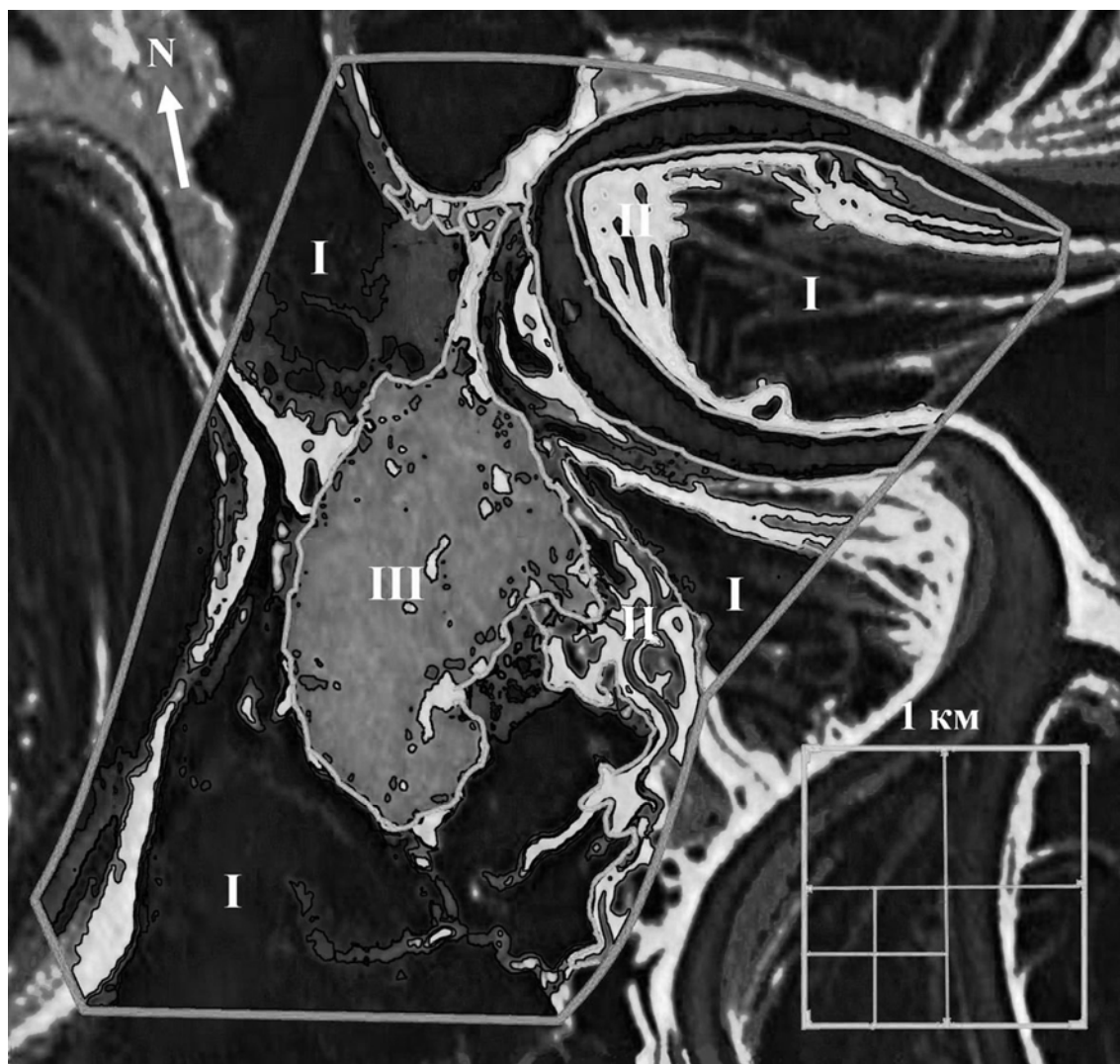


Рисунок 4. Высотно-экологические уровни (I – низкий, II – средний, III – высокий) на площадке «Васыпугор» в пойме Оби





Фото 9. Заболоченный луг на периферии сора в Двубье



Фото 10. Крупнозлаковые луга в сочетании с древовидными ивнякам в Двубье



Фото 11. Ивовый лес в Двубье

К высокому уровню поймы относятся останцы древних надпойменных террас, а также новейшие морфологические образования, вышедшие из-под непосредственного влияния гидрогенных процессов. Хотя останцы занимают сравнительно незначительные площади, они очень характерны для ландшафта поймы Нижней Оби и среди местных жителей носят особое название – «пугоры». Они никогда не затапливаются, даже при очень высоких паводках и находятся внутри пойменной территории в виде облесенных островов различной площади.

На морфологических образованиях, вышедших из-под влияния гидрогенных процессов, а также по периметру «пугоров» произрастают березовые и березово-осиновые леса (фото 12). В древостое преобладает осина или береза, часто в примеси с елью. Высота деревьев 10-12 м. Подлесок развит слабо, травяной покров неравномерный, моховой покров почти отсутствует. Лесная подстилка из листьев деревьев и остатков трав.



Фото 12. Березовые (А) и осиновые (Б) леса в Двуобье



На древних останцах растут кедрово-еловые леса (фото 13). В древостое доминирует ель и кедр, единично встречается лиственница и береза. Высота деревьев 12-16 м. Подрост незначительный, состоит из ели, кедра и березы. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает багульник. Моховой покров, состоящий преимущественно из зеленых мхов, сплошной.



Фото 13. Кедрово-еловый лес на стационаре «Васыпугор» в Двубье

Центральные части останцов заняты заболоченными редколесьями (фото 14). В древесном ярусе, помимо кедра, ели и березы местами встречаются лиственница, в более южных районах (Лапытлорпугор) – сосна. Обильно представлены багульник и ерник. Травяно-кустарничковый ярус развит слабо. Лишайниково-моховой покров сплошной, преобладают сфагновые мхи, в мочажинах – *Pleurozium schreberi*. Из лишайников пятнами встречаются *Cladonia spp.*





Фото 14. Кедрово-еловое редколесье на стационаре «Васыпугор»

Гидрологический режим – важнейший экологический фактор в пойме. Выход полых вод в низины (наполнение соров) происходит при уровне воды 3,8 м, на сенокосные гривы (береговые валы) – при 4,5 м, на всю пойму, кроме незатопляемых пугоров – при 5 м (Никонова, Фамелис, 1992). Режим поемности в районе гидропоста пос. Мужы (Шурышкарский р-н, ЯНАО) представлен в таблице 2.

Таблица 2 – Режим поемности Мужинского природного района по данным гидропоста Мужы (по: Петров, 1979)

Показатель		Сроки затопления высотных уровней поймы				
		низкого		среднего		высокого
		понижения	гривы	понижения	гривы	понижения
Начало затопления	Раннее	6.05	7.05	8.05	17.05	26.06
	Среднее	20.05	20.05	27.05	3.06	9.07
	Позднее	8.06	8.06	21.06	29.06	23.07
Конец затопления	Раннее	26.05	8.05	31.05	28.05	13.07
	Среднее	18.09	15.07	17.08	11.08	3.08
	Позднее	24.09	13.09	21.09	16.08	17.08
Время затопления (дни)	Максим.	144	124	115	101	26
	Среднее	120	81	76	70	26
	Миним.	83	20	6	1	2

### 2.3. Полярный Урал

Полярный Урал протянулся почти на 400 км от перевала между истоками р. Хулга и р. Сыня на юге ( $65^{\circ}32' N$ ) до г. Константинов Камень на севере ( $68^{\circ}30' N$ ). Горы представляют собой систему коротких хребтов и горных массивов северного или северо-восточного направления, разделенных продольными депрессиями и сквозными поперечными долинами при незначительной высоте перевалов (300-500 м н.у.м.). Наиболее высокая вершина – г. Пайер 1472 м н.у.м.

В северной части (к северу от долины р. Сось) ширина Полярного Урала достигает 40-125 км. Восточный склон здесь более пологий – горы переходят в террасированные низкогорья, продолжающиеся в виде отдельных поднятий и увалов далеко среди равнинной тундры.

В южной части ширина Полярного Урала всего 25-30 км. Здесь более пологим является западный склон. Осевая часть, или так называемый Большой Урал с восточной стороны отделен межгорной долиной от Малого, или Лесного Урала, параллельно тянущегося в виде череды горных гряд. Абсолютные высоты Малого Урала до 350-400 м.

Южная половина Полярного Урала на равнине граничит с северотаежной зоной, северная – с лесотундровой и тундровой. Равнинные природные сообщества по долинам рек проникают вглубь горной страны, сменяясь по мере увеличения высоты местности кустарниковыми и травяно-лишайниково-моховыми растительными ассоциациями, образуя ряд высотных поясов. На Полярном Урале выделяют три пояса растительности: подгольцовый, горно-тундровый и пояс холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, Шиятов, 1985).

Для подгольцового пояса характерны более или менее разреженные низкорослые леса – мелколесья и криволесья в сочетании с мезофильными лугами. Лес поднимается в горы до высоты 300-500 м н.у.м., причем на европейском склоне граница леса метров на 150 ниже, чем на азиатском. Наиболее высоко в горах произрастает лиственница, она же далее всего

продвигается к северу. Благодаря более теплomu, сухому и продолжительному лету на восточном склоне Полярного Урала леса встречаются значительно севернее и выше в горах – по долинам рр. Лонготъеган, Большая Хадата, Щучья и Байдаратаяха. Долины рек западного склона на севере Полярного Урала (рр. Уса, Кара и их притоки) безлесны.

В южной части Полярного Урала на выровненных участках речных долин и по ложинам растут смешанные леса с преобладанием ели. Они продвигаются вглубь гор по долинам всех рек восточного склона, обычно до высот 300-350 м н.у.м., а по дренируемым склонам – еще выше. Наиболее широко представлены в долине р. Собь. Смешанные леса покрывают и большую часть увалов Лесного Урала. Здесь ближе к вершинам в древостое часто попадает кедр. Безлесными остаются лишь скальные обнажения и самые высокие платообразные вершины Лесного Урала.

Из лесной растительности наиболее распространены лиственничники, которые произрастают у подножия склонов и в их нижней части, по террасам у водотоков, на моренных образованиях. Местами деревья растут разреженно, образуя своеобразный парковый ландшафт (фото 15).

Выше границы леса начинается полоса кустарников, которую в зависимости от увлажненности склонов в разном сочетании формируют березовое мелколесье, ольха кустарниковая, ивняки, можжевельник, карликовая березка. Участки кустарниковых зарослей чередуются с тундрами или луговинами разного типа.

Местами очень хорошо выражен пояс ольшаников (фото 16). Он характерен для северных экспозиций склонов (северо-восточных, северо-западных, северных).



Фото 15. Лиственничник на склоне массива Харчерузь  
(площадка «Лонготъеган»)



Фото 16 – Заросли ольхи на горных склонах (площадка «Лонготъеган»)

Разные типы ивняков встречаются на сырых участках склонов близ их подошвы, по ложбинам стока, в пойме рек у стариц и рукавов. Высота кустов ивы неравномерная, от 0,6 до 1,5 м. В плоских межгорных долинах кустарниковые заросли формирует также карликовая березка.

В расположенном выше горно-тундровом поясе преобладают горные тундры в сочетании с небольшими участками околоснежных криофильных лугов. Каменистые тундры (фото 17), формирующиеся в условиях каменистого субстрата, перекрытого слабо развитыми горными почвами. Они распространены на всех высотах по выровненным пологим горным склонам, на террасах и выровненных вершинах, на выходах горных пород. Занимаемая ими площадь быстро увеличивается с подъемом в горы. Растительность их чаще всего травяно-кустарничково-моховая, лишайниково-кустарничковая.



Фото 17 – Каменистая пятнистая тундра (площадка «Лонготъеган»)

Травянистые тундры формируются на более увлажненных пологих склонах и платообразных террасах среднего уровня (300-500 м н.у.м). Они типичны для ложбин стока ручьев, на дренированных поднятиях без обширных выходов курумников, а также в поймах рек по кромке берега. Как вторичные, формируются под воздействием длительного интенсивного выпаса по сухим участкам выходов материнских пород. Кустарниковые тундры приурочены к выровненным пологим склонам, пойме и долине реки. На более дренированных участках встречаются ерниковые тундры, в более сырых местах – ивняково-ерниковые.

Там, где температурные условия и характер увлажнения препятствуют развитию древесно-кустарниковой растительности, распространены травяно-моховые тундры (фото 18). Из-за сильного переувлажнения в приозерных долинах и на участках низкой поймы формировались травяно-моховые низинные болота.



Фото 18. Травяно-моховая тундра в горной долине (площадка «Лонготъеган»)



Пояс холодных гольцовых пустынь выражен на самых высоких вершинах гор с наиболее суровым климатом. Склоны хребтов покрыты обычно каменными россыпями – курумами (фото 19), с пятнами мхов и лишайников. Почти бесплодные каменные потоки и скальные обнажения местами занимают большую часть крутых склонов гор, спускаясь вплоть до подгольцового пояса в лесные массивы.



Фото 19. Каменистые россыпи – курумники (площадка «Лонготъеган»)

Полевые стационары были расположены во всех частях Полярного Урала ( рис. 1; табл. 3). Площадки Мокрая Сыня, Левая Пайера и Пэдарата располагались ближе к осевой части хребта, остальные – к периферии. Соотношение различных типов местообитаний на них представлено в таблице 4.

Таблица 3 – Координаты стационаров на Полярном Урале

Площадка	Координаты	
	северной широты	восточной долготы
Мокрая Сыня	65°44'	62°26'
Погурей	66°04'	63°22'
Левая Пайера	66°43'	64°23'
Лонготъеган	67°18'	66°43'
Пэдарата	67°56'	66°34'

Таблица 4 – Соотношение различных типов местообитаний (%) на стационарных площадках на Полярном Урале

(по: Головатин, Пасхальный, 2005а)

Тип местообитания	Площадки				
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Лонготъеган	Пэдарата
Скалы и каменистые осыпи	11,8	20,4	40,4	12,4	27,1
Каменистая тундра	27,8	25,3	43,2	20,1	23,6
Травянистая тундра и луга	14,7	7,5	3,1	11,3	0,8
Моховая тундра	13,1	16,4	6,8	18,1	30,0
Кустарниковая (ерниковая) тундра	8,0	2,1	--	14,5	15,4
Высокорослые кустарники и/или березовые криволесья	15,4	15,2	3,5	14,7	1,8
Облесенная часть долины реки (лиственничники, ивняки и луга)	9,2	--	--	--	--
Редколесья паркового типа	--	4,6	--	4,5	--
Елово-березово-лиственничные леса	--	7,1	--	--	--
Озера	--	1,4	3,0	2,9	1,0
Галечниковые косы	--	--	--	1,5	0,3

#### 2.4. Полуостров Ямал

Полуостров Ямал расположен на севере Западно-Сибирской низменности. Он протянулся с юга на север на 750 км при средней ширине от 140 до 240 км. Рельеф увалистый, выположенный, с умеренными врезами долин рек и ручьев, блюдцеобразными котловинами озер. Средние



высоты 15-30 м, наибольшие – до 80-95 м н.у.м. Характерная черта рельефа – его ступенчатость, террасированность. Здесь распространены морские террасы с абсолютными отметками их субгоризонтальных поверхностей 55-85 м (четвертая терраса), 30-50 м (третья), 18-25 м (вторая), 10-15 м (первая), 0-7 м (пляжи и лайды) (Природа Ямала, 1995). В местах с высотами 20-40 м и выше имеются глубоко врезаемые долины рек, ручьев и овраги. Глубина расчленения рельефа в средней части полуострова (возвышенность Хой) – 25-50 м, другие водоразделы имеют максимальные превышения над урезами рек и озер 10-25 м. В долинах рек перепад высот не превышает 5 м.

Заозеренность в среднем около 5% (Атлас ЯНАО, 2004). Озера очень разнообразны по форме, размерам и происхождению. Большинство из них небольшие и мелкие с глубинами 1,0–1,5 м. Самая большая река – Юрибей, длина водотока 340 км с площадью водосбора 9740 км<sup>2</sup>.

Большая часть территории Ямала лежит в зоне тундр, в пределах которой выделяют подзоны арктических и субарктических тундр. Субарктические тундры делятся в свою очередь на полосу типичных (северных) и полосу кустарниковых (южных) тундр. Зона лесотундры представлена только на самом юге полуострова.

Несмотря на четкие закономерности смены растительного покрова на полуострове, в настоящее время существует несколько версий геоботанического районирования Ямала. Совпадая в целом, они различаются границами тех или иных зон. Это вполне объяснимо, т.к. различия между зональными полосами тундр выражаются, прежде всего, в разном участии кустарников в растительном покрове и в сочетании растительных сообществ на вершинах и склонах водоразделов. При выраженной равнинности территории границы между смежными ботанико-географическими областями оказываются расплывчатыми и представляют собой достаточно широкие полосы растительности переходного типа. Это обусловлено тем, что берега полуострова омываются холодным Карским морем и Обской губой, где до середины июля или даже позднее

сохраняется ледяной покров. Это, несомненно, оказывает выхолаживающее влияние на прибрежные районы, обычно шириной 10-15 км, которое ближе к северу усиливается. В то же время во внутренних частях полуострова кустарниковые растительные группировки местами продвигаются далеко на север.

Состав растительности в местообитаниях одного типа на водоразделах и в пойме рек на Ямале сходен (Полуостров Ямал..., 2006). Поэтому для характеристики района работ приводим краткое описание местообитаний, общее для пойм и водоразделов, имея в виду, что население птиц в них различаются, как по видовому составу, так и по количественным показателям (Головатин и др., 1997).

Подавляющее пространство занимают открытые местообитания с низкорослой растительностью – различные тундры и болота. Лишь на самом юге полуострова, в долине р. Хадытаяха, сохранился один из немногих лесных островов. Здесь был расположен полевой саонар «Ласточкин берег» (67°06' N, 69°55' E).

Хадытинский лесной массив представляет собой полноценный северотаежный лес, лиственнично-еловый и елово-лиственничный, с примесью березы (Пешкова, 1977). В среднем лесистость долины достигает 15% (Плотников, 1984). Лесные полосы тяготеют либо к современному руслу рек, либо к старицам. Во внешних зонах долины реки лесная растительность практически отсутствует.

Благодаря чересполосному чередованию гряд, покрытых лесом, и ложбин, занятых другими типами растительности, формируется высокая мозаичность ландшафта поймы р. Хадытаяха (Плотников, 1984). Самая распространенная растительная формация в долине реки – кустарниковые заросли: в прирусловой части наиболее выражены ольшаники, на влажных участках по берегам озер, стариц и в понижениях рельефа – ивняки и ерники. Значительные участки по площади на периодически переувлажненных местах занимают болота – своеобразный конгломерат болотной, топяной и тундровой растительности. Узкими полосами по

периметру практически всех водоемов, включая русло, распространены луговые сообщества.

Соотношению растительных сообществ, встречающихся на рабочей площадке стационара, представлено в таблице 5.

Таблица 5 – Соотношение типов местообитаний на стационаре «Ласточкин берег» (р. Хадытаяха, Южный Ямал)

Типы местообитаний	%
Луга	3,2
Болота и топи	18,4
Заросли кустарников	43,0
Березняки	3,6
Хвойные леса	25,1
Тундра	6,7

Тундры на полуострове локализованы на вершинах поднятий или верхних частях склонов (фото 20). В результате перевыпаса оленей растительный покров местами нарушен, имеются пятна грунта, находящиеся на разных стадиях зарастания.

Увлажненные пространства на местах просадки и замкнутых депрессиях водоразделов, на слабо дренированных местах речных пойм заняты болотами, которые включают в себя заболоченные травяно-моховые тундры и различные болотные ассоциации (фото 21). Из травянистых растений обильны осоки и пушицы, из мхов – сфагновые и гипновые мхи. Кустарниковый ярус не выражен, иногда встречаются отдельные куртины небольших (до 0,4 м) ив. Топи в виде низинные травяные болота с осокой и пушицей встречаются на приозерных участках.



Фото 20. Кустарничково-лишайниково-моховая (А) и травяно-моховая (Б) тундры (район Бованенково)



Фото 21. Травяно-моховое болото (район Бованенково)

Низкорослые кустарниковые заросли представляют собой различные ассоциации кустарниковых тундр и зарослей кустарников высотой до 0,5-1 м. Значительные площади они занимают только на юге полуострова, на Среднем Ямале локализованы преимущественно на склонах поднятий, оврагов или расположены узкой лентой по береговому валу реки, проток, стариц, некоторых озер, по периферии заболоченных участков. Состав кустарников различен – от чисто ивовых до смешанных с ерником и чисто ерниковых (фото 22).

Высокорослые заросли кустарников расположены небольшими очагами, узкими лентами на дренированных участках по береговому валу рек, по берегам озер, проток, на склонах поднятий, в оврагах (фото 23). Заросли чаще всего образованы ивами, на Южном Ямале и на р. Юрибей местами встречаются ольшаники. Высота кустов, как правило, составляет около 1 м, в поймах – до 2-2,5 м.



Фото 22. Ивняково-ерниковая кустарниковая тундра в бассейне р. Юрибей



Фото 23. Ивняковые заросли в пойме р. Юрибей

Различного рода луговые ассоциации, часто в сочетании с куртинами ив, располагаются вдоль русел рек в верхних частях береговых кос и на береговых склонах, по антропогенным участкам.

Как особый тип местообитаний, принимающий на полуострове все большее значение, нужно выделить антропогенные территории. К ним мы относим техногенно нарушенные участки, отличающиеся от естественного окружения (и от фонового воздействия со стороны домашних оленей, о чем речь пойдет в основной части работы). По своей структуре они представляют комплекс искусственных образований в виде строений, коммуникаций, промышленных зон и участков растительного покрова, подвергшегося механическому воздействию, заболачиванию, захламлению металлоломом и т.п.

На Среднем Ямале рабочие площадки были расположены на р. Юрибей (табл. 6) и в районе Бованенковского нефте-газоконденсатного месторождения (70°23' N, 68°21' E), на Северном Ямале – в районе пос. Харасавей (71°11' N, 66°54' E).

Таблица 6 – Координаты рабочих площадок на р. Юрибей

№	Название	Координаты	
		N	E
1	Тампы	68°50'	69°09'
2	Нюдя-Мярато	68°54'	69°38'
3	Пурнадо	68°54'	70°13'
4	Хутыяха	68°54'	70°42'
5	Пинсаля	68°48'	71°09'
6	Ламдонадо	68°48'	71°22'
7	Лага-Марегаяха	68°45'	71°19'
8	Святаго	68°42'	71°28'
9	Меретияха	68°38'	71°57'
10	Саболто	68°35'	72°09'
11	Севлахато	68°28'	72°06'
12	Янгорыйнгынесё	68°22'	71°31'
13	Менгакото	68°07'	71°13'



## 2.5. Прочие районы исследования

Все прочие районы исследования расположены в таежной зоне (табл. 7).

Таблица 7 – Местоположение рабочих площадок в таежной зоне

Подзона тайги	Название площадки	Административное местоположение	Координаты площадки	
			N	E
Северная тайга	Сывью	Республика Коми, Интинский р-он	65°38'	59°41'
	Сорум	Ханты-Мансийский автономный округ (ХМАО), Белоярский р-н	63°55'	68°36'
	Поколька	Ямало-Ненецкий автономный округ, Красноселькупский р-н	63°40'	83°32'
Средняя тайга	Перегребное	ХМАО, Октябрьский р-н	62°58'	65°08'
	Мансийский	ХМАО, Советский р-н	61°15'	63°09'

Площадка «Сывью» находится в предгорьях западного склона Приполярного Урала. Основной тип растительности – елово-березовое редколесье с обширными полянами. Пойма р. Сывью (левый приток р. Кожим) узкая, никогда полностью не затопливается. В ней располагаются березовые и елово-березовые леса, ивняки, луга. В долинах ручьев, текущих с гор, встречаются тундровые участки с отдельными деревьями и кучами ив, внешне очень похожие на луга.

Площадка «Сорум» расположена в природной провинции Прикаzymье (Западная Сибирь, 1963). Рельеф – всхолмленная равнина с высотами до 70-160 м н.у.м., расчлененными долинами мелких речек. Основной тип растительности – сосновые леса и редины, преимущественно беломошные и зеленомошные. В узких долинах рек распространены темнохвойные леса. Болота занимают небольшие площади.

Площадка «Поколька» расположена на Верхнетазовской возвышенности в Таз-Туруханской природной провинции (Западная Сибирь, 1963). Река Поколька – небольшой левый приток р. Таз. Водоразделы заняты разреженными лиственнично-елово-кедровыми и лиственничными лесами в сочетании со сфагновыми болотами, которые

представляют собой плоскобугристые и грядо-мочажинные болота с топями и маленькими озерами. На речных террасах произрастают редкостойные сосновые беломошные леса и сосново-березовые боры-зеленомошники. Много гарей с обильным возобновлением сосны, березы, осины. По краю долины реки встречаются небольшие болота-рямы, поросшие редкой низкорослой сосной, местами елью и кедром. В узкой пойме растет темнохвойный лес из ели, кедра, пихты, лиственницы и березы с развитым подлеском из ольхи, черемухи, рябины и ивы. Вдоль берега реки и за береговыми косами тянутся кустарниковые заросли с отдельными деревьями в верхнем ярусе. Узкий берег реки состоит из комплекса песчаных кос, высокотравных лугов, зарослей тальников и черемухи по береговому валу, с отдельными деревьями.

Площадка «Перегрёбное» расположена в Приобской природной провинции подзоны среднетаежных лесов (Западная Сибирь, 1963). Территория представляет собой приподнятую, сильно пересеченную, холмистую равнину, сливающуюся с Сибирскими Увалами. Высоты отдельных холмов достигают 200 м. Долины небольших речек и ручьев неширокие. Основной тип растительности – смешанные, темнохвойно-березовые и сосново-березовые зеленомошные леса. Небольшие болота в понижениях рельефа в большинстве своем облесены.

Площадка «Мансийский» расположена в провинции Кондинское левобережье среднетаежных лесов (Западная Сибирь, 1963). Местность – всхолмленная равнина с характерным гривно-западинным рельефом. Водоразделы заболочены – на долю болот приходится более 60% площади. Они облесены и представляют собой сосновые рямы. Долины маленьких таежных речек слабо выделяются среди однообразной заболоченной равнины. По окраинам болот и в долинах рек растут темнохвойные или кедрово-елово-березовые леса, на песчаных гривах, приречных возвышениях – сосновые боры и смешанные сосново-березовые леса.

### **3. ОБЩИЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ**

Работа сочетала в себе многолетние исследования на одном стационаре с одноразовыми, но достаточно продолжительными посещениями различных мест Западной Сибири и Урала. Везде работы проводили на площадках разной величины. Основной объем работ был сделан на площадке «Войкар». Сроки и характер проведенных работ представлен в таблице 8.

Основной объем работ был связан с изучением пространственного распределения и учетом птиц.

#### **3.1. Картирование и учет птиц**

Чтобы решить поставленные задачи, нам необходимо было выяснить характер распределения видов в пространстве. По словам Н.Н. Данилова (1961) многие теоретические вопросы экологии, зоогеографии, а также практические вопросы рационального использования фауны могут решаться только при работе на стационарных площадках. Мы использовали метод картирования птиц на площадке (Гудина, 1999).

Учет птиц на площадках представляет собой разновидность абсолютного учета. Цель его подсчитать всех птиц на выбранной территории. Это наиболее точный способ учета, который дает показатели истинной плотности населения и картину реального распределения видов. Он позволяет, так сказать «воочию», представить картину распределения птиц на местности в соответствии с рельефом, мозаикой местообитаний, высотой над уровнем моря и т.д., что очень удобно при анализе их пространственного распределения.

Мы использовали разновидность учета на площадках – метод интенсивного картирования территорий поющих самцов на крупных площадках (Robertson, Scoglund, 1985; Гудина, 1999), с последующей перепроверкой данных. Размер площадок составлял 6-50 км<sup>2</sup> ( табл. 8), в частности на стационаре «Войкар» – 10 км<sup>2</sup>. В некоторых местах в качестве дополнительных были использованы площадки размером около 1-5 км<sup>2</sup>.

Таблица 8 – Сроки и характер работ по сбору материала на различных площадках

Место	Площадка		Сроки работ		Характер работ
	Название	Размер (км <sup>2</sup> )	Годы	Месяц	
Нижнее Приобье	Войкар	10	1990-2009	май-июнь	Картирование и учет птиц Фиксирование сроков прилета птиц
			1987-2008		
Пойма Оби	Лапыгмор	6,5	2009	июнь	Картирование и учет птиц
	Васыпугор	6,5	2004, 2005, 2008, 2009		
	Сарммор	1,8	2008-2009		
	Варнгопугор	1,9	2008		
	Хотшашас	1,2	2008		
	Верхний Рынгим	23,4	2008-2009		
Полярный Урал	Мокрая Сыня	31,3	2001	июль	Картирование и учет птиц
	Погурей	34,0	2003		
	Левая Пайера	38,0	2000		
	Лонготъеган	45,5	2004		
	Пэдарата	50,8	2002		
	Байдарата	5,3			
	Лапгаяха	1,3			
	Байто	2,7			
Южный Ямал	Ласточкин берег	0,15	1980, 1983	июнь-июль	Изучение питания и пространственной сегрегации птиц
Средний Ямал, Юрибей	Тампы	0,7	2004, 2005	июль	Картирование и учет птиц
	Нюдя-Мярато	17,3			
	Пурнадо	9,0			
	Хутыяха	7,0			
	Пинсаля	1,6			
	Ламдонадо	16,5			
	Лага-Маретаяха	2,3			
	Святато	14,4			
	Меретияха	16,0			
	Саболто	5,2			
	Севлахато	7,5	2005		
	Янгорыйнгынесе	10,5			
	Менгакото	12,0			
Средний Ямал	Бованенково	64	1989, 2005, 2006, 2008, 2009	июль	Картирование и учет птиц
Северный Ямал	Харасавей	32	2008	июль	Картирование и учет птиц
Приполярный Урал	Сывью	0,35	1982	июнь-июль	Изучение питания и пространственной сегрегации птиц
Бассейн р. Казым	Сорум	12,3	1991	июль	Картирование и учет птиц
Бассейн р. Таз	Поколька	12,5	1995	июль	Картирование и учет птиц
Приобье	Перегибное	12,0	1991	июль	Картирование и учет птиц
Кондинское левобережье	Мансийский	0,45	1981	май-июль	Изучение пространственной сегрегации птиц
Суммарная площадь площадок					513,95 км <sup>2</sup>

Суть метода довольно проста – на площадке нужно отыскать и закартировать места пребывания всех встреченных птиц. Это делается самыми разными (любыми) способами: экскурсируя по площадке, наблюдая и прослушивая территорию из разных точек, прочесывая отдельные наиболее сложные места, провоцируя птиц проявить себя и т.д. Все встреченные птицы картируются, в дальнейшем при необходимости эти места встреч перепроверяются и таким образом уточняется местопребывание птиц и их количество. Точного картирования демонстрируемой территории поющих самцов, как это делается при изучении этологических механизмов или поведенческих особенностей формирования структуры населения птиц, в данном случае не требуется.

В зависимости от вида птицы, характера рельефа, погоды и т.п. поведение наблюдателя (учетчика) меняется. Например, в поздние вечерние и ночные часы, когда особенно активны белые куропатки, мы ориентировались преимущественно на их учет, а остальных птиц учитывали в другое время. Несколько более сложным оказывается учет таких птиц, которые не проявляют песенной активности и индивидуальный участок которых установить сложно, т.к. птицы перемещаются на большие расстояния от места своего гнездования (например, чечетка, свиристель, рябинник). Но даже в таких случаях картирование встреченных птиц и особенности их поведения (направление полета, беспокойство и т.п.) позволяют затем достаточно точно определить центр активности птицы и таким образом выяснить ее территориальную привязанность. Точность подобных определений не раз подтверждалась в дальнейшем находками гнезд птиц.

Метод интенсивного картирования позволяет быстро и с высокой точностью обследовать значительные площади. В Европе большинство учетчиков тратит на контроль 10 га около 1,5 часов и меньше. Вместе с тем было отмечено, что в условиях высокой плотности населения птиц удлинение визита до 2-2,5 часов/10 га значительно повышает его продуктивность (Tomiałojć, 1980). Согласно современным зарубежным

методическим руководствам (Гудина, 1999) оптимальная скорость обследования площадок в закрытых биотопах 0,4-0,6 га/час, при высокой плотности населения 0,3 га/час; в открытых биотопах (как в большинстве наших местообитаний) – 7,5 га/час. При такой скорости вполне реальным оказывается полностью обследовать крупную площадку в 10 км<sup>2</sup> за 13-15 дней, при интенсивности работы 10 часов в сутки.

По некоторым зарубежным методическим рекомендациям (Roberge, Svensson, 2003) оптимальным временем для обследования квадрата 5×5 км (максимальное качество при минимальных затратах) является 40-45 ч. Применение быстрых методов учета куликов в тундрах Аляски показало, что даже при беглом посещении площадки (0,1 ч/га) учитывается в среднем 79% птиц (Bart, Earnst, 2002).

Проведение нами специальных исследований (Головатин, 2001а) позволило выяснить, что в относительно открытых местообитаниях (северотаежные редколесья, пойма Оби, лесотундра и т.п.) специалист за первые 5 рабочих дней в зависимости от активности птиц картирует около 60-80% всего населения на площадке 12 км<sup>2</sup>. При этом он проверяет местоположение примерно у 25% всех птиц. Через 10 дней учтенными становятся уже более 90% птиц (повторно проверяется до 68%), а через 15 дней – почти все птицы, или 97,9% (повторно около 86%). Таким образом, на площадке размером 10-12 км<sup>2</sup> в благоприятный для учета период жизненного цикла (начало формирования населения и гнездования) недоучет составляет всего 2-4%. Обследование площадок планировали таким образом, чтобы пройти ее полностью не менее 3 раз.

При работе на площадке наносили на карту места встреч всех птиц, постоянно здесь обитающих, т.е. тех, которые либо гнездились, либо просто держались длительное время (в течение нескольких недель). Если встреченные особи проявляли поведение, присущее птицам, собирающимся гнездиться или уже загнездившимся (пели или токовали, беспокоились, собирали гнездовой материал или корм для птенцов, постоянно держались в парах) они считались гнездящимися независимо от того, найдено было

гнездо или нет. Численность их оценивали в парах. Особое внимание обращали на то, чтобы в число учтенных птиц не попали мигрирующие особи, которые очень часто поют и токуют во время остановок и даже в полете. Их можно было отличить по особым чертам поведения: они, как правило, держались в стайках, пение их было не таким активным, будучи потревоженными, они улетали далеко, а не прятались, как гнездящиеся особи. Кроме того, места встречи поющих самцов подвергались дальнейшей проверке, особенно тех, которые были зарегистрированы в начале сезона размножения, т.е. когда их можно было спутать с пролетающими птицами. Картированию подвергались все виды, встреченные на площадке.

Качество учета, как известно (Гудина, 1999), во многом зависит от формы площадки. Животные, учтенные на ее границе, могут оказаться обитателями некоторой полосы, лежащей по периметру за пределами площадки. Влияние этого эффекта особенно отчетливо видно при учете равновеликими площадками с разным периметром (например, квадратной и вытянутой в виде полосы). При равномерном распределении животных искажения будут тем сильнее, чем больше площадь, занятая краевой полосой, относительно размера площадки. Поэтому мы использовали площадки, приближающиеся по своей форме к квадрату или кругу. Лишь некоторые небольшие площадки, предназначенные для уточнения характера распределения птиц, были несколько вытянутыми вдоль интересующего места (например, площадки Байдарата и Байто на стационаре «Пэдарата» на Полярном Урале).

При выяснении принципов организации населения птиц необходимо, чтобы площадка охватывала самые разные местообитания: не только оптимальные, но и субоптимальные, и даже слабо заселяемые. Причем, как показывают наблюдения, критерием оптимальности должна служить не просто высокая плотность, а регулярность заполнения участка с достаточно высокой плотностью. Поэтому при организации рабочих площадок мы их устраивали таким образом, чтобы они были достаточно крупными и



охватывали все основные элементы ландшафта – пойму, водоразделы, переходные участки.

При оценке факторов, определяющих динамику численности, важно, чтобы изменение их числа на территории, охваченной учетом, отражало общую картину динамики численности в данном районе или регионе в целом. То есть, чтобы выборка была достаточно велика (Смирнов, 1964, 1965, 1969). С этой позиции достаточно большой размер учетной площадки также оказывается выигрышным. Проведя специальные исследования (Головатин, 2001а), мы определили, что вполне удовлетворительные оценки численности и плотности населения дает учет на площадках, не менее 5 км<sup>2</sup> для обычных по численности видов. На площадках меньшего размера велико влияние на результаты различных случайных факторов и локальных условий. Наши площадки были, как правило, избыточно большого размера, в зависимости от характера местности до 50 км<sup>2</sup> (табл. 8).

### **3.2. Изучение пространственной сегрегации кормящихся птиц**

Изучение особенностей поведения кормящихся птиц проводили на небольших площадках у близких видов пеночек: на площадке «Ласточкин берег» на Южном Ямале – у веснички (*Phylloscopus trochilus*), таловки (*Ph. borealis*), теньковки (*Ph. collibyta*) и зарнички (*Ph. inornatus*); на площадке «Сывью» на Приполярном Урале – у веснички и таловки; на площадке «Мансийский» в Кондинском Приобье – у веснички, теньковки и зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides*). За деятельностью птиц следили с помощью бинокля. Через каждые 3-4 сек. отмечали положение птицы. Данные заносили в протокол (на диктофон), запись анализировали в лабораторных условиях. Промежуток времени в 3-4 сек. выбрали из следующих соображений: как указывает Д.В. Владышевский (1980), время, проводимое птицами в одной точке, варьирует от 1-2 до 5-6 сек., округленно для всех птиц принимаются затраты на одно перемещение в 3 сек. Таким образом мы определяем время, затраченное птицей в том или

ином месте при сборе корма. Чтобы избежать искажений в распределении птиц по кормовым станциям, поиск птиц в период кормодобывающей активности осуществляли равномерно по всему участку работ, независимо от времени суток.

Всего получено на Южном Ямале для веснички 1908 отметок пространственного положения в 1980 г. и 4647 – в 1983 г., для таловки в 1983 г. – 1358, теньковки – 1181, зарнички – 908; на Приполярном Урале для веснички – 13998, таловки – 12077; в Кондинском Приобье для теньковки – 2265, зеленой пеночки – 2608, веснички – 1877 отметки.

Весь цикл размножения птиц подразделили на несколько периодов в соответствии с различными фазами размножения. Объем собранного материала для каждого периода приведен в таблице 9.

Таблица 9 – Число отметок пространственного расположения птицы при кормежке для каждого вида в различные периоды сезона размножения

Район работ, (год)	Период	Фаза размножения	Число отметок
Южный Ямал (1980)	1.07-20.07	Птенцы	Весничка – 1908
Южный Ямал (1983)	17.06-30.06	Откладка яиц и насиживание	Весничка – 2150, таловка – 791, теньковка – 964, зарничка – 370
	1.07-9.07	Насиживание	Весничка – 1119, таловка – 383, зарничка – 376, теньковка – нет
	10.07-20.07	Птенцы	Весничка – 1378, таловка – 184, теньковка – 217, зарничка – 162
Приполярный Урал (1982)	3.06-8.06	Прилет	Весничка – 2984, таловка отсутствует
Приполярный Урал (1982)	9.06-6.07	Откладка яиц и насиживание	Весничка – 5034, таловка – 6643
	7.07-20.07	Птенцы	Весничка – 5980, таловка – 5434
Район работ, (год)	Период	Фаза размножения	Число отметок
Кондинское Приобье (1981)	23.05-24.06	Откладка яиц и насиживание	Теньковка – 546, зеленая пеночка – 664, весничка – 326
	25.06-12.07	Птенцы	Теньковка – 958, зеленая пеночка – 933, весничка – 1551
	13.07-20.07	Слетки	Теньковка – 761, зеленая пеночка – 833, весничка – 0

Кроме того, на Приполярном Урале изучали места кормежки видов при разных погодных условиях. Под хорошей подразумевалась теплая или жаркая, безоблачная, безветренная или со слабым ветром погода, под

плохой – ветер от очень сильного до умеренного в комплексе с пониженными температурами и осадками в форме дождя или снега.

Пространственное расположение птиц во время кормежки оценивали по кормовым станциям, субстрату, высоте используемой растительности, виду растительности, высоте сбора корма, участку кроны дерева.

При сравнении мест кормежки и состава пищи видов был использован индекс сходства, известный как индекс Э. Пьянки (Pianka, 1973):

$$J = \frac{\sum_i p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i p_{ij}^2 \sum_i p_{ik}^2}}$$

где  $p_i$  – доля  $i$ -й части определенного ресурса у видов  $j$  и  $k$ .

Например, доля деревьев среди различных субстратов, используемых видом при кормежке, равняется отношению времени, проведенному данным видом на деревьях, к общему времени кормежки данного вида.

Указанный показатель очень часто используются в экологических исследованиях (Hurlbert, 1978; Песенко, 1982). Он изменяется от 0 до 1 и отражает отношение вероятности встреч особей разных видов при использовании какого-либо ресурса к вероятности встреч между особями одного вида при использовании этого ресурса (Hurlbert, 1978). Если показатель  $< 0,5$ , то вероятность межвидовых встреч ниже, чем таковая внутривидовых встреч. Когда показатель  $= 0,5$ , эти вероятности одинаковы. Если показатель  $> 0,5$ , вероятность встречи особей разных видов выше вероятности встреч особей одного вида. Р.М. Мэй (1981), обсуждая вопрос о пределах допустимого сходства между потенциальными конкурентами на основе анализа результатов ряда полевых исследований и разностороннего теоретического рассмотрения, говорит, что для того, чтобы виды могли сосуществовать, различие между ними в использовании ресурса должно быть больше, чем разброс в пределах каждого вида, или примерно равно

ему. Другими словами, виды могут спокойно сосуществовать, если степень сходства между ними меньше 0,5.

### **3.3. Опыт экспериментального изучения пространственного распределения птиц**

Для выяснения стереотипов передвижения воробьиных в независимых от присутствия других видов условиях был поставлен специальный эксперимент. В вольер с ветвями разной толщины и породы дерева помещали поодиночке отлавливаемых птиц трех видов пеночек: веснички, таловки и теньковки. После 1-2-х минутной передержки в течение 5 мин. следили из укрытия за перемещениями птиц. Через каждые 2-3 сек. отмечали пространственное положение птицы. При обработке данных для удобства учитывали только положение птицы в верхней, средней и нижней трети вольера, в воздухе или на земле, на присадах разной толщины: устойчивые присады диаметром  $> 7$  мм, колеблющиеся присады диаметром  $< 7$  мм (к ним относили также крепежные нити, сетку на стенках и потолке). Эксперимент проводился в естественных условиях, наблюдения вели в хорошую погоду. Вольер размером  $4 \times 2 \times 1,2$  м был изготовлен из 14 мм дели.

#### **4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ**

В единстве непрерывности и прерывного биотического покрова принципу континуума противостоит принцип биоценотической прерывности: виды формируют экологически определенные системные совокупности – сообщества, отличающиеся от соседних (Реймерс, 1994). В этой связи нас интересовали закономерности пространственной дифференциации населения птиц, как комплекса видов на относительно небольших территориях. При этом мы не рассматриваем особенности выделения и пути формирования региональных фаун – они являются объектом зоогеографических исследований и достаточно хорошо отражены в соответствующих работах.

При изучении пространственной структуры населения организмов основная проблема заключается в выборе критериев, по которым можно отделять один ценоз от другого на бесконечном континууме видов. В решении ее существует два подхода. Традиционный и самый распространенный подход основан на вполне логичном положении, использовать неоднородность ландшафта и, как ее интегральное выражение, дискретность растительного покрова. При этом сообществом объявляется любая совокупность видов на условно однородной территории, чаще всего – в некотором биотопе. Понятно, что выделение более или менее однородных «пятен» растительности при выделении сообществ в известной мере носит достаточно субъективный характер. В этом случае сообщество представляет собой некоторую абстракцию и результат прагматической редукции континуума.

При другом подходе оно рассматривается как контур, характеризующийся определенным сходством внутри своих пределов. Для определения границ такого рода сообществ В.И. Василевич (1983) предложил достаточно простой принцип. На континууме случайным образом выделяется точка или элемент и постепенно расширяется зона

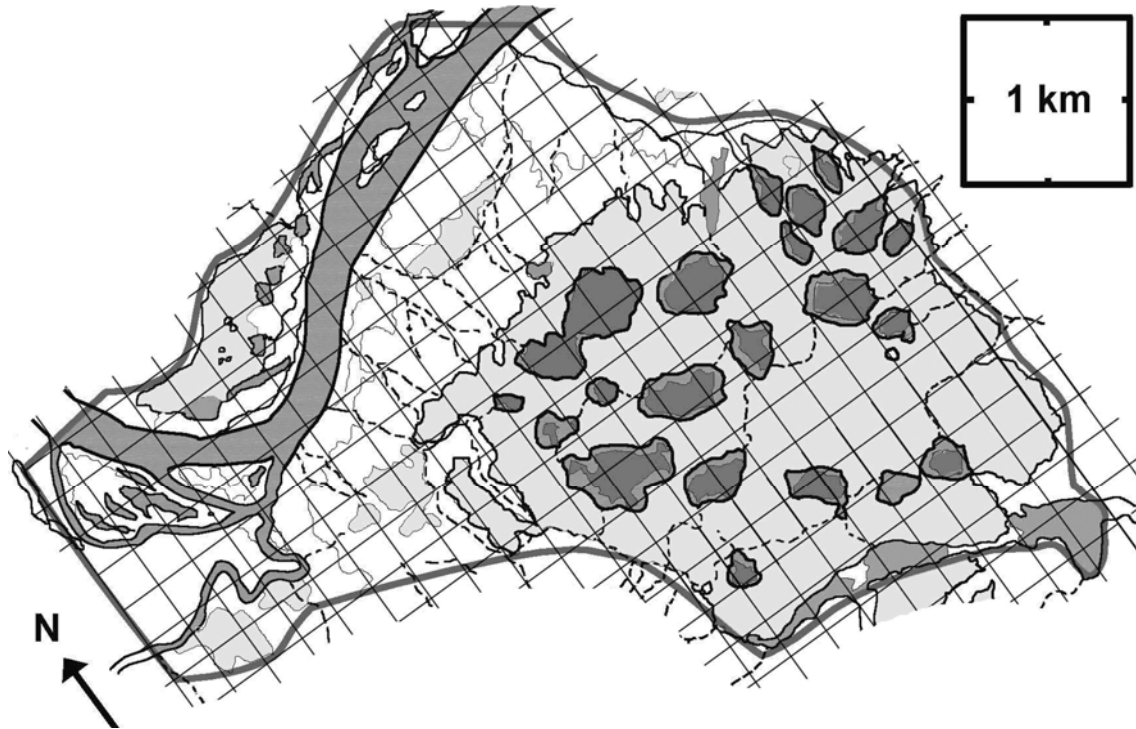
вокруг него. При этом свойства непрерывно расширяющегося набора элементов меняются, одни из них плавно, другие скачком. Это скачкообразное изменение каких-то существенных параметров и признается определяющим пространственные границы системы.

Мы использовали этот подход при определении пространственной структуры населения птиц на наших площадках на стационаре «Войкар», в пойме Оби и на Полярном Урале. Основная работа проходила на стационаре «Войкар», где имеется продолжительный ряд наблюдений. Исследования на остальных площадках проводили с целью выяснения, насколько универсальными оказываются закономерности, выявленные на площадке «Войкар» и каковы особенности их проявления в различных типах ландшафта и природных зонах.

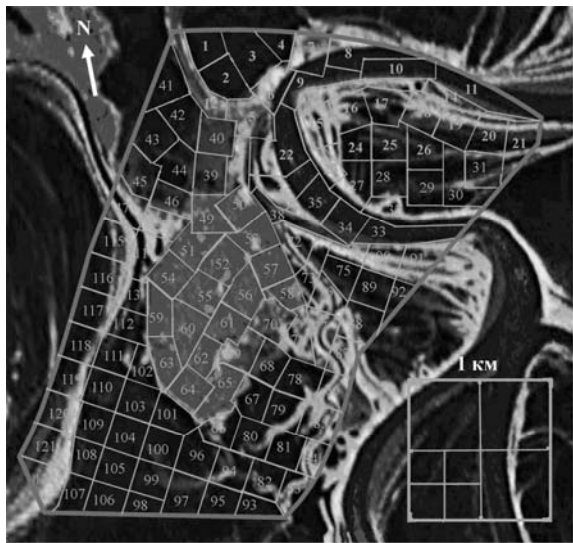
#### **4.1 Методические особенности**

Рабочие площадки разделили на небольшие участки размером около 6,25 га таким образом, чтобы участок охватывал относительно однородное местообитание. Размер участка был выбран из соображений, чтобы он, с одной стороны, был сравним с размером демонстрируемых территорий большинства мелких птиц, с другой стороны, был не настолько мал, чтобы величина случайных отклонений выборки была слишком большой. На площадке «Войкар», где различные типы местообитаний занимают относительно крупные выдела, участки располагались в виде сети квадратов 250×250 м, равномерно покрывающих всю территорию (рис. 5 А). На площадках в пойме Оби сеть участков была не столь равномерной (рис. 5 В), что связано с высокой мозаичностью местообитаний. При равномерном распределении участки часто охватывали бы кардинально различные типы местообитаний, и видовой состав представлял бы собой диаметрально противоположный набор видов, что внесло бы определенные искажения в результаты. В горах сеть участков также была неравномерной. Кроме того, в связи с относительно

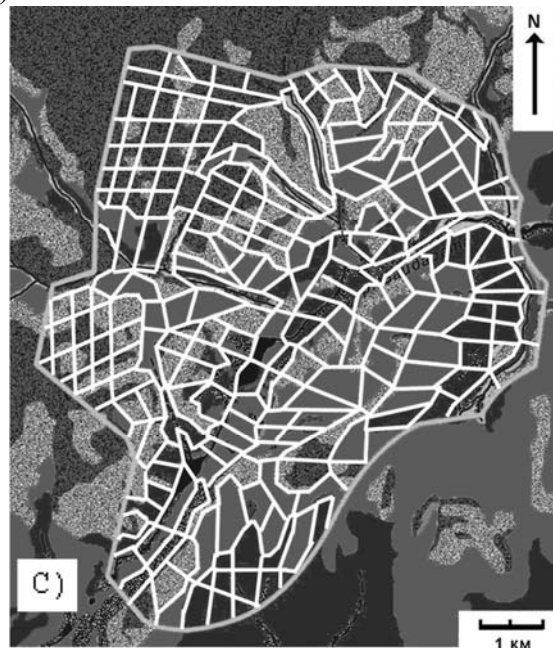
низкой плотностью птиц некоторые участки были больше по размеру – около 25 га (рис. 5 С).



А)



В)



С)

Рисунок 5. Деление рабочих площадок на участки для изучения пространственной дифференциации видового состава населения (А – площадка «Войкар», В – площадка «Васыпугор» в пойме Оби, С – для примера одна из площадок на Полярном Урале – площадка «Пэдарата»)



После разделения площадки на участки сравнивали видовой состав населения птиц соседних участков. По критерию знаков (Урбах, 1963; Гублер, Генкин, 1969) определяли, насколько существенны различия между ними. При отсутствии значимых различий, т.е. когда они могли быть объяснены случайностями выборки, сравниваемые списки относили к одной совокупности и объединяли. Таким способом постепенно оконтуривали зону той или иной группировки видов.

В тех случаях, когда размер выборки все же оказывался слишком мал для однозначного ответа, ее увеличивали за счет присоединения к соседней, наиболее близкой. Например, в случаях, когда число видов не превышало 7 или когда квадрат со своеобразным набором видов оставался один, его присоединяли к соседнему участку с максимально сходным видовым составом.

При определении видового состава в выбранных квадратах исходили из территориальной привязанности птиц. Использовали весь набор местных видов, встреченных на рабочей площадке. В частности на стационаре «Войкар» – совокупность из 101 вида (Головатин, 1999, 2000). Исключение составляли виды, территориальную привязанность которых было сложно выяснить. Например, на стационаре «Войкар» это были таежный гуменник *Anser fabalis fabalis* и орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*.

Территориальную привязанность определяли на основании результатов картирования птиц с последующей перепроверкой их местоположения (разд. 3.1). У видов с выраженным демонстрационным поведением – по территории, на которой это поведение демонстрировалось. В тех случаях, когда демонстрационное поведение не было строго привязано к территории (например, токование на большой высоте), привязку делали к участкам типичных биотопов вида, входящих в демонстрируемую территорию. Набор типичных биотопов выясняли, исходя из наземных встреч птиц за весь период наблюдений, начиная с 1990 г. На наш взгляд это кажется вполне логичным, т.к., например, токование тундровых куликов над лесом, не означает, что они обитают в

этом лесу. Для видов, у которых демонстрационное поведение не было выражено (хищные птицы, утки, чайки и т.п.), территориальную привязанность определяли по индивидуальному участку. Его очерчивали на основании встреч особей и отслеживания их перемещений (за исключением птиц, пролетающих транзитом). В тех случаях, когда индивидуальный участок было установить сложно (например, чечетка, рябинник), территориальную привязанность определяли по местоположению гнезда или месту наибольшей активности или беспокойства (предполагаемое место гнездования). У подавляющего числа видов территориальная привязанность охватывала сразу несколько квадратов.

После очерчивания контуров отдельных группировок видов оценивали степень сходства между ними по индексу Шимкевича-Симпсона ( $I_{SZS}$ ). Этот показатель представляет собой так называемую меру включения и удобен в тех случаях, когда сравниваемые списки могут быть неравноценными (Песенко, 1982). При подобных сравнениях данный индекс (в отличие, скажем, от индекса Чекановского-Сьеренсена) хорошо интерпретируется и указывает, насколько меньший список соответствует большему.

Помимо сравнения видовых списков анализировали наборы характерных видов для каждой группировки, т.е. тех, которые определяют ее облик. Характерными считали виды, которые регулярно (не случайно) присутствуют в данной группировке. Регулярность (неслучайность,  $p \leq 0,05$ ) события определяли по критерию знаков. Например, на стационаре «Войкар» присутствие вида считали регулярным, когда он входил в состав группировки, отмеченной в течение 20 лет, 15 и более раз, а в группировке, отмеченной 15 лет, соответственно 12 и более раз.

На остальных площадках, где исследования были не столь продолжительными, характерными видами считали те, которые были тесно связаны с типом местообитания, занимаемого группировкой или соответствующим элементом ландшафта. При этом принимали во внимание постоянство присутствия вида в данном типе местообитания во всех

пунктах исследования в рассматриваемом районе. Так, в пойме Оби учитывали регулярность присутствия вида в группировках соответствующего высотно-экологического уровня поймы на основной площадке («Васыпугор») в течение четырех лет наблюдений, а также встречаемость в местообитаниях данного уровня на остальных пяти площадках. В результате для останцов надпойменной террасы получилось 7 повторностей, для первого пойменного уровня – 6, второго – 7 и третьего – 9. Рассматривали также так называемые «константные» виды (Василевич, 1983), которые регулярно (не случайно) присутствуют в целом на площадке.

Общеизвестно, что доминантами и субдоминантами в сообществах являются виды с высокой численностью. Для оценки общего доминирования рассчитывали долю видов с относительно высокой численностью. На стационаре «Войкар» этот показатель определяли для различных частей рабочей площадки, в разной степени удаленных от реки и имеющих различный определяющий (основной) тип биотопа: для центральной части поймы, ее периферии, речной террасы, облесенных моховых болот, границы тундры и леса, заозеренной части тундры и участков, где озера отсутствовали (рис. 6). Оценивали как ежегодные показатели, так и средний многолетний. В пойме Оби определяли показатель общего доминирования для разных высотно-экологических уровней поймы.

Т.к. численность разных групп (например, уток, куликов и воробьиных) существенно различается, во избежание искажений при использовании их совместно в одном массиве, использовали разные критерии для определения многочисленности вида, что на наш взгляд вполне правомочно. Считали, что вид имеет относительно высокую численность, если его среднее число на рабочей площадке было у большинства неворобьиных больше 5 пар (у уток в пойме Оби > 10), у куликов и красношейной поганки – 10 и более, у большинства воробьиных – 30 и более (у дроздов и в пойме Оби у вороны – более 10 пар).

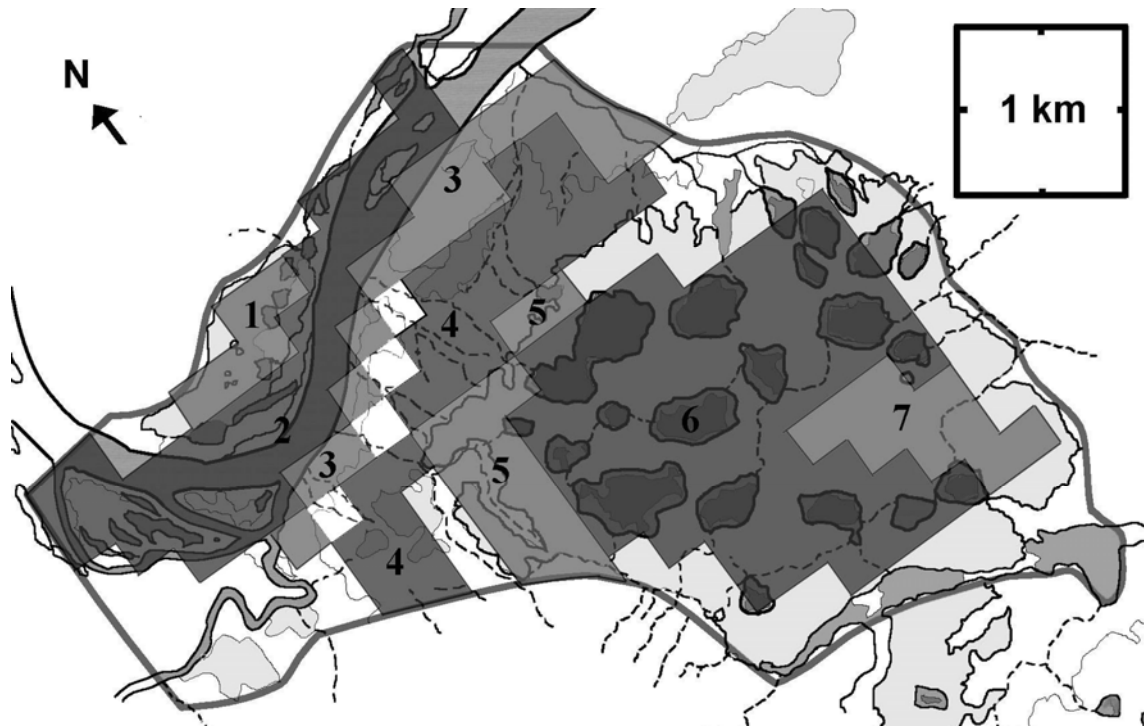


Рисунок 6 – Различные части площадки «Войкар», в разной степени удаленные от центральной части поймы и имеющие разный определяющий тип биотопа: 1 – периферическая часть поймы, 2 – центральная часть поймы, 3 – терраса, 4 – облесенное моховое болото, 5 – пограничная часть леса и тундры, 6 – заозеренная часть тундры, 7 – безозерная часть тундры

Для ответа на вопрос, откуда в данной группировке появились виды, или из каких преимущественно видов формируется данная группировка, всех птиц, встреченных на площадке, разделили на несколько групп по степени их связи с прилегающими районами. Конечно, при выделении тех или иных качественно разных групп всегда присутствует определенная доля условности. Тем не менее, сам принцип подобного подхода, по мнению Н.Н. Данилова (1966) не может вызывать возражений.

Выделили следующие группы видов: по сторонам света – южные, северные и восточные, т.е. наиболее распространенные, соответственно, в более южных, северных или восточных районах; местные, или характерные и распространенные в данном районе или подзоне (например, на «Войкаре» – северотаежные виды); отдельно выделили группу видов, приуроченных к пойме Оби, как особому ландшафту, а также горные и широкораспространенные виды.

При отнесении вида к той или иной группе основывались не только на их более широком присутствии в соответствующем районе, но и на оценках общего обилия. Использовали как собственные, так и все доступные материалы, т.е. работали со «сборными» данными. Во избежание искажений, связанных с использованием разнокачественных источников и, соответственно, с разной точностью количественных оценок, рассматривали лишь порядок величин численности. Например, если в одном районе плотность вида равна порядка 10-20 пар/км<sup>2</sup>, а в другом районе он встречается единично, мы признаем, что вид более обилен в первом районе. Если же его плотность в одном месте 20, а в другом 10 или даже 8, то считаем, что эти различия могли быть связаны с естественной ежегодной динамикой численности, методикой сбора материала или случайными моментами. В таких случаях обращали внимание на степень распространения в соответствующем районе или относили вид к категории широкораспространенных. К этой категории относили также виды, приуроченность которых установить было затруднительно.

На рабочей площадке «Войкар» рассмотрели также изменчивость состава населения птиц по годам. Для этого последовательно в течение указанного ряда лет сравнили состав населения на 9 стационарных участках, которые были достаточно крупные, примерно сходного размера и располагались на разном удалении от реки (табл. 10, рис. 7).

Таблица 10 – Размер участков на площадке «Войкар» для определения степени изменчивости населения птиц по годам  
(№ участка в соответствии с рис. 7)

№ участка	Размер участка (га)	№ участка	Размер участка (га)	№ участка	Размер участка (га)
1	93,75	2	93,75	3	62,5
4	68,75	5	68,75	6	75,0
7	93,75	8	93,75	9	68,75

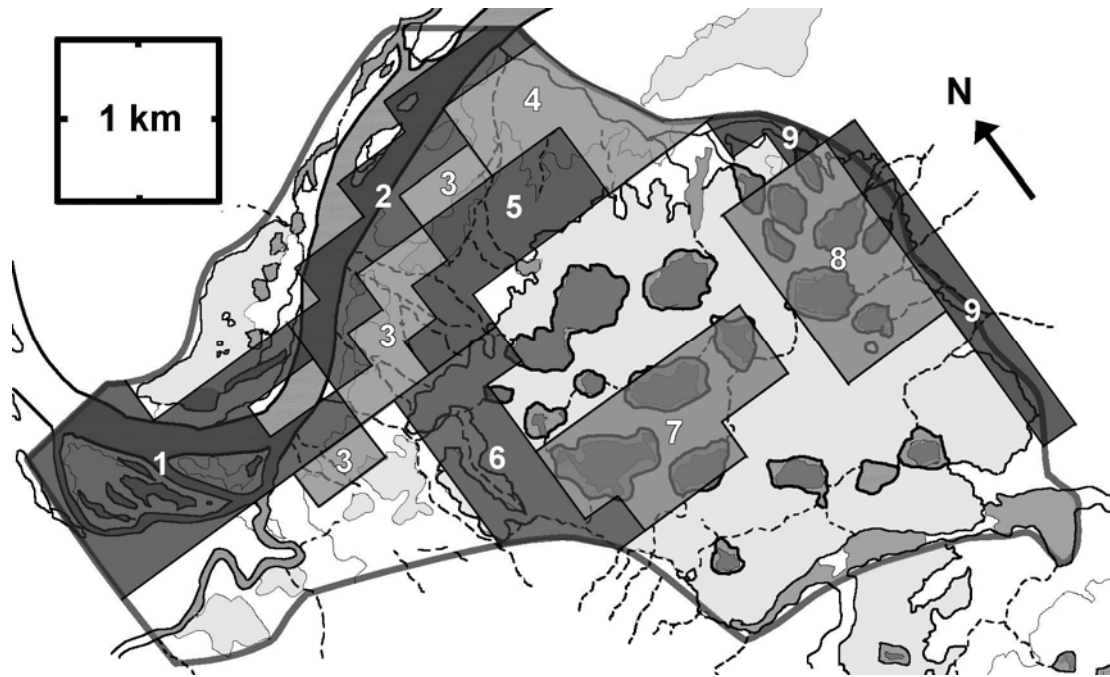


Рисунок 7 – Местоположение участков для определения изменчивости населения птиц на стационаре «Войкар»

Для сравнения использовали критерий знаков и индекс Чекановского-Сьеренсена ( $I_{CS}$ ). В этом случае он нам кажется более удобным, т.к. предполагается, что мы имеем дело с потенциально равноценными списками видов и нас не интересует степень включения одного из них в другой, а скорее различия списков по числу видов. Данный показатель чувствителен к этому.

## **4.2 Пространственная дифференциация населения птиц на стационаре «Войкар»**

### **4.2.1 Группировки видов и их локализация**

На рассматриваемой площади ежегодно было выявлено от 11 до 24 различных видовых группировок, существенно отличающихся между собой по составу. Размер и конфигурация их год от года менялись (рис. 8). Тем не менее появление 17-ти носило регулярный характер и не было случайным (т.е. происходило 15 и более раз за 20 лет наблюдений,  $p \leq 0,05$ ). Они в той или иной степени были локализованы на местности (рис. 9).

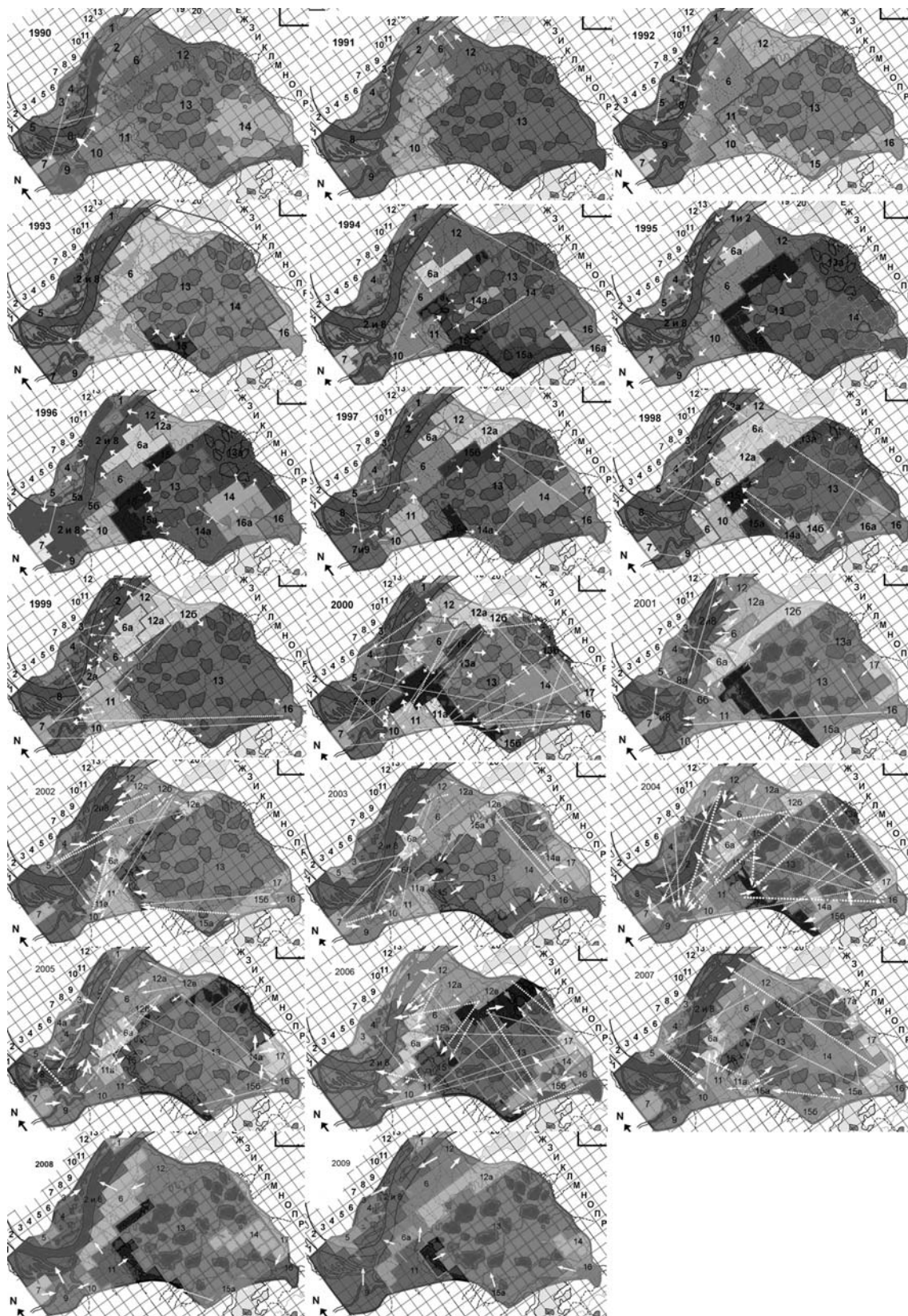


Рисунок 8. Локализация видовых группировок на стационаре «Войкар» в разные годы (Цифры – номера группировок; стрелки – направление включения одной группировки в другую при значениях  $I_{Szs} \geq 0,86$  ( $p \leq 0,05$ ), прерывистые стрелки – при значениях  $I_{Szs} = 0,70-0,85$  ( $p \leq 0,10$ ))





Рисунок 9. Номера и условная локализация группировок, появление которых носило регулярный характер ( $p \leq 0,05$ ) на рабочей площадке стационара «Войкар». Жирной линией обозначены устойчивые (регулярные = неслучайные) границы между группировками.

Во времени границы между группировками в основном были плавающими, но некоторые из них были достаточно устойчивы – регулярные (неслучайные). Они существовали в тех местах, где проходила граница между двумя физиономически различными крупными территориями или где происходило выраженное изменение рельефа, сопровождающееся соответствующей сменой биотопов. Для иллюстрации на рисунке 10 отмечены устойчивые границы между группировками на профилях, проведенных в разных частях площадки. Например, они существовали на границе леса и тундры в тех местах, где безлесное пространство имеет большую площадь и где имеются озера, или в тех местах, где пойму реки оконтуривала речная терраса, а в пределах поймы на месте перехода леса, растущего на береговом валу в открытую заболоченную часть поймы. В то же время на облесенной части вдоль реки, несмотря на наличие разных биотопов, устойчивых границ между

группировками не наблюдалось (профили 4 и 5), равно как и на пространстве тундры. При постепенном переходе из леса в тундру, когда граница была размытой и представляла собой сочетание перелесков и открытых участков, регулярная граница между группировками также отсутствовала и была смещена к тундровым озерам (профиль 3).

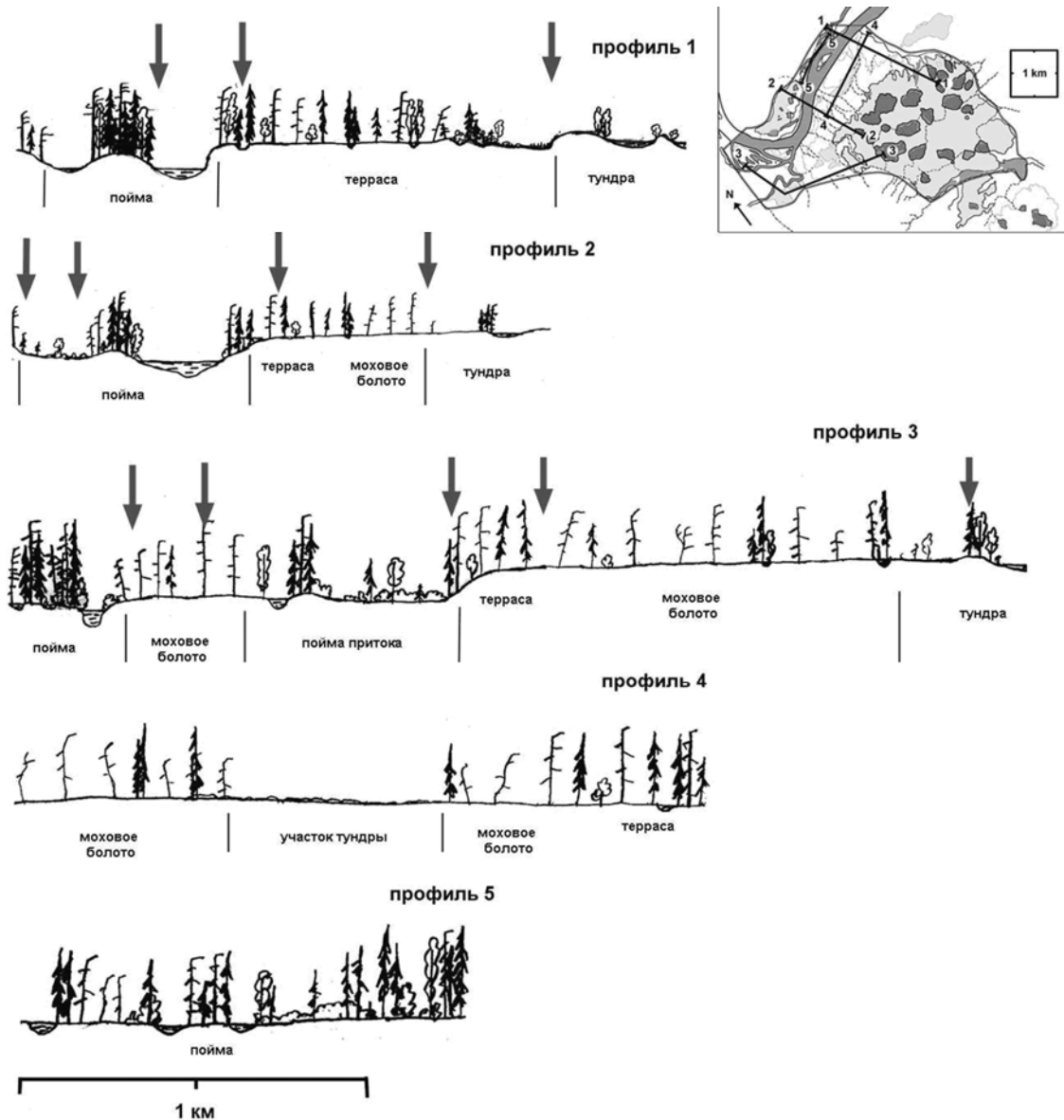


Рисунок 10. Локализация устойчивых границ (указаны стрелками) между группировками видов на профилях местности стационара «Войкар»

#### 4.2.2 Характер соответствия группировок между собой

При определении картины соответствия видového состава группировок друг другу мы обращали внимание только на высокие значения индекса Шимкевича-Симпсона ( $I_{Szs} \geq 0,9$ ), которые свидетельствовали о том, что одна совокупность видов полностью или практически полностью соответствует другой большего размера. А также на регулярность подобной связи, чтобы удостовериться, что наличие высокого соответствия не является случайным.

По форме соответствия было 3 типа группировок (рис. 11): А – группировка сама по себе соответствует одной или нескольким большего размера; В – группировка также соответствует другой, но при этом ей, в свою очередь, соответствуют иные группировки меньшего размера; С – группировка представляет собой самостоятельный набор видов, которому могут соответствовать другие группировки меньшего размера.

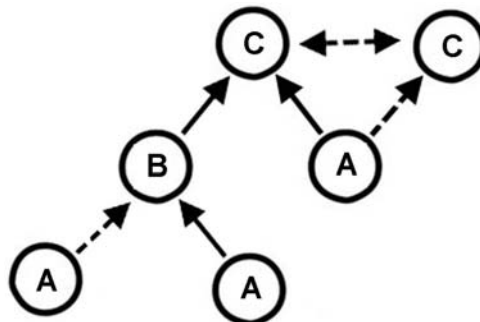


Рисунок 11. Типы группировок по форме соответствия их видového состава друг другу

Одним из вариантов группировок типа «С» следует рассматривать №2 и №8, расположенные в пойме (рис. 9). Эти практически равнозначные по числу видов совокупности примерно в половине случаев (11 из 20) существовали как одно целое. Т.е. в этом случае мы имеем дело с совокупностью, которая периодически распадается на две равные части. Обусловлено это было некоторой искусственностью нашего деления рабочей площадки на квадраты, при котором в группировку 2 попала не только пойма, но и часть террасы. Соответственно появление в некоторые

годы специфичных для террасы видов приводило к выделению этой группировки в качестве самостоятельной.

Направление и формы соответствия между группировками представлены в виде графов на рис. 12. Узловыми (типа В и С) наиболее часто (8-10 раз) были группировки поймы (№№2, 8 и 9), террасы (№6), заозеренной части тундры (№13) и на границе тундры и леса (№№15, 16).

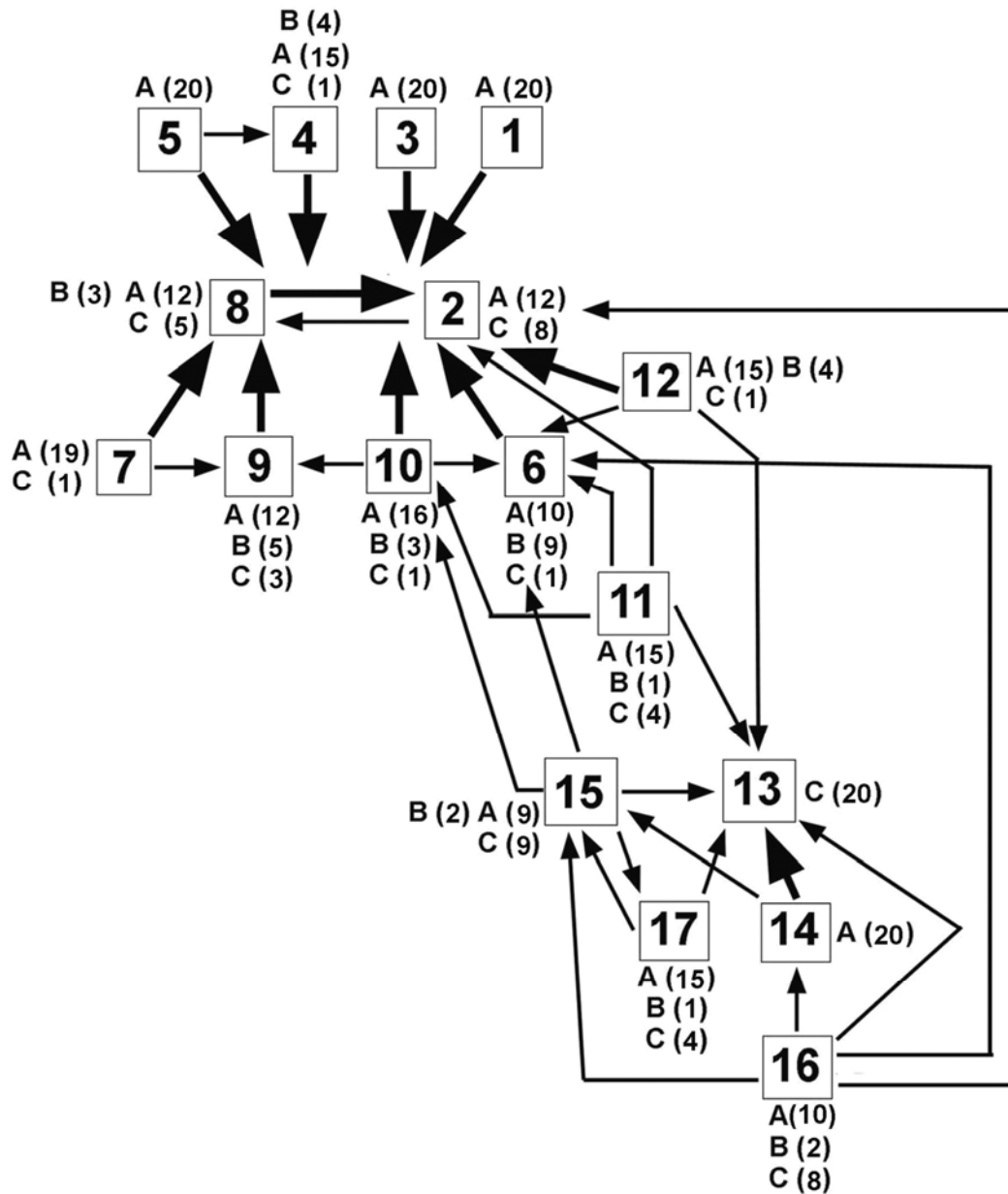


Рисунок 12. Граф направления и формы соответствия между группировками на площадке «Войкар» (при  $I_{SzS} \geq 0,9$ ) (А, В, С – типы группировок; в скобках – число случаев из 20 лет)

#### 4.2.3 Константные и характерные виды

На стационаре «Войкар» регулярно встречается 52 вида птиц (приложение 1). Степень постоянства их вхождения в 17 обозначенных выше группировок представлена в таблице 11.

Таблица 11 – Присутствие регулярно встречающихся видов (по числу лет) в 17 рассматриваемых группировках на стационаре «Войкар»

(Условные обозначения: xx – достоверно значимые значения = неслучайные по критерию знаков,  $p < 0,05$ ; т – обозначает террасу в сообществе 2)

Вид	Пойма							Терраса			Моховое болото		Край тундры			Тундра	
	1	4	5	7	9	8	2	6	3	10	12	11	15	16	17	13	14
<i>Gavia stellata</i>																<u>20</u>	
<i>Cygnus cygnus</i>																<u>20</u>	
<i>Anas acuta</i>		10	3	1	2	<u>17</u>	<u>17</u>					3	<u>12</u>	<u>13</u>	5	<u>20</u>	5
<i>A. penelope</i>	<u>15</u>	<u>15</u>	4	3	8	<u>20</u>	<u>20</u>			1	4	1	<u>12</u>	8	2	<u>20</u>	5
<i>A. crecca</i>	6	9	2	1	2	<u>17</u>	<u>18</u>				2	2	10	9	1	<u>20</u>	2
<i>A. clypeata</i>		2				5	2						1	7		<u>19</u>	
<i>Aythya fuligula</i>						5	2						1	1		<u>18</u>	
<i>Clangula hyemalis</i>																<u>20</u>	
<i>Bucephala clangula</i>	<u>15</u>	5	3	2	4	<u>20</u>	<u>20</u>							3		12	
<i>Melanitta nigra</i>																<u>19</u>	
<i>Mergus albellus</i>	2	8	2	3	4	<u>15</u>	14						4	1		<u>18</u>	
<i>M. serrator</i>	8	2	1	1	4	<u>17</u>	<u>18</u>										
<i>M. merganser</i>	4		1	1	1	<u>15</u>	<u>15</u>										
<i>Tetrao urogallus</i>					2	7	11	8	5	12	2	<u>12</u>	<u>12</u>	3	4	13	
<i>Lagopus lagopus</i>		6	1	5	4	3	<u>19</u> т	<u>20</u>	9	10	<u>19</u>	<u>14</u>	<u>16</u>	11	<u>10</u>	<u>20</u>	<u>12</u>
<i>Circus cyaneus</i>	1	2	1		2	1	6	7	2	4	5	9	<u>13</u>	2	4	<u>16</u>	6
<i>Falco columbarius</i>	2	3	2	2		6	8	7	2	1	8	3	8	9	4	12	6
<i>Tringa glareola</i>	5	<u>15</u>	4	11	9	<u>18</u>	<u>19</u>	<u>17</u>	3	12	12	<u>14</u>	<u>16</u>	<u>16</u>	<u>11</u>	<u>20</u>	<u>15</u>
<i>T. nebularia</i>	8	6	4	4	5	<u>20</u>	<u>20</u>	5		2	5	8	<u>13</u>	7	4	<u>20</u>	<u>13</u>
<i>Actitis hypoleucos</i>	<u>15</u>			4	9	<u>19</u>	<u>20</u>										
<i>Xenus cinereus</i>	<u>15</u>	1		2	3	<u>19</u>	<u>20</u>										
<i>Gallinago gallinago</i>		<u>15</u>	4	6	7	<u>16</u>	14	6	7	5	7	7	<u>12</u>	<u>14</u>	<u>10</u>	<u>19</u>	7
<i>G. stenura</i>	4	<u>15</u>	3	<u>13</u>	11	<u>19</u>	<u>15</u>	1	9	4							
<i>Numenius phaeopus</i>													<u>16</u>	5	8	<u>20</u>	<u>15</u>
<i>Limosa limosa</i>													<u>14</u>	10	8	<u>18</u>	<u>12</u>
<i>Larus heuglini</i>						1	1						3	1		<u>20</u>	5
<i>L. canus</i>		2				1	2						<u>16</u>	6	7	<u>20</u>	<u>15</u>
<i>Sterna paradisaea</i>													6	2	1	<u>20</u>	6
<i>Cuculus canorus</i>	<u>14</u>	<u>16</u>	10	<u>14</u>	11	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>19</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>19</u>	10	<u>12</u>	10	9	4	

Продолжение таблицы 11

Вид	Пойма							Терраса			Моховое болото		Край тундры			Тундра	
	1	4	5	7	9	8	2	6	3	10	12	11	15	16	17	13	14
<i>Picoides tridactylus</i>	4	3		1	2	10	<u>16</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	2	12				1		
<i>A. hodgsoni</i>		3	4	3	4	1	<u>18</u> Т	<u>19</u>		10	8	6	1				
<i>Anthus pratensis</i>								1				4	<u>16</u>	6	<u>10</u>	<u>20</u>	<u>15</u>
<i>M. flava</i>		3						5			1	2	<u>16</u>	7	8	<u>20</u>	<u>14</u>
<i>Motacilla alba</i>	10	2	3	6	10	<u>20</u>	<u>20</u>			3	3						
<i>Perisoreus infaustus</i>			1	2	2	1	<u>17</u> Т	<u>17</u>		6	12	9	6	1			
<i>Pica pica</i>	<u>12</u>	2				<u>15</u>	14	7	2		4	1				1	
<i>Corvus cornix</i>	9	<u>19</u>	9	<u>15</u>	8	<u>19</u>	<u>19</u>	14	6	8	11	10	<u>14</u>	8	3	<u>16</u>	7
<i>Bombicilla garrulus</i>		6	2	7	10	13	<u>17</u>	13	6	10	9	6	3	3	1	2	
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	1	3	1		6	11	13			2	1			1		3	1
<i>Sylvia curruca</i>	1	2	3		1	<u>17</u>	14		1	2	3			1			
<i>Phylloscopus trochilus</i>	9	<u>18</u>	<u>13</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>15</u>	<u>14</u>	<u>19</u>	<u>13</u>	<u>15</u>	<u>16</u>	6	<u>19</u>	9
<i>Ph. collybita</i>	6	8	6	4	7	<u>20</u>	<u>18</u>	11	6	4	12						
<i>Ph. borealis</i>	6	6	8	8	11	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>17</u>	6	4	6	2	1	
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	5			3	1	10	12	2	2		4						
<i>Tarsiger cyanurus</i>	2	1			2	9	<u>17</u>	11	2	5	7	3					
<i>Luscinia svecica</i>	3	12	2	7	<u>13</u>	<u>16</u>	<u>19</u>	6	1	4	<u>15</u>	6	<u>15</u>	<u>15</u>	7	<u>20</u>	10
<i>Turdus atrogularis</i>	1	2	2	2	3	13	<u>18</u>	12	9	2	3	1					
<i>T. pilaris</i>	7	3	3	1	2	<u>18</u>	<u>17</u>	3	3	2	9	3	6	8	3	3	
<i>T. iliacus</i>	<u>13</u>	4	10	8	11	<u>20</u>	<u>18</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>19</u>	8	8	12	8	5	
<i>Parus montanus</i>	3	2	2	1	2	<u>16</u>	12				2						
<i>P. cinctus</i>					1		<u>19</u> Т	<u>18</u>		8	<u>16</u>		6	2			
<i>Fringilla montifringilla</i>	<u>15</u>	9	<u>13</u>	<u>13</u>	<u>12</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>15</u>	<u>15</u>	<u>18</u>	10	10	<u>13</u>	6	6	
<i>Acanthis flammea</i>	5	7	4	4	10	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>19</u>	2	11	13	6	<u>12</u>	12	2	11	1
<i>Pinicola enucleator</i>	1				1	10	14	13	3	5	10	2					
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2	1		3	1	13	14	5	6	2	6	1					
<i>Emberiza schoeniclus</i>	3	5		3	6	14	<u>16</u>	2		4	4	1	9	<u>15</u>	2	<u>18</u>	4
<i>E. pusilla</i>	8	<u>18</u>	<u>14</u>	<u>13</u>	<u>15</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	<u>20</u>	8	<u>17</u>	<u>19</u>	<u>16</u>	<u>14</u>	<u>17</u>	8	<u>20</u>	4

Сравнение группировок по набору «константных» видов подтверждает картину соответствия по общему числу видов (табл. 12).

Таблица 12 – Соответствие сообществ по набору «константных» видов (в скобках величина  $I_{SZS}$  при  $p \leq 0,05$ )

1 → 2 и 8 (0,92)	3 → 2 и 8 (1)	14 → 13 (1) и 15 (0,90)
4 → 2 и 8 (1)	5 → 2 и 8 (1)	15 → 13 (0,86)
6 → 2 (1)	7 → 2, 8 и 9 (1)	17 → 13 (1)
8 → 2 (0,93)	9 → 2 (1) и 8 (0,92)	16 → 2 и 13 (1)
10 → 2 и 6 (1)	12 → 2 и 6 (1)	

Если принять во внимание местоположение группировок и разделить в группировке 2 (занимающей берег, склон и часть террасы) виды, встречающиеся только в пойме и только на террасе (обозначены буквой «т» в таблице 11), то характерный набор регулярно встречающихся видов можно выделить только для трех участков местности: поймы, террасы и «тундры» (табл. 13). Соответствующее число «эндемиков»: для поймы – 12, террасы – 3, «тундры» – 14.

Таблица 13 – Набор характерных («эндемичных») видов для сообществ (№№1-17) на стационаре «Войкар»

Вид	Пойма						Терраса			Моховое болото			Край тундры			Тундра	
	1	4	5	7	9	8	2	6	3	10	12	11	15	16	17	13	14
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>						+											
Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i>						+											
Сорока <i>Pica pica</i>	+					+											
Гоголь <i>Vesperhala clangula</i>	+					+	+										
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	+					+	+										
Мордунка <i>Xenus cinereus</i>	+					+	+										
Азиатский бекас <i>Gallinago stenura</i>		+		+	+	+	+										
Средний крохаль <i>Mergus serrator</i>						+	+										
Большой крохаль <i>M. merganser</i>						+	+										
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>						+	+										

Продолжение таблицы 13

Вид	Пойма						Терраса			Моховое болото			Край тундры			Тундра	
	1	4	5	7	9	8	2	6	3	10	12	11	15	16	17	13	14
Рябинник <i>Turdus pilaris</i>						+	+										
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>						+	+										
Свиристель <i>Bombicilla garrulus</i>							+										
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>							+										
Темнозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>							+										
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>							+	+	+								
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>							+	+									
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i>							+	+									
Сероголовая гаичка <i>Parus cinctus</i>							+	+			+						
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i>													+			+	
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i>													+			+	+
Большой кроншнеп <i>Limosa limosa</i>													+			+	+
Сизая чайка <i>Larus canus</i>													+			+	+
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>													+			+	+
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>													+			+	+
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>																+	
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>																+	
Широконоска <i>Anas clypeata</i>																+	
Хохлатая черныш <i>Aythya fuligula</i>																+	
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>																+	
Синьга <i>Melanitta nigra</i>																+	
Восточная клуша <i>Larus heuglini</i>																+	
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>																+	

Удаленные от поймы группировки облесенных моховых болот, а также расположенные на границе леса и тундры, не имеют видов, свойственных исключительно им.



#### 4.2.4. Доминирующие виды

На стационаре «Войкар» 21 вид имеют относительно высокую численность (приложение 2). Анализ общей структуры доминирования в разных частях площадки показывает, что в пойме, на террасе и в тундре средняя доля доминирующих видов составляла 42-44% (рис. 13).

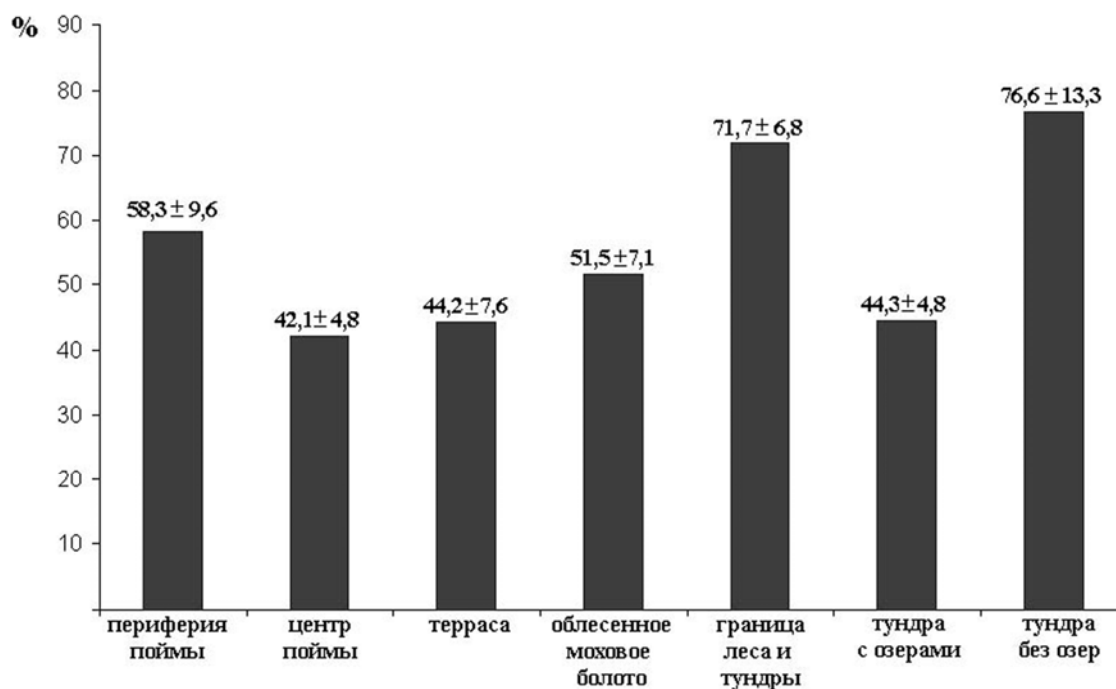


Рисунок 13. Средняя многолетняя доля видов с относительно высокой численностью в разных частях площадки «Войкар» (% ± SD)

При удалении от этих «центров» происходило обеднение видового состава за счет малочисленных птиц. Начали значимо преобладать многочисленные виды (табл. 14). На удалении от поймы (на границе леса и тундры и участках тундры без озер) их доля достигла в среднем 72-77%.

Таблица 14 – Значения T-критерия при последовательном парном сравнении средней доли видов с относительно высокой численностью на разных участках площадки «Войкар»

		Парные сравнения					
		Периферия поймы – центральная часть поймы	Центральная часть поймы – терраса	Терраса – облесенные моховые болота	Облесенные моховые болота – граница леса и тундры	Граница леса и тундры – тундра с озерами	Тундра с озерами – тундра без озер
T		6,38	0,98	2,99	8,67	13,86	9,78
p		<0,00001	0,34	0,005	<0,00001	<0,00001	<0,00001

#### 4.2.5. Откуда виды в группировках

Распределение видов по группам, отражающим их связь с прилегающими районами, представлено в приложении 3. Рассмотрели характер приуроченности видов из этих групп к различным частям площадки: пойме, террасе (с облесенными моховыми болотами) и тундре. Приуроченность оценивали по критерию знаков при уровне значимости  $p \leq 0,05$ . Например, постоянно встречающийся вид (20 лет) считали приуроченным к определенной части пространства, если присутствие его здесь было 15 и более раз, а вид, отмеченный 10 лет, соответственно, 9 раз. В том случае, когда отсутствовала четкая (достоверно значимая) приуроченность, вид относили и к той, и к другой частям площадки. Результаты представлены в таблице А.4 приложения А.

По соотношению рассматриваемых групп (рис. 14) прослеживались следующие особенности населения птиц в различных частях площадки: в пойме преобладали южные виды, на террасе и облесенных болотах велика была доля восточных и местных (северотаежных) видов, в тундре – северных и характерных для поймы Оби. Однако значимые отличия наблюдались только между тундровой и облесенной частями (табл. 15).



Рисунок 14. Соотношение различных групп в видовом составе населения птиц в различных частях площадки «Войкар»: С – северные виды, Ю – южные виды, В – восточные виды, М – местные виды, ПО – виды поймы Оби, Г – горные виды, Ш – широкораспространенные виды

Таблица 15 – Наличие значимых различий в видовом составе населения птиц в различных частях площадки «Войкар» при сравнении долей в соотношении групп по критерию Фишера (Урбах, 1963) (обозначение групп рис. 14)

Сравнение долей	Группы видов						
	С	Ю	В	М	ПО	Г	Ш
Пойма – терраса	–	–	–	–	–	–	–
Пойма – тундра	++	++	+	–	–	–	–
Терраса – тундра	++	++	++	–	++	–	–

Обозначения: – отсутствие различий, ++ существенные различия при  $p \leq 0,01$ ; + существенные различия при  $p \leq 0,05$

Таким образом, населения птиц в пойме, на террасе (с облесенными болотами) и тундре формируется за счет видов из разных районов, хотя население поймы и террасы, как принадлежащих лесной части площадки, в значительной степени сходно. Отличительной особенностью поймы является большое количество южных видов, что вполне согласуется с правилом географической изменчивости кружева ареала (Реймерс, 1994), согласно которому при продвижении к северу виды все больше становятся приуроченными к приречным, низменным участкам. На террасе и облесенных болотах наиболее хорошо были представлены таежные виды – восточные (сибирские) и местные, типичные для подзоны северной тайги.

В «тундре» велика была доля северных (тундровых) видов – почти все из них были сосредоточены именно здесь. Это совершенно естественно, учитывая правило соответствия вида и ценоза (Реймерс, 1994), когда в нехарактерной для вида географической обстановке он выбирает наиболее свойственное («родное») ему местообитание. Интересной особенностью населения «тундры» является также большое количество видов, характерных для обской поймы – водоплавающих и околоводных птиц, которые предпочитают селиться на заозеренных участках.

#### ***4.2.6. Изменчивость состава населения во времени***

Так как размер и пространственная конфигурация группировок постоянно менялись, для оценки вариабельности населения птиц в течение последовательного ряда лет наблюдений мы рассмотрели изменения

видового состава на стационарных участках сходного размера, расположенных на разном удалении от реки, а также изменчивость для всей поймы, террасы с моховыми болотами, «лесной» и «тундровой» частей.

Наиболее устойчивой (инвариантной) частью видового состава любой территории являются константные (регулярно встречающиеся) виды. В их число обычно входят и многочисленные виды, т.к. вероятность их присутствия всегда высока. В силу закономерной неравномерности распределения птиц большая часть видов лесного комплекса приурочена к пойме, а тундрового – к центральной заозеренной части. По мере удаления от реки и тундровых озер видовое разнообразие снижается (рис. 15).

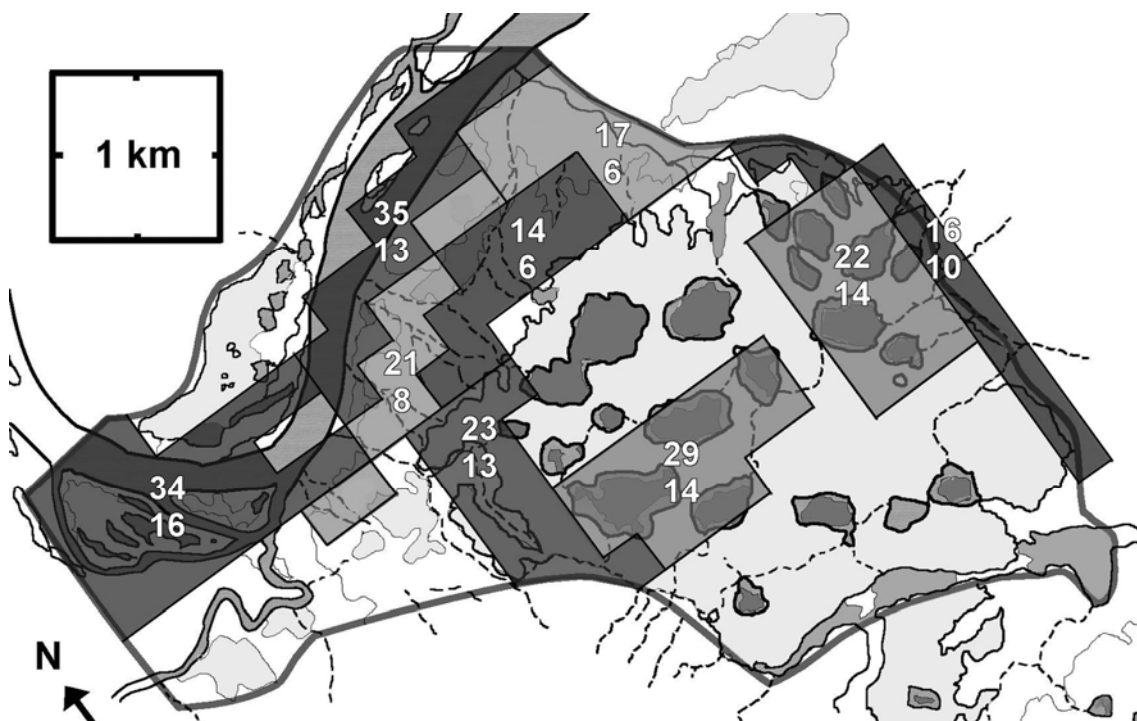


Рисунок 15. Число видов в разных частях площадки «Войкар» (вверху среднее многолетнее число видов, внизу число многочисленных видов)

Можно предположить, что с сокращением видового состава его вариабельность должна падать, т.к. остаются только константные и многочисленные виды. Однако этого не наблюдалось. Состав многовидовых образований был более устойчив: в лесном комплексе: из 19 последовательных сравнений ни разу не было существенных изменений видового состава; в тундре и пойме – только 3 (табл. 16). На всех остальных

рассматриваемых участках он существенно менялся, в меньшей степени – на участках поймы и в центральной части тундры, в большей – на удалении и от поймы и от тундры (участок 5).

Таблица 16 – Показатели изменчивости видового состава в течение последовательного ряда лет на различных участках местности рабочей площадки стационара «Войкар» ( $I_{CS}$  – индекс Чекановского-Сьеренсена при последовательном сравнении видового состава по годам)

№ участка	Среднее число видов	Средние значения $I_{CS}$	Коэффициент вариации $I_{CS}$	Число случаев существенного изменения видового состава ( $p \leq 0,05$ )
1	34	0,80	5,8	7
2	35	0,79	6,1	8
3	21	0,76	8,2	14
4	17	0,63	14,4	18
5	14	0,67	12,4	19
6	23	0,77	8,0	14
7	29	0,80	7,4	7
8	22	0,75	9,0	14
9	16	0,65	27,7	12
В целом:				
пойма	41	0,83	5,4	3
терраса и моховые болота	25	0,78	9,0	11
Комплексы в целом:				
лесной	49	0,87	4,6	0
тундровый	40	0,82	5,6	3

Отчетливо просматривалась зависимость изменчивости видового состава от числа видов, свойственная статистически детерминированным совокупностям, в которых те из них, где больше число элементов, менее подвержены случайным колебаниям.

С уменьшением видового разнообразия сокращается и число константных видов, в том числе и многочисленных. Наблюдалась прямая зависимость суммарного числа константных видов на участке от видового разнообразия (рис. 16). Но ежегодная их доля менялась иначе – по достижении видовым составом определенного объема (около 25-30 видов) при дальнейшем его росте доля константных видов менялась слабо и составляла около 65-70% (рис. 17).

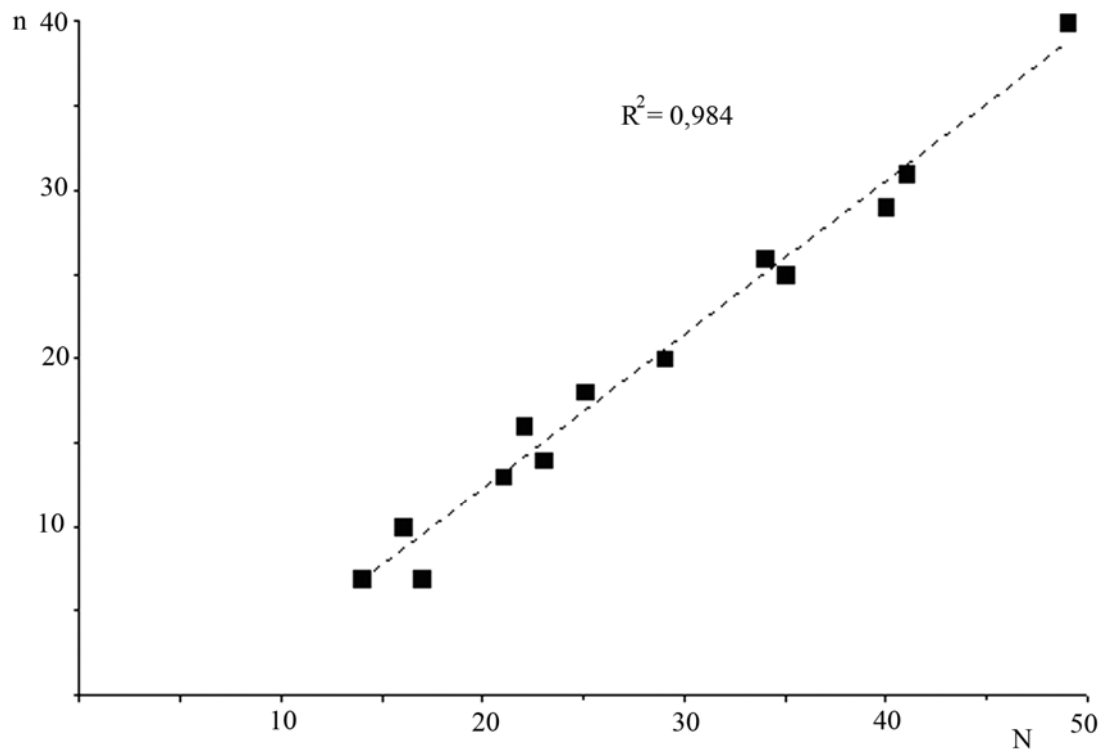


Рисунок 16 – Зависимость числа константных видов (n) от общего числа видов (N) на участках

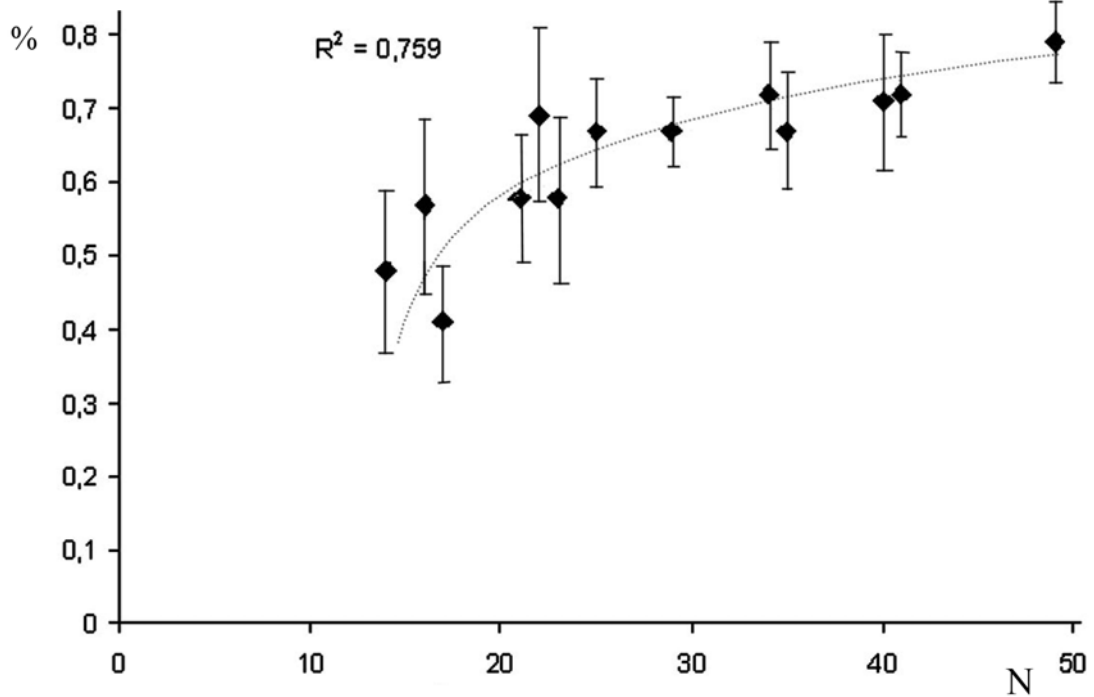


Рисунок 17. Зависимость средней ежегодной доли константных видов (%±SD) от числа видов на участках (N)

#### 4.2.7. Неполноченность группировок

Просматривая сводный видовой список какой-либо территории, обнаруживается, что в каждый момент времени он реализуется далеко не полностью. Оценку этой формы изменчивости мы проводили на тех же участках, на которых оценивали последовательную изменчивость за ряд лет. Уровень полночленности определяли отношением числа наличных видов к потенциальному (совокупному) их числу на данной территории за весь период исследований.

Оказалось, что хотя степень полночленности и зависит от размеров совокупного списка видов (рис. 18), но даже в крупных объектах (таких как вся пойма, терраса, или «тундра», или вся облесенная часть) потенциальный видовой состав реализовывался в среднем лишь на 50-60% (табл. 17).

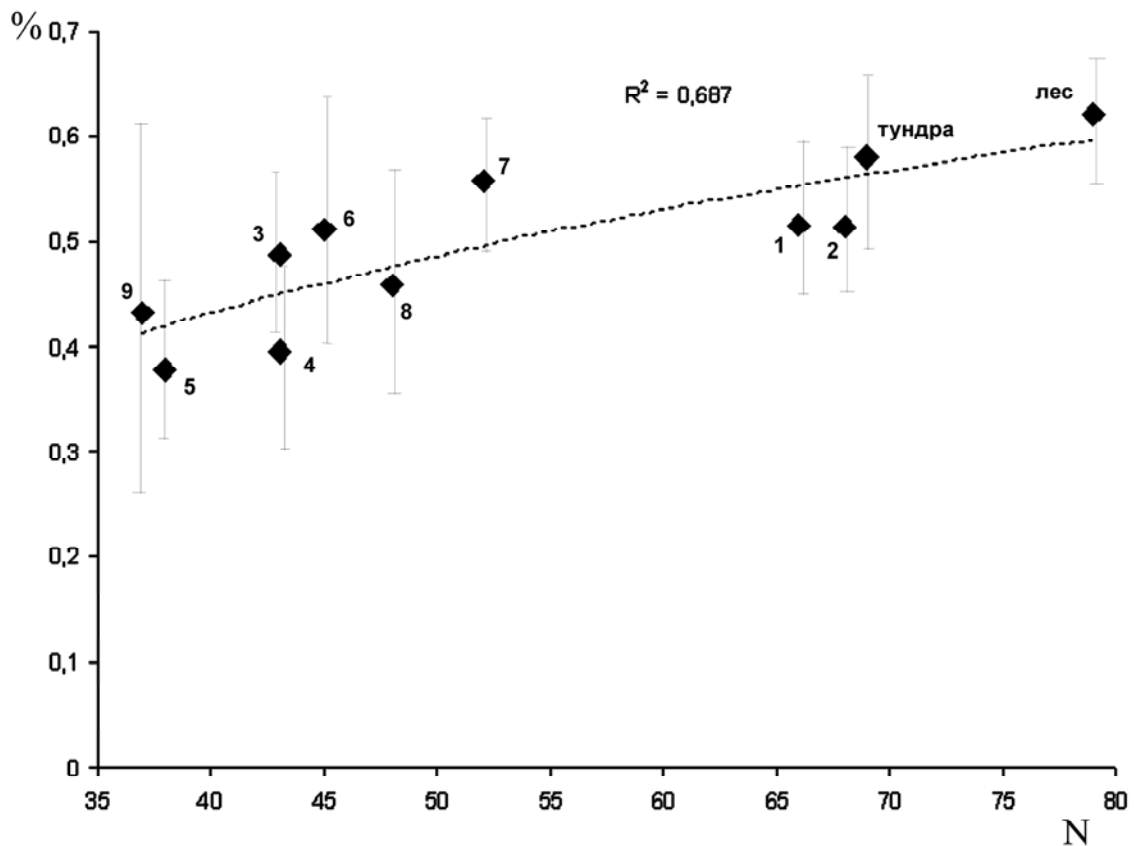


Рисунок 18. Зависимость степени полночленности (%  $\pm$  SD) от совокупного списка видов (N). Обозначения: цифрами – номера участков, лес – лесной комплекс в целом, тундра – тундровый комплекс в целом.

Таблица 17 – Степень полночленности в крупных частях площадки «Войкар»

	Части площадки		
	Пойма	Терраса и облесенные моховые болота	Тундра
Среднее отношение наличного числа видов к потенциальному $\pm$ SD	0,56 $\pm$ 0,06	0,54 $\pm$ 0,08	0,57 $\pm$ 0,09
Доля константных видов в потенциальном списке	0,43	0,38	0,42

### 4.3 Пространственная дифференциация населения птиц в пойме Оби

#### 4.3.1 Группировки видов и их локализация

На площадке «Васыпугор» было выявлено от 10 до 16 различных видовых группировок, существенно отличающихся между собой по составу (приложение 5). Размер и конфигурация их менялись, тем не менее, у десяти из них локализация на местности была выражена (рис. 19). Группировки были приурочены к разным высотно-экологическим уровням поймы (Петров, 1979), имеющим своеобразные типы растительности (Ильина, 1985; Никонова, Фамелис, 1992). Однако устойчивые (постоянные) границы между группировками на рубеже разных уровней поймы существовали лишь в отдельных местах. Наиболее четкими границы были вблизи крупных протоков вдоль их прирусловых грив (группировки №№ 1, 3, 6 на рис. 19). Полностью оконтуренными были группировки на останце надпойменной террасы. Вдоль узких грив по берегам мелких протоков, где местообитания среднего уровня со всех сторон окаймлены сорами, а также в пределах одного высотно-экологического уровня границы между группировками были плавающими.



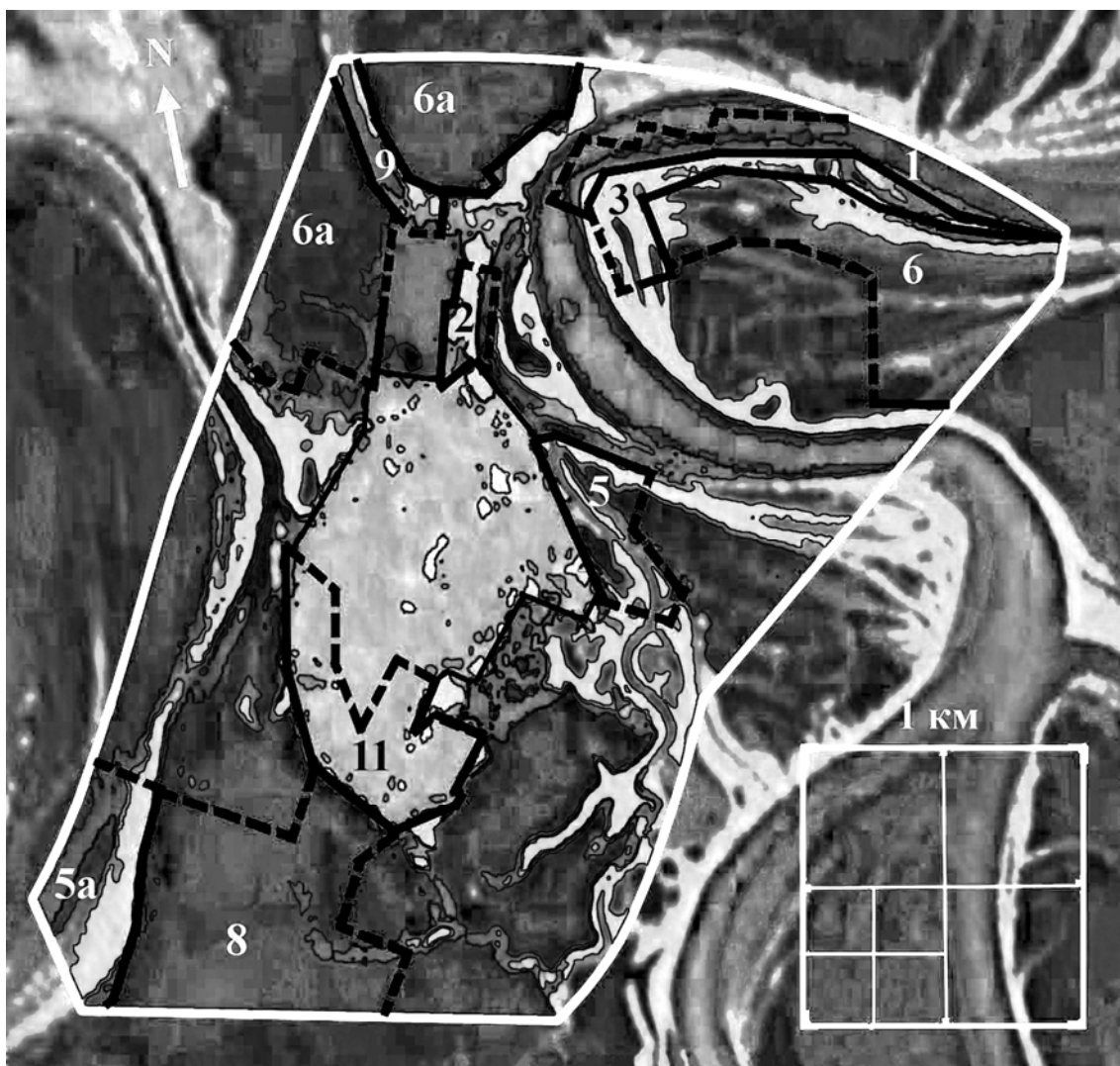


Рисунок 19. Локализация видовых группировок на площадке «Васыпугор» в пойме Оби (сплошная темная линия – постоянные границы группировок, пунктирная линия – меняющиеся границы)

#### 4.3.2 Характер соответствия группировок между собой

Направление и формы соответствия между группировками, построенные на основании высоких значений индексов Шимкевича-Симпсона ( $I_{Szs} \geq 0,9$ ) за ряд лет, представлены в виде графов на рис. 20. Видно, что узловые группировки (типа С и В) были расположены на разных высотно-экологических уровнях поймы: группировка №11 – на останце надпойменной террасы, №1 и №2 – на высоком уровне поймы, №5 – на среднем уровне. Среди группировок низкого уровня поймы не было, какой-то одной узловой группировки. Группировки, приуроченные к сора из разных частей площадки (№№5а, 6, 6а), периодически соответствовали

одна другой. Группировка №3, занимающая вейниковый луг с отдельными кучами ив, при достаточном количестве воды в пойме (2004 и 2005 гг.) соответствовала группировкам высокого уровня поймы, при относительно низкой водности имела самостоятельный характер (2008 г.), при очень низкой воде больше соответствовала группировкам среднего уровня. Группировка №9, расположенная по границе высокого и низкого уровня поймы (сырой кочкарник и ивняк закочкаренный), представляла собой пограничную и в разные годы больше соответствовала группировкам то одного, то другого уровня.

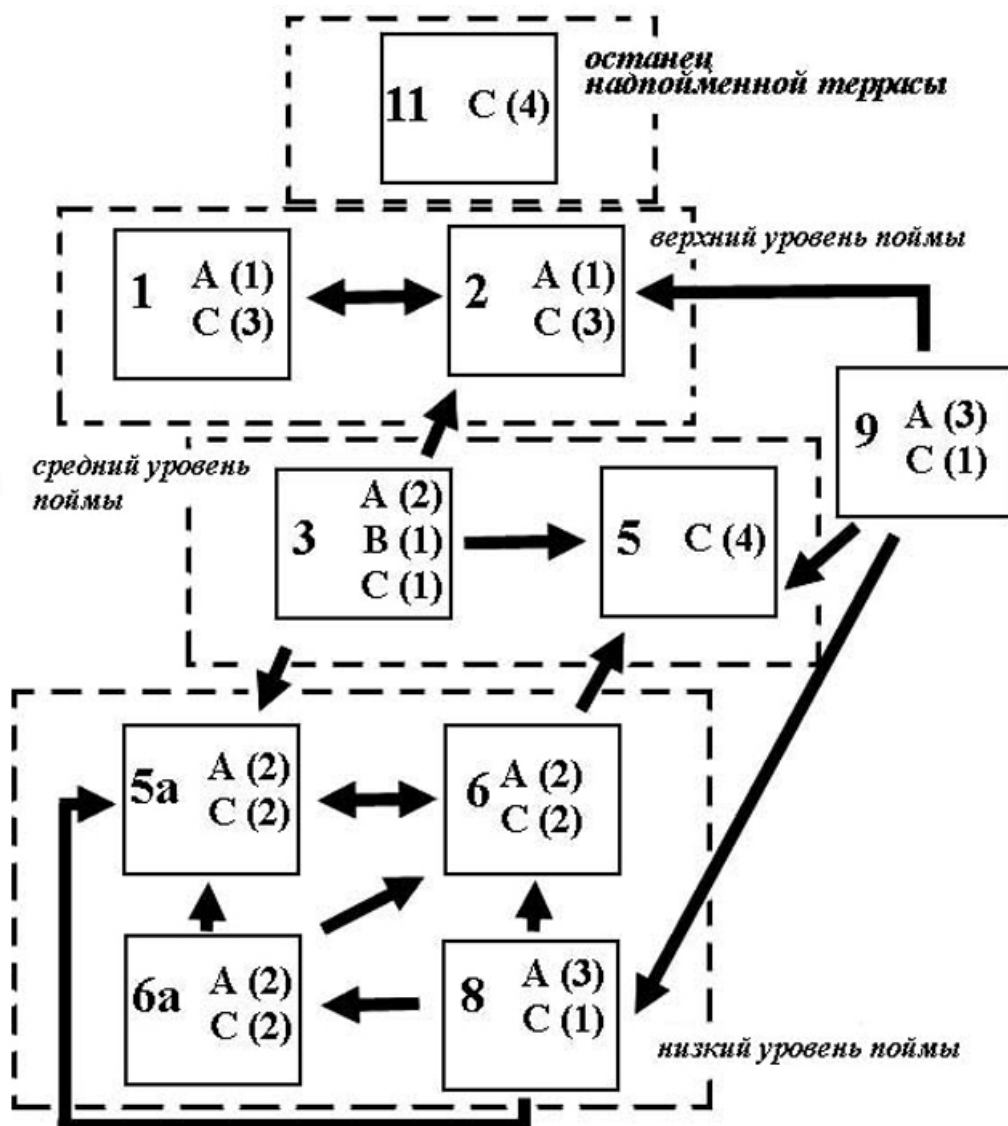


Рисунок 20. Направление и форма соответствия между группировками на площадке «Васыпугор» – пойма Оби (при  $I_{Szs} \geq 0,9$ ; А, В, С – типы группировок; в скобках – число случаев из 4 лет)

### *4.3.3. Характерные виды*

В районе Двубья регулярно встречается 44 вида птиц (Головатин, Пасхальный, 2000; Головатин и др., 2005; Головатин, 2006), из них на площадке «Васыпугор» – 40 (приложение 7). На основании постоянного присутствия этих видов в группировках разных высотно-экологических уровней поймы на площадке «Васыпугор» (приложение 8) и встречаемости в соответствующих местообитаниях в других пунктах Двубья (приложение 9) можно выделить 33, а на площадке «Васыпугор» – 36 константных видов (табл. 18).

Из этого набора характерные виды («эндемики»), т.е. свойственные исключительно одному конкретному уровню поймы или постоянно присутствующие только здесь, есть на останцах надпойменной террасы и в местообитаниях верхнего и низкого уровней: на лесных пугорах (останцы), в ивовых, ивово-березовых лесах и парковых ивняках по прирусловым гривам крупных протоков (верхний уровень), в сорах с озерами, кочкарными лугами и отдельными ивняками (низкий уровень). Наибольшее число характерных видов имеют группировки низкого уровня – 8 видов. На самом высоком уровне (останцы) – 5, на верхнем – лишь 3 «эндемичных» вида.

В местообитаниях среднего уровня, расположенных по небольшим гривам вдоль мелких протоков, в нижних частях склонов высоких грив и представляющих собой луга, сочетающиеся с небольшими участками парковых и кустарниковых ивняков, характерные виды отсутствуют. Здесь постоянно встречаются четыре вида, присутствующие также в местообитаниях низкого уровня (табл. 18). Из 40 видов, встречающихся на среднем уровне поймы (приложение 9), почти две трети (62,5%) составляли водные и околоводные птицы, еще 15% – многочисленные лесные. Среди константных видов доля водных или околоводных птиц была 82%. Т.е. группировки среднего уровня представляют собой конгломерат видов, характерных для других уровней, своего рода – пограничные группировки.

Таблица 18 – Константные виды для разных высотно-экологических уровней поймы Двубья (площадка «Васыпугор»): П – останец надпойменной террасы, 1 – верхний уровень, 2 – средний уровень, 3 – низкий уровень

Вид	Уровни поймы			
	П	1	2	3
Сорока <i>Pica pica</i>	+			
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	+			
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	+			
Горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	+			
Белобровик <i>T. iliacus</i>	+			
Мородунка <i>Xenus cinereus</i>		+		
Малый дятел <i>Dendrocopos minor</i>		+		
Мухоловка-пеструшка <i>Muscicapa hypoleuca</i>		+		
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>			+	+
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>			+	+
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>			+	+
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>				+
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>				+
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>				+
Луток <i>Mergus albellus</i>				+
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>				+
Малая чайка <i>L. minutus</i>				+
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>				+
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>				+
Свиязь <i>A. penelope</i>		+	+	+
Широконоска <i>A. slypeata</i>		+	+	+
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>		+	+	+
Кулик-сорока <i>Himantopus ostralegus</i>		+	+	+
Барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>		+	+	+
Камышовая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>		+	+	+
Серая ворона <i>Corvus cornix</i>	+	+	+	
Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	+	+	+	
Овсянка-крошка <i>E. pusilla</i>	+	+	+	
Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>	+	+		
Рябинник <i>T. pilaris</i>	+	+		
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	+		+	
Шилохвость <i>A. acuta</i>	+	+	+	+
Чирок-свистунок <i>A. crecca</i>	+	+	+	+
Фифи <i>Tringa glareola</i>	+	+	+	+
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	+	+	+	+
Вьюрок <i>F. montifringilla</i>	+	+	+	+

#### 4.3.4. Доминирующие виды

На основе численности птиц на площадке «Васыпугор» можно выделить 19 видов, имеющих относительно высокую численность в пойме Нижней Оби (приложение 10). Их средняя доля была наименьшей на останцах (43%), менее 50% – на низком уровне поймы (рис. 21). Большая часть многочисленных видов (63%) – это птицы, ведущие водный или околотоводный образ жизни. Практически все остальные (32%) – лесные виды, связанные с древостоями, и лишь один вид (5%) – мордунка приурочена к береговым валам протока.

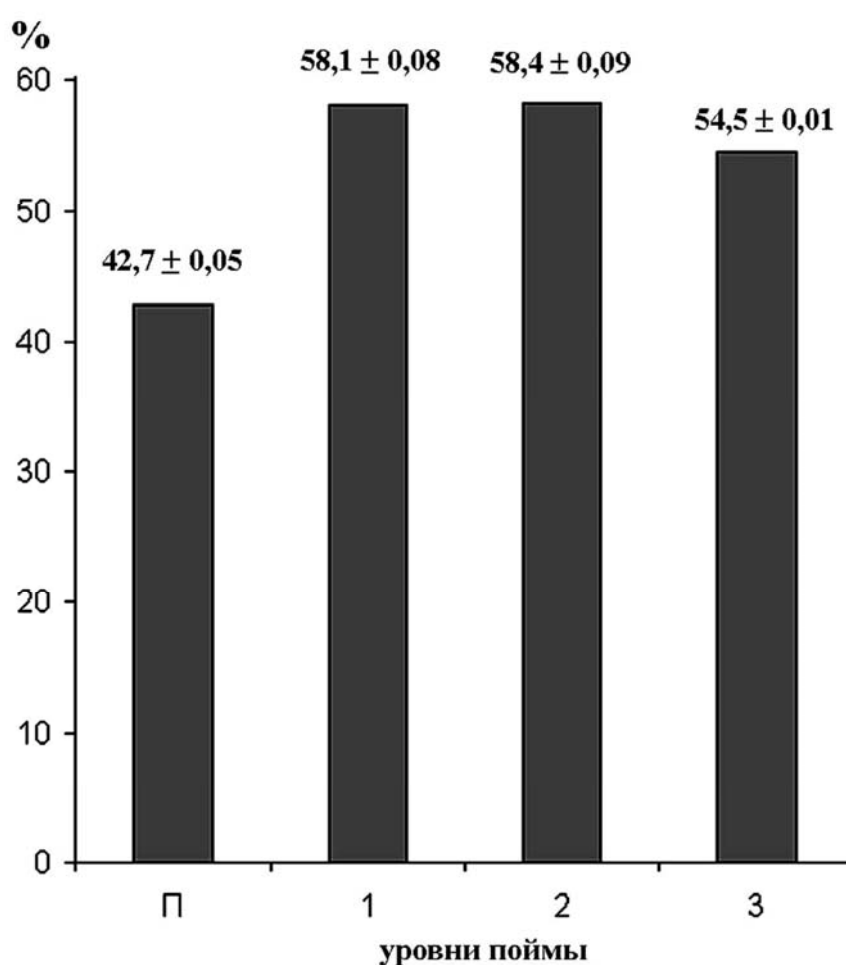


Рисунок 21. Средняя многолетняя доля видов с относительно высокой численностью на разных высотно-экологических уровнях поймы (% ± SD)

#### 4.3.5 Изменчивость видового состава населения птиц высотных уровней поймы Оби

Рассматривая изменчивость видового состава во времени, сравнили состав населения птиц каждого высотного уровня поймы на площадке «Васыпугор» за разные годы (приложение 7). Кроме того, оценили степень пространственной изменчивости видового состава населения одних и тех же уровней в разных частях Двубоья (приложение 8), а также полночленность их видового состава при реализации в разные годы (на площадке «Васыпугор») и в разных местах. Использовали критерий знаков и индекс Чекановского-Сьеренсена ( $I_{CS}$ ), который, как мы уже отмечали, удобен при сравнении потенциально равноценных списков видов, т.к. чувствителен к различиям списков по числу видов (Песенко, 1982).

Изменчивость видового состава во времени была высокой только на останце надпойменной террасы. На остальных высотных уровнях состав населения был практически постоянным, особенно на низком уровне поймы (табл. 19).

Таблица 19 – Значения индекса Чекановского-Сьеренсена при сравнении видового состава населения высотных уровней поймы на площадке «Васыпугор» в разные годы

Останец надпойменной террасы (24,5)				Верхний высотный уровень (27,8)		
Годы	2005	2008	2009	2005	2008	2009
2004	0,78	0,76	0,77	0,84**	0,81*	0,77
2005		0,86**	0,67		0,85**	0,74
2008			0,65			0,85**
Средний высотный уровень (30,3)				Низкий высотный уровень (33,3)		
2004	0,85**	0,79*	0,79*	0,81*	0,85**	0,82*
2005		0,79*	0,77		0,84**	0,81*
2008			0,84**			0,81*

Примечание: \* – достоверно значимое сходство при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$  (по критерию знаков); в скобках среднее многолетнее число видов

Учитывая то, что среднее многолетнее число видов при переходе от самого высокого (останец) до низкого уровня постепенно повышается,

подобный характер изменчивости выглядит как проявление уже отмеченной ранее зависимости, характерной для статистически детерминированных совокупностей – чем выше число элементов, слагающих совокупность, тем меньше ее вариабельность под действием случайных факторов. Связанная с этим прямая зависимость числа константных видов от видового разнообразия, отмеченная на «Войкаре», проявилась и здесь – на площадке «Васыпугор»: число видов, постоянно встречающихся на каждом отдельном уровне поймы, возрастало с увеличением среднего числа видов (рис. 22).

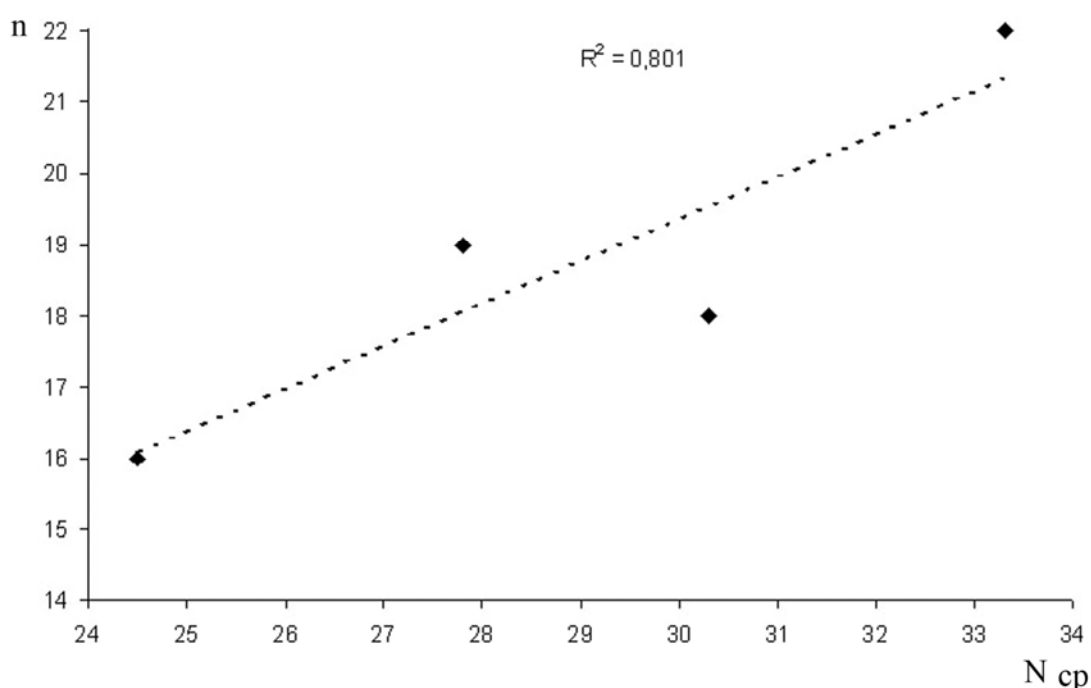


Рисунок 22. Зависимость числа константных видов (n) от среднего числа видов (N<sub>cp</sub>) на высотных уровнях поймы площадки «Васыпугор»: П – останец надпойменной террасы, 1 – верхний, 2 – средний, 3 – низкий

Территориальная изменчивость видового состава населения высотных уровней была значительной. В разных частях Двубья видовой состав населения одного и того же высотного уровня существенно различался (табл. 20). Исключение составил только низкий высотный уровень, где на некоторых площадках отмечено существенное сходство.

Таблица 20 – Значения индекса Чекановского-Сьеренсена при сравнении видового состава населения высотных уровней поймы в разных частях

Двуобья

Останцы	Площадки			Средний уровень	Площадки	
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор		Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	0,71	0,76	0,78	Васыпугор	0,72	0,62
Лапытлор		0,69	0,70	Сармлор		0,71
Сармлор			0,78			

Верхний уровень	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,77	0,71	0,71
Сармлор		0,76	0,71
Хотшашас			0,68

Низкий уровень	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,73	0,68	0,63	0,71	0,68
Лапытлор		0,86*	0,85*	0,84*	0,84*
Сармлор			0,83*	0,88**	0,88**
Варнгопугор				0,72	0,77
Хотшашас					0,86**

Обозначение: \* – достоверно значимое сходство при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$  (по критерию знаков)

Анализ такой формы изменчивости, как степень реализации потенциального видового состава показывает следующую закономерность: чем ниже высотный уровень поймы, тем полнее ежегодно реализуется видовой состав (табл. 21). Наиболее изменчив он на останцах надпойменных террас (самый высокий высотный уровень), представляющих собой участки лесной хвойной растительности, характерной для территории, окружающей пойму.

Таблица 21 – Ежегодное отношение наличного числа видов к потенциальному на разных высотных уровнях площадки «Васыпугор»

Год	Высотные уровни поймы			
	останец	верхний	средний	низкий
2004	0,522	0,756	0,756	0,872
2005	0,543	0,805	0,683	0,897
2008	0,565	0,634	0,732	0,821
2009	0,500	0,512	0,780	0,821
Среднее $\pm$ SD	0,533 $\pm$ 0,028	0,677 $\pm$ 0,131	0,738 $\pm$ 0,042	0,853 $\pm$ 0,038



Как показывают наблюдения лесоведов (Миронов, Агафонов, 1992) хвойные виды в пойме Оби встречаются только на незатапливаемых или затапливаемых эпизодически (на очень короткий срок) местах. На преобладающей территории, подвергающейся затоплению, даже периодическому, они, как правило, отсутствуют. Т.е. в пространстве типичного ландшафта поймы с ее сорами, болотами, протоками, лугами и ивняками останцы выглядят как чужеродные элементы. На этих изолированных друг от друга и от «материнской» территории островах леса велика роль случайности в появлении малочисленных видов. Поэтому высокая изменчивость видового состава останцов становится вполне понятной.

Так как относительно небольшие по площади останцы со всех сторон окружены большим пространством совершенно иной («чуждой») среды, вполне резонно полагать, что видовой состав на них должен формироваться в соответствии с законом Г.Ф. Хильми (1966), известным как закон обеднения разнородного живого вещества (биоты) в островных его сгущениях, или как принцип организационной деградации (Реймерс, 1994). Согласно этого закона видовой состав останцов должен быть более бедным по сравнению с исходным (материнским) набором видов, встречающихся на прилегающих к пойме Оби лесных территориях.

Для проверки этого положения в качестве такого материнского набора мы взяли список видов облесенной части стационара «Войкар», прибавив три вида (малого дятла, кедровку и мухоловку-пеструшку), которые на Войкаре не отмечены, но встречались в пойме Оби. Степень полночленности видового состава определяли через отношение числа наличных видов на останцах к потенциально возможному числу (75 видов). Ежегодно на останцах было реализовано лишь около трети этого состава (табл. 22).

Таблица 22 – Степень полночленности (n/N) видового состава останцов надпойменной террасы в пойме Оби

	Васыпугор				Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор
	2004	2005	2008	2009			
n/N	0,32	0,33	0,36	0,33	0,39	0,39	0,33

Сравнение усредненного показателя в пойме со средними многолетними значениями полночленности на облесенных участках стационара «Войкар» (табл. 17) показывает высокий уровень различий ( $t = 9,1-12,3$ ;  $p \leq 0,001$ ). То есть на каждом отдельном останце «материнский» (исходный) набор видов был реализован в меньшей степени, чем его ежегодная изменчивость на «материке». В то же время суммарно за ряд лет на одном останце или в целом на всех останцах реализуется примерно такое же число материнского набора видов, как это ежегодно случается на самом материке: за 4 года на останце «Васыпугор» – 52%, а на всех рассмотренных останцах вместе – 61,3% (для сравнения средний ежегодный уровень полночленности облесенной территории на площадке «Войкар» – 50-60%).

Следовательно, можно сказать, что видовой состав каждого отдельного останца действительно беднее по сравнению с окружающей пойму облесенной территорией, но общий состав птиц на всех останцах достаточно близко соответствует «материнскому» набору видов прилегающих к пойме лесных территорий и сопоставим со средним ежегодным уровнем реализации последнего. При этом целый ряд видов, регулярно встречающихся на «материке», в пойме на останцах либо отсутствует (гоголь, глухарь, дербник, зеленый конек, кукушка, синехвостка, щур), либо встречается крайне редко (большой улит, перевозчик, азиатский бекас, темнозобый дрозд, сероголовая гаичка).

#### **4.3.6. Откуда виды в группировках поймы Оби**

Все виды Двубо́ья разделили на несколько групп по степени связи с прилегающими районами, аналогично делению на стационаре «Войкар» (приложение 11). Соотношение этих групп в разных частях поймы Оби представлено на рисунке 23. Для одного и того же высотного уровня поймы оно было очень сходным (приложение 12). Существовали лишь небольшие различия, связанные с отсутствием восточных видов на останцах на площадках «Сармлор» и «Варнгопугор», а также с относительно большей долей обских видов на низком уровне поймы на площадке «Варнгопугор» по сравнению с «Васыпугором».

В первом случае различия, по всей видимости, обусловлены случайными факторами, т.к. все три восточных вида встречаются в пойме нерегулярно и в очень небольшом числе (приложения 6 и 10), Вероятность их появления не велика, поэтому неудивительно, что они отсутствуют в некоторых местах. Во втором случае различия обусловлены методической причиной. Для площадки «Васыпугор» был использован совокупный набор видов, встреченных здесь за 4 года исследований. Поэтому доля местных видов, связанных с поймой Оби, оказалась несколько заниженной из-за общего большого количества видов. Если рассматривать ежегодную долю «пойменных» видов, она была выше – от 40 до 43,8%, и не отличалась значительно от таковой на площадке «Варнгопугор».

При сравнении разных высотных уровней в пределах одной площадки наблюдаются существенные отличия по соотношению групп, хотя на соседних уровнях поймы оно в значительной степени сходно, что очевидно отражает определенное сходство видового состава. Основные различия касаются южных и местных (обских) видов (приложение 13). Значительная доля первых (31-44%) характерна для останцов, на более низких уровнях поймы она снижается, а обских видов, соответственно, растет (до 35-65%). И это неудивительно, если принять во внимание, что большая часть южных видов (17 из 20) – птицы, связанные с древостоями

(приложение 11). С юга по пойме проникают, главным образом, именно они.

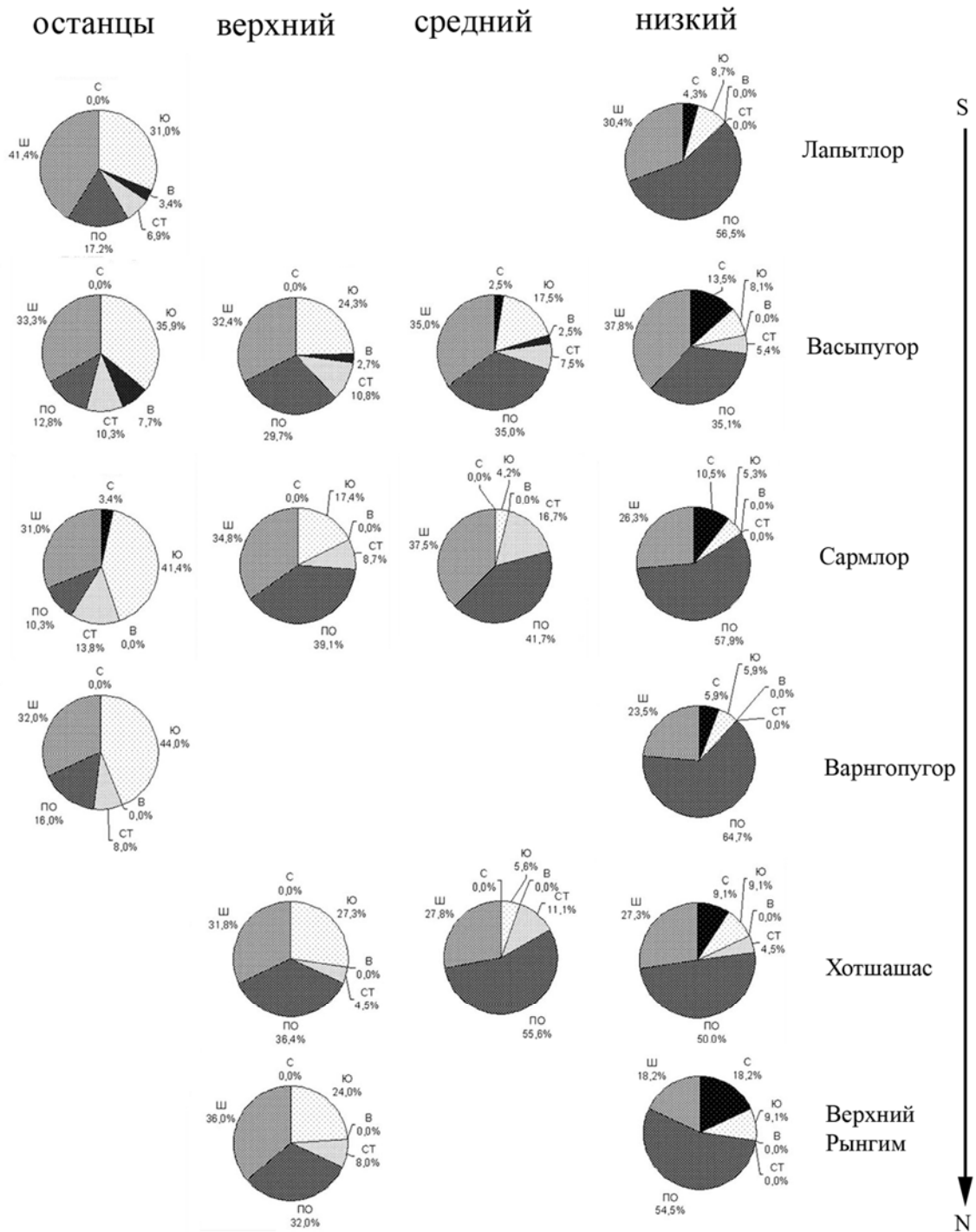


Рисунок 23. Соотношение различных групп в видовом составе населения птиц разных высотных уровней поймы (останцы, верхний, средний, низкий) в разных частях Двубья

Характерной особенностью низкого уровня поймы является наличие северных видов – обитателей открытых пространств, которые составляли в разных местах от 4 до 18%. Среди них из семи видов, проникающих в пойму Оби, 6 – водные и околоводные птицы. Один вид – краснозобая гагара была встречена на небольшом озере на останце на площадке Сармлор (Головатин, Пасхальный, 2008), остальные – исключительно среди озер, соров и болот низкого уровня. Даже мохноногий канюк найден гнездящимся в 2009 г. на семиметровой иве посреди сора на площадке «Верхний Рынгим» (Головатин и др., 2009).

#### **4.4 Пространственная дифференциация населения птиц Полярного Урала**

##### ***4.4.1 Группировки видов и их локализация***

В разных частях Полярного Урала на рабочих площадках было выявлено от 7 до 10 различных видовых группировок, существенно отличающихся между собой по составу (рис. 24). Группировки имели преимущественно топографическую приуроченность: к верхнему высотному уровню (поднятиям, выровненным участкам на вершинах, ложбинам), к склонам гор и распадкам, к долинам рек и между хребтами. Границы между ними возникали там, где происходила резкая смена рельефа. Например, по краю плосковершинных или наклонных поднятий, при переходе их на крутые склоны и далее в долины. Смена состава растительности при этом имела значение только при наличии крупных массивов древостоев или кустарников. В случае, когда кустарники или деревья произрастали в виде вкраплений на открытых местах или, наоборот, когда открытые биотопы встречались небольшими пятнами среди массивов древостоя или кустарников, вся эта территория была занята одной группировкой.

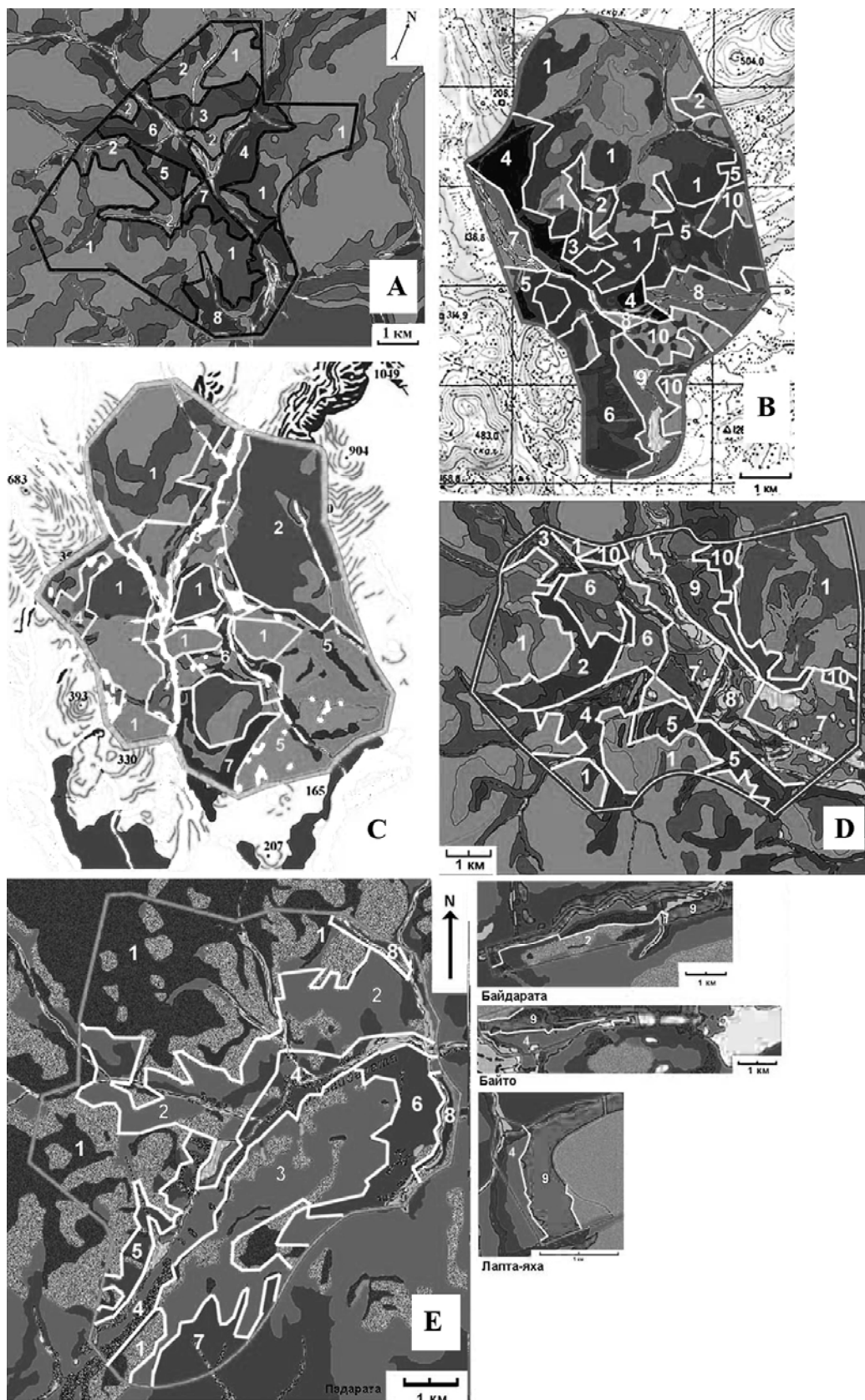


Рисунок 24. Локализация видовых группировок на различных площадках Полярного Урала: А – «Мокрая Сыня», В – «Погурей», С – «Левая Пайера», D – «Лонготъеган», E – «Пэдарата»

Менее всего население было дифференцировано на верхнем высотном ярусе. Здесь существовала, главным образом, одна группировка, что связано с небольшим числом видов на больших высотах. Лишь на площадке «Левая Пайера» на уступе г. Верхняя Левая Пайера на высоте 600-800 м н.у.м. из-за присутствия двух тундровых видов, распространенных в долинах (среднего кроншнепа и подорожника) была выделена еще одна отдельная группировка.

На склонах, включая распадки с небольшими ручьями, было от двух до пяти группировок, в горных долинах – 3-4. В речных долинах отдельные группировки существовали в верховьях рек и ниже по течению в зависимости от характера течения и структуры поймы. Подобное наблюдалось на всех площадках: группировки №№4, 6 и 8 – на «Мокрой Сыне», №4 и №8 – на «Погурее», №3 и №5 – на «Левой Пайере», №7 и №8 – на «Лонготъегане», №4 и №9 – на «Пэдарате» и «Байдарате». В озерных комплексах и на заболоченных пространствах, как правило, существовала самостоятельная группировка.

#### ***4.4.2 Характер соответствия группировок между собой***

Направление и формы соответствия между группировками, построенные на основании высоких значений индексов Шимкевича-Симпсона ( $I_{Szs}$ ), представлены в виде графов на рисунке 25. Количество группировок, которым соответствуют другие меньшего размера или которые представляют собой отдельный набор видов (тип С – разд. 4.2.2), составляет на разных площадках от 3 до 8. Самостоятельные группировки существовали на вершинах и выровненных участках верхнего высотного уровня (№1 на рис. 24), на пологих склонах или террасах долин (№2 на «М. Сыне» и «Погурее», №6 – на «Лонготъегане»), в открытых заболоченных долинах, на склонах с кустарниками и деревьями, на севере Полярного Урала (площадка «Пэдарата») – в древостоях.

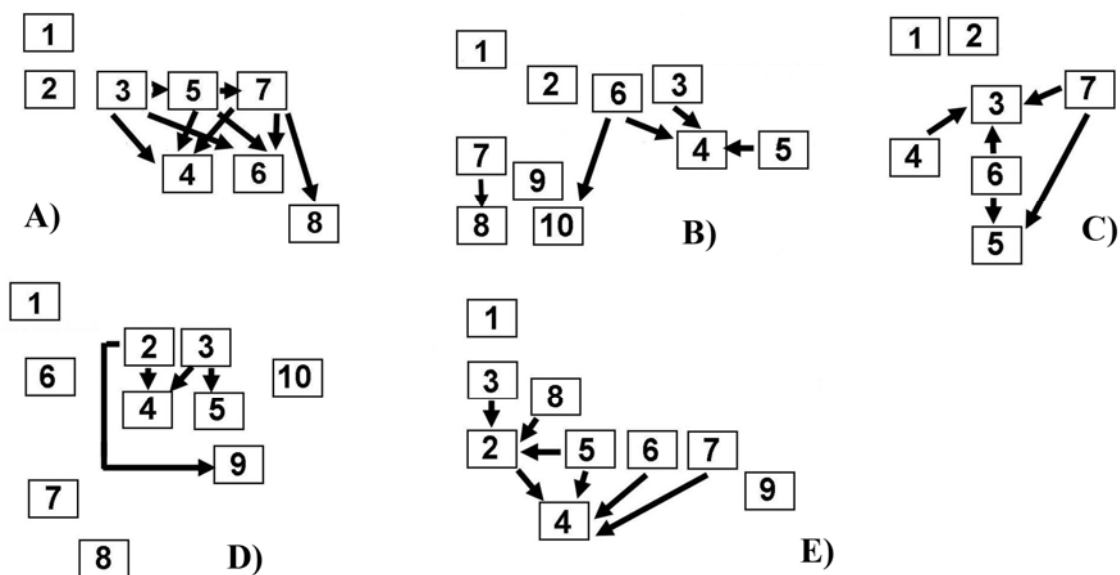


Рисунок 25. Направление и форма соответствия между группировками на Полярном Урале (при  $I_{Szs} \geq 0,9$ ) на площадках А – «Мокрая Сыня», В – «Погурей», С – «Левая Пайера», D – «Лонготъеган», Е – «Пэдарата». Номера группировок соответствуют рис. 24.

#### 4.4.3 Характерные виды

Всего на Полярном Урале было зафиксировано 116 видов птиц (Головатин, Пасхальный, 2005а), из них установлено или очень вероятно гнездование 94 (приложение 14). На рабочих площадках был представлен 71 вид (приложение 15), на каждой от 29 («Мокрая Сыня») до 54 видов («Лонготъеган»).

Согласно орнитофаунистического районирования Полярный Урал делится на две области, имеющие значимые фаунистические различия – южную и северную (Головатин, Пасхальный, 2005а). Внутри них, в разных районах, существенные фаунистические различия отсутствуют. Граница между областями проходит по долине р. Собь.

Выделение характерных видов в горах Полярного Урала затруднено. Во-первых, из-за малочисленности целого ряда видов, проникающих в горы, и, соответственно, высокой изменчивости их распределения. Во-вторых, для выделения характерных видов узловых группировок на наших площадках мы не можем воспользоваться критерием регулярности их



присутствия в течение ряда лет, т.к. на каждой площадке были проведены однолетние исследования. Поэтому используем другой критерий: в качестве характерных видов принимаем такие, которые встречаются в типичном для узловых группировок ландшафтном выделе во всех районах соответствующих областей или на всей территории горной страны (приложение 16). Определение типичного ландшафтного выдела в известной мере условно, т.к. из-за высокой расчлененности ландшафта в горах наблюдается сочетание различных пятен биотопов. Кроме того, для большей объективности в выборе характерных видов мы используем не только данные, полученные на наших рабочих площадках, но и за их пределами в данном районе (Головатин, Пасхальный, 2005а). Ряд видов, несмотря на присутствие их во всех районах Полярного Урала, не могут быть отнесены к разряду характерных из-за нерегулярного гнездования, связанного с обилием грызунов. Это такие виды, как полевой лунь, зимняк, болотная сова.

На верхнем высотном уровне ( $\geq 400$  м н.у.м.) самыми распространенными элементами ландшафта являются нагромождения камней в виде каменистых россыпей (курумников) и каменистые горные тундры. Первые встречаются на сильно наклонных, вторые – на пологих и плоских поверхностях, где накапливается мелкий обломочный материал. Местами каменистые тундры представлены пятнистыми щебнистыми тундрами с признаками морозного выветривания. На вогнутых участках поверхности, где происходит застаивание влаги, формируются сравнительно небольшие пятна травяно-моховых тундр, с почти сплошным покровом мхов и травянистых растений.

Среди развалов камней, на скалах и в каменистых тундрах способны обитать немногие птицы. Поэтому население группировок этого высотного уровня складывается из небольшого набора видов. Константными являются в первую очередь такие «горные» виды, как тундряная куропатка, хрустан, каменка и пуночка, а также вездесущий луговой конек (табл. 23). В северных районах на выходах скал гнездится рябинник. Однако только

первые четыре вида являются характерными, т.е. регулярно встречаются именно в данных группировках. Луговой конек широко распространен в горах и является постоянным представителем практически всех группировок, рябинник обычно гнездится в древостоях. Тундрная куропатка и каменка также были отмечены на разных высотах, местами даже в долинах, но встречались там не так регулярно, как в каменистых тундрах.

Таблица 23 – Набор константных видов в группировках рабочих площадок на Полярном Урале

Площадки	Группировки высотных уровней					
	верхнего	среднего		нижнего		
		открыт.	кустарн.	открыт.	кустарн.	лес
М.Сыня	1	2	3, 5, 7	6	4, 6	8
Погурей	1	2	3, 6	7-10	--	4, 5
Л.Пайера	1, 2	--	7	3-6	5, 7	--
Лонготъеган	1	6	2-5	7, 8	9	10
Пэдарата	1	2, 3, 8	5-7	4	4	9
Набор видов	тундрная куропатка	золотистая ржанка	весничка	фифи	луговой конек	дербник
	хрустан	луговой конек	таловка	луговой конек	весничка	сибирская завирушка
	луговой конек	овсянка-крошка	варакушка	весничка	таловка	весничка
	каменка	весничка <sup>10</sup>	чететка	варакушка	варакушка	таловка
	пуночка	фифи <sup>c</sup>	овсянка-крошка	свистунок <sup>c</sup>	белобровик	рябинник
	рябинник <sup>c</sup>	краснозобый конек <sup>c</sup>	рябинник <sup>10</sup>	морянка <sup>c</sup>	чететка	белобровик
		белая трясогузка <sup>c</sup>	белобровик <sup>c</sup>	длинноносый крохаль <sup>c</sup>	вьюрок	чететка
		каменка <sup>c</sup>		бекас <sup>c</sup>	овсянка-крошка	вьюрок
				восточная клуша <sup>c</sup>	рябинник <sup>10</sup>	овсянка-крошка
				сизая чайка <sup>c</sup>	дербник <sup>c</sup>	варакушка <sup>10</sup>
				полярная крачка <sup>c</sup>	белая трясогузка <sup>c</sup>	ворона <sup>c</sup>
				краснозобый конек <sup>c</sup>		теньковка <sup>c</sup>
					зарничка <sup>c</sup>	
% ± SD	59,3±3,2	53,6±19,7	54,2±12,7	28,3±8,1	57,0±10,4	65,5±15,2

Примечание: На юге Полярного Урала средний кроншнеп обычен в открытых долинах в районе Погурей илевой Пайеры. Обозначения: открыт. – преимущественно с открытыми местообитаниями, кустарн. – в сочетаниях с зарослями кустарников, лес – в сочетании с древостоями, в том числе, расположенными на склонах долины; цифры, указывающие номера группировок – по рис. 3.25 и 3.27; <sup>10</sup> – только в южных районах, <sup>c</sup> – только в северных районах

На более низких высотах на пологих склонах долин и их платообразных террасах наиболее распространены травянистые тундры и

луга, которые на выровненных увлажненных участках переходят в травяно-моховую тундру. По их периферии и на небольших возвышениях встречаются каменистые тундры. В группировках открытых местообитаний этого высотного яруса константными видами являются золотистая ржанка, луговой конек, овсянка-крошка, в южных районах – также весничка, в северных – фифи, краснозобый конек, белая трясогузка и каменка. Однако ни один из них не может быть назван характерным, т.к. все они регулярно встречаются и в других высотных ярусах.

Может показаться, что золотистая ржанка подходит в качестве характерного вида пологих склонов и высоких террас, т.к. в горах она охотно селится на поднятиях и террасах, расположенных над лесом или кустарником, главное, чтобы место представляло собой плоскую равнину или широкую ложбину, занятую либо моховой, либо каменистой тундрой с пятнами моховой. Однако подобно луговому коньку этот вид, распространен в горах очень широко как на поднятиях, так и в долинах при условии наличия подходящих местообитаний, и потому не может быть характерным видом ни для одного высотного яруса.

Кустарниковые заросли на склонах распространены на относительно дренированных участках. На выровненных пологих местах встречаются низкорослые кустарники (кустарниковая тундра) – ерниковые и ивняково-ерниковые, у ложбин стока – ивняки. С одной стороны, это биотоп открытого типа, с другой напоминает заросли высоких кустарников. Сюда проникают как обитатели открытых долин, так и кустарниковые виды. Но среди последних преимущественно те, которые способны далеко удаляться за пределы обширных зарослей кустарников и заселяющие, как правило, их опушки, отдельные кусты или разреженные заросли. Характерными, или специфичными для низкорослых кустарниковых группировок можно назвать азиатского бекаса и полярную овсянку. Но на Полярном Урале они крайне малочисленны, встречаются спорадично как на выровненных частях склонов, так и в долинах. Поэтому могут определять типичные черты

группировки только в тех местах, где кустарниковые тундры занимают значительные площади.

Большую часть долин, в том числе и депрессии между Большим и Лесным Уралом в южной части Полярного Урала, занимают безлесные, открытые пространства. Понижения заняты моховыми, травяно-моховыми и кустарничково-моховыми тундрами. В местах со слабым дренажом (от нижней границы леса до прирусловых участков) встречаются луговые растительные группировки и кустарниковые (мелкоерниковые) тундры, по берегам речных рукавов и вдоль ручьев узкой полосой – высокие заросли ивняков. Практически везде в долинах присутствуют разной величины моренные валы, которые либо совсем лишены растительности из-за влияния ветра и морозобойных явлений, либо заняты лишайниково-моховыми, щебнистыми лишайниковыми тундрами. По их окраинам встречаются разреженные сухие лишайниковые лиственничники и заросли ольхи.

Для группировок открытых местообитаний в долинах константными являются обитатели заболоченных и заозеренных участков, такие как некоторые кулики, утки, чайки, ряд воробьиных, включая распространенные кустарниковые виды. Из них характерными видами, т.е. постоянно встречающимися только в открытых долинах, а в других местах лишь периодически или спорадично, являются фифи, на севере – морянка, бекас, восточная клуша, сизая чайка, полярная крачка, краснозобый конек. Длинноносый крохаль, несмотря на свое постоянное присутствие в долинах на севере, вряд ли может быть пречислен к характерным видам. Здесь по большей части встречаются не размножающиеся птицы, пребывание которых не постоянно.

Высокорослые кустарники приурочены к более крутым склонам. Граница их распространения часто эдафического типа, когда продвижение вверх ограничивается не термическим режимом, а подвижностью субстрата, в частности, каменистыми россыпями (Горчаковский, Шиятов, 1985). Они существуют либо в виде отдельного пояса вне прямого

соседства с лесом, когда на склонах или у подножия курумников тянется полоса густых высоких (выше человеческого роста) зарослей чистых ольшаников, либо непосредственно примыкают к лесу, формируя ольхово-березовые заросли с отдельными деревьями в верхнем ярусе и характерное сочетание кустарниковых зарослей с разреженным древостоем. Таким образом, на границе распространения леса высокорослые кустарники выглядят как некоторое его подобие.

В долинах большая часть лесов и высокорослых кустарников расположена по периферии – у подножия склонов. Ближе к реке древостои в виде сравнительно небольших обособленных участков сосредоточены у водотоков и по краю моренных образований. Они представлены либо разреженными лесами паркового типа (лиственничники или березняки), либо у реки и в лощинах – смешанными лесами с преобладанием ели. Лишь в зоне тайги и лесотундры ниже по течению реки они сливаются в сплошные массивы, тянущиеся вдоль берега.

Набор константных видов в зарослях высокорослых кустарников и древостоях сходен. С одной стороны в него входят широко распространенные лесотундровые обитатели кустарниковых зарослей, такие как весничка, варакушка, овсянка-крошка, чечетка, с другой стороны – лесные птицы, такие как сибирская завирушка, пеночка-таловка, вьюрок, рябинник, белобровик и др. Поэтому нельзя выделить какой-либо характерный вид сугубо высокорослых кустарников. Даже такой казалось бы кустарниковый вид, как варакушка встречается практически всюду, где есть хотя бы небольшие кусты ольхи или можжевельника (Головатин, Пасхальный, 2005а). В то же время глухих зарослей кустарников, как и крупных массивов редколесий она избегает и предпочитает селиться либо по их окраинам, либо в разреженных участках, где кусты перемежаются с небольшими лужайками или участками моховой и кустарниковой тундр. Чаще варакушку можно встретить в речных поймах или на прилегающих склонах. Характерные виды древостоев можно назвать только для отдельных областей Полярного Урала: для юга – дербник, для севера –

ворона, теньковка и зарничка. Однако все эти виды малочисленны и встречаются не во всех лесных массивах. Рассматривая высокорослые кустарниковые заросли и древостои вместе (что вполне логично для Полярного Урала) к числу характерных видов можно отнести сибирскую завирушку.

Таким образом, наличие характерных видов показывает, что мы имеем дело со следующими ассоциациями видовых группировок: первая состоит из небольшого числа типично горных птиц, вторая – из тундровых, третья – из обитателей высокорослых кустарников и разреженных древостоев. Группировки первой ассоциации характерны для местообитаний более возвышенной части (высокогорий и вершин на периферии Полярного Урала), второй – для открытых местообитаний пологих склонов, платообразных террас и долин, третьей – для кустарниковых зарослей и лесных массивов на склонах и в долинах.

#### ***4.4.4 Доминирующие виды***

Так как в горах значительные площади заняты практически «безжизненными» пространствами (курумники, скалы и т.п.) при выделении видов, имеющих относительно высокую численность использовали число их встреч не только на рабочих площадках, но и за их пределами – в окрестностях данного условного района (Головатин, Пасхальный, 2005а). В результате выделили 14 относительно многочисленных видов (приложение 17). Из них один вид – мохноногий канюк имеет высокую численность только в годы обилия грызунов, другой – краснозобый конек многочислен только в северных районах Полярного Урала (Лонготъеган и Пэдарата).

На всех рабочих площадках низкой долей доминирующих видов (рис. 26) отличались группировки «С – типа» (разд. 4.2.2), которые представляют собой узловые группировки в соответствующих ассоциациях (разд. 4.4.2.). Однако своеобразный набор видов имели и группировки, переходные между одной и другой ассоциациями. Таковыми были

следующие из них: №2 – на площадке «Мокрая Сыня», №2 и №10 – на «Погурее», №5 – на «Левой Пайере», №5 и №9 – на «Лонготъегане» (рис. 24, 25). Они представляли собой конгломерат видов, свойственных соседним ассоциациям, аналогично пограничным группировкам на границе леса и тундры на стационаре «Войкар». В них доля многочисленных была сравнительно выше.

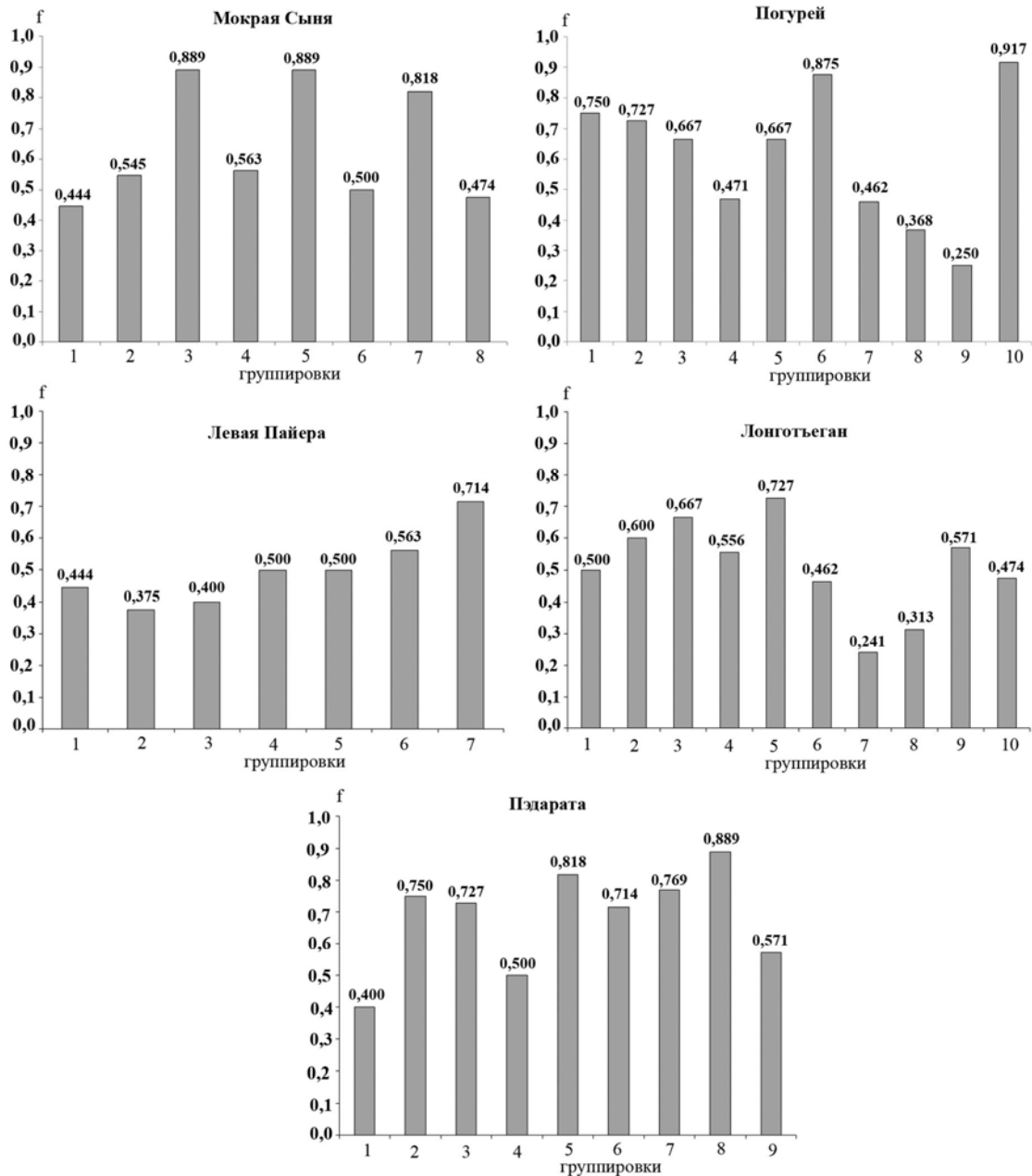


Рисунок 26. Доля видов (f) с относительно высокой численностью в группировках на рабочих площадках на Полярном Урале (номера группировок соответствуют рис. 24 и 25)

Так как набор многочисленных видов не велик и постоянен, вполне логично предположить, что с увеличением общего числа видов в группировках доля доминантов будет снижаться и в наиболее богатой группировке (32 вида) может быть максимум 0,44. Действительно такая закономерность прослеживается (рис. 27). Однако, в узловых группировках, имеющих характерные виды, доля доминантов оказывается ниже ожидаемой ( $p \leq 0,05$ , критерий знаков), тогда как в переходных (пограничных) соответствует общей закономерности, иногда бывая лишь чуть ниже. Как исключение выглядит узловая группировка верхнего высотного пояса на площадке «Погурей» (№1), где доля доминирующих видов была достаточно высока – 75. Это можно объяснить тем, что рабочая площадка располагалась на периферии Большого Урала, в среднегорьях, и сюда из долины проникали некоторые многочисленные виды (например, чечетка и рябинник).

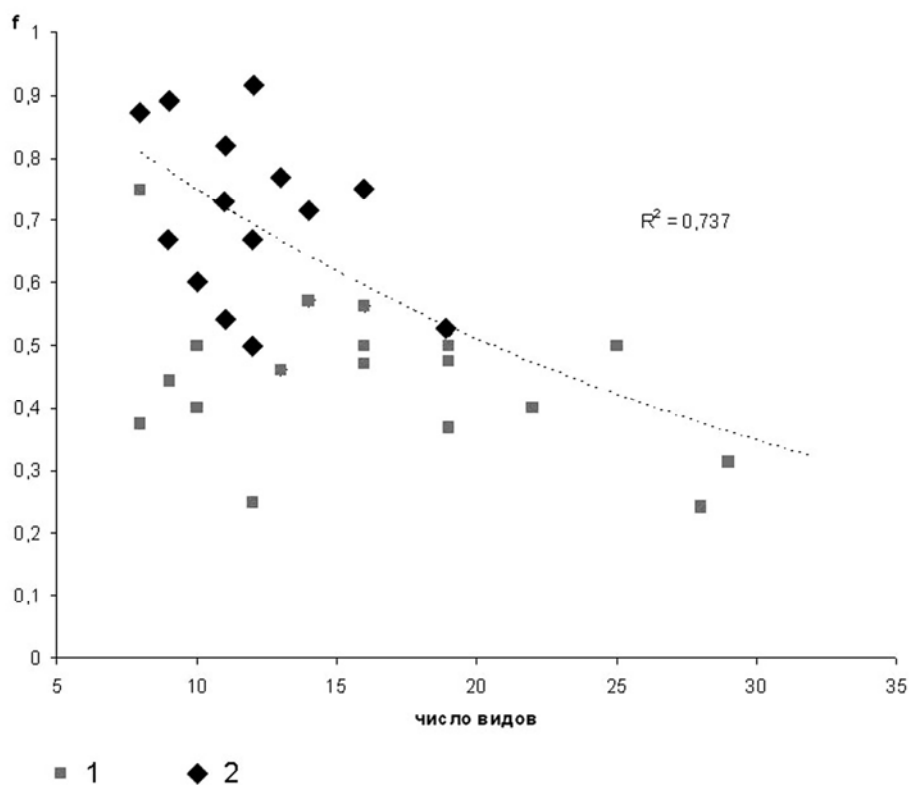


Рисунок 27. Зависимость доли видов с относительно высокой численностью ( $f_1$ ) от общего числа видов в группировках на Полярном Урале (1 – узловыe группировки, имеющие характерные виды; 2 – прочие группировки)



#### ***4.4.5 Территориальная изменчивость видового состава группировок на Полярном Урале***

Анализ территориальной изменчивости видового состава группировок затрудняется очень высокой мозаичностью местообитаний, в результате которой отдельные видовые группировки в разных районах Полярного Урала занимают участки с различным соотношением однородных «пятен» растительности, что может стать помехой в оценке собственно территориальной изменчивости. Поэтому мы рассматривали ее в двух аспектах.

С одной стороны сравнили видовой состав в одних и тех же основных типах местообитаний: каменистых россыпях, каменистых тундрах, травянистых тундрах и луговых ассоциациях, травяно-моховых тундрах, зарослях низкорослых кустарников (кустарниковых тундрах), зарослях высокорослых кустарников и в древостоях. Следует заметить, что мы рассматриваем типы местообитания исключительно как среду обитания птиц и считаем себя свободными от принципов, применяемых геоботаниками при выделении различных типов растительности. Понимаемые нами местообитания частично совпадают с делениями геоботаническими, но при их выделении мы неизбежно пренебрегаем теми признаками, которые могут показаться важными для геоботаника.

С другой стороны, рассмотрели видовой состав группировок, занимающих, в разных частях Полярного Урала сходные ландшафтные выдела, которые условно можно обозначить как верхний высотный пояс (горные плато и вершины), открытые местообитания на склонах, кустарниковые заросли на склонах, долины, древостои. Использовали индекс Чекановского-Сьеренсена ( $I_{CS}$ ), который, как мы уже отмечали, удобен при сравнении потенциально равноценных списков видов (Песенко, 1982), а для оценки уровня значимости сходства – критерий знаков.

#### *4.4.5.1 Изменчивость видового состава в основных типах местообитаний*

При определении наличия вида в том или ином местообитании я не разделяю гнездящихся или негнездящихся птиц, но залетных особей, появившихся в несвойственном виду местообитании случайно, не рассматриваю. Например, встреченную стайку свиристелей на площадке «Пэдарата» в каменистых россыпях, где птицы кормились чем-то на камнях и в траве (Головатин, Пасхальный, 2005а). Видовой состав птиц отдельных типов местообитаний в разных районах Полярного Урала представлен в приложении 18. В ней использовали не только данные наблюдений на рабочих площадках, но и в самых обширных окрестностях от западного до восточного склона (Головатин, Пасхальный, 2005а), включая находки старых гнезд для видов, гнездящихся нерегулярно (например, мохноногого канюка).

Наиболее высокие значения показателя сходства наблюдались при сравнении видового состава каменистых россыпей и кустарниковых тундр, хотя значимыми они были только между отдельными площадками (табл. 24).

На скалах или среди развалов камней способны обитать немногие «горные» виды: тундряная куропатка, каменка, пуночка. Они распространены по всему Полярному Уралу. К ним следует присоединить вездесущего в горах лугового конька, а также гнездящихся на скалах ворона, рябинника и, время от времени, зимняка. Однако нужно оговориться, что последние три вида гнездятся главным образом на выходах скал в долинах или на их склонах. Чечетка постоянно посещает россыпи в поисках пищи. Отсутствие ворона в некоторых районах связано с тем, что здесь в данный момент не оказалось стад домашних оленей, к которым эта птица очень привязана (Головатин, Пасхальный, 2005а). Т.е. инвариантная часть видового состава в каменистых россыпях очень велика, чем и объясняется его значительная однородность. По сути дела различия

видового состава обуславливает проникновение в горы лишь двух видов – пустельги и варакушки.

Таблица 24 – Значения индекса Чекановского-Сьеренсена при сравнении видового состава основных типов местообитаний в разных районах Полярного Урала (\* – высокое сходство при  $p \leq 0,05$ )

Каменистые россыпи и скалы				
	Погурей	Левая Пайера	Лонготъеган	Пэдарата
Мокрая Сыня	0,75	0,95*	0,82	0,89
		0,80	0,92	0,86
В среднем $0,85 \pm 0,07$ SD			0,75	0,82
				0,93
Каменистые тундры				
Мокрая Сыня	0,80	0,71	0,88	0,82
		0,78	0,71	0,67
В среднем $0,75 \pm 0,08$ SD			0,63	0,70
				0,84
Травянистые тундры и луговые ассоциации				
Мокрая Сыня	0,80	0,77	0,70	0,88*
		0,88*	0,55	0,75
В среднем $0,73 \pm 0,12$ SD			0,52	0,72
				0,73
Травяно-моховые тундры				
Мокрая Сыня	0,64	0,76	0,73	0,86
		0,87*	0,67	0,61
В среднем $0,74 \pm 0,10$ SD			0,70	0,73
				0,87*
Кустарниковые тундры				
Мокрая Сыня	0,83	0,89*	0,85	0,81
		0,88*	0,75	0,88*
В среднем $0,83 \pm 0,06$ SD			0,74	0,79
				0,89*
Высокорослые кустарники				
Мокрая Сыня	0,65	0,71	0,78	0,76
		0,77	0,71	0,63
В среднем $0,73 \pm 0,06$ SD			0,71	0,75
				0,81
Древостои				
Мокрая Сыня	0,75	0,65	0,58	0,61
		0,79*	0,71	0,59
В среднем $0,65 \pm 0,09$ SD			0,67	0,58
				0,74

Каменистые тундры тоже характерный тип местообитаний в горах. Наряду с перечисленными выше «горными» видами, встречающимися на Полярном Урале повсеместно, их населяют хрустан – типичный обитатель каменистых тундр, вездесущий луговой конек, а также широко

распространенный обитатель открытых ровных местообитаний – золотистая ржанка. К этому постоянному набору в разных местах примешиваются птицы, не свойственные местообитанию, но проникающие сюда с элементами или пятнами других биотопов. В частности варакушка и овсянка-крошка – с отдельными кустами, фифи – с маленькими озерками, имеющими более или менее широкий травяно-моховой бордюры по берегам. В северных районах, кроме того, в составе орнитокомплекса встречаются виды, характерные для данного местообитания, но имеющие ограниченное распространение в горах – рогатый жаворонок и длиннохвостый поморник. Все это придает видовому составу каменистых тундр своеобразие в разных районах Полярного Урала.

Травянистые тундры представлены в долинах или на их пологих склонах. Они нигде не занимают значительных площадей, а включаются в пеструю мозаику открытых местообитаний, включая кустарниковые тундры. Поэтому видовой состав здесь в значительной степени зависит от соседних участков. Сюда проникают как обитатели каменистых тундр (за исключением хрустана), так и многие долинские виды, в том числе многочисленные кустарниковые птицы, такие как весничка, варакушка, овсянка-крошка. Соответственно изменчивость видового состава этого типа местообитаний велика.

Основу видового состава травяно-моховых тундр составляют обитатели открытых заболоченных пространств лесотундры – белая куропатка, золотистая ржанка, фифи, обыкновенный бекас, луговой и краснозобый коньки. К ним присоединяются другие открытогнездящиеся птицы (например, большой улит, средний кроншнеп, длиннохвостый поморник) – не столь распространенные, а потому появляющиеся в горах лишь в отдельных районах. В результате набор видов моховых тундр отличается локальным своеобразием.

В кустарниковых тундрах на Полярном Урале очень велика доля видов, распространенных в лесотундре. Это вполне понятно, т.к. кустарниковые тундры – наиболее обычный тип растительности

лесотундры (образно говоря, лесотундра – это зона, где редколесья проникают в кустарниковую тундру). Но в этом биотопе оказываются не только типичные обитатели ерниковых и ивняково-ерниковых тундр, такие как белая куропатка, азиатский бекас, болотная сова, луговой конек и полярная овсянка, а также массовые обитатели высокорослых кустарников и редколесий, поселяющиеся в лесотундре и в зарослях низкорослых кустарников – пеночка-весничка, варакушка, овсянка-крошка. В силу этого видовой состав этого местообитания относительно однообразен.

Объединяющей основой видового состава высокорослых кустарников служат многочисленные обитатели лесотундровых ивняков. Вместе с тем здесь оказываются обитатели кустарниковых тундр (такие как, белая куропатка, луговой конек), а также некоторые лесные виды, например, пеночка-таловка, вьюрок. Появление тех или иных видов из этих групп не всегда носит повсеместный характер, что придает своеобразие видовому составу в разных районах Полярного Урала.

В горных древостоях число видов было наибольшим. Но из всего их многообразия повсеместно встречалось лишь несколько лесных видов: дербник, сибирская завирушка, пеночки – весничка и таловка, белобровик, вьюрок, чечетка и овсянка-крошка. Оставшийся «шлейф» видов это – птицы, отмеченные в горах локально, местами, то тут, то там. Нужно, однако, обратить внимание на высокое сходство видового состава древостоев Погурия илевой и Левой Пайеры. Эти районы расположены по соседству и оба входят в долину между Лесным и Большим Уралом, в которой лесные массивы, а, следовательно, и лесные виды, достаточно распространены. В древостои других районов, лежащие либо ближе к осевой части гор (Мокрая Сыня), либо за пределами лесной зоны, проникновение видов затруднено. В силу этого лесные орнитокомплексы этих районов в значительной степени зависят от разного рода «случайных» обстоятельств.

#### *4.4.5.1 Изменчивость видового состава группировок сходных ландшафтных выделов*

Видовой состав группировок со сходным обликом ландшафта, т.е. занимающих верхний высотный пояс, открытые местообитания на склонах, кустарниковые заросли на склонах, долины и древостои, представлен в приложении 15. Как и в случае с отдельными типами местообитаний все сравниваемые группировки существенно отличались по видовому составу в разных районах (табл. 25), что говорит об их высокой территориальной изменчивости. Это связано с относительно небольшим числом константных видов в горах, т.е. небольшой инвариантной частью группировок.

С другой стороны, высокая мозаичность биотопов в горах приводит к значительной роли случайных обстоятельств при проникновении видов из предгорий в горы. В каждом отдельном районе реализуется от 35 до 75% потенциального состава, отмеченного на Полярном Урале в рассматриваемых группировках (рис. 28). Причем, в северных районах эта доля выше ( $p \leq 0,01$ , критерий Вилкоксона – Манна – Уитни).

Объясняется это тем, что в орнитофауне Полярного Урала велико участие лесотундровых видов (Головатин, Пасхальный, 2005а). Из 130 отмеченных в лесотундре видов (Пасхальный, Головатин, 2004) 110 были обнаружены на Полярном Урале. Лесные птицы проникают в горы в очень ограниченном числе, несмотря на то, что половина Полярного Урала «погружена» в лесную зону. Из 47 видов, обычных на облесенных предгорьях, только 27 достигают в горах численности, сравнимой с их обилием на равнинах (Головатин, Пасхальный, 2005а). Причем это происходит лишь в отдельных районах – т.е. проникновение их носит локальный характер. Кроме того, многие из лесных птиц (25 видов) идут по Полярному Уралу за пределы лесной зоны. При этом 10 оказываются в горах исключительно за ее границей или же их обилие несравненно выше здесь. Создается впечатление, что многие обитатели лесов чаще проникают в горы не у себя «дома» – в лесной зоне, а по островкам леса в лесотундре

либо на ее границе. Поэтому в северных районах Полярного Урала степень реализации потенциального состава выше. По мере удаления к югу число лесотундровых видов сокращается, они появляются более локально (точечно). Соответственно уровень реализации снижается.

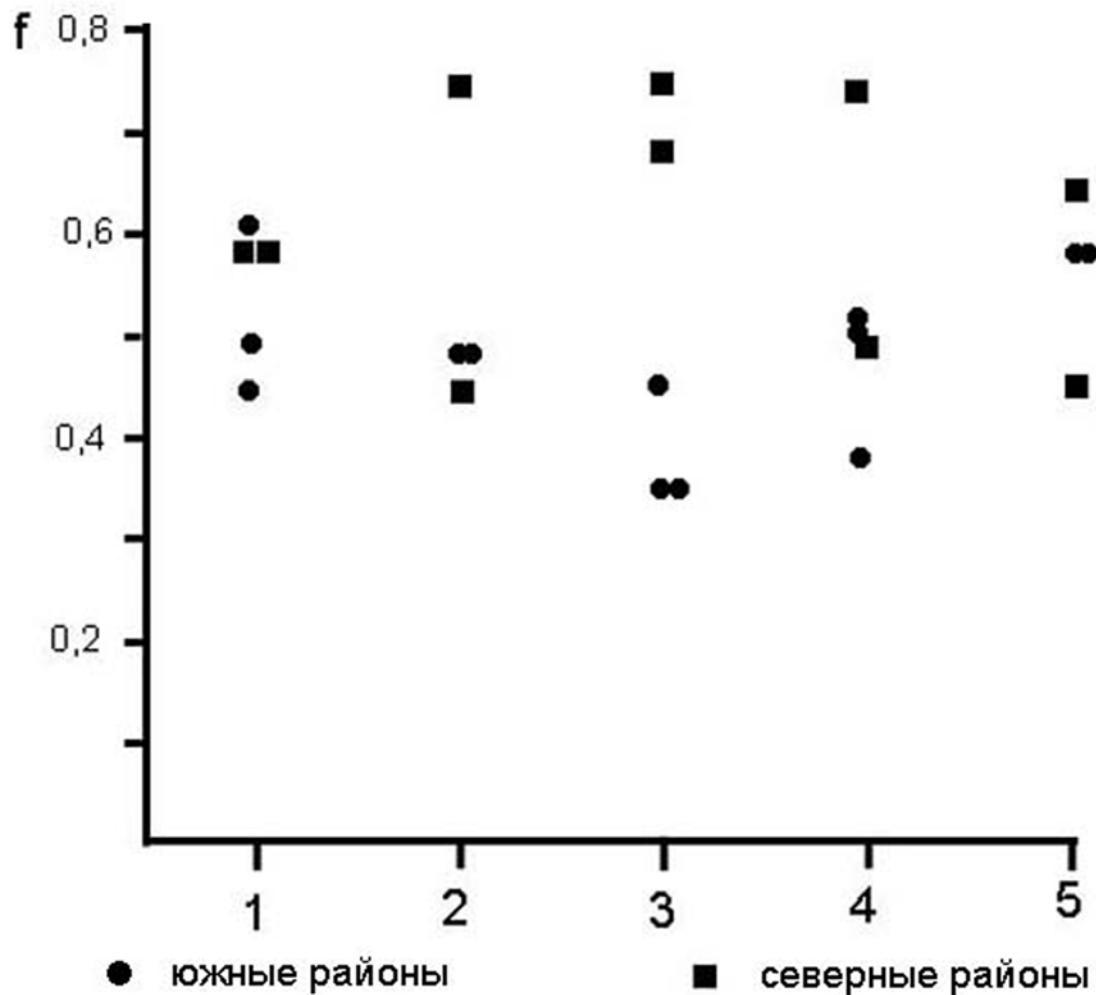


Рисунок 28. Отношение наличного числа видов к потенциальному (f) в группировках из разных районов Полярного Урала. Группировки: 1 – верхнего высотного яруса, 2 – открытых местообитаний склонов, 3 – кустарников на склонах, 4 – долин, 5 – древостоев

Таблица 25 – Значения индекса Чекановского-Сьеренсена при сравнении видового состава населения различных ассоциаций в разных районах Полярного Урала (в скобках под названием площадки – номер группировки в соответствии с рис. 24, 25)

Группировки верхнего высотного пояса

Мокрая Сыня (№1)	0,59	0,70	0,53	0,74
	Погурей (№1)	0,53	0,78	0,67
В среднем 0,63±0,10 SD		Левая Пайера (№№1,2)	0,48	0,57
			Лонготъеган (№1)	0,70
				Пэдарата (№1)

Группировки открытых местообитаний на склонах

Мокрая Сыня (№2)	0,45	--	0,48	0,57
	Погурей (№2)	--	0,29	0,50
В среднем 0,48±0,11 SD		Левая Пайера	--	--
			Лонготъеган (№6)	0,59
				Пэдарата (№№2, 3, 8)

Группировки кустарников на склонах

Мокрая Сыня (№№3, 5)	0,73	0,72	0,55	0,58
	Погурей (№4)	0,64	0,48	0,45
В среднем 0,61±0,10 SD		Левая Пайера (№7)	0,56	0,59
			Лонготъеган (№4, 5)	0,76
				Пэдарата (№№5, 6, 7)

Группировки долин

Мокрая Сыня (№№4, 6)	0,63	0,62	0,45	0,62
	Погурей (№8, 9)	0,73	0,62	0,60
В среднем 0,62±0,07 SD		Левая Пайера (№3, 4, 5)	0,64	0,69
			Лонготъеган (№№7, 8)	0,64
				Пэдарата (№4)

Группировки древостоев

Мокрая Сыня (№8)	0,68	--	0,67	0,61
	Погурей (№4)	--	0,67	0,61
В среднем 0,66±0,04 SD		Левая Пайера	--	--
			Лонготъеган (№10)	0,71
				Пэдарата (№9)



#### ***4.4.6 Откуда виды в группировках Полярного Урала***

Основную группу населения птиц Полярного Урала составляют лесотундровые виды (Головатин, Пасхальный, 2005а). Причем не только птицы, многочисленные или обычные в этой зоне, но проникающие сюда из соседних лесной и тундровой зон и широко освоивших лесотундру. Кроме тундровых видов к группе северных были отнесены также виды, распространенные в пойме Оби и проникающие в лесотундру, где они также многочисленны (например, камышевка-барсучок). Другие «обские» птицы были отнесены к таежным («южным») видам или широко распространенным (приложение 19).

Среди таежных птиц (распространенных в зоне тайги) восточные виды не выделены, как это сделано в других местах (на Войкаре и в Двубье). К этой группе отнесены и виды, распространенные в таежной зоне и южнее. В качестве местных рассмотрено небольшое число птиц, связанных образом жизни с горным ландшафтом, а также своим распространением приуроченных к горам (горная трясогузка и оляпка).

Соотношение этих групп в разных группировках представлено на рис. 29.

Наиболее яркие особенности формирования имели группировки верхнего высотного яруса и древостоев. В первых значительную долю составляют горные виды, во-вторых – таежные (лесные), и это естественно. В долинах и открытых местообитаниях склонов велика была доля северных видов. Это также понятно, т.к. северные (тундровые и лесотундровые) виды в основном обитатели открытых пространств. Везде в долинах в той или иной степени присутствуют также горные виды. В кустарниковых группировках, как соответствующих древостоям, достаточно заметной была доля лесных видов.

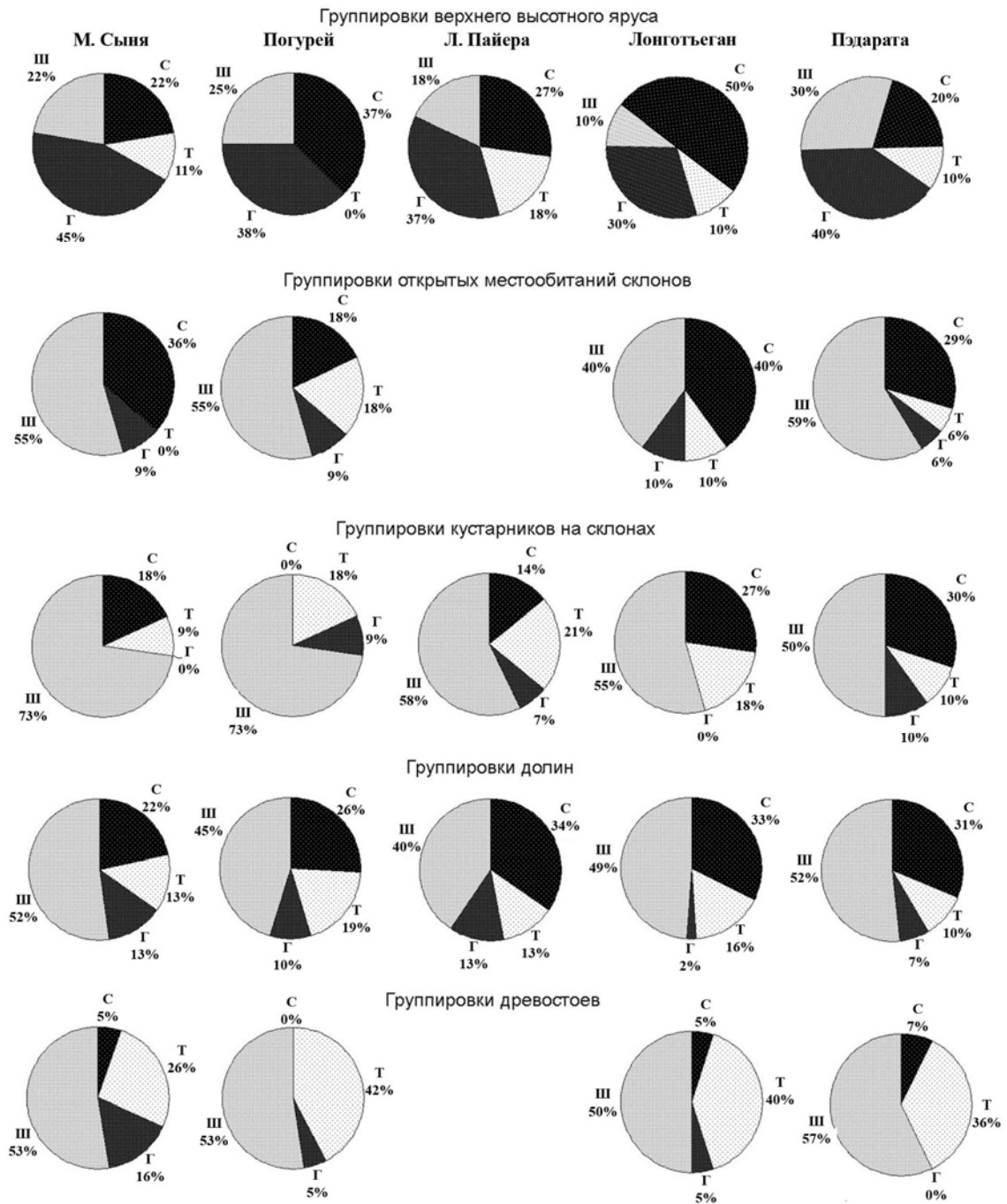


Рисунок 29. Соотношение различных групп в видовом составе населения птиц разных группировок в разных частях Полярного Урала (С – северные, Т – таежные, Г – горные, или местные, Ш – широкораспространенные виды)

#### **4.5 Общие принципы пространственной дифференциации видового состава населения птиц**

Как показывают полученные результаты, население птиц всякой достаточно обширной территории представляет собой не беспорядочную смесь видов, а отчетливо дифференцировано. Существуют вполне оформленные гомогенные образования – однородные по составу элементарные группировки, которые в конкретный момент времени (ежегодно) занимают определенное пространство, не связанное буквально с дискретностью растительного покрова.

На шкале времени эти группировки сильно изменчивы: меняется их состав, конфигурация в пространстве, они могут объединяться с другими или разделяться. Регулярные границы между группировками наблюдаются только в местах, где существуют выраженные переходы между физиономически различными крупными элементами ландшафта. Например, на стационаре «Войкар» в местах резкого перехода леса в тундру или где береговая терраса оконтуривает пойму, а в пределах поймы, где лес по береговому валу переходит в открытую заболоченную часть (закустаренное редколесье). В пойме Оби устойчивые границы существовали по периметру останцов надпойменных террас и вблизи крупных протоков вдоль их прирусловых грив. В местах же, где чередуются принципиально сходные биотопы или где имеется некоторая их мозаика в виде вкраплений небольших фрагментов в однородное пространство, или при постепенном переходе от одного типа биотопа в другой, границы между группировками все время плавают. Например, на стационаре «Войкар» это наблюдалось там, где участки паркового лишайникового редколесья на террасе сочетаются с участками облесенных моховых болот или где были участки открытой тундры или густого леса на облесенном моховом болоте, или же где граница леса и тундры представляет собой сочетание перелесков и открытых участков. В пойме Оби неустойчивые границы между группировками были вдоль узких грив по берегам мелких протоков, где

местообитания среднего уровня со всех сторон окаймлены сорами, а также в пределах одного высотного-экологического уровня.

Несколько группировок со сходным видовым составом образуют совокупность, в которой наиболее богатая по числу видов группировка является основной, или базовой – своеобразное «ядро» (рис. 30). Остальные группировки, с более бедным видовым составом, соподчинены базовой и являются вариантами ее реализации в конкретных условиях местообитания и/или сезона.

Другой особенностью «ядра» является относительно низкий показатель общего доминирования, выраженный в доле видов, имеющих высокую численность. Его величина соответствует доле доминирующих видов среди константных птиц всего района, т.е. среди основной части населения. По мере удаления от основной группировки в составе подчиненных группировок все большую долю имеют виды с высокой численностью.

Основная группировка в зависимости от условий местности может иметь постоянную локализацию в пространстве (как например, в пойме на стационаре «Войкар») или менять ее (например, на террасе на «Войкаре»). В некоторых районах (например, в пойме Оби) в силу высокой расчлененности ландшафта и его мозаичности «ядро» может существовать в виде нескольких пространственно разделенных группировок. В сообществе низкого уровня поймы, приуроченном к сорами, они периодически могли сливаться, образуя одно «ядро».

Каждая отдельная совокупность группировок отличается от соседних определенными индивидуальными особенностями: набором характерных видов («эндемиков»), регулярно встречающихся именно в данной совокупности, пространственной приуроченностью к конкретным крупным морфологическим частям ландшафта типа урочища или группы нескольких урочищ, своеобразием путей формирования видового состава.

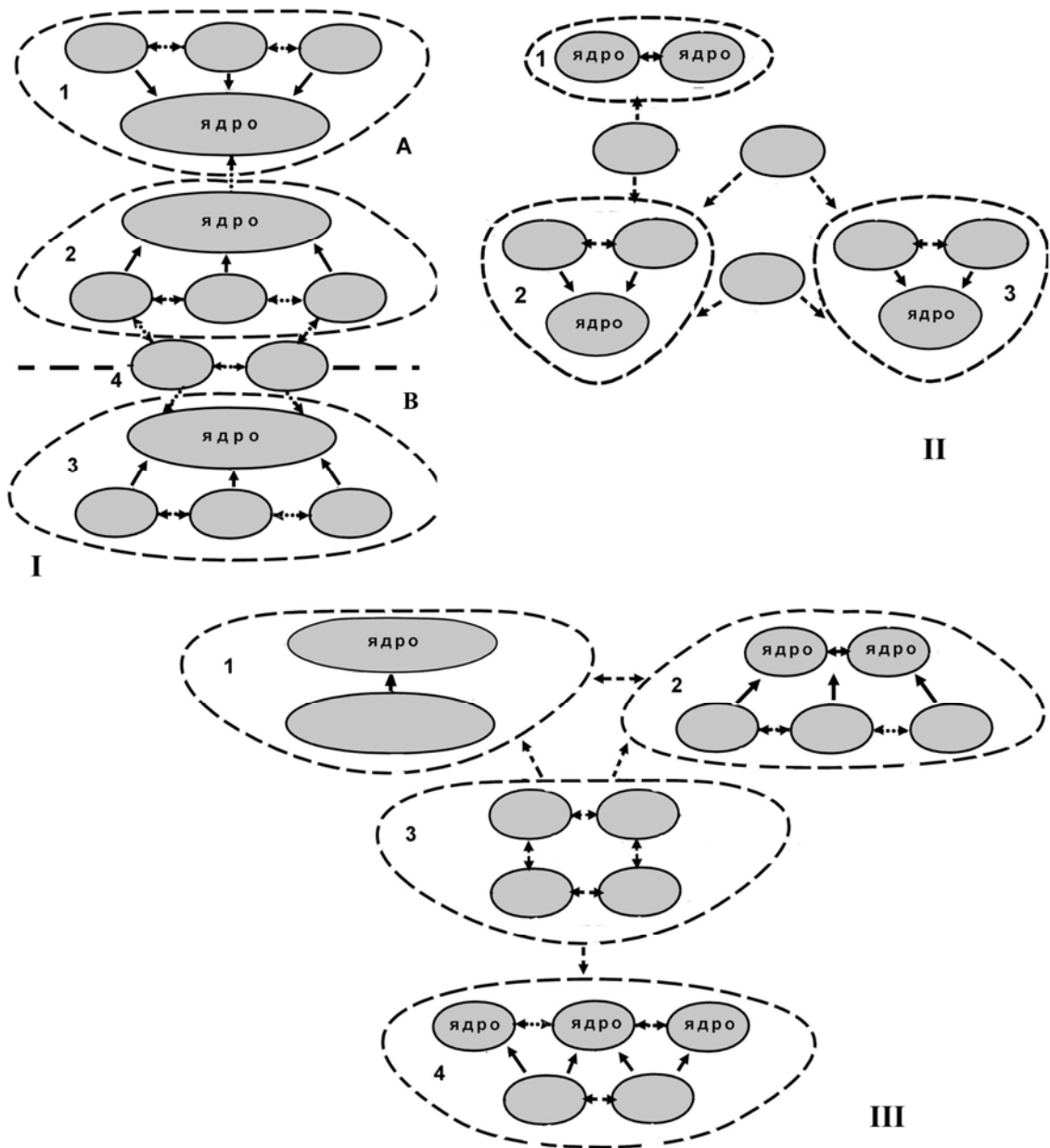


Рисунок 30. Иерархия видовых группировок: I – на стационаре «Войкар», II – в горах Полярного Урала, III – в пойме Оби.

Условные обозначения: цифрами (1-4) – отдельные совокупности группировок: на стационаре «Войкар»: 1 – поймы, 2 – террасы и облесенных моховых болот, 3 – тундры, 4 – границы леса и тундры; на Полярном Урале: 1 – верхнего высотного яруса, 2 – открытых местообитаний долин, склонов и террас, 3 – древостоев и кустарниковых зарослей; в пойме Оби: 1 – останцов надпойменной террасы, 2 – высокого уровня поймы, 3 – среднего уровня поймы, 4 – низкого уровня поймы.

А – лесной комплекс, В – тундровый комплекс.

Стрелки указывают направление связей соподчинения.

Эту объективно существующую автономную совокупность соподчиненных видовых группировок, обладающую собственными характерными (отличными от соседей) особенностями состава и пространственным расположением, я называю сообществом. В соответствии с представлениями фитоценологии, в которой иерархия объектов надорганизменного уровня наиболее разработана, слагающие сообщество группировки будут аналогичны микрогруппировкам – наиболее мелким, пространственно гомогенным и гомотонным отдельностям, неустойчивым во времени и пространстве (Василевич, 1983).

В пределах конкретной местности число сообществ не велико – около трех. Они представляют собой объекты мезомасштаба (по аналогии с фитоценозом – Матвеева, 1968) и занимают достаточно большое пространство. Например, в северной тайге (стационар «Войкар») по местоположению их условно можно связать с поймой, террасой и «тундрой». Соответственно, пойменное сообщество занимает долину реки, сообщество террасы – береговую террасу и облесенные моховые болота, тундровое – безлесное пространство верховых болот. В пойме Оби (Двуобье) сообщества приурочены к трем высотным уровням: останцам надпойменной террасы, верхнему и низкому уровню. Первое занимает поросшие лесом останцы (пугора), второе – древовидные ивняки (включая парковые) и ивово-березовые леса по прирусловым гривам крупных протоков, третье – сора с окружающими их болотами и кочкарниковыми лугами, включающими небольшие участки кустарниковых ивняков. В горах Полярного Урала одно сообщество приурочено к верхнему высотному уровню (высокогорья, поднятия на периферии Большого Урала), второе – к открытым местообитаниям в долинах, на пологих склонах и платообразных террасах, третье – к лесным массивам и зарослям кустарников.

Некоторые сообщества, особенно в местах с высокой расчлененностью ландшафта, как в горах или пойме Оби, имеют не протяженное распространение, а прерывистое, состоящее из комплекса более или менее крупных пятен. Например, в северной тайге это характерно

для сообществ верховых болот («тундр»), в пойме Оби и горах – для лесных островов. В любом случае эти отдельные пятна обладают общими признаками сообщества: наличием сходных константных и характерных видов (последние являются индикаторами сообщества) и сходным местоположением в пространстве.

В местах, где отсутствуют морфологически хорошо выраженные границы между местообитаниями (урочищами), занимаемыми разными сообществами, часто возникают переходные, или пограничные группировки. Например, в местах, где граница леса и «тундры» в виде сочетания перелесков и открытых участков, в пойме Оби на среднем высотном уровне, в горах на пологих перегибах склонов и т.п. местах. Пограничные группировки представляют собой так называемое суммативное образование (конгломерат) – изменчивую комбинацию из многочисленных и широко распространенных видов, присущих соседним сообществам. В пойме Оби в пограничных группировках среднего уровня при разных режимах водности в разной степени преобладают виды, свойственные сообществам либо верхнего, либо низкого уровня. Во всех случаях в пограничных группировках отсутствует один из важнейших признаков сообщества – наличие характерных видов. Кроме того, в них высокий показатель общего доминирования, выражающийся в доле относительно многочисленных видов. Это не позволяет причислить их к ядру какого-либо отдельного сообщества. По сути дела, это – зона перекрывания двух сообществ.

Сообщества со сходным видовым составом образуют более крупное образование – комплекс. Например, в северной тайге (стационар «Войкар») сообщества верховых болот входят в «тундровый» комплекс, а лесные сообщества поймы и террасы образуют «лесной» комплекс. По сравнению с террасой видовой состав в пойме более обогащен за счет южных видов, которые в соответствии с правилом географической изменчивости кружева ареала (Реймерс, 1994) при продвижении к северу придерживаются речных долин. В верховьях реки, где лес сосредоточен в речной долине и

ограничен безлесными верховыми болотами, различия между сообществами поймы и террасы полностью нивелируются. В этом случае они сливаются воедино, образуя только одно лесное сообщество.

Автономность сообществ выражается не только в пространственной устойчивости, обусловленной их конкретной локализацией на местности, но и в способности существовать достаточно длительное время в относительно неизменном виде. Устойчивость во времени зависит от числа константных видов, которое, в свою очередь, увеличивается по мере роста общего числа видов в сообществах. При среднем их количестве около 25-30 и выше доля константных видов составляет около 65-70%.

Вместе с тем в сообществах остаются значительные потенциальные возможности для варьирования – ежегодно в них представлено лишь около 50-60% потенциального состава, когда либо отмеченного на данной территории. Другими словами, весь набор видов, способных обитать на территории, практически никогда не реализуется в конкретный момент времени, т.е. любое сообщество всегда неполночленно. Это в значительной степени объясняется существованием крупного пула малочисленных видов (около 60% потенциального состава), распределение и присутствие которых в сообществе в сильной мере определяется случайными факторами. Неполночленность является таким же свойством сообщества, как его автономность. Даже в таком крупном образовании как комплекс близких сообществ в конкретном месте ежегодно реализуется около 60% потенциального состава.

Таким образом, в пространственном и временном аспектах сообщество схематично можно представить в следующем виде – рисунок 31.



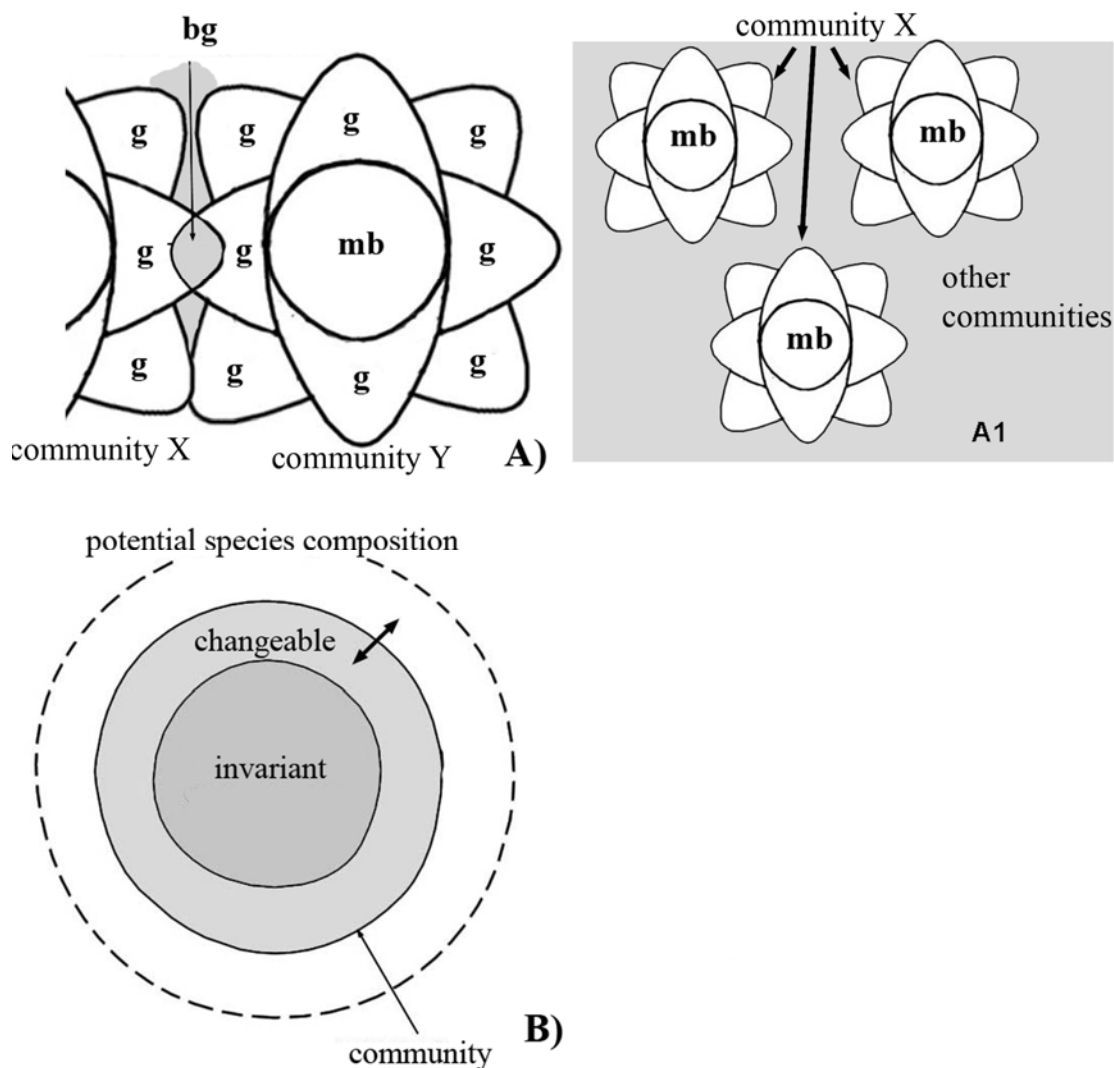


Рисунок 31. Схематичное изображение сообщества в пространстве (А) и во времени (В). Условные обозначения: А1 – вариант пятнистого распространения сообщества; mb – ядро, g – соподчиненные ядру группировки, bg – пограничные группировки; invariant – инвариантная часть сообщества (константные виды), changeable – изменчивая часть, species composition

Наличие изменчивой части обуславливает высокую вариабельность аналоговых сообществ в разных географических местах. Особенно это касается сообществ, имеющих пятнистое распространение. Например, на лесных останцах в пойме Оби проявляется закон Хильми, или принцип организационной деградации (Реймерс, 1994), согласно которому на островах, расположенных в чужеродной среде, происходит обеднение видового состава по сравнению с материком. Так на каждом отдельном

останце «материнский» (исходный) набор видов был реализован в меньшей степени, чем его ежегодная изменчивость на «материке». Однако, в целом на всех останцах или суммарно за ряд лет на одном из них реализуется примерно такое же число материнского набора видов, как это ежегодно случается на самом материке. В какой-то мере территориальная («географическая») вариабельность сообществ может быть обусловлена и их клинальной изменчивостью, когда на обширных пространствах, особенно в широтном направлении, накапливаются постепенные изменения видового состава.

Итак, элементарной относительно устойчивой единицей населения птиц является сообщество. Как объективно существующее автономное образование оно обладает признаками системного объекта. Не вдаваясь в дискуссию о философском понятии системы, общепринятое определение которого отсутствует, отметим, что системой признается любая совокупность элементов, обладающая целостностью (Василевич, 1983; Блауберг, 1997). При этом акценты расставляются на возникновении новых свойств целого, отсутствующих у частей – «эмерджентная гипотеза целостности», или на интегрированности объекта, его автономности и выделенности среди окружения – «структурная гипотеза целостности» (Поздняков, 2009). Согласно последней, в целостной системе между взаимодействующими элементами устанавливаются настолько тесные отношения, что изменение одного из них вызывает изменение других, а нередко и системы в целом (Василевич, 1983). В этом отношении сообщество, как автономное образование видовых группировок, обладающее определенной упорядоченностью (ядро и соподчиненные ей группировки), а также характерными индивидуальными чертами, вполне соответствует целостной системе надорганизменного уровня. Сообщества со сходным видовым составом образуют более крупное образование – ассоциацию (комплекс).

## **5. ДОЛГОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Долгосрочные изменения видового состава в региональном масштабе связаны с направленными изменениями границ ареалов видов, которые обычно объясняют тремя основными причинами: внутривидовыми процессами, антропогенным воздействием и климатическими сдвигами. При этом в большинстве случаев приоритет отдают воздействию человека (в виде антропогенной трансформации местообитаний или прямого преследования животных) и климатическим изменениям, как наиболее очевидным причинам. Такое «классическое» объяснение движения границ распространения (Формозов, 1959) подразумевает, что оно подготавливается процессами, протекающими в популяциях видов. Некоторые исследователи (Ricklefs, 1998; Белик, 2001) считают, что климатические перестройки и антропогенные трансформации ландшафта лишь реализуют периодически возникающее внутри популяций «стремление» к расселению.

В последние десятилетия очень много разговоров идет о потеплении климата. Наиболее сильный тренд изменения температуры воздуха в высокоширотных районах наблюдается на периферии Северной Атлантики и Северной Евразии (Briffa, Jones, 1993), в том числе на севере Западной Сибири (Рубинштейн, Полозова, 1966; Шиятов, Мазепа, 1995). В условиях Крайнего Севера организмы и их сообщества находятся в экстремальных условиях при довлеющем влиянии одного фактора – недостатка тепла. Поэтому в высоких широтах реакция биоты на глобальные изменения климата, в частности возможное его потепление, должна быть особенно отчетливой.

Вместе с тем север Западной Сибири и, в частности полуостров Ямал, отличается от других районов Арктики наличием мощного антропогенного воздействия, связанного, с одной стороны – с разработкой

месторождений углеводородного сырья, с другой – с колоссальным перевыпасом домашних северных оленей. И то и другое привело к соответствующим антропогенным изменениям среды обитания птиц. Все это должно было отразиться на фауне региона. Мы проанализировали долгосрочные изменения орнитофауны, которые произошли во второй половине XX – начале XXI вв. в Нижнем Приобье и на п-ве Ямал. При этом обращали внимание только на основные или узловые моменты, что, хотя и упрощает общую картину, но, с другой стороны, делает ее более отчетливой.

### **5.1. Методические особенности**

Из всех северных районов Евразии с учетом работ последних лет низовья Оби и полуостров Ямал оказались наиболее изученными орнитологами (Исаков, 1982; Рябицев, 2001). Первые источники, на основании которых можно судить о динамике распространения и численности видов в регионе, появились в конце XIX века (Финш, Брем, 1882; Дерюгин, 1898). В свое время был проведен анализ изменений, происшедших в орнитофауне к середине 1960-х гг. (Данилов, 1965) и 1970-х гг. (Кучерук и др., 1975). Мы используем как сведения, полученные исследователями прежних лет, так и собственные наблюдения за период 30 лет, а также данные любезно предоставленные С.П. Пасхальным.

Специальные работы по учету птиц в рассматриваемом районе стали проводить только с 1970 г. (Данилов и др., 1984; Рябицев, 1993). До этого ограничивались общими наблюдениями обзорного характера в путешествиях по краю. Во время таких путешествий на глаза, в первую очередь, попадаются заметные виды (активные и крикливые, крупные, многочисленные, селящиеся возле жилья или обитающие в открытых местообитаниях). Поэтому, обсуждая изменения численности и распространения видов, я говорю только о таких птицах, не заметить которых было невозможно. Современные случаи регистрации скрытных, малочисленных и мелких птиц я принимаю во внимание только при

сравнении с теми публикациями прошлых лет, в которых достаточно точно отражен видовой состав, чтобы исключить искажения, связанные с увеличением интенсивности орнитологических исследований в последние десятилетия.

Рассматриваемый район выгодно отличается от остальных высокоширотных регионов России тем, что здесь на метеостанции Салехард (WMO #233300, 66°31' N, 66°36' E, 35 м н.у.м.) имеется самый продолжительный ряд инструментальных метеонаблюдений (начиная с 1883 г.). Сравнение его с данными, собранными на более молодых метеостанциях севера Западной Сибири, показывает очень высокую степень сходства в динамике показателей (Шиятов, Мазепа, 1995). Логично полагать, что для птиц Крайнего Севера более важное значение имеют климатические изменения, происходящие в бесснежный период, т.к. подавляющее большинство их улетает на зиму к югу. Поэтому мы рассмотрели данные о среднемесячной температуре воздуха в весенний (май) и летний (июнь – август) периоды.

Кроме того, для данного района существует возможность использования косвенных оценок изменений климата за более длительные интервалы времени по результатам дендроклиматического анализа, учитывающего изменчивость годового радиального прироста деревьев (годовых колец древесины). Мы используем результаты реконструкции средней летней температуры воздуха в южной части полуострова Ямал за 4309 лет (Хантемиров, 2000). Соответствие по критерию знаков между ходом реконструированных температур воздуха и полученных инструментальными измерениями достигает 82%, а в среднем составляет 76% (Мазепа, 1999). Это указывает на высокую точность дендрохронологической реконструкции летней температуры воздуха.

## 5.2. Изменение климата

В течение периода проведения инструментальных наблюдений на метеостанции Салехард наблюдается тренд увеличения среднемесячных температур весенних и летних месяцев (рис. 32 А, В). Однако, начало периода приходится на конец холодной климатической эпохи, которая хорошо просматривается на дендроклиматических реконструкциях (рис. 33). Если принять это во внимание и исключить отрезок до 1908 г., то видно, что в течение последних 100 лет существенного увеличения температуры не произошло, лишь незначительный подъем в мае и июле, температура августа даже уменьшилась (табл. 26).

Таблица 26 – Средняя температура воздуха весенне-летних месяцев на метеостанции Салехард в первой и второй половинах 100 летнего периода

Период (годы)	Средняя температура воздуха $\pm$ SD ( $^{\circ}$ С)			
	Май	Июнь	Июль	Август
1908–1958	$-1,3 \pm 2,7$	$8,6 \pm 2,1$	$14,0 \pm 2,0$	$11,6 \pm 2,0$
1959–2008	$-1,1 \pm 2,7$	$8,6 \pm 2,3$	$14,6 \pm 1,9$	$11,1 \pm 1,6$
<i>T</i> -test ( <i>p</i> )	0,41 (0,69)	0,06 (0,95)	1,46 (0,15)	1,53 (0,13)

При рассмотрении отклонений температуры от средней многолетней за 100 последних лет наблюдается цикличность в чередовании периодов с теплыми веснами и летом (рис. 34). Положительные отклонения температуры мая (теплые ранние весны) были частыми в 1892-1897, 1904-1910, 1941-1959, 1987-2006. Теплее обычного был июнь в периоды 1920-1923, 1953-1959, 1989-1994, 2000-2006. Продолжительные периоды с высокой летней температурой (июль) пришлись на 1921-1924, 1952-1969, 1987-1998, 2004-2008. Наиболее часто теплая осень (август) случалась в 1904-1909, 1931-1949, 1994-2003.

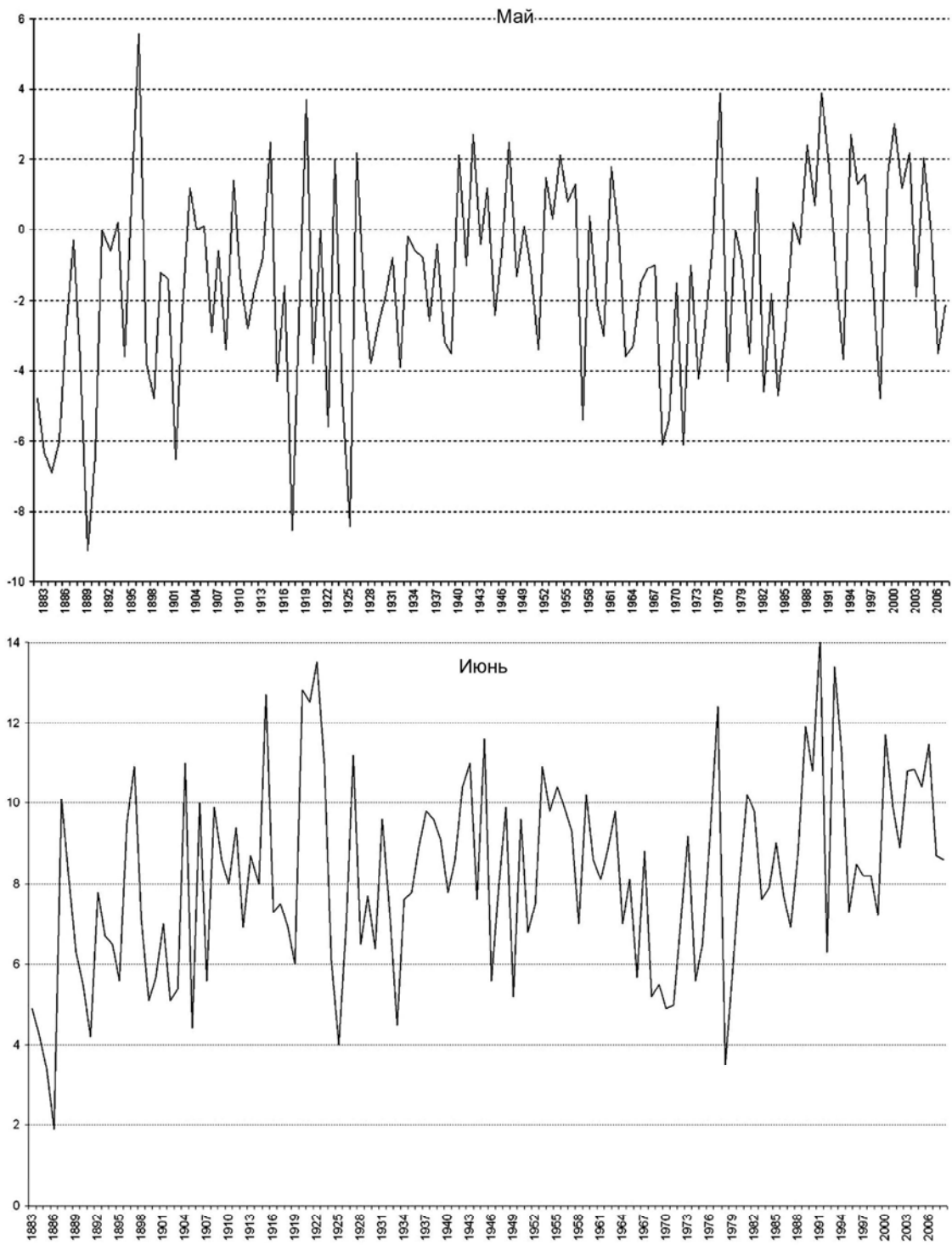


Рисунок 32 А. Динамика среднемесячных температур весенних месяцев (май, июнь) по метеостанции Салехард

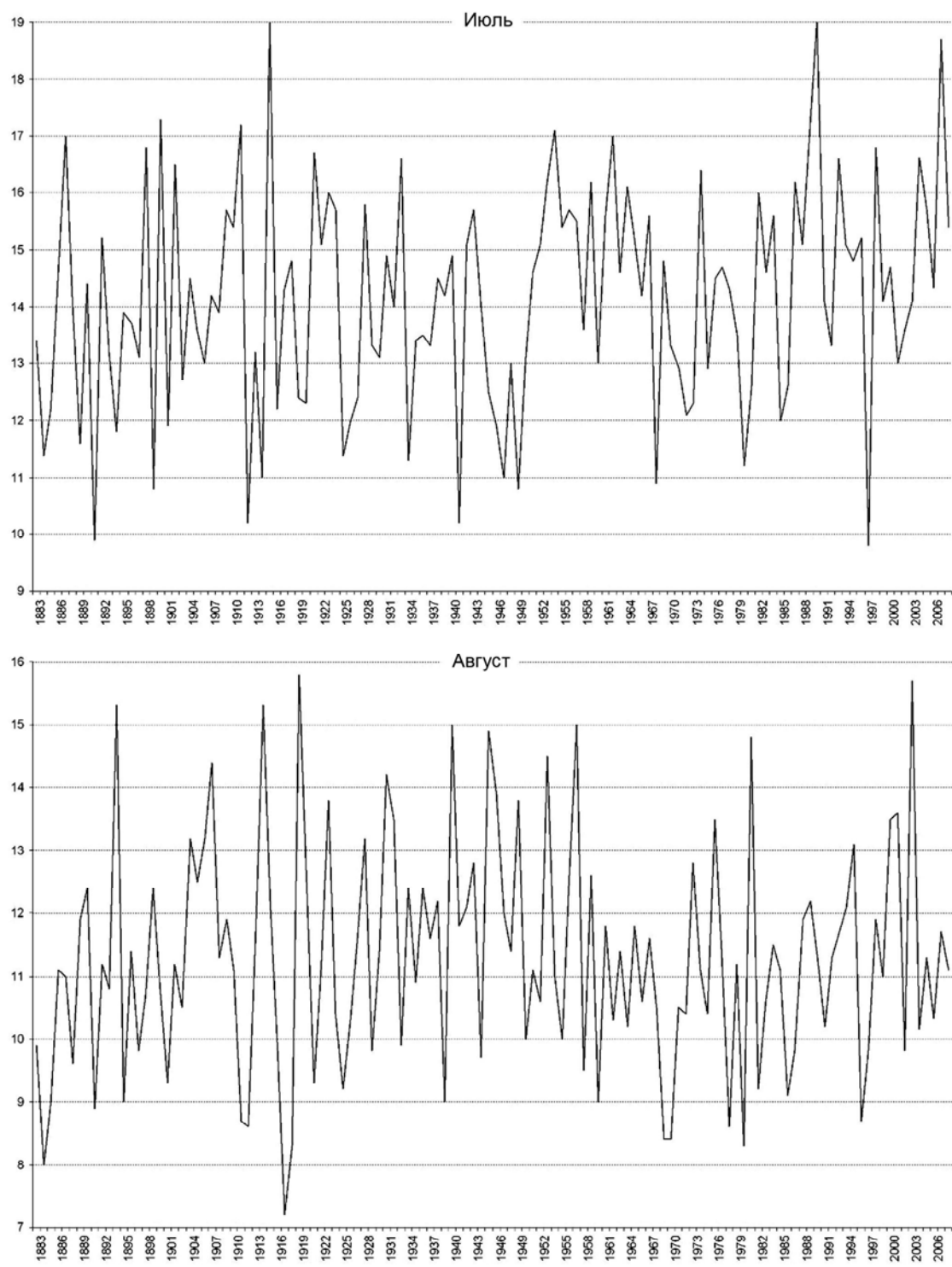


Рисунок 32 В. Динамика среднемесячных температур летних месяцев (июль, август) по метеостанции Салехард



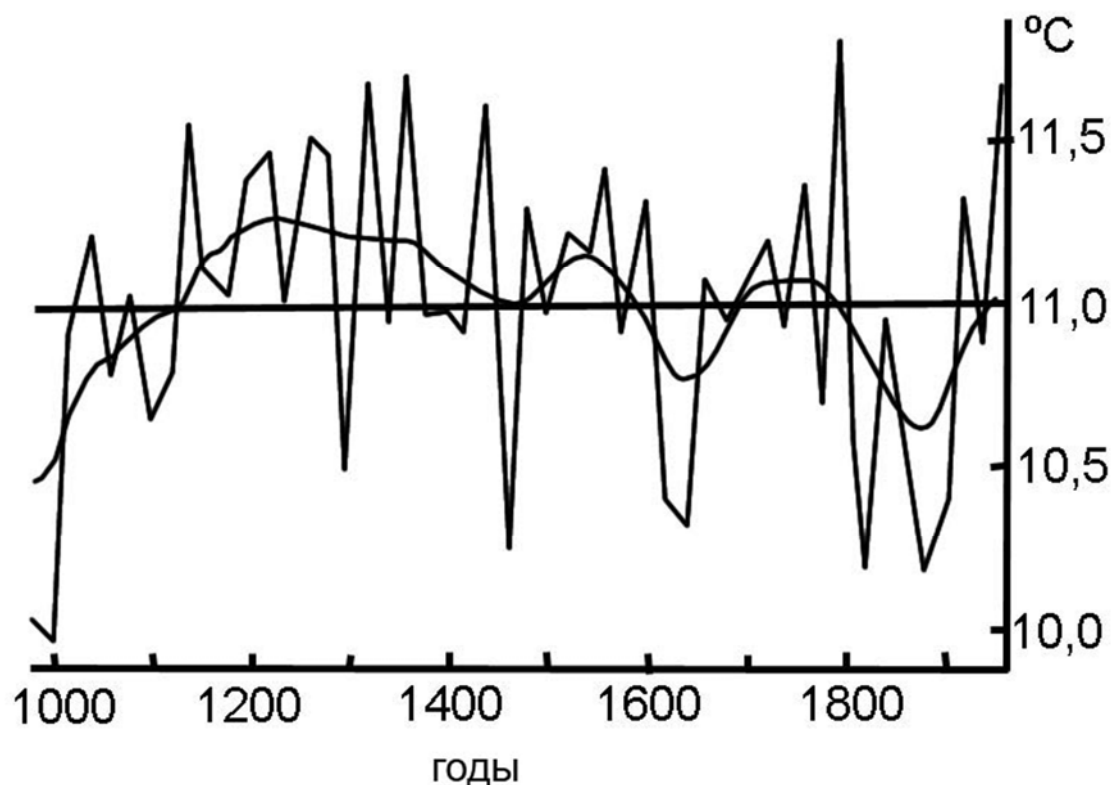


Рисунок 33. Реконструированные средние (по 20-летиям) температуры воздуха июня-июля за последнее тысячелетие для Салехарда (из: Шиятов, Мазепа, 1995).

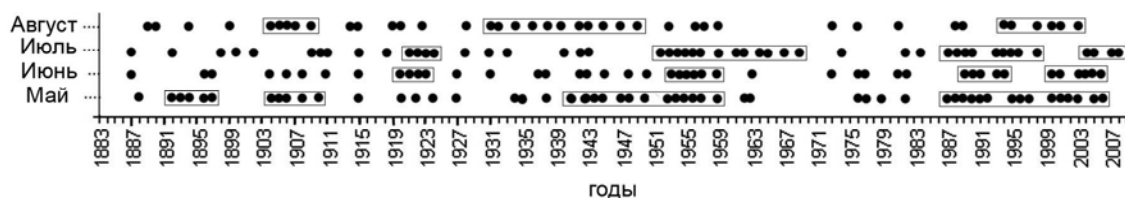


Рисунок 34. Годы, когда средняя температура весенних и летних месяцев отклонялась в положительную сторону от средней многолетней (за 100 последних лет) более  $0,5^{\circ}\text{C}$ . Оконтурены периоды частых повторений таких отклонений.

### 5.3 История формирования антропогенных ландшафтов

История формирования антропогенных ландшафтов на Ямале и в Нижнем Приобье, как и в большинстве других районов Субарктики, охватывает немногим более 100 лет, за исключением единичных древних поселений человека. Наиболее широкомасштабным стало фоновое

изменение исходных ландшафтов под воздействием традиционной формы хозяйствования коренных народов – пастбищного оленеводства.

Вплоть до конца XIX в. ямальские ненцы использовали домашних оленей как транспортное средство (Головнев, 2004). Стада практически не превышали 300 голов. Выпас оленей стал выступать в качестве широкомасштабного фактора воздействия на природу с 1880-х гг., с приходом на восточную сторону Урала коми-ижемцев со своими стадами (Бартенев, 1896). Ненцы оценили преимущества выпаса оленей крупными стадами, и оленеводство стало основой их жизнеобеспечения. Этому способствовали традиции их житейской философии, согласно которых олень является мерилем социального статуса и жизненных ценностей (Головнев, 2004). Очень скоро (уже в первом десятилетии XX в.) число оленей на Ямале достигло 80 тыс. (Тарасов, 1915). В это же время сложились основные маршруты кочевок, которые с тех пор устойчиво сохраняются. Направление их преимущественно меридиональное.

Численность оленей на Ямале и в ЯНАО менялась синхронно (рис. 35). До середины 1960-х гг. она сохранялась на одном уровне, в 1980-е обозначилась устойчивая тенденция к росту.

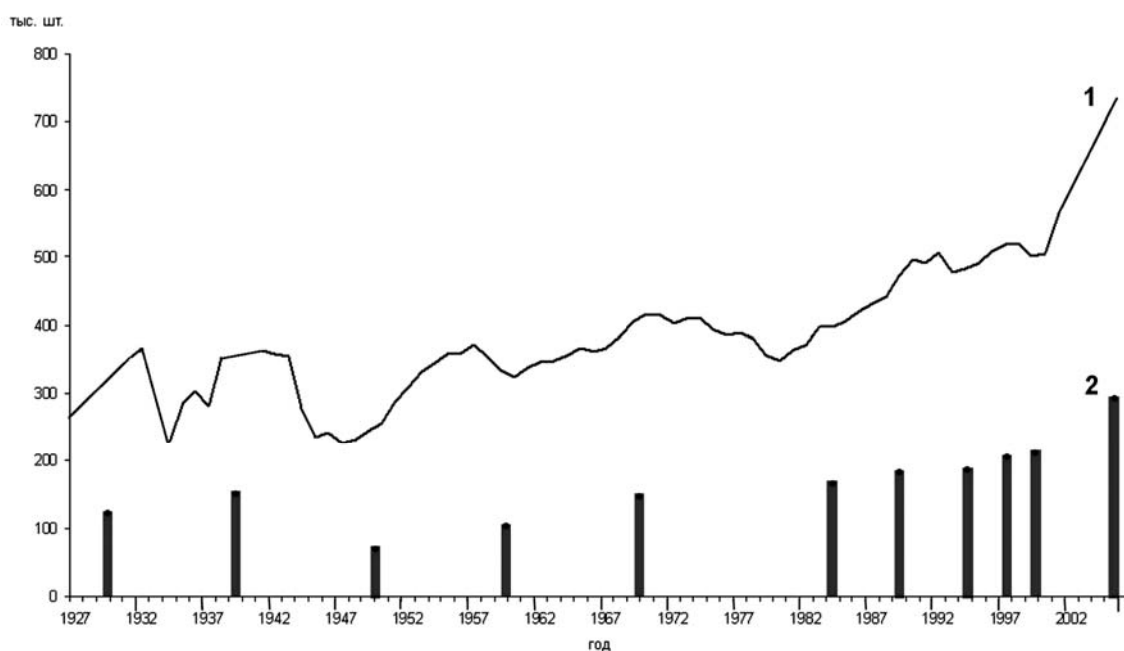


Рисунок 35. Динамика численности домашних оленей в ЯНАО (1) и Ямальском районе ЯНАО (2) (из: Golovatin et al., 2010).

Особенно резкий подъем произошел за счет увеличения поголовья у частных владельцев в конце 1990-х гг. после развала «коллективных» хозяйств советского периода. Сейчас в округе сосредоточено самое крупное в мире поголовье северных домашних оленей – 730 тыс. голов (40% мирового числа!). На Ямале выпасается около 300 тысяч. Выпас производится крупными стадами (по 3-12 тыс. голов) отгонным способом.

В результате сложилась уникальная для тундровой зоны ситуация, при которой пастбищные нагрузки оказались за пределами не на какой-то ограниченной локальной площади, а на громадной территории – выпас охватил всю территорию Ямала целиком. Средняя плотность оленей на полуострове – 2,3 ос./км<sup>2</sup>. Это, конечно, абстрактная величина для кочующих животных, но она иллюстрирует общую нагрузку на угодья. При существующей системе выпаса крупные стада прогоняются по одним и тем же пастбищам дважды за сезон, и одновременно в этих же местах выпасаются олени частных владельцев. Поэтому локальная плотность – в десятки раз выше.

Запредельные пастбищные нагрузки привели к трансформации растительности и, соответственно, к изменению местообитаний животных (Головатин и др., 2008; Golovatin et al., 2010). Первыми пострадали лишайниковые тундры. После столетнего выпаса площадь их существенно сократилась – в 3,5-4 раза, сменился видовой состав лишайников, преобладающая высота их уменьшилась до 0,5-1,5 см.

Считается, что перевыпас приводит к «отравяниванию» тундры – взамен лишайников и мхов развиваются травы (McKendrick et al, 1980; Olofsson et al., 2001). Есть мнение, что при этом даже повышается первичная продуктивность сообществ (Zimov et al., 1995, Olofsson, Oksanen, 2002). Однако на Ямале этого не происходит (Golovatin et al., 2010). По сравнению с 1930-ми гг. запасы трав в тундрах и на болотах снизились в 1,5-2 раза. Травы разрастаются только на небольших участках, обогащенных экскрементами – вокруг песцовых нор и на многолетних стоянках оленеводов. На местах с высокой и очень высокой пастбищной

нагрузкой травянистая растительность стравлена до высоты 3-5 см. Часто коэффициент изъятия ее составляет 90%. Тундра выглядит «побритой» как свежестриженный газон (фото 24). В ивняках общие запасы надземной фитомассы снизились: в низкорослых – почти в 8 раз, в высокорослых – в 2 раза.



Фото 24 – Тундра, подверженная высокой пастбищной нагрузке (Западный Ямал, северные субарктические тундры) (из: Golovatin et al., 2010).

Из-за особенностей слагающих пород Ямала (рыхлых и сильно опесчаненных) нарушение растительного покрова под действием вытаптывания оленями способствовало усилению дефляционных процессов. Постепенно происходит опустынивание территории. В настоящее время обширные обнажения песка существуют повсеместно на береговых террасах рек и озер, на возвышенных участках полуострова. На Среднем Ямале их площадь достигает местами 19% от площади суши (рис. 36). В среднем же на полуострове в различных тундровых подзонах

она составляет сейчас около 5,5% (Golovatin et al., 2010), что сопоставимо с площадью озер на Ямале.

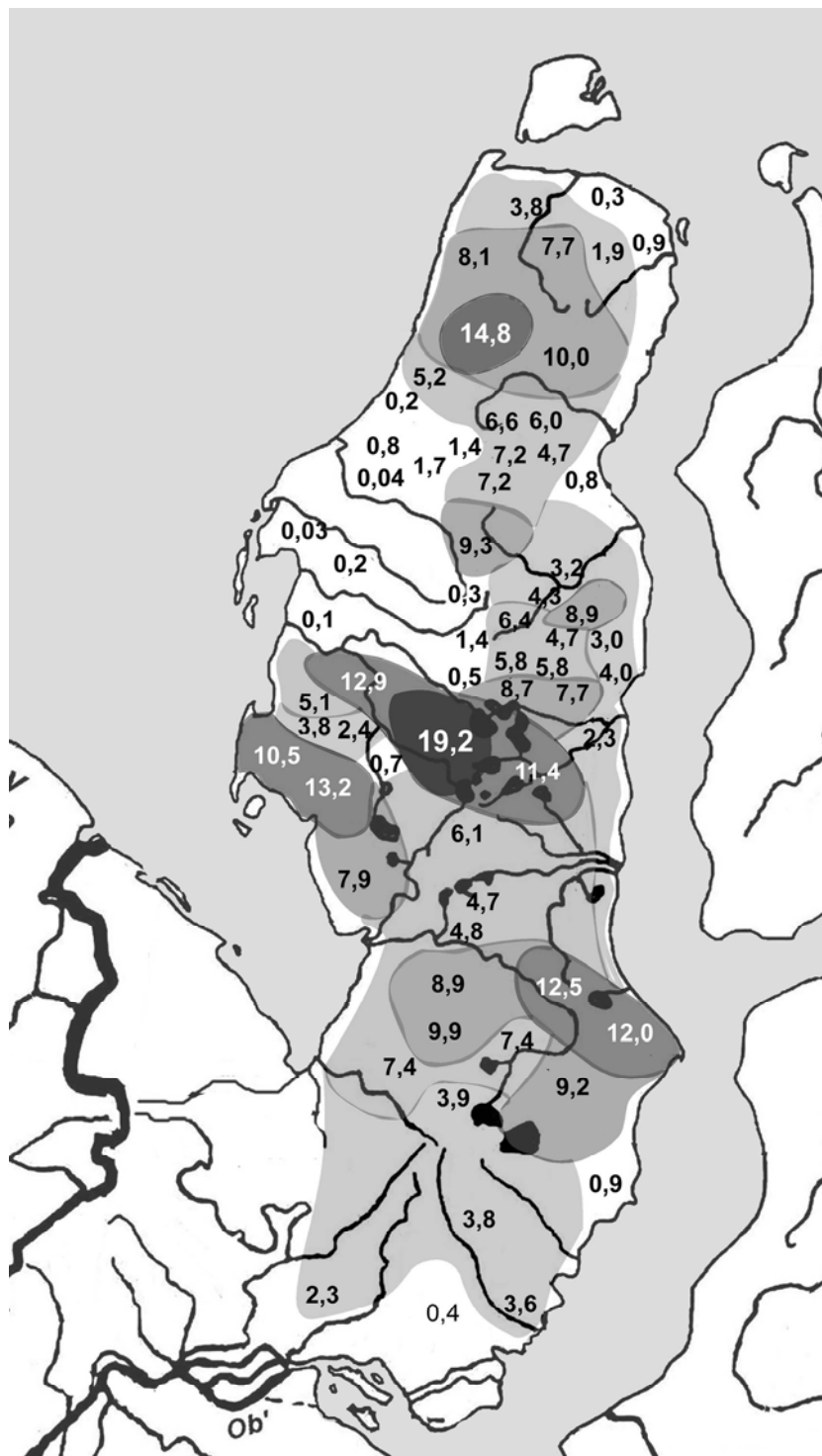


Рисунок 36. Карта-схема распространения песчаных обнажений, образовавшихся под действием выпаса домашних оленей, на Ямале (из: Golovatin et al., 2010). Цифрами обозначен % песчаных обнажений от площади суши

Основные этапы урбанизации территории следующие. До 1920 г. на Ямале и Нижнем Приобье существовали только мелкие населенные пункты, главным образом, становища рыбаков, тяготевшие к долине Оби. Наиболее крупным из них было село Обдорск (с 1938 г. – г. Салехард). В 1920-30-х гг. при освоении Северного морского пути и коллективизации был основан ряд поселков и факторий в тундровой и лесотундровой зоне. Постепенно происходил рост населения. К концу 1940-х гг. была проложена железнодорожная ветка Чум-Лабытнанги. В конце 1950-х – начале 1960-х гг. началась разведка месторождений углеводородов. Возникают города Надым, Новый Уренгой. В 1970-х и особенно в 1980-х гг. резко возросли темпы прироста населения за счет иммиграции. В 1980-1990-е гг. начинается обустройство Ямбургского, Бованенковского и Харасавейского газоконденсатных месторождений. С 1988 г. вдоль Урала строится железная дорога Обская-Бованенково. Формируется сеть карьеров, подъездных дорог, появляются рабочие поселки. Благодаря прокладке автотрассы параллельно железной дороге, юго-западная часть Ямала стала доступна для автомобильного транспорта, что увеличило рекреационную нагрузку. В настоящее время очаги техногенного воздействия на полуострове локализованы на небольших площадях подготавливаемых к эксплуатации промыслов и в узкой полосе вдоль транспортных магистралей – трубопроводов, автомобильных и железных дорог. На Оби – вокруг поселков и в конгломерате городов Харп – Лабытнанги – Салехард. Восточнее – в окрестностях городов Надым, Новый Уренгой, пос. Тазовский, вдоль железной дороги Новый Уренгой – Ноябрьск.

#### **5.4. Изменение орнитофауны**

Анализ литературы и собственные наблюдения позволяют выделить довольно внушительный список видов, у которых в последние десятилетия произошли несомненные выраженные изменения численности и распространения (табл. 27).

Таблица 27 – Список гнездящихся видов, у которых произошли направленные изменения численности и границ распространения на севере Западной Сибири в последние 60-70 лет

Обозначения: в баллах max 3, + увеличение, 0 относительно стабильны, – уменьшение;

Вид	Тенденции изменения	
	численности	области распространения
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	+3	0
Малый лебедь <i>C. bewickii</i>	+3	0
Серый гусь <i>Anser anser</i>	-3	-3
Таежный гусеник <i>A. f. fabalis</i>	-3	0
Пискулька <i>Anser erythropus</i>	-2	0
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	+1	+1
Чирок-трескунок <i>A. querquedula</i>	+1	+1
Турпан <i>Melanitta fusca</i>	-1	-2
Степной лунь <i>Circus macrourus</i>	+1	+3
Мохноногий канюк <i>Buteo lagopus</i>	-1	0
Кречет <i>Falco rusticolus</i>	-2	?
Пустельга <i>F. tinnunculus</i>	+1	+1
Чеглок <i>F. subbuteo</i>	?	+1
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	+2	0
Малый зюк <i>Ch. dubius</i>	+1	+1
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	+1	+1
Дупель <i>Gallinago media</i>	-3	?
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	+1	+1
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	+3	+2
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i>	+1	+1
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i>	-2	0
Длиннохвостый поморник <i>S. longicaudus</i>	-1	0
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	+1	+2
Малая чайка <i>L. minutus</i>	+2	+1
Белая сова <i>Nyctea scandiaca</i>	-2	-1
Сизый голубь <i>Columba livia</i>	+2	+1
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	+2	+2
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	?	+1
Рябинник <i>Turdus pilaris</i>	?	+1
Певчий дрозд <i>T. philomelos</i>	?	+1
Горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	+1	+1
Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i>	?	+1
Скворец <i>Sturnus vulgaris</i>	-3	-3
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i>	+1	+2
Серая ворона <i>Corvus cornix</i>	+3	+1
Грач <i>C. frugilegus</i>	-3	-3
Домовый воробей <i>Passer domesticus</i>	0	+2
Полевой воробей <i>P. montanus</i>	0	+1
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	?	+1
Вьюрок <i>F. montifringilla</i>	+1	+1
Подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	-2	-1
Пуночка <i>Plectrophenax nivalis</i>	+1	+1

Этот перечень составляет около трети всей орнитофауны лесотундровой зоны. У одних изменения начались уже давно, у других проявились в самые последние годы. В таблицу мы включили также некоторые типично тундровые виды, у которых совсем недавно обозначилась тенденция к снижению численности, но они пока продолжают оставаться обычными. Эти виды выбраны в качестве примера при обсуждении последствий перевыпаса в тундровой зоне.

К указанному списку можно добавить целый ряд сибирских видов, у которых вслед за расширением ареала на запад происходило продвижение и на север. Например, таловка *Phylloscopus borealis* в Финляндии была зафиксирована в 1909 г. (Формозов, 1964), в Приладожье стала регулярно появляться после 1971 г. (Мальчевский, Пукинский, 1983). На юге Ямала ее отмечали на широте Салехарда (66°42' N) в конце XIX в. (Дерюгин, 1898), но севернее она отсутствовала вплоть до 1941 г. (Кучерук и др., 1975). Однако уже в 1978 г. была обнаружена у оз. Сохонто (бассейн р. Юрибей) на широте 69°06' N (Данилов и др., 1984). Синехвостка *Tarsiger cyanurus*, которая достигла Кольского п-ва в 1937 (Мальчевский, Пукинский, 1983), а Финляндии в 1949 г. (Формозов, 1964), на юге Ямала стала отмечаться в конце 1970-х гг. (Данилов и др., 1984). Пятнистый конек *Anthus hodgsoni* в 1904 г. едва доходил на север до 64° N (Шухов, 1915), с 2002 он регулярно встречается в Нижнем Приобье на широте 66°42' N (Головатин, 2002). Появление в фауне Ямала таких птиц, как азиатский бекас *Gallinago stenura*, сибирский конек *Anthus gustavi*, обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*, полярная овсянка *Emberiza pallasi* также, вероятно, связано с движением границ их ареала к северо-западу в свое время. Но о конкретных сроках их проникновения на Ямал сказать трудно из-за недостатка орнитологических сведений. Как бы то ни было, сложно связать появление перечисленных сибирских видов с потеплением климата или антропогенными изменениями. Это – частные проявления давно начавшегося процесса продвижения восточноазиатских элементов в Европу, причина которого до сих пор не ясна.



У некоторых видов изменения численности или распространения являются отражением общих тенденций, происходящих одновременно во многих частях ареала. Например, повсеместное снижение численности таежного гуменника (Mooji, Zöckler, 1999), пискульки (Морозов, 1995; Mogošov, 1999), турпана (Минеев, 2003), дупеля (Мальчевский, Пукинский, 1983; Бакка, 1990; Аськеев, Аськеев, 1999), скворца (Moller, 1992; Rintala et al., 2003; Robinson et al., 2005; Сотников, 2006) затронуло и население этих видов в Нижнем Приобье и на Ямале. Непосредственные причины таких изменений не просматриваются. По крайней мере, нет выраженной связи их ни с потеплением климата, ни с антропогенным преобразованием ландшафта. Возможно, они объясняются спецификой реакции видов на невыясненные пока факторы. В частности, М.А. Мензбир (1882), рассуждая о судьбе дупеля, еще за столетие до обозначившегося сокращения численности указывал, что в отличие от обыкновенного бекаса (*G. gallinago*) он должен постепенно исчезнуть из-за распашки лугов, осушения кочкарниковых болот, легкой и неумеренной охоты.

#### **5.4.1. Циклические колебания численности**

В некоторых случаях изменения являются частью долговременных циклических колебаний численности. Обычно из-за сравнительно малой продолжительности периода наблюдений их бывает трудно установить. Но когда флуктуации относительно краткосрочны, становится очевидным связь движения численности с ее естественными циклами, что сопровождается соответствующими колебаниями границ ареала. Например, краснозобой казарке *Rufibrenta ruficollis* свойственны циклы с периодичностью в 12-14 лет и 3-4 года в зависимости от метеорологических условий сезона размножения (Кривенко, 1991). Во второй половине 1990-х гг. начался очередной рост общей численности вида (Сыроечковский, 1995). Это привело к восстановлению границ гнездования на периферии ареала: в 1997 г. на юге Ямала в верховьях р. Хадытаяха (67°19' N) (Мечникова и др., 2005), в 2001 г. на юго-западе на р. Еркутаяха и

Паютаяха (68°11' N) (Соколов и др., 2001; Соколов, Соколов, 2005), в 2006 г. на северо-западе на р. Надуйяха (70°37' N) (Штро, Соколов, 2006). В традиционных местах гнездования – на р. Юрибей к 2004 г. увеличилось и общее число взрослых птиц и число выводков (Головатин и др., 2004). Однако уже в 2005 г. повторное обследование реки показало, что численность здесь сократилась в 3 раза, они гнездились на местах прежних колоний, но только отдельными парами.

Другой пример – численность лебедей, зимующих на севере Европы, имеет выраженную циклическую динамику с периодическими подъемами у малого лебедя каждые 6-9, у кликуна – 3-5 лет (Минеев, 2003). Помимо этих существуют, по всей видимости, более длительные циклы. Так в период с конца 1930-х до конца 1950-х гг. малые лебеди на Ямале были достаточно многочисленны (Пугачук, 1965; Кучерук и др., 1975). Встречаемость в приморской части составляла  $22,5 \pm 0,8$  ос./10 км маршрута. Затем произошло значительное снижение численности популяции, зимующей в Западной Европе, а с середины 1980-х гг. вновь начался рост (Beekman, 1997). За это время на Ямале численность лебедей выросла в десять и более раз. Так при обследовании р. Юрибей (центральная часть ареала на Ямале) в 1982-1986 гг. встречаемость малого лебедя в долине реки составляла  $0,18 \pm 0,04$  ос./10 км (изредка видели одиночных птиц, отдельные пары, еще реже мелкие группы из 3-4 особей). В 2004-2005 гг. на 10 км долины реки встречалось  $4,2 \pm 0,4$ , а ближе к морю –  $10,0 \pm 1,3$  особи (Golovatin et al., 2010).

Еще один пример – серый гусь. Судя по остаткам костей в древних поселениях, он был распространен в лесотундре Западной Сибири в XVII – первой трети XVIII вв. (Косинцев, 2006). В конце XIX в. его отмечали гнездящимся вдоль Оби до самых низовьев – устья р. Щучья (66°48' N) (Финш, Брэм, 1882; Дерюгин, 1898;). В 1930-1940-х гг. обозначилась устойчивая тенденция существенного снижения общей численности вида. Она совпала с фазой низкого обводнения в центральной части ареала вида –

в степной зоне. Вид исчез на Южном Ямале, а в пойме Оби граница распространения отступила до 66°10' N, после середины 1960-х гг. он перестал гнездиться и здесь (Данилов, 1969б). С начала 1980-х гг. наступила новая фаза гидроклиматического цикла – уровень обводненности стал увеличиваться. Вслед за этим начался рост общей численности гуся, особенно в лесостепи и на севере степной зоны, которые в меньшей степени были затронуты мелиоративными преобразованиями (Ерохов, 2003). Эта тенденция продолжается и в настоящее время. В результате участились случаи залета на север серых гусей вдоль Оби вплоть до 68°28' N (Рябицев и др., 1995). Однако сейчас гнездование вида на Оби, вероятно, сдерживается активностью и беспокойством возросшего населения.

#### ***5.4.2. Фаунистические перестройки, связанные с изменением климата***

С потеплением климата обычно связывают продвижение на север видов, гнездящихся южнее. За последние 75 лет на севере Западной Сибири было зафиксировано около четырех периодов появления «южных» видов (рис. 37). Однозначно связать их с годами, когда достаточно частыми были ранние весны, нельзя. Однако, с одной стороны, зафиксировать появление нового вида не всегда удастся сразу, чаще с некоторым опозданием. С другой стороны, теплый период может только подготавливать появление нового вида, а сам момент может произойти позже.

Н.Н. Данилов (1966), анализируя характер распространения птиц в Субарктике, пришел к выводу, что проникновение видов в высокие широты ограничивается особенностями функционирования гонад и обстановкой на местах во время прилета и начала гнездования. «Биологические часы» отдельных видов настроены таким образом, что момент созревания их гонад в целом совпадает с периодом, удобным для размножения. Для субарктов это время сдвинуто на более поздние календарные сроки, по сравнению с видами, проникающими в Субарктику. В годы с обычной

северной весной «южане», размножающиеся сравнительно рано, сталкиваются с отсутствием необходимых экологических условий в момент физиологической готовности к размножению, и это сдерживает их распространение к северу. В ранние весны происходит сдвиг фенологических явлений, что дает возможность птицам гнездиться в высоких широтах.

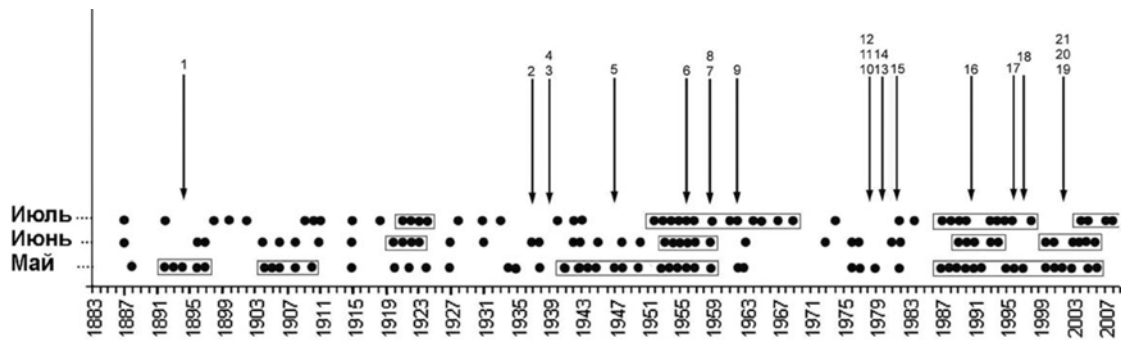


Рисунок 37. Сроки первого зафиксированного гнездования «южных» птиц на юге Ямала на фоне лет с теплой весной и летом. Периоды с частой повторяемостью отклонений температуры от средней многолетней оконтурены. Цифрами обозначены: 1 – домовый воробей (Пасхальный, 2004); 2 – вьюрок, 3 – средний кроншнеп, 4 – луговой конек, 5 – таловка (Кучерук и др., 1975); 6 – кряква, 7 – перевозчик (Добринский, 1959); 8 – обыкновенная пустельга (Данилов, 1969б); 9 – чирок-трескунок (Данилов, 1965); 10 – синехвостка, 11 – горихвостка, 12 – зеленая пеночка, 13 – малая чайка, 14 – певчий дрозд (Данилов и др., 1984); 15 – чеглок (Калякин, 1998); 16 – зяблик (Головатин, 1995); 17 – малый зуек (Пасхальный, Сеницын, 1997); 18 – степной лунь (Морозов, 1998); 19 – пятнистый конек, 20 – буроголовая гаичка (Головатин, 2002); 21 – сизый голубь (Пасхальный, 2004).

Интересно, что практически все новые виды, однажды проникнув на север, остаются здесь на долгие годы и гнездятся независимо от того, теплыми или холодными оказываются последующие сезоны. Следовательно, появление южных видов, как и продвижение к западу сибирских, является следствием каких-то пока непонятных внутривидовых (внутрипопуляционных) причин. Вполне возможно оно связано не с краткосрочными, а с долгосрочными циклами потепления. В орнитофауне Южного Ямала достаточно много видов, основная область

обитания которых лежит далеко южнее: красношейная поганка *Podiceps auritus*, широконоска *Anas clypeata*, хохлатая чернеть *Aythya fuligula*, гоголь *Bucephala clangula*, луток *Mergus albellus*, погоныш *Porzana porzana*, дупель *Gallinago media*, мородунка *Xenus cinereus*, озерная чайка, речная крачка *Sterna hirundo*, полевой жаворонок *Alauda arvensis*, сибирская завирушка *Prunella montanella* и другие. Все они могли проникнуть сюда в предшествующие теплые периоды, наличие которых четко просматриваются на дендроклиматических реконструкциях климата (рис. 33). Подтверждением может служить картина появления некоторых из них в районах, где орнитологические наблюдения ведутся очень давно, например, в Прибалтике. Погоныш, озерная чайка, широконоска, хохлатая чернеть стали осваивать новые местообитания здесь только в 1880-х гг. (Исаков, 1952; Кумари, 1957) – после так называемого малого ледникового периода 1550 – 1700-1800 гг. (даты по Lamb, 1977). Вполне вероятно, что в это время они проникли и на Южный Ямал.

Сам процесс освоения новых территорий в большинстве случаев достаточно типичен: появление первых гнездящихся птиц (им могут предшествовать регулярные залеты «разведчиков», а могут и отсутствовать), затем рост численности и расширение области гнездования. Например, первые упоминания о среднем кроншнепе *Numenius phaeopus* на севере Западной Сибири приходятся на 1939 г. – в бассейне р. Щучья всего 4 встречи, спустя 34 года (с 1973 г.) это – уже вполне обычный вид (Кучерук и др., 1975) с достаточно стабильной плотностью гнездования.

В то же время вслед за первой «волной» роста численности и освоения новых территорий может произойти стагнация и даже сокращение численности вида, после чего может наступить новая волна. В качестве примера – в Нижнем Приобье первое гнездование большого веретенника *Limosa limosa* было зафиксировано в бассейне р. Войкар в 1992 г. (Головатин, 1999), через 7 лет численность стала расти, затем через 4 года резкий рост прекратился, и спустя 6 лет наметилась тенденция к снижению (рис. 38).

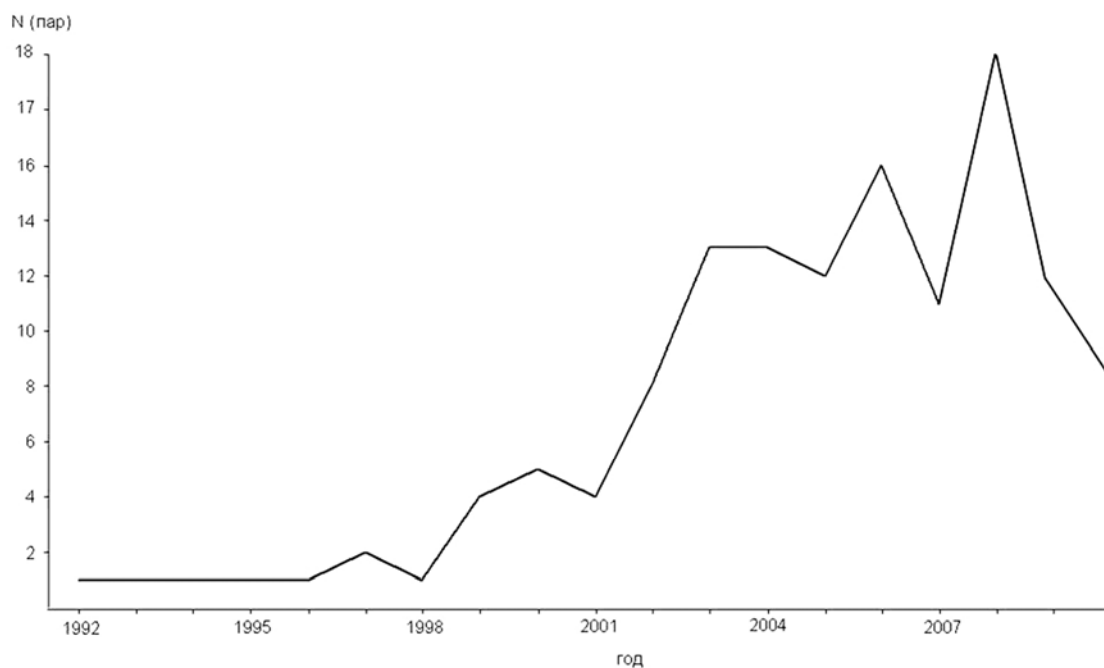


Рисунок 38 – Динамика количества гнездящихся пар больших веретенников на стационаре «Войкар» (на 5 км<sup>2</sup> тундроподобных болот).

Показательным является также пример степного луня *Circus macrourus*. Начало первой волны продвижения вида к северу было отмечено на рубеже 1880-1890 гг. (Формозов, 1959), когда он стал обычным в Центральной России (юг Тульской губернии) на широте около 53°20' N. В 1913 степной лунь найден гнездящимся под Петербургом – 59°41' N, в 1935 г. продвинулся до 60°40' N (Мальчевский, Пукинский, 1983). На востоке Европейской России северная граница ареала за эти годы достигла примерно 58°40' N (Плесский, 1948). В 1950-х началось сокращение численности вида, в 1970-х оно стало заметным в центральной части ареала – в частности, на юге Башкирии (Ильичев, Фомин, 1979). В 1990-е гг. началась новая волна распространения степного луня на север. В 1994 г. отмечена первая попытка гнездования в Финляндии, в 1995 г. – в Карелии (Зимин и др., 1997). В северо-восточном направлении в 1991 г. его отметили в Большеземельской тундре (68°38' N) (Морозов, 1997), в 1998 г. – на юге Ямала (67°29' N) (Морозов, 1998), в 2001 и 2002 г. – на Полярном Урале (Головатин, Пасхальный, 2005а) и юго-западе Ямала (68°12' N)

(Соколов и др., 2002), в 2004 г. – в средней части полуострова (68°46' N) (Головатин и др., 2004). Очевидно, что вид продолжает расширять свой ареал – в обильный грызунами 2009 г. он был достаточно обычным в пойме Оби, в районе Двубья (Головатин и др., 2009).

Исчезновение «новых» видов происходит лишь в единичных случаях, спустя некоторое время после проникновения и по причинам, не связанным с погодой. В качестве достоверных примеров можно упомянуть скворца *Sturnus vulgaris* и грача *Corvus frugilegus*. История с последним является наиболее наглядной, так как происходила в течение относительно короткого промежутка времени. Первое гнездование грачей (12 пар) было зафиксировано в 1975 г. в окрестностях г. Лабытнанги на опорах линии электропередач, в 1982 в колонии было 8, в 1983 – 7, в 1984 г. – 1 пара (Пасхальный, 2004). В последующие годы, т.е. через 10 лет после первой регистрации, гнездящихся птиц уже не встречали.

#### **5.4.3 Фаунистические изменения, связанные с преследованием и техногенным воздействием**

Примеры, когда причиной исчезновения или сокращения численности видов стало прямое преследование, единичны. В случае с глухарем *Tetrao urogallus* это произошло на фоне естественного сокращения численности. До начала 1960-х гг. он встречался регулярно в лесотундровой зоне Ямала. В удаленном лесном острове в долине р. Хадытаяха (67° N) его даже промыслили (Данилов и др., 1984). При похолодании в 1960 – первой половине 1970-х гг. он здесь исчез. В настоящее время вид стал вновь продвигаться на север – токующие птицы встречены несколько южнее г. Лабытнанги (66°42' N).

Еще один пример – резкое сокращение численности кречета *Falco rusticolus* произошло по «криминально-экономической» причине: в результате отлова птиц и изъятия птенцов с целью контрабандной продажи как ловчей птицы. Основным местом гнездования вида в регионе была долина р. Щучья. Со строительством железной и автомобильных дорог

Обская-Бованенково эти места стали доступными для браконьеров. В результате число гнездящихся кречетов сократилось с порядка 10-15 до 5 пар (Мечникова, Кудрявцев, 2005).

Гораздо чаще рост населения и формирование сети населенных пунктов способствуют расширению ареала. В первую очередь это относится к синантропным видам, таким как воробьи, сизый голубь и полусинантропная пуночка. В конце XIX в. домовый воробей *Passer domesticus* доходил до Березова (63°54' N), а полевой *P. montanus* чуть севернее – до Кушевата (65° N), на зиму они исчезали (Финш, Брем, 1882). В это время на Ямале единственное село с деревянными строениями был Обдорск – ныне г. Салехард (66°31' N), остальные населенные пункты представляли собой компактные стойбища, состоящие из нескольких чумов. Воробьи стали оседло обитать в Обдорске спустя 20 лет (Дерюгин, 1898), с наступлением периода ранних весен (рис. 38). К началу 1980-х гг., с появлением поселков вдоль Оби, они стали регулярно гнездиться на север до пос. Ярсале (66°51' N) (Пасхальный, 2004). В 1990-х гг. периодически возникающие очаги размножения появились в рабочих поселках газовиков в кустарниковой, типичной и даже в арктической тундре. В настоящее время поселения домовых воробьев обнаружены во всех постоянно существующих крупных поселках, включая самые северные – Бованенково (70°21' N) и Харасавэй (71°05' N). Имеются сведения о встречах птиц в небольших населенных пунктах (факториях, буровых) вплоть до северной части подзоны арктических тундр, о зимовке залетных птиц в небольшом рыбацком поселке Яптик-Сале (69°23' N) (Пасхальный, 2004). Наряду с активным расселением птиц происходил завоз их транспортными средствами – теплоходами, грузовыми самолетами и вертолетами.

Все устойчивые одичавшие поселения сизого голубя *Columba livia* на севере ЯНАО также формировались из завезенных птиц и тесно связаны с появлением многоэтажной застройки, где на теплых чердаках птицы нашли подходящие места для ночевки и гнездования. Первое поселение на севере Западной Сибири было обнаружено в 1984 г. в г. Надым (65°31' N). В



Нижнем Приобье в г. Лабытнанги (66°42' N) в 2002 г. после строительства многоэтажного кирпичного здания с теплой вентиляционной надстройкой, имеющей по периметру сквозные отверстия, обосновалось около 10 птиц (Пасхальный, 2004). Через 6 лет с увеличением числа многоэтажных зданий популяция выросла примерно до 250 особей.

Пуночка *Plectrophenax nivalis* в естественных условиях встречается в горах Полярного Урала вплоть до южной границы ЯНАО (Головатин, Пасхальный, 2005а), а на полуострове Ямал – лишь в северной половине подзоны арктических тундр (выше 72° N), преимущественно у побережий (Пасхальный, 1985). Расселение ее по территории полуострова происходило с севера на юг и с гор на равнину по мере увеличения поселков и создания новых местообитаний в виде карьеров, заброшенных строений, железнодорожной насыпи. В 1961 г. она появилась в пос. Мыс Каменный (68°28' N) (Леонович, Успенский, 1965), в 1987 – в пос. Новый Порт (67°41' N), в 1989 – в рабочих поселках Бованенковского газоконденсатного месторождения (70°21' N), в 1998 – на объектах строящейся железной дороги Обская–Бованенково (67°04' N) (Пасхальный и др., 1998).

У несинантропных «южных» видов на Ямале действует известное правило возрастания синантропии по мере приближения к границам ареала с ростом суровости абиотических факторов (Klausnitzer, 1987). Например, самое северное место гнездования желтой трясогузки *Motacilla flava* (компактное поселение из трех пар) в среднем течении р. Юрибей (68°38' N) относится к антропогенному участку – заброшенной буровой. Фифи *Tringa glareola* на пределе распространения (70°21' N) встречается на территории Бованенковского газоконденсатного месторождения. Средняя плотность гнездования лугового конька *Anthus pratensis* была достоверно выше на территории месторождения, чем за его пределами ( $1,33 \pm 1,13$  SD против  $0,27 \pm 0,29$  пар/км<sup>2</sup>;  $t = 2,24$ ,  $p = 0,04$ ). У северной границы распространения гуменника *Anser fabalis* – в окрестностях Харасавейского месторождения (71°11' N) в 2008 г. большинство из встреченных выводков (8 из 9) было сосредоточено на окраине поселка.

Некоторые виды на севере ареала начинают строить гнезда в необычных местах. Например, рябинник в естественной обстановке устраивает гнезда на деревьях, в горах – на уступах и в нишах скал (Головатин, Пасхальный, 2005а). На северной границе ареала находили его гнезда в неработающем прожекторе на столбе, на уступе под навесом крыши здания, на выступе стальной балки под настилом (Пасхальный, 2004). В тундре за пределами населенных пунктов подавляющее большинство гнезд было устроено на скальных и щебенчатых карьерах, на металлических и деревянных опорах железнодорожных мостов. Самое северное гнездо на Ямале (68°38' N) было расположено на брошенной буровой вышке (Головатин и др., 2004).

Другой пример. В 1980-е гг. было отмечено, что серая ворона *Corvus cornix* на севере ареала стала осваивать новые места гнездования – устраивать гнезда на деревянных и металлических сооружениях (Пасхальный, 2004). До этого самое северное гнездо было найдено в 1974 г. в северной части кустарниковых тундр – в окрестностях пос. Мыс Каменный (68°40' N). Оно располагалось в пойме р. Нурмаяха на вершине ивы в 2 м от земли (Данилов и др., 1984). Весенние залеты отдельных птиц и стай случались еще дальше к северу: в 1974 г. фактория Тамбей (71°31' N), в 1976 г. – Марре-Сале (69°43' N). В 2008 г. был зафиксирован случай гнездования вороны в арктической тундре – в окрестностях пос. Харасавей (71°11' N), где птицы устроили гнездо на металлической конструкции базы нефтепродуктов (Головатин, Соколов, 2008).

#### **5.4.4 Изменения, связанные с выпасом домашних оленей**

Как мы уже отмечали выше, перевыпас домашних оленей на Ямале, охвативший всю территорию полуострова, стал причиной широкомасштабных изменений растительного покрова и усиления дефляционных процессов. Трансформация местообитаний, вызванная деградацией растительности вследствие неумеренной пастьбы скота, всегда приводила к существенным изменениям численности и распространения

животных открытых ландшафтов (Формозов, 1959, 1962; Sandford, 1976). Ямал не стал исключением. Здесь до 1990 г. с периодичностью 3-4 года происходили значительные подъемы обилия леммингов (синхронно *Lemmus sibiricus* и *Dicrostonyx torquatus*), характерные для арктических районов. За последние 18 лет численность леммингов ни разу не достигала прежних высоких значений, лишь дважды – до среднего уровня, хотя цикличность подъемов сохранилась (рис. 39). Причем они стали носить локальный, очаговый характер и не охватывают, как прежде, всю или большую часть территории полуострова (Arctic Birds, 1999-2009).

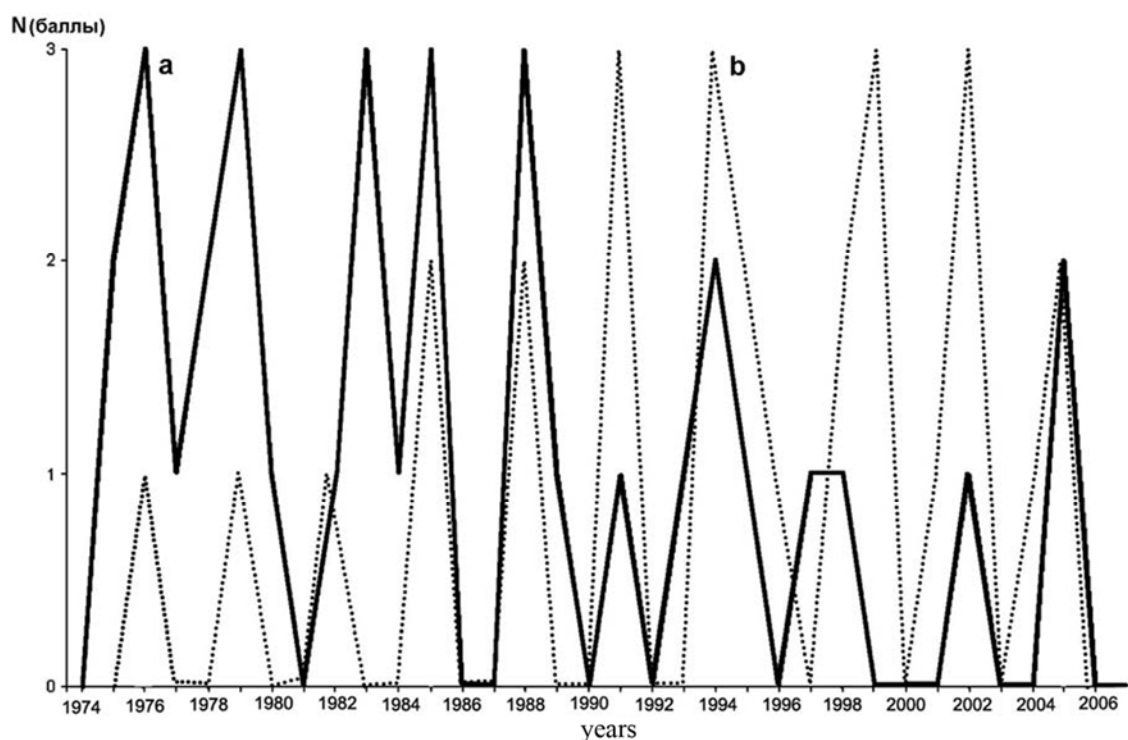


Рисунок 39. Динамика численности леммингов (а) и полевки Миддендорфа (b) на Ямале (в баллах, лемминги – по: Shtro, 2003; Штро, Сосин, 2004; Golovatin et al., 2010. Полевка Миддендорфа – по: Изучение ..., 1997; Golovatin et al., 2010).

Связь этих нарушений с перевыпасом очевидна, т.к. совпадает по времени с резким ростом поголовья оленей и началом бесконтрольного выпаса. На фоне снижения обилия леммингов в несколько раз возросла численность другого тундрового грызуна – полевки Миддендорфа (*Microtus*

*middendorffi*), которая в годы пика интенсивно расселяется по всей тундре, занимая биотопы, где она прежде не встречалась.

В естественной ситуации многократные колебания численности леммингов сказываются на всех звеньях тундровых биоценозов и, в первую очередь, на хищниках. Плодовитость и успешность размножения их резко увеличиваются при высоком обилии этих грызунов. Падение численности жертв заставляет хищников переключаться на второстепенные корма (полевков, птиц). Но переход на замещающие виды корма не восполняет того репродуктивного эффекта, который существует при питании хищников леммингами, даже при обилии полевков. Особенно это свойственно хищникам, специализированным на питании леммингами, таким как песец, белая сова, средний поморник, и было замечено у них раньше (Данилов и др., 1984; Shtro, 2003; Головатин, Пасхальный, 2005б; Морозов, 2005). Поэтому неудивительно, что за последние 15 лет не поступало каких-либо достоверных сведений о массовом гнездовании белых сов *Nyctea scandiaca* и средних поморников *Stercorarius pomarinus* на Ямале. Плотность гнездования белой совы до 1991 г. достигала 0,08-0,11 пар/км<sup>2</sup> (Головатин, Пасхальный, 2005б), после этого года гнезд не находили. Плотные поселения средних поморников отмечались локально и только в арктических тундрах (Пасхальный, Головатин, 2010). На юго-востоке подзоны – в низовьях р. Вэнуйеуояха (71°07' N, 72°27' E) они гнездились в 1991 с плотностью 2,36, в 1993 – 0,12 и в 1994 г. – 0,68 пар/км<sup>2</sup> (Ryabitsev, Taylor, 2001). В 1997 г. небольшое поселение с плотностью 1,8 пар/км<sup>2</sup> было обнаружено в приморской тундре в окрестностях пос. Харасавей (71°10' N, 67°50' E) (Golovatin et al., 2010), где небольшой подъем численности сибирского лемминга до средних значений был обеспечен успешным подснежным размножением, но летом они не размножались. В 90 км южнее – в районе пос. Бованенково (70°21' N, 68°21' E) их не было совсем. В 2004 г. было зафиксировано гнездование средних поморников на о. Белый (73°16' N, 70°42' E) (Dmitriev, Emelchenko, 2005). Здесь выпаса домашних оленей нет и вспышки численности леммингов до

значительных величин по-прежнему случаются, что служит подтверждением влияния перевыпаса на динамику их обилия.

Хищники, менее специализированные на питании леммингами – мохноногий канюк *Buteo lagopus* и длиннохвостый поморник *Stercorarius longicaudus* в отсутствии леммингов гнездятся только при высоком обилии полевков. Но при этом плотность их заметно ниже ( $p \leq 0,001$ ), чем в «лемминговые» годы (табл. 4.3).

Таблица 27 – Средняя гнездовая плотность (пар/10 км<sup>2</sup> ± SD) мохноногого канюка и длиннохвостого поморника в годы обилия леммингов и полевков на Ямале (по: Golovatin et al., 2010)

	Обилие леммингов	Обилие полевков	t, (f)
Мохноногий канюк	5,7±2,3	2,4±1,2	4,61 (24)
Длиннохвостый поморник	2,2±1,2	0,7±0,5	4,41 (21)

Воздействие выпаса на другие группы птиц мы иллюстрируем на примере бассейна р. Юрибей на Среднем Ямале, где материалы учетов имеют наибольший объем (в разные годы 6-13 площадок общим размером 120-500 км<sup>2</sup>) и продолжительны во времени (1982-1986, 1991, 1997, 2004-2005), что позволяет провести репрезентативное сравнение за разные годы.

После 1990 г. сократилась численность у многих групп наземных птиц, особенно на водоразделе (табл. 28). Показательно снижение обилия у таких типично тундровых птиц, как гуси, наиболее массового вида водоплавающих – морянки, куликов и лапландского подорожника. У гусей оно выразилось в уменьшении числа выводков и линных птиц на реке. Численность морянки снизилась на водоразделе в 2 раза, гигрофильных куликов – почти в 3 раза, не только на водоразделе, но и в пойме. Плотность подорожника на водоразделах сократилась более чем в 5 раз, в пойме почти в 2,5 раза. Это отразилось на состоянии вида вблизи южной границы ареала. Так в окрестностях г. Лабытнанги (66°46' N) в 1970-е его плотность гнездования составляла 2,6-13,6 пар/км<sup>2</sup> тундры (Данилов и др.,

1984), в настоящее время – он здесь практически исчез – менее 0,1 пар/км<sup>2</sup> (Golovatin et al., 2010).

С другой стороны вследствие опустынивания ландшафта расширилась площадь местообитаний характерного обитателя минеральных арен – галстучника. Это привело к увеличению его численности более чем в 2 раза. Рост численности малого лебедя, по всей видимости, не имеет отношения к выпасу, а является отражением устойчивого процесса, происходящего у вида в течение последних десятилетий.

Таблица 28 – Средняя плотность (ос/км<sup>2</sup> ± SD) птиц в бассейне р. Юрибей (Средний Ямал) до и после 1990 г. (из: Golovatin et al., 2010)

Обозначения: значимые различия \* – при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$ , \*\*\* – при  $p \leq 0,001$ ,  $f=7$

Виды и группы птиц	водораздел			пойма		
	до 1990	после 1990	t	до 1990	после 1990	t
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	0,26±0,16	0,32±0,11	0,60	0,90±0,62	0,75±0,16	0,59
Малый лебедь <i>Cygnus bewickii</i>	0,01±0,01	0,08±0,03	3,54**	0,02±0,02	4,58±0,57	15,86***
Гуси	0,39±0,14	0,31±0,28	0,58	1,68±0,61	0,95±0,30	2,40*
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	0,18±0,16	0,04±0,02	1,55	3,00±1,42	2,70±0,86	0,40
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	1,67±0,26	0,83±0,56	3,00*	6,40±3,27	5,67±0,35	0,50
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	0,33±0,29	0,31±0,19	0,13	0,76±0,43	1,17±0,40	1,57
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	28,38±15,32	10,63±1,24	2,58*	28,64±21,92	35,72±11,73	0,64
Ржанки <i>Pluvialis sp.</i>	1,10±0,45	1,10±0,12	0,01	0,37±0,40	0,18±0,09	1,05
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	0,51±0,32	1,22±0,03	5,02**	0,24±0,54	0,25±0,19	0,05
Другие кулики	30,00±8,29	11,38±0,26	5,02**	85,36±19,15	28,52±4,28	6,48***
Подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	40,06±24,80	7,45±3,50	3,68**	78,75±25,52	33,06±18,06	4,13**
Другие воробьиные	88,94±54,48	45,71±13,68	2,18	82,42±34,57	121,08±22,3	2,66*

## **5.5. Характер долгосрочных изменений населения птиц севера Западной Сибири**

Таким образом, в долгосрочной перспективе имеет место процесс направленной фаунистической перестройки, в результате которой потенциальный видовой состав населения претерпевает значительные изменения. За последние 60-70 лет они коснулись около 44% орнитофауны Нижнего Приобья и Ямала. Причем идет постепенное увеличение общего числа видов. Исчезнувших видов, по сравнению с вновь прибывшими, значительно меньше – соотношение примерно 1:9. Причины и механизмы этого процесса не ясны. Новые виды, однажды проникнув на север, остаются здесь на долгие годы и гнездятся независимо от последующих колебаний климата. Часть из них довольно скоро (в течение 15-20 лет) начинает встречаться регулярно и переходит в разряд константных.

У многих птиц долгосрочные изменения распространения и численности являются отражением общих тенденций, происходящих одновременно в разных частях ареала, у других – часть долговременных циклических колебаний, уловить которые бывает довольно сложно из-за сравнительно короткого ряда наблюдений. Проникновение на север новых «южных» видов может быть связано с крупными многолетними климатическими циклами – в частности с наступлением очередной теплой эпохи. Четкую связь с кратковременными теплыми периодами уловить не удается.

Расширению границ ареала некоторых птиц способствовали техногенные изменения ландшафта.

Очень сильное воздействие на численность тундровых птиц оказали широкомасштабные последствия перевыпаса домашних оленей. У многих видов произошло сокращение численности, главным образом, в наземных местообитаниях водоразделов. Особенно чувствительными оказались гигрофильные кулики, у которых почти трехкратное снижение численности произошло не только на водоразделе, но и в пойме. В то же время

опустынивание ландшафта способствовало росту численности галстучника – обитателя минеральных арен.

При появлении новых видов прослеживаются следующие правила. Лесные южные виды при продвижении к северу все больше становятся приуроченными к поймам рек – правило географической изменчивости кружева ареала (Реймерс, 1994), тогда как восточные (сибирские) – к речным террасам и облесенным болотам, и лишь при сокращении площади лесов, в лесотундре и тундре – к поймам (разд. 4.2.5). Для южных видов открытых пространств, водных и околородных, также действует упомянутое правило, с тем исключением, что они могут встречаться на заозеренных болотных комплексах вне поймы (как например, большой веретенник в северной приобской тайге). Кроме того, по мере приближения к северным границам ареала у многих «южных» видов проявляется приуроченность к антропогенным элементам ландшафта – «правило Клауснитцера» (Klausnitzer, 1987).



## **6. ОРГАНИЗАЦИЯ МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ ПТИЦ**

### **6.1. Основные концепции организации сообществ**

В дискуссии о принципах организации многовидовых образований, получившей развитие в конце прошлого века – в период расцвета экологии сообществ, оформились две крайних позиции: одна рассматривает сообщество как случайное объединение видов, другая – как систему, жестко структурированную под действием межвидовой конкуренции. В настоящее время острота обсуждений спала, обе стороны признают существование упорядоченности в организации сообществ, полемика перенесена на вопрос о природе этого порядка (Роговин, 1999). Решение вопроса теснейшим образом связано с рассмотрением сообщества как системного объекта.

По принципам организации все системы подразделяют на два основных типа: самоорганизующиеся – эндосистемы и регулируемые извне – эктосистемы (Геодакян, 1970; Федоров, 1970, 1974). Самоорганизующиеся системы (типа организма) имеют внутри себя управляющую подсистему и организуются в соответствии со специальной «программой» поведения («проектом»). Источником организации эктосистем является внешняя среда.

Сторонники концепции Ф. Клементса, представляющей сукцессию как автогенный (протекающий по внутренним причинам) жестко детерминированный процесс, рассматривают сообщества как, саморегулируемые, самоуправляемые и самоорганизующиеся системы. Р. Мак Артур и его последователи (например, MacArthur, 1972; Cody, 1975), принимая конкурентные межвидовые отношения в качестве основного организующего начала в сообществах («Limiting Similarity Theory»), также придерживаются близкой точки зрения. Однако любые представления о сообществе, как о совокупности видов, пригнанных друг к другу благодаря действию внутреннего организующего начала, в частности такого как

межвидовая конкуренция, вольно или невольно приводят к отождествлению сообщества с организмом (Jones, 1968). Что на самом деле не так – большинство биологических систем надорганизменного уровня, включая все ценотические системы, не имеют ничего общего с самоорганизующимися системами (Завадский, 1968; Геодакян, 1970; Федоров, 1970, 1974; Шапошников, 1975; Василевич, 1983; Черных, 1986). Источник их организации лежит извне (экотосистемы). Такого типа системы рассматриваются как совокупности, со слабо выраженными целостными свойствами (Завадский, 1968; Василевич, 1983; Поздняков, 2009). Целостная система во взаимодействии со средой должна выступать как нечто единое (Афанасьев, 1963), тогда как биосистемы с малой степенью целостности могут быть: потенциально целостными – способными функционировать как единое целое, но не обязательно проявляющие эту способность и квазисуммативными – обладающими минимальной целостностью и отвечающими на воздействие среды, главным образом, как сумма сходно реагирующих и взаимозаменяемых элементов (Шапошников, 1975). Сообщества организмов больше соответствуют последнему классу.

Кстати, по замечанию В.Н. Максимова (комментарии к работам В.Д. Федорова, 2004), модели организации сообществ Мак Артура категорически не согласуются с представлением Хатчинсона о нише, как многомерном объеме в пространстве экологических условий (факторов), так как «ниоткуда не следует, что обилие вида определяется объемом его экологической ниши в Хатчинсоновом смысле» (цит. с. 95). Использование трактовки ниши по Элтону также не дает результата, «поскольку никакого многомерного объема в пространстве ресурсов в общем случае построить нельзя, так как в природе практически не реализуются ситуации, когда избыток ресурса подавляет рост численности консумента» (цит. с. 95). Даже сам Мак Артур прекрасно понимал, что все рассуждения о перекрывании ниш, заполнении факторного пространства и т.п. есть чистая схоластика. Другой сторонник концепции «конкурентного сообщества» – Э. Пианка (1981) признает, что модель ниши как  $n$ -мерного гиперобъема

«слишком абстрактна, не имеет большого практического значения и, как правило, с трудом приложима к реальному миру» (цит. с. 270). Трактовка ниши как функциональной единицы внутри природного сообщества (Хлебосолов, 2002), близкая представлениям Ю. Одума о нише, как «профессии» вида, рассматривает ее как систему, образующуюся в результате специфического взаимодействия вида со средой. При этом ни виду, ни среде нельзя приписать исключительной роли в организации взаимодействия. Такая трактовка еще больше затрудняет попытки описать особенности видовой структуры сообществ, т.к. не объясняет, например, каков размер такой ниши. Вообще, по мнению В.Н. Максимова, концепция экологической ниши при изучении структуры сообществ оказывается не только бесполезной (в трактовке Хатчинсона), но и даже вредной (в трактовке Элтона – Одума), «поскольку на ее основе оказалось возможным создавать видимость объяснения тех или иных особенностей распределения видов по обилию, не объясняя эти особенности по существу» (комм. к книге В.Д. Федорова, 2004. С. 94).

Альтернативой межвидовой конкуренции, как организующего начала в сообществах, является действие внешней среды (например, элиминация или одновременное давление на группу видов, провоцирующее у них сходные реакции). В сообществах, как квазисуммативных системах, элементы связаны внешним фактором, их взаимодействие не приводит к взаимному преобразованию (Шапошников, 1975; Василевич, 1983). Благодаря сходной реакции элементов на одни и те же изменения среды, остается потенциальная возможность их взаимозаменяемости и, тем самым, поддержания устойчивого функционирования системы при исчезновении одного из них. Однако, такая взаимозаменяемость дает основу и для конкурентного исключения видов. С той оговоркой, что межвидовая конкуренция при этом носит локальный характер, затрагивает лишь отдельные виды и не определяет организацию сообщества в целом.

Хотя принцип конкурентного исключения (известный как «принцип Гаузе») является одним из основных положений теории конкуренции,

использовать его в качестве объяснения раздельного существования близких видов следует с большой осторожностью. К чему, кстати, призывал и сам Г.Ф. Гаузе, когда говорил о перенесении этого правила на взаимоотношения между видами в естественных условиях (Gause, 1934).

Как известно, конкуренция проявляется в двух формах (Пианка, 1981): 1) непосредственное взаимодействие (*interference competition*), которое чаще всего выражается в межвидовой территориальности, и 2) совместное использование одного ограниченного ресурса (*exploitation competition*). Частным случаем последней является «диффузная конкуренция» – совместное использование ресурса целым набором видов. Продемонстрировать реальность последней практически невозможно, т.к. участники конкурентных взаимоотношений не могут быть четко определены (Haila, 1982).

Межвидовая агрессивность, которая у птиц проявляется в основном в виде межвидовой территориальности или линейного доминирования (Иваницкий, 1986), казалось бы, должна с очевидностью свидетельствовать о существовании конкуренции. Однако в одних случаях она является производной внутривидовых отношений – ошибки в опознавании или проявление переадресованной реакции при высокой мотивации агрессивности (Иваницкий, 1986; Рябицев, 1993), в других случаях – носит выраженный направленный характер со стороны доминирующего вида (Иваницкий, 1986). Но в любом случае она существенно не влияет на потенциального конкурента (Mingau, 1971, 1976; Панов, Иваницкий, 1979; Иваницкий, 1980, 1986; Рябицев, 1993).

Ненадежность и неэффективность межвидовой агрессивности как механизма конкурентного исключения показаны многочисленными примерами сосуществования и даже совместного гнездования потенциально конкурирующих видов (Панов, Булатова, 1972; Панов, Иваницкий, 1975, 1979; Walters, 1979; Rottenberry, 1980; Иваницкий, 1980; Рябицев, 1993). Более того, можно обосновать, что в случае линейной иерархии доминирования-подчинения в многовидовой стае агрессивное

поведение, хотя и требует дополнительных энергозатрат и даже может уменьшить эффективность кормежки особей каждого вида (Goss-Custard, 1980), тем не менее не приводит к ухудшению существования ни доминанта, ни подчиненного вида, так как в противном случае межвидовая стайность была бы ликвидирована отбором (Шишкин, 1982). Это ставит под сомнение даже, казалось бы, самые неоспоримые доказательства существования межвидовой конкуренции, основанные на наблюдениях и экспериментах над синицами в смешанных стаях. В этих работах (Hogstad, 1978; Alatalo, 1981, 1982) было показано, что в смешанной стае подчиненный вид изменяет свои места кормежки в присутствии потенциального конкурента. Такие изменения рассматривались как иллюстрация принципа конкурентного исключения. Однако хорошо известно, что одна из причин образования межвидовых ассоциаций состоит в том, что корм, привлекающий данный вид, становится более доступен в результате деятельности другого близкого вида (Иваницкий, 1986; Бардин, 1988). Дж. Кребс (Krebs, 1973), например, описал взаимную имитацию способов добывания корма у синиц *Parus atricapillus* и *P. rufescens*. Если особей разных видов в одиночку обучали кормиться на разных частях искусственного дерева, то при объединении они начинали копировать друг друга. Особи одного вида быстрее находили спрятанный корм в присутствии особи другого вида, которой было известно его местонахождение.

Интересно, что тенденция к образованию смешанных стай у синиц выражена настолько сильно, что участки обитания пар разных видов оказываются очень точно, вплоть до малейших деталей, совмещены друг с другом (Бардин, 1975, 1983). Избегание же особями менее агрессивного вида контактов с особями более агрессивного вида вполне естественно при социальных отношениях типа доминирование-подчинение. Следовательно, в данном случае, скорее всего, имеет место не проявление конкуренции, а другие формы взаимоотношений (протокооперация, комменсализм, паразитизм). Сложные формы межвидовых отношений повышают

интегрированность реакций стаи как целого и адаптивны для составляющих стаю видов (Иваницкий, 1986). Формирование смешанных стай происходит часто в условиях сокращения пищевых запасов (зима в умеренных широтах, сухой сезон – в тропиках) и помогает увеличить доступность корма за счет совместного его поиска разными видами (Иваницкий, 1986; Бардин, 1988; Develey & Peres, 2000). Однако, в любом случае для существования смешанных видовых ассоциаций пищи должно быть достаточное количество. В частности, А.В. Бардин (1988) приводит следующие цифры: один пухляк *Parus montanus* запасает за весну, лето и осень около 500 тыс. кормовых объектов, что составляет примерно 15 кг. Чтобы пережить зиму ему достаточно одной пятой части. Ассоциация из нескольких оседлых видов на одной территории («фратрия») размещает около 100-200 кг спрятанного корма. Такие скрытые избытки пищи на участках обитания синиц открывает возможность паразитизма целого ряда видов, в том числе и молодых синиц, не успевших сделать запасы.

Другую интересную ситуацию отмечает В.К. Рябицев (Ryabitsev, 1995) для поморников в тундре Ямала: агрессивность среднего поморника *Stercorarius pomarinus* вынуждает более мелкого длиннохвостого поморника *S. longicaudus* менять привычные места гнездования – селиться по склонам балок. При этом поморники реагируют на другой вид как на хищника, а не как на конспецифичных особей. Особенностью среднего поморника является то, что он гнездится плотными поселениями только в годы высокой численности леммингов. При избытке пищи говорить о межвидовой конкуренции не приходится, но при снижении численности леммингов в течение гнездового сезона, что в тундрах неоднократно случалось, она может возникнуть. В такой ситуации средний поморник, казалось бы, оказывается в выгодном положении. Однако конкурент при этом никуда не исчезает и продолжает использовать общий ресурс, с той только разницей, что это происходит за пределами поселения среднего поморника. Т.е. на данных примерах видно, что межвидовая агрессивность, в какой бы форме она не выражалась

(межвидовая территориальность или отношения доминирования), способствует более полному использованию избыточных ресурсов в биогеоценозе.

В случае эксплуатации общего ресурса («эксплуатационная конкуренция») есть примеры как тесного сосуществование близких видов без проявлений агрессивности (например, для пищевых ресурсов: Wiens, Rotenberry, 1979; Rotenberry, 1980; Caldwell, 1981; Schluter, 1982; Earle, 1983; Pöysä, 1983; Рябицев, 1993; Nummi, Vaananen, 2001), так и раздельного (например, Ulfstrand, 1977; Prince, 1980; Ficher, 1980; Wiley, 1980; Confer, Khapp, 1981; Jue, 1981; Nudds, 1982; Brooke, 1983; Хлебосолов, 1990; Головатин, 1992; Шемякина, Зацаринный, 2003).

Как противники, так и сторонники теории межвидовой конкуренции допускают тесное сосуществование близких видов при избытке пищевых ресурсов. Предполагается, что такая ситуация может возникать, когда размер популяции видов находится ниже уровня насыщения среды в результате ее изменчивости (Wiens, 1977) или в результате хищничества (Connell, 1980). Есть мнение, что хорошо известная связь периода размножения с массовым появлением пищи, уже предполагает обилие корма (Newton, 1980). О возможности этого в высоких широтах говорит Н.Н. Данилов (1977).

Однако количественные данные по запасам пищи и проценту изъятия не отражают действительного уровня обилия ресурсов. В свое время С.С. Шварц (1967) отмечал, что «в природных популяциях, даже в благоприятных условиях, энергетический баланс животного напряжен, а в период повышенной физиологической активности (размножение, линька, миграции и т.п.) расход энергии превышает его приток» (цит. стр. 513). Сама основа адаптаций заключается в поддержании энергетического баланса. Такая его напряженность при, казалось бы, неисчерпаемом источнике энергии связана с энергетическими расходами на кормодобывание – «в природе постоянно возникают ситуации, при которых

энергия корма не окупает энергию, затрачиваемую на добывание...» (цит. там же). Животное постоянно находится на грани энергетического баланса.

С этих позиций может показаться, что роль межвидовой конкуренции в разделении ниш близких видов очень важна. Однако само ее устранение (в виде межвидовой агрессивности или активного поиска альтернативных мест кормежки) – непозволительная роскошь в напряженной энергетической обстановке, т.к. в любом случае сказывается на обоих соперниках. Оно возможно только при обилии пищи, что мы наблюдаем на примерах с поморниками или со смешанной стаей синиц.

Можно, конечно, рассматривать различия видов как свершившийся результат устранения межвидовой конкуренции, которая была до этого, пускай, в отдельные моменты («бутылочное горлышко» – resource bottleneck). Однако, принимая во внимание непрерывный процесс направленной фаунистической перестройки, в результате которой потенциальный видовой состав населения претерпевает постоянные значительные изменения (разд. 5), можно заметить, что вид не знает, с кем ему придется столкнуться. Соответственно, его кормовая стратегия, выбор местообитания и другие черты биологии не имеют направленности на устранение конкуренции с предполагаемым соперником.

В своей книге «Экологические закономерности эволюции» С.С. Шварц (1980) заметил, что в процессе видообразования – приспособления популяций к своеобразной среде обитания – новый вид приобретает морфофизиологические особенности, которые отличают его от «родового типа». Повторяя высказывание С.С. Шварца, преобразование всех систем органов приводит к тому, что вид сам создает свою, отличную от других видов, экологическую нишу. В процессе эволюции всегда шло приспособление организмов к конкретным условиям местообитания, а не к отдельным видам.

Подтверждением служит целый ряд примеров. Крупные и мелкие морфы овсянкового вьюрка *Emberizoides herbicola* различаются не только размерами, вокализацией, но и формой клюва, размерами лап и пальцев, а



также – заметными различиями в местообитаниях (Eisenmann, Short, 1982). В Швеции буроголовые гаички *Parus montanus*, гнездящиеся на болотах с преобладанием ив, тростника и осоки, четко отличаются от собратьев из типичных местообитаний – хвойных лесов по морфологии клюва и крыла (Lindgren, 1997). Морфологические различия найдены также у больших синиц *Parus major*, обитающих в городе и сельской местности Мордовии: у городских самцов короче клюв, у самок длиннее плюсна (Лысенкова, 2003). Фенотипически различные особи серого сорокопуга *Lanius excubitor* питались разной пищей: птицы с более длинными крыльями и хвостами чаще охотились на летающих и находящихся на растениях насекомых (Hromada et al., 2003). Южный подвид теньковки *Phylloscopus collybitus collybitus*, сравнительно недавно появившийся в Швеции, отличается от местного подвида *Ph. c. abietinus* не только голосом и морфологией, но и местообитанием: первый обитает в лиственных лесах, второй – в хвойных (Hansson et al., 2000). В настоящее время, несмотря на продвижение южной теньковки к северу, ареалы подвидов пока не перекрываются. Т.е. изначально, еще до их совместного сосуществования, они уже разделены друг с другом в пространстве. Аналогичным образом в результате расселения в последние десятилетия ареал серого сорокопуга *Lanius excubitor* в этой стране стал сильно перекрываться с ареалом жулана *L. collurio*. Но местообитания этих двух видов изначально также были различными: серый сорокопуг охотится на сухих, солнечных, слабо заросших вырубках (Olsson, 1980). Морфологические различия между короляками (*Regulus regulus* и *R. ignicapillus*), возникшие при их аллопатрическом существовании, сопровождались различными биотопическими предпочтениями, что привело к их разделению в зоне симпатрии (Leisler, Thaler, 1982). Тесная связь между морфофизиологическими особенностями и различиями в кормовом поведении и биотопах прослеживается у пеночек *Phylloscopus spp.* (Tiainen, 1982; Конторщиков, 2001). Даже такие, казалось бы, незначительные детали, как различия в уровнях отрицательной реакции на незнакомые

объекты, могут служить причиной разделения мест кормежки у близкородственных видов (Greenberg, 1979). Лабораторные исследования поведения птиц в вольерах показали, что близкие виды, изолированные друг от друга, предпочитают передвигаться в различных местах и на ветвях разных размеров, что связано с особенностями их морфологии (Промптов, 1956; Pierce, Grubb, 1981; Головатин, 1994; Бурский и др., 2004).

Таким образом, раздельное существование близких видов в сообществе – первичный результат морфофизиологической дифференциации, а не межвидовой конкуренции из-за корма. В соответствии с правилом экологической индивидуальности видов (Реймерс, 1994) они обязательно должны различаться между собой, т.к. обладают уникальными требованиями к среде.

Разделение видов, ослабляя конкурентные межвидовые отношения, делает менее тесными связи в сообществе, как ценотической системе, что обеспечивает ее низкую целостность, которая, с одной стороны, позволяет системе полнее выполнять свои функции в изменчивой среде, с другой, делает ее более устойчивой (Василевич, 1983). Именно это послужило причиной тому, что в течение огромного времени существования надорганизменных систем (с самого начала зарождения жизни) среди них не выработалось таких, которые бы обладали высокой целостностью.

Системы с низкой степенью целостности представляют собой статистически детерминированные совокупности (Завадский, 1968; Шапошников, 1975; Василевич, 1983; Поздняков, 2009). В них (в отличие от жестко детерминированных систем) организованность определяется ограничениями, наложенными на варьирование системы – своеобразным «кодексом» запретов (Баженов, 1973; Василевич, 1983). Все, что не запрещено – разрешено, но не обязательно, а лишь вероятно. Источник организации лежит за пределами системы – внешняя среда.

Ценотическая система состоит из сочетания готовых частей (первый постулат В. Тишлера)(Реймерс, 1994). Их число ограничено, во-первых, вследствие исторических причин – в каждой конкретной области обитает

только вполне определенный набор видов. В пределах района местные особенности далее суживают видовой состав – формируется локальная фауна. В результате «экологического отбора» (особенностей ландшафта) состав видов становится еще более определенным – возникает сообщество.

Однако, несмотря на эти лимиты, непременным условием существования ценологических систем является избыточность элементов («закон избыточности системных элементов при минимуме числа вариантов организации» – Реймерс, 1994). Система «заинтересована» в дублирующих компонентах, без которых она не может надежно функционировать. При этом должно быть не простое увеличение идентичных элементов, а разнокачественных. «Ни один вид животного не может полноценно использовать энергию продуцентов; это доступно лишь комплексу видов» (цит.: Шварц, 1967. С. 513).

Надежное функционирование ценоза зависит от его энергетической эффективности в данных условиях среды и возможностей структурно-функциональной перестройки в ответ на изменение внешних воздействий (Реймерс, 1994). В частности значительный положительный эффект в освоении энергетических запасов дают различные формы межвидовой кооперации, которая достаточно широко распространена (Иваницкий, 1986), а также дифференциация видов по уровню специализации на эврифагов (генералисты) и стенофагов (специалисты).

Генералисты и специалисты по-разному воспринимают пространство: для первых оно более однородно (неоднородность они начинают «чувствовать» на участках гораздо большего масштаба), для вторых пространство представлено в виде мозаики пригодных и непригодных для жизни местообитаний (Kolasa, 1989). Общей закономерностью является также более полное использование кормов более специализированными видами (Владышевский, 1980). Чем меньше тот или иной вид специализируется на использовании данного корма, тем выше должно быть обилие последнего для обеспечения положительного энергобаланса кормодобывания. Виды-эврифаги (генералисты) начинают испытывать

недостаток корма задолго до существенного уменьшения кормового ресурса. Поэтому они потребляют каждый раз наиболее массовые корма (например, Кищинский, 1978; Владышевский, 1980; Magyar, 1982; Moermond, Denslow, 1983; Головатин и др., 1991) и при возрастании обилия какого-то корма быстро переключаются на его использование.

Такое «привлечение» эврифагов к использованию пищевого ресурса при его максимальном обилии позволяет системе гибко реагировать на изменения энергетического потока. На примере использования личинок типулид *Tipulidae* куликами в тундровых экосистемах показано, что, несмотря на многократные флуктуации плотности насекомых в течение сезона и год от года, пресс хищничества со стороны птиц остается сравнительно постоянным именно за счет действия механизма «подключения-отключения» полифагов (Кищинский, 1978).

Стенофаги (специалисты) оказываются как бы «приклеенными» к определенному ресурсу. Они делятся на два типа: одни ориентируются на устойчивое потребление корма при малой его доступности для других (Владышевский, 1980), вторые – на поиск мест, где предпочитаемый корм обилен, а в случае, когда это им не удастся, снижают свою численность или совсем не размножаются (например, для птиц высоких широт: Данилов, 1966; Кищинский, 1978; Дорогой, 1981; Ельшин, Шубин, 1983).

Итак, сообщества представляют собой сочетания видов – готовых компонентов, обладающих экологической индивидуальностью, уникальными требованиями к среде и способных к самостоятельному существованию вне данного сообщества. Непременным условием является избыточность этих разнокачественных компонентов. Раздельное существование близких видов – изначальный результат их морфофизиологической дифференциации в проекции на гетерогенную среду. Организующим началом в сообществах является внешняя среда. Имеющиеся в наличии виды организуются на основе близкой реакции на одну и ту же среду. Как ценотические системы со слабо выраженными целостными свойствами, они представляют собой статистически

детерминированные совокупности, в которых организованность определяется ограничениями, наложенными на варьирование системы. Низкий уровень целостности, обилие дублирующих разнокачественных компонентов, отличающихся по уровню специализации, различные формы их кооперации позволяют системе эффективно усваивать поступающую энергию и устойчиво функционировать в меняющейся среде.

## **6.2. Формы сосуществования близких видов на севере Западной Сибири**

В соответствии с упомянутым законом минимального числа вариантов организации при избыточном количестве системных элементов, среди относительно большого набора сходных видов в населении птиц существует не так много возможных форм их сосуществования. Для рассмотрения их я ограничился близкими в таксономическом отношении видами, распространенными на севере Западной Сибири. При этом виды, ареал которых не перекрывается или перекрывается крайне незначительно (например, лебеди), я во внимание не принимаю.

### **6.2.1. Гагары**

Для краснозобой гагары *Gavia stellata* очень характерно разделение гнездовых и кормовых биотопов: гнездится на маленьких и очень маленьких озерах (0,1-1 га), а кормиться летает на довольно значительное расстояние (от 2-7 до 15-20 км) на крупные озера, реки, морские побережья (Cramp, Simmons, 1977). Она проявляет выраженную приуроченность к приморским районам, вдали от них, даже в системах крупных озер и рек, встречается значительно реже (Головатин, Пасхальный, 1998).

Чернозобая гагара *G. arctica* кормится преимущественно там же, где гнездится, или перелетает на соседние водоемы. Она встречается практически повсеместно, чаще всего выбирает озера, где достаточно мелкой рыбы или крупных водных беспозвоночных, чтобы прокормиться взрослым птицам и выкормить птенцов. При этом озера должны быть достаточно большими (обычно около 6-30 га).

Таким образом, оба вида, в соответствии с особенностями биологии, хорошо различаются по биотопическим предпочтениям. В районах совместного обитания (приморские, системы крупных озер и рек) они могут кормиться на одних водоемах и совместно использовать один и тот же ресурс. При непосредственных контактах, когда краснозобая гагара случайно залетает на озеро, где живет чернозобая (очень редко наоборот), между ними могут возникать агрессивные столкновения. Но это никак не влияет на состоянии видов и использовании ими общего пищевого ресурса.

### **6.2.2. Гусеобразные**

Ситуация, когда в одном и том же местообитании (на одном озере или болотце) находится одновременно несколько разных видов уток, настолько обычна, что приводить специальные примеры не имеет смысла. Нередко, гнезда разных видов расположены очень близко и даже случаются смешанные кладки, как например, в пойме Оби в годы высокого половодья (Брауде, 1992). Вместе с тем в смешанных стаях речных уток отмечают определенные различия между видами в кормовом поведении, в затратах времени на кормежку, в использовании кормовых микростообитаний (Arzel, Elmberg, 2004). Вероятно, такие различия вызваны морфологическими особенностями видов.

Общие стаи кормящихся гусей также нередки. Например, на п-ве Кент (Канада) весной, когда кормовых ресурсов очень мало, белолобые гуси *Anser albifrons frontalis* и канадские казарки *Branta canadensis hutchinsii* питаются совместно на первых освободившихся от снега участках тундры свежими побегами бескильницы *Puccinellia sp.* В местах концентрации общая плотность достигает 600 пар/га (Carriere et al., 1999). Значительное сходство в местообитаниях в период размножения отмечают также у белолобого гуся и тундрового гуменника *Anser fabalis rossicus* (Литвин и др., 1998; Кондратьев, 2002).

Несмотря на свою облигатную травоядность, гуси и лебеди не имеют биохимических и физиологических приспособлений для расщепления

целлюлозы (Mattocks, 1971). Поэтому для получения необходимого количества белка и энергии они должны, во-первых, потреблять наиболее богатую протеином пищу, во-вторых, постоянно кормиться. Это возможно, когда пищи настолько много, что не надо тратить время на поиски, и когда она быстро восстанавливается. Таким требованиям отвечают моновидовые заросли однодольных на начальных стадиях роста (у них к тому же при сощипывании не страдает меристема) и сочные подводные части полуводных растений (Кондратьев, 2002). Первых выбирают сухопутные гуси, вторых – плавающие лебеди. Необходимость постоянно кормиться, передвигаясь по суше, заставляет гусей в защите от хищников объединяться в стаи (принцип В. Олли). Кроме того, такое объединение создает оптимальный режим использования пастбищ, обеспечивая пастбищный оборот (Drent & van Eerden, 1980).

Вместе с тем особенности строения клюва и локомоторной активности разных видов гусей обуславливают трофические предпочтения и определенные различия в местообитаниях (Кондратьев, 2002). Например, более короткий клюв позволяет относительно малочисленным казаркам (черной *Branta bernicla* и краснозобой *B. ruficollis*) использовать низкорослые растения на ранних фазах вегетации или на дренированных участках луговин, тогда как белолобые гуси с крупным клювом используют более высокие травы на мягкой почве на удалении от берегов рек и проток (Кондратьев, 2002; Розенфельд, Бадмаев, 2008). Гуменник, обладая более мощным клювом, в отличие от белолобого гуся, способен кормиться в относительно сухих местах, выковыривая прикорневые части пушиц. Он менее привязан к крупным водоемам и распределяется по территории более равномерно. Белолобый гусь предпочитает заболоченные равнины с обилием озер (Литвин и др., 1998; Кондратьев, 2002). Кормовая дифференциация между белолобыми гусями и канадскими казарками на уже упомянутом п-ве Кент (Carrere et al., 1999) начинала проявляться позднее, по мере таяния снега, когда виды имели возможность выбирать наиболее удобные для них места. Белолобые гуси кормились корневищами

и стеблями осок по берегам мелких озер, канадские казарки – всем, чем возможно (разнообразными листьями и корневищами).

Среди гусеобразных своим агрессивным поведением по отношению к другим видам выделяются лебеди (Anderson & Titman, 1992). Агрессия проявляется только в выводковый период, когда резко возрастает внутривидовая агрессивность у территориальных пар. В это время лебеди, как в основном плавающие птицы (в отличие от шагающих гусей), не могут перемещаться с выводком на значительные расстояния и оказываются привязанными к территории, точнее к водоему, на котором держится выводок. Предполагается, что таким образом они защищают пищевые ресурсы для выводка от возможных конкурентов – стай гусей (Гуртовая, 2000). Однако, в начале сезона размножения, в период гнездования, на участках лебедей другие водоплавающие могут находиться беспрепятственно. Отмечено даже близкое расположение гнезд гусей и лебедей, и даже подкладывание яиц гусями к лебедям (Гуртовая, 2000). То есть лебеди никак не препятствуют существованию потенциальных конкурентов. Их агрессивность в период вождения птенцов, проявляется только на том водоеме, где держится выводок, а он порой бывает очень небольшого размера. Родители с птенцами иногда переходят на другой водоем, на котором до этого вполне свободно могли кормиться гуси. Следует также заметить, что агрессивность лебедей может быть направлена не только на конспецифичных особей или гусей, но и на уток, а также на околководных птиц, таких как крачки, на млекопитающих (вплоть до мелких грызунов) и на человека (Chesapeake Bay ..., 2003). То есть, по всей видимости, агрессивное поведение лебедей никак не может устранить конкуренции за пищу, а скорее является стремлением защитить выводок от любого возможного хищника.

Таким образом, морфологические особенности разных видов гусеобразных обуславливают некоторую дифференциацию их в выборе местообитаний. Однако очень часто они выступают как соучастники в



использовании одного и того же ресурса, не проявляя признаков конкурентных отношений.

### **6.2.3. Хищные птицы**

Случаи близкого гнездования одиночных пар разных видов хищных птиц – достаточно распространенное явление (Cerstell, Bednarz, 1999; Морозов, 2002). Они дают основание говорить о взаимной толерантности видов. Иногда отмечаются различия в питании близкородственных видов, связанные с тем, что положительный энергетический баланс у них обеспечивают только специфические корма (Village, 1982).

На севере Западной Сибири контакты большинства видов хищных птиц ограничены как особенностями их географического распространения (слабое совпадение ареалов), так и низкой численностью. В частности это относится к сапсану *Falco peregrinus*, кречету *F. rusticolus* и лесным совам. Степной лунь *Circus macrourus*, расширяющий свой ареал к северу, занимает сходные местообитания с полевым лунем *C. cyaneus* (Головатин и др., 2009), но численность обоих видов не велика.

Близкое соседство имеют только дербник *Falco columbarius* и чеглок *F. subbuteo*. Оба вида кормятся сходной пищей: мелкими птицами, грызунами и насекомыми. Для обоих видов характерные местообитания – лесные массивы по соседству с открытыми пространствами: полями, лугами, полянами, болотами и т.п. Первый вид обычен в лесотундре и полосе северных редколесий, второй здесь – малочислен.

Своим распространением чеглок связан с лесной зоной, на север он идет до границы сплошных лесов. Согласно правила географической изменчивости кружева ареала этот южный лесной вид при продвижении к северу гнездится преимущественно в долинах рек. В частности, на р. Войкар – на островах или по берегу реки в участках смешанного лиственнично-елового леса, с высотой деревьев до 18-20 м. Здесь лесные участки в пойме реки сочетались с зарослями ивняка, травянистыми болотцами, ерниковыми редколесьями. В предгорьях Полярного Урала на

р. Ханмей гнездо располагалось на краю лиственничного редколесья. В горах его встречали в расширенных частях речных долин, где луговины и тундровые участки чередовались с густыми зарослями ивняка и рощами разреженных древостоев (Головатин, Пасхальный, 2005а). На Лесном Урале найденное гнездо было расположено на каменистом останце на вершине одной из сопок у края березового криволесья с небольшими лиственницами и кедрами.

Дербник, в отличие от чеглока, встречается не только в долинах рек, но и по границе обширных тундроподобных бугристых болот. В горах его встречали в долинах, где редколесья сочетались с ольхово-березовыми зарослями, лужайками, моховыми и ерниковыми тундрами (Головатин, Пасхальный, 2005а). Этот вид может гнездиться как на деревьях, так и на земле, среди зарослей кустарников. Чем дальше на север, тем сильнее проявляется привязанность вида к криволесьям – густым березовым или ольховым зарослям (Дунаева, Кучерук, 1941; Головатин, Пасхальный, 2005а).

Таким образом, близкие виды хищных птиц могут гнездиться по соседству, кормиться в одних и тех же местах, на одних и тех же видах жертв. Агрессивных столкновений между ними мы не наблюдали.

#### **6.2.4. Тетеревиные**

Различия в пищевых предпочтениях и соответственно в основных местообитаниях у представителей этого семейства отчетливо выражены и хорошо известны (Потапов, 1985). В отдельные периоды своей жизни (например, весной на стационаре «Войкар») тетерев *Lyrurus tetrix*, глухарь *Tetrao urogallus* и белая куропатка *Lagopus lagopus* могут кормиться вместе на одних и тех же местах (в частности на окраинах верховых тундроподобных болот), не обращая друг на друга особого внимания. О независимых от конкуренции различиях в питании тетеревиных может свидетельствовать тот факт, что рацион гибридов этих птиц представляет смесь кормов двух видов – «родителей» (Pulliainen, 1982).

Наиболее близкие виды – белая и тундряная куропатки (*L. lagopus* и *L. mutus*) совместно обитают на очень ограниченной территории. Анализируя пути формирования орнитофауны Субарктики, Н.Н. Данилов (1966) указывает, что эти виды происходят от одного предка, предположительно из Восточной или Центральной Азии. Происхождение тундряной куропатки связано с адаптацией ее к альпийскому поясу гор. В равнинных тундрах она – очень редкий вид (Данилов и др., 1984). В свою очередь белая куропатка – малочисленна в горах (Головатин, Пасхальный, 2005а). Здесь два вида встречаются совместно у верхней границы леса. При этом, как замечает Л.А. Портенко (1937), белая куропатка проникает сюда снизу – от подножия гор, а тундряная – сверху, с вершин.

Возникшие приспособления к совершенно разным условиям обитания выражаются и в их различных биотопических предпочтениях. В результате виды оказываются в разных сообществах. Белая куропатка – типично кустарниковая птица. В тундре ее встречи практически всегда приурочены к кустарниковым зарослям. Даже если птица поднята в голой тундре, по соседству обязательно присутствуют заросли ерника, ивняка или ольховника, в которых птица старается укрыться. В открытых тундрах она придерживается оврагов, логов, берегов озер, где растут кусты или мелколесье; в горах встречается на выровненных местах в зарослях ольхового и березового криволесья, в парковых древостоях вблизи ручьев, по окраинам полей и тундровых участков, на берегах рек, у верхней границы кустарников – в верховьях ручьев (Головатин, Пасхальный, 2005а).

Тундряная куропатка повсеместно связана с выходами основных пород, будь то оголенные песчаные или щебнистые участки в равнинной арктической тундре или каменистые тундры и россыпи в горах (Потапов, 1985). Но совершенно оголенных безжизненных пространств она избегает. Характерные ее местообитания – горные тундры или каменистые россыпи, на которых груды камней или площадки щебня чередуются с пятчками моховой, лишайниковой либо травяно-кустарничково-моховой тундры. В

горах Полярного Урала она избегает сплошных кустарниковых зарослей, будь то ивняк, ерник или ольховник, но охотно заходит в сухие парковые лиственничники на склонах, с лужайками, нагромождениями камней, березовым криволесьем в подлеске, отдельными кустами можжевельника, ольхи или ерника (Головатин, Пасхальный, 2005а).

#### **6.2.5. Кулики**

В этой многообразной группе симпатрия близких видов довольно распространенное явление. Между тем случаев межвидовой агрессивности или территориальности практически нет. Как правило, владельцы территорий агрессивно относятся только к токующим особям своего вида, но очень часто не реагируют на других куликов, спокойно кормящихся на их территории (Хлебосолов, 1990; Рябицев, 1993). Смешанные поселения или стаи из нескольких видов также довольно распространены (например, Кошелев, 1980; Черничко и др., 1998). Основу гнездовых ассоциаций составляют пары вида – «организатора» (реже нескольких видов), в качестве которых выступают либо рано гнездящиеся агрессивные кулики, либо колониальные (Кошелев, 1980). Социальная динамика в смешанных стаях, по мнению В.В. Иваницкого (1986), подчиняется тем же закономерностям, что и динамика одновидовых стай, с учетом того, что поведение смешанной стаи во многом зависит от поведения особей наиболее «реактивного» вида.

Морфологические особенности и соответствующие им стереотипы кормового поведения разных видов куликов тесно связаны с обследованием вполне определенных кормовых субстратов (Козлова, 1961; Хлебосолов, 1990, 1997). Поэтому их наличие имеет большое значение при выборе местообитаний куликами (Кондратьев, 1982; Хлебосолов, 1990). Вместе с тем, как отмечает Е.И. Хлебосолов (1997), высокая мозаичность субстратов («микроместообитаний») приводит нередко к широкому перекрытию или совпадению участков обитания куликов.

Анализ пространственного распределения близкородственных видов показывает, что у очень многих из них межвидовая сегрегация начинается с различий в географическом распространении (в макромасштабе), т.е. определяется в первую очередь историческими причинами. В результате этого типичной оказывается ситуация, когда в одном районе численность потенциальных конкурентов оказывается существенно различной: один обычен или многочислен, другой – малочислен, либо оба малочисленны. И уже на этом фоне проявляются биотопические предпочтения видов в конкретном месте. В качестве примеров мы приводим результаты собственных исследований пространственного распределения куликов в различных районах севера Западной Сибири.

#### *6.2.5.1. Пространственное распределение куликов в тундрах Ямала*

В 2004-2005 гг. мы картировали пространственное распределение птиц (в том числе и куликов) на площадках в разных частях р. Юрибей (приложения 20, 21). Характер распространения куликов в значительной степени определялся особенностями ландшафта района. В нижней части реки открытые заболоченные пространства занимают значительные площади в пойме. Водоразделы здесь и в средней части, перед осевым поднятием в центре Ямала, также представляют собой выровненные поверхности с большими площадями переувлажненных мест. Верхняя часть реки разрезает возвышенность Хой. В пойме в средней части очень много кустарников, но ближе к озеру Яррото (верховья) их снова становится мало.

Галстучник придерживается наиболее сухих участков с нарушенным растительным покровом. Типичные его местообитания – участки оголенного грунта вблизи воды. Его было сравнительно много на плакорах средней части обследованной территории, где он сосредотачивался на выдувах и вершинах бугров вдоль реки и озер (табл. 29). В более сухой верхней части реки он стал часто появляться в пойме на обширных речных косах.

Таблица 29 – Средняя гнездовая плотность куликов (пар/10 км<sup>2</sup> ± SD) на р. Юрибей (Средний Ямал)

Вид	Участки обследованной территории							
	Нижняя часть		Средняя часть		Верхняя часть		Верховья реки	
	плакор	пойма	плакор	пойма	плакор	пойма	плакор	пойма
Хрустан <i>Eudromias morinellus</i>	0,7±0,7	0	0	0	0	0	0	0
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	6,2±2,1	0	11,1±3,5	0	1,6±0,6	1,7±1,2	5,0±1,6	8,0±5,7
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i>	0,7±0,7	7,4±5,2	0	0	0	0	0	0
Золотистая ржанка <i>P. arpicaria</i>	6,2±2,1	0	2,2±1,6	0	4,6±1,0	0	2,5±1,1	8,0±5,7
Фифи <i>Tringa glareola</i>	0	7,4±5,2	12,2±3,7	24,5±5,5	5,2±1,0	34,5±5,4	12,5±2,5	120±22
Щеголь <i>T. erythropus</i>	0	0	0	0	0,3±0,3	0	0	0
Обыкновенный бекас <i>Gallinago gallinago</i>	0	11,1±6,4	0	7,4±3,0	0	5,0±2,1	0,5±0,5	12,0±6,9
Азиатский бекас <i>G. stenura</i>	0	0	0	0	0	0,8±0,8	0	0
Гаршнеп <i>Lymnocyrtes minima</i>	0	3,7±3,7	0	3,7±2,1	0	2,5±1,5	0	4,0±4,0
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	0,7±0,7	18,5±8,3	10,0±3,3	6,1±2,7	1,6±0,6	4,2±1,9	4,5±1,5	32±11,3
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i>	13,0±3,0	30±10,5	25,6±5,3	39,2±6,9	6,0±1,1	33,6±5,3	8,0±2,0	8,0±5,7
Кулик-воробей <i>C. minuta</i>	10,3±2,7	85±17,8	12,2±3,7	6,1±2,7	4,2±0,9	4,2±1,9	0	0
Чернозобик <i>C. alpina</i>	2,7±1,4	11,1±6,4	5,6±2,5	1,2±1,2	0,4±0,3	0,8±0,8	1,5±0,9	12±6,9
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	4,8±1,8	93±18,5	17,8±4,4	9,8±3,5	2,8±0,7	15,1±3,6	20,5±3,2	104±20
Суммарная плотность	45,2±5,6	267±31	97±10,4	98±10,8	26,7±2,3	102±9,2	55±5,2	304±35

Золотистая ржанка и тулес придерживаются тундр среднего увлажнения (Гладков, 1951; Козлова, 1961). В их распределении известна следующая закономерность: золотистая ржанка тяготеет к

континентальным крупно-холмистым тундрам, тулес – к приподнятым морским побережьям (Гладков, 1951). Для гнездования он выбирает сухие участки, а кормится во влажной травяно-моховой тундре возле болот и озер, по этой причине больше характерен для поймы, чем для водоразделов. В соответствии с указанной закономерностью на р. Юрибей он был найден только в нижней части. Золотистая ржанка обитает на ровных открытых местах, избегая как слишком сухих, так и слишком влажных участков, мест с кустарником и резкими изменениями рельефа. С высокой плотностью она встречалась на плакорах нижней части, на возвышенности Хой и в открытой пойме в верховьях реки.

Распределение по территории близких видов песочников *Calidris sp.* также было различным. Белохвостый песочник предпочитает дренированные участки: берега рек и ручьев и прилегающие территории, относительно сухие края склонов и т.п. Поэтому на Юрибее он распространен практически равномерно вдоль реки. Преференции кулика-воробья и чернозобика сходны – они приурочены к более увлажненным местам. Однако кулик-воробей явно тяготеет к приморским территориям, а чернозобик чаще встречался там, где кустарников в пойме было меньше – в низовьях реки и ближе к оз. Яррото (верховья).

Такой характер распространения объясняется биотопическими предпочтениями видов, которые отчетливо видны на примере распределения этих куликов на территории Бованенковского месторождения (рис. 40). Кроме того, наблюдения на местах пролета показывают, что чернозобик кормится в более сырых местах – на мелководьях с глубиной 2,5-5 см, тогда как кулик-воробей на влажных поверхностях с прерывистой пленкой воды и мелководьях до 2,5 см (Иванов, 2004). Следует добавить, что у песочников совершенно различная стратегия освоения территории (Рябицев, 1993). Белохвостый песочник и чернозобик строго привязаны к гнездовому району – степень территориального консерватизма у них высокая. Кулик-воробей, напротив, отличается отсутствием привязанности к местам гнездования.

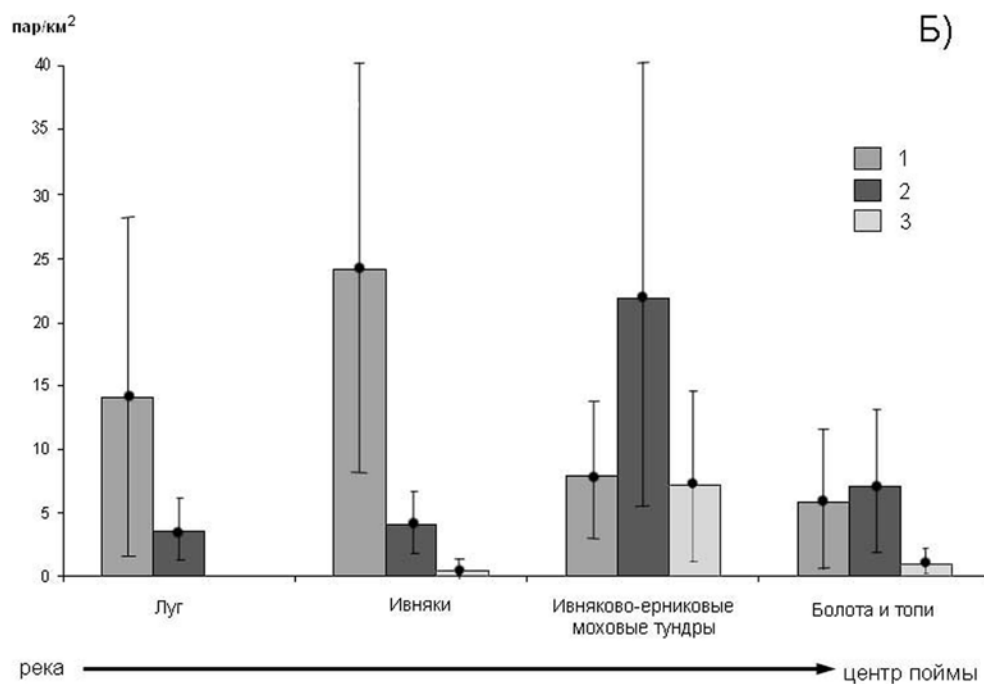
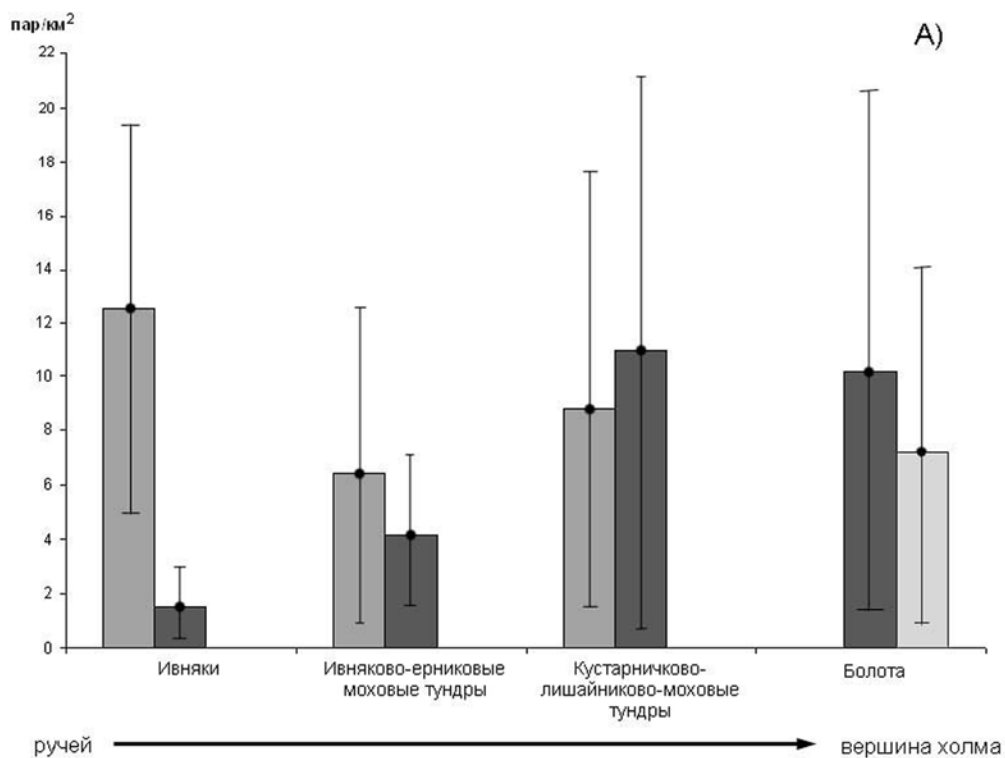


Рисунок 40. Средние плотности куликов (пар/км<sup>2</sup> ± SD) в различных местообитаниях Бованенковского ГКМ: А – на водоразделе; Б – в пойме.

(Из: Головатин и др., 1997).

Обозначения: 1 – белохвостый песочник, 2 – кулик-воробей,  
3 – чернозобик.



#### 6.2.5.2. Пространственное распределение куликов в Нижнем

##### Приобье

В Нижнем Приобье прослеживается та же картина сегрегации близкородственных куликов. Во-первых, они разделены географически и в пределах различных элементов ландшафта (макро-уровень). Помимо этого большинство имеет биотопические различия (мезо-уровень), главным образом, на градиенте увлажнения. На этом фоне проявляются также различия в использовании субстратов, связанные с особенностями морфологии (микро-уровень). Такая дифференциация может происходить одновременно на всех уровнях, что указывает на ее независимую от потенциального конкурента природу.

Например, среди бекасов – обыкновенного *Gallinago gallinago* и азиатского *G. stenura* – первый распространен очень широко, второй встречается значительно реже, т.к. его основная область гнездования расположена в Сибири. Например, на площадке «Войкар» численность первого в среднем  $10,2 \text{ пар} \pm 5,7 \text{ SD}$ , а второго  $2,7 \pm 0,9 \text{ SD}$ . Обыкновенный бекас – «болотный» вид, придерживается сырых заболоченных участков, как на водоразделах, так и в поймах рек, с кустарниками и древостоями или без них. В пойме Оби он вообще самый многочисленный кулик. Азиатский бекас тяготеет к более сухим участкам и избегает обширных заболоченных пространств, как впрочем, и совершенно сухих мест. В полосе северных редколесий он отчетливо приурочен к поймам, в лесотундре встречается в низкорослых зарослях ерника и ивняка, как в поймах, так и по периферии долин. Наиболее типичное местообитание – выровненные дренированные участки возле реки, ручья или озера, с ерником и отдельными кустами ивы, ольхи, часто среди разреженного древостоя (Данилов и др., 1984; Головатин, Пасхальный, 2005а).

В результате своих предпочтений бекасы оказываются достаточно хорошо разобщенными в пространстве (рис. 41). Так на стационаре «Войкар» зона совместного обитания составляет ежегодно в среднем

16,4%±8,9 SD всего пространства, занимаемого обыкновенным бекасом, и 39,4%±22,7 SD пространства азиатского бекаса.

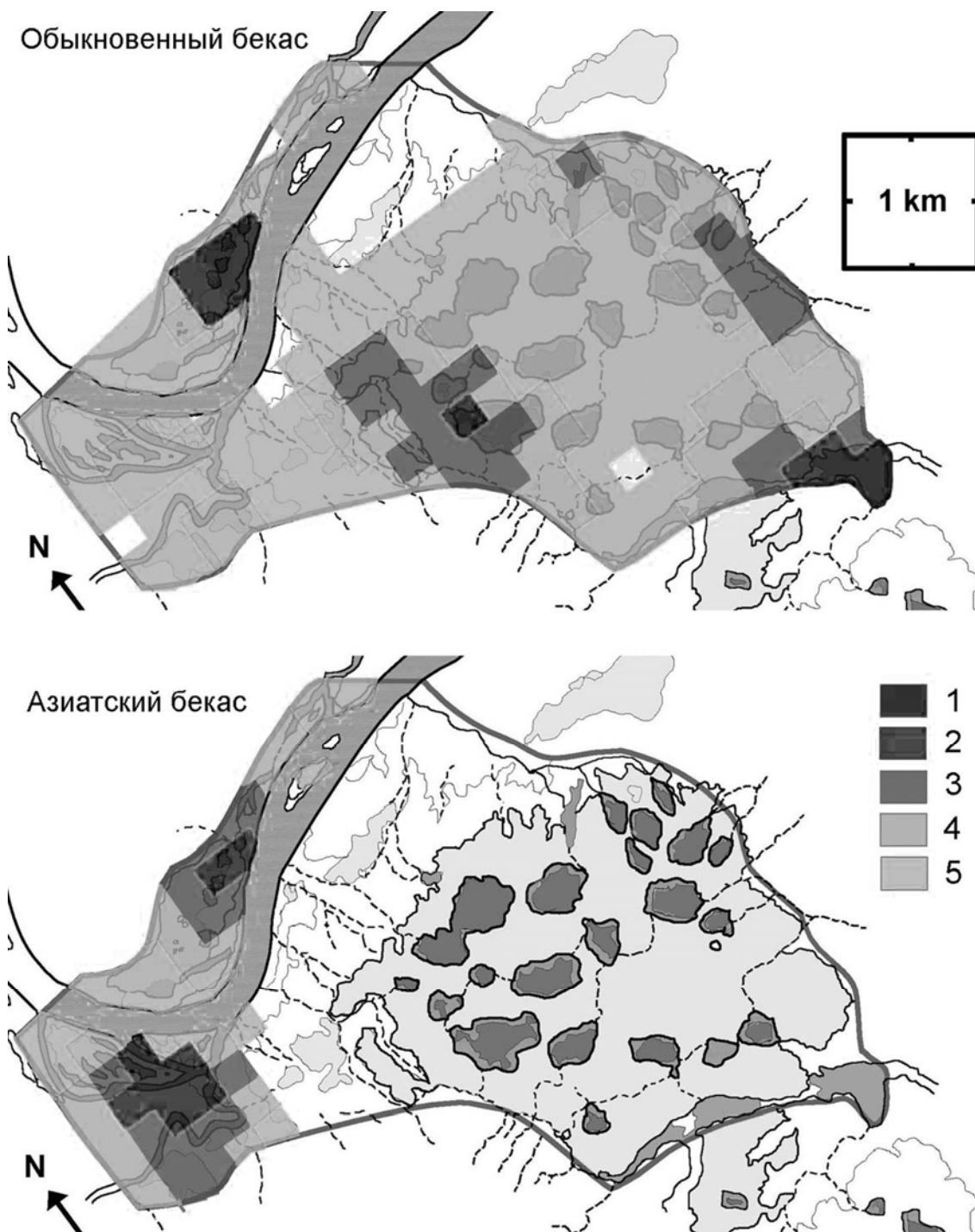


Рисунок 41. Область распространения обыкновенного и азиатского бекасов на площадке «Войкар».

Зоны присутствия вида: 1 – постоянного,  $\geq 18$  раз из 20 лет наблюдений;  
2 – регулярного, 15-17 раз; 3 – частого, 10-14 раз; 4 – редкого, 6-9 раз;  
5 – случайного,  $\leq 5$  раз

Среди улитов Нижнего Приобья два вида – щеголь *Tringa erythropus* и черныш *T. ochropus* повсеместно малочисленны и встречаются единично. Так, на стационаре «Войкар» щеголь гнезился 12 раз за 20 лет исследований, а черныш – 6 раз (приложение 1). Другие два вида – большой улит *T. nebularia* и фифи *T. glareola* более многочисленны. Несмотря на то, что их ареалы довольно сильно перекрываются, основные места гнездования географически достаточно хорошо разобщены: фифи многочисленна в пойме Оби, лесотундре и полосе северных редколесий, большой улит обычен в северной тайге на север до лесотундры (Гладков, 1951; Козлова, 1961; Головатин, Пасхальный, 2005а). В остальных частях ареала численность их не велика. Зона, где эти два кулика присутствуют в достаточном количестве, это – полоса северных редколесий. Например, на площадке «Войкар» их численность была в среднем у фифи 27,7 пар  $\pm$  13,3 SD, у большого улита 15,3 пар  $\pm$  7,1 SD.

Оба вида придерживаются относительно открытых участков. Тем не менее, предпочтения их несколько различаются. Фифи – обитатель более увлажненных биотопов, ее характерные места обитания – небольшие водоемы со стоячей водой (болотца, озерки, лужи), заросшие по берегам кустарниковой и травянистой растительностью. Для большого улита обязательным является сочетание сухих дренированных участков, занятых разреженными древостоями или кустарниками, и открытых пространств с водоемами, будь то река, или озеро, или болото (Гладков, 1951; Козлова, 1961; Головатин, Пасхальный, 2005а). В результате, например, на стационаре «Войкар», ежегодно зона совместного обитания составляет в среднем 53,5%  $\pm$  15,1 SD области, занимаемой фифи, и 66,5%  $\pm$  18,8 SD – области большого улита. При этом фифи больше тяготеет к озерам на бугристых тундроподобных болотах, а большой улит – к реке и крупным озерам в «тундре» (рис. 42).

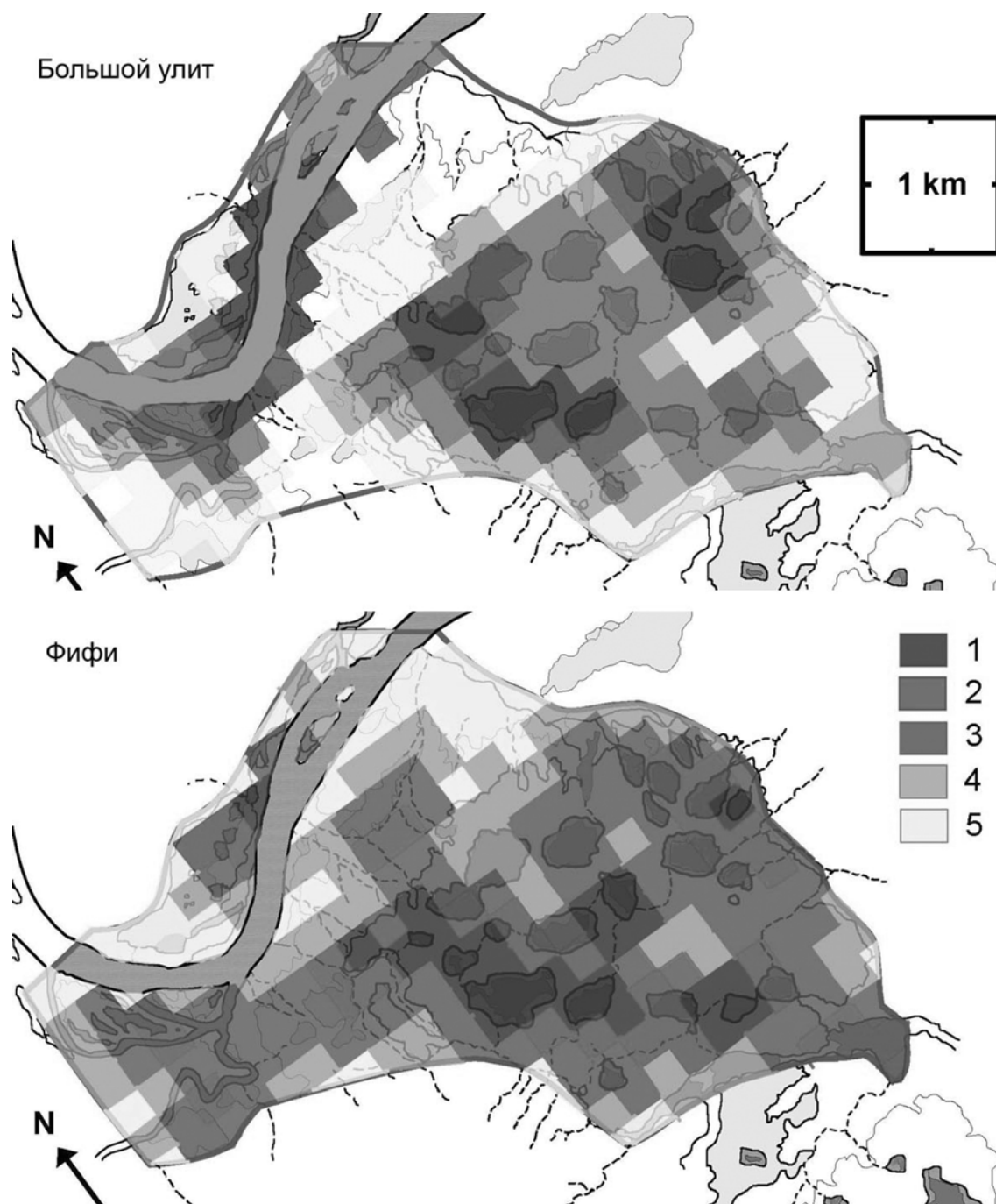


Рисунок 42. Область распространения большого улита и фифи на площадке «Войкар».

Зоны присутствия вида: 1 – постоянного,  $\geq 18$  раз из 20 лет наблюдений;  
 2 – регулярного, 15-17 раз; 3 – частого, 10-14 раз; 4 – редкого, 6-9 раз;  
 5 – случайного,  $\leq 5$  раз

У еще одной пары близких видов куликов – большого *Limosa limosa* и малого *L. lapponica* веретенников – ареалы существенно разнятся. Малый веретенник – типичный обитатель Субарктики, большой веретенник лишь

местами проникает в Субарктику: в Исландии, на Фарерских о-вах, на Анадыре (Данилов, 1966) и в Нижнем Приобье (Головатин, 1999). В Нижнем Приобье у обоих видов расположена граница распространения: малый веретенник встречается нерегулярно (приложение 1), большой – с 1992 г.

Одновременно с увеличением численности большого веретенника наблюдалось сокращение присутствия малого (рис. 43). Можно предположить, что это связано с активностью появившегося вида. Хотя непосредственных агрессивных взаимодействий между видами мы не наблюдали, тем не менее, весной 2002 и 2003 гг. пара малых веретенников вначале присутствовала на площадке (при этом самец токовал), но затем исчезла. Даже если вытеснение данного вида имело место, оно носило локальный характер, т.к. территория взаимного обитания этих куликов имеет точечный характер. С другой стороны, исчезновение малого веретенника могло стать следствием общего снижения численности вида в последние годы, вызванного ростом антропогенной нагрузки в регионе (разд. 5.4), или просто колебаниями численности, свойственными этому виду (Рогачева, 1988).

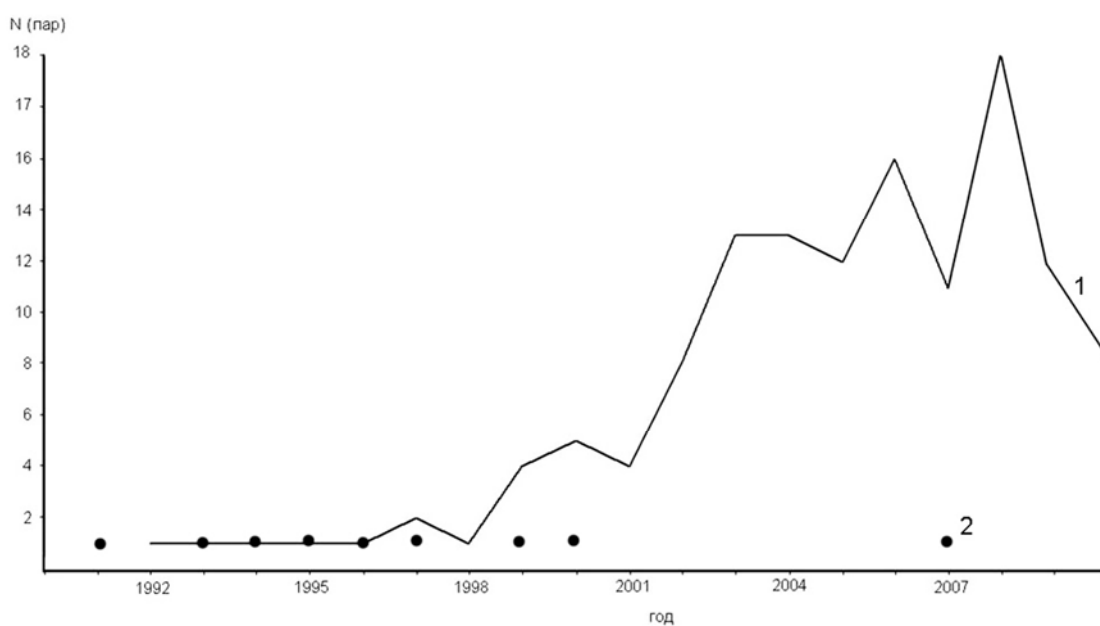


Рисунок 43. Динамика численности большого (1) и малого (2) веретенников на площадке «Войкар»

### 6.2.6. Чайки

О взаимодействии поморников *Stercorarius sp.* мы уже говорили (разд. 6.1). Крачки Нижнего Приобья – полярная *Sterna paradisaea* и речная *S. hirundo* – практически не контактируют друг с другом, т.к. разделены по разным элементам ландшафта: первая гнездится и кормится в заозеренных тундрах или тундроподобных болотах (или в горах), вторая – в пойме Оби и ее притоков (Головатин, 1999; Головатин, Пасхальный, 2000).

Из чаек непосредственные контакты имеют следующие пары видов: восточная клуша *Larus heuglini* и сизая чайка *L. canus* в Нижнем Приобье и на Полярном Урале, восточная клуша и бургомистр *L. hyperboreus* на Ямале, малая *L. minutus* и озерная чайки *L. ridibundus* в пойме Оби. Из агрессивных взаимодействий можно отметить лишь атаки сизых и озерных чаек на восточную клушу, но не как на конкурента, а как на хищника. Эти атаки относятся к особям, пролетающим мимо гнезда, и никак не сказываются на пространственном распределении восточной клуши.

В Нижнем Приобье восточная клуша и сизая чайка обитают совместно на тундроподобных болотах. При этом, во-первых, численность видов отличается на порядок. Например, на площадке «Войкар» обитает в среднем восточной клуши –  $1,9 \pm 1,1$  SD гнездящихся пар и  $0,9 \pm 1,4$  SD территориальных одиночек, а сизой чайки, соответственно,  $9,0 \pm 1,9$  пар и  $1,7 \pm 1,9$  одиночек. Во-вторых, они гнездятся в разных биотопах: восточная клуша – на берегах или островках озер, сизая чайка – на тундроподобных болотах и заболоченных участках в пойме. Но кормятся оба вида на реке, нередко рядом друг с другом. В горах они гнездятся на берегах озер, иногда, как на площадке Лонготъеган, на одних и тех же небольших озерах.

В тундрах Ямала восточная клуша и бургомистр имеют несколько различное распространение: первая распространена более широко, второй сосредоточен у морских побережий. На большей части полуострова восточная клуша гнездится отдельными редкими парами или небольшими группами (2-3 пары). Но у побережья обилие обоих видов значительно

возрастает (табл. 30), они селятся колониями, очень часто смешанными (Пасхальный, Головатин, 2004). При этом с юга на север относительная численность бургомистра увеличивается, а восточной клуши, как более южного вида, напротив, снижается, так что на северной оконечности полуострова она встречается единично. Кормятся оба вида нередко вместе (фото 25).

Таблица 30 – Встречаемость чаек (ос./10 км русла  $\pm$  SE) на разных участках р. Юрибей и в лайдах

Участки реки (км от устья)	Восточная клуша	Бургомистр
Лайда (до 3 км)	492,8 $\pm$ 84,5	144,9 $\pm$ 45,8
3 – 72,4	20,8 $\pm$ 2,4	2,4 $\pm$ 0,8
72,5 – 157,4	5,6 $\pm$ 1,2	1,0 $\pm$ 0,4
157,5 – 237,8	5,2 $\pm$ 1,2	0
237,9 – 303,6	4,0 $\pm$ 1,0	0
303,7 – 355,2	13,6 $\pm$ 2,2	0
355,3 – 374,2 (оз. Яррото)	46,4 $\pm$ 7,0	0



Фото 25. Бургомистр и восточные клуши во время кормежки в зоне прилива (окрестности пос. Харасавей, Северный Ямал)

В пойме Оби у малой и озерной чаек большинство колоний также смешанные. Например, на площадке «Васыпугор» из четырех колоний только одна была моновидовой (в колонии озерной чайки было только 1 гнездо малой чайки). В смешанных колониях нередко гнезда разных видов располагались в 1 м друг от друга. В 2005 г., при максимальной численности чаек (озерной – 84,5, малой – 78,5 ос./км<sup>2</sup>), у озерной чайки в 4 гнездах из 81 были обнаружены яйца малой чайки (фото 26).



Фото 26. Гнездо озерной чайки с яйцом малой чайки  
(площадка «Васыпугор», пойма Оби)

Таким образом, у чаек наблюдается не только терпимость к присутствию другого вида, но часто стремление образовать смешанное поселение.

#### **6.2.7. Кукушки**

Два вида различного происхождения – обыкновенная кукушка *Cuculus canorus* из Европы и глухая кукушка *C. saturatus* из Сибири – имеют в зоне симпатрии различное ландшафтно-биотопическое



распределение. Обыкновенная кукушка избегает густых древостоев и обитает в редицах, редколесье, в том числе и в разреженных древовидных кустарниках и мелколесье (Судиловская, 1951; Естафьев, 1999; Головатин, Пасхальный, 2005а). Глухая кукушка отличается привязанностью к более сомкнутым древостоям с преобладанием темнохвойных пород (Судиловская, 1951; Рогачева, 1988; Кочанов, 1999; Сотников, 2002). Л.П. Сабанеев называет ее «ельничной кукушкой» (Портенко, 1937). Численно эти виды в большинстве мест также различаются. Например, на стационаре «Войкар», обыкновенная кукушка обычна (в среднем 9,9 токующих самцов  $\pm$  4,0 SD) и распространена практически на всей облесенной территории, глухая кукушка встречается нерегулярно, единично (в среднем 0,6 токующих самцов  $\pm$  0,7 SD) и сосредоточена в пойме. Мы ни разу не отмечали случаев агрессии у этих видов по отношению друг к другу.

#### **6.2.8. Коньки**

Наибольшая симпатрия в Субарктике наблюдается у так называемых «тундровых» коньков: лугового *Anthus pratensis*, краснозобого *A. cervinus* и сибирского *A. gustavi*, хотя ареалы их сильно различаются. У этих видов присутствует полная независимость в распределении токовых территорий и совершенно отсутствует межвидовая агрессивность (Рябицев, 1993). Вместе с тем у них прослеживаются определенные биотопические предпочтения. Они располагаются на градиенте увлажнения от сухих местообитаний к более влажным следующим образом: луговой конек придерживается более сухих мест, хотя и не совершенно сухих, краснозобый занимает промежуточное положение, сибирский – обитатель сырых заболоченных участков с ивняком.

Наиболее отчетливо предпочтения лугового и краснозобого коньков проявляются в горах Полярного Урала, где спектр биотопов различной влажности более разнообразен (табл. 31).

Таблица 31 – Средняя плотность коньков (пар/км<sup>2</sup> ± SD) в различных типах местообитаний на Полярном Урале

Тип местообитания	Луговой конек		Краснозобый конек	
	Плотность	SD	Плотность	SD
Скалы и осыпи	0,6	0,6	--	--
Каменистые тундры	4,4	2,2	0,3	0,1
Травяно-моховые тундры	8,0	4,2	4,9	4,2
Отравяненные тундры и луговины	10,9	5,3	7,7	6,9
Кустарниковые тундры	12,5	6,9	2,5	0,2
Заросли высокорослых кустарников	8,4	11,8	--	--
Древостой	0,7	1,2	--	--

Видно, что, несмотря на определенное сходство с краснозобым, луговой конек наиболее плотно заселяет кустарниковые и отравяненные тундры, типа луговин (олуговевшие участки по местам выпаса и дренированным местам), в меньшей степени – влажные травяно-моховые тундры. Отдельно следует сказать о зарослях высокорослых кустарников. В этом типе местообитаний показатели плотности существенно отличаются на разных площадках. С относительно высокой плотностью луговые коньки селились только на тех из них, которые располагались в высокогорьях, где высокие кустарники скорее представляют собой луговины с кустами или комплексные ассоциации кустарниковых зарослей с лужайками. В низкогорьях, где высокорослые кустарники имеют вид глухих зарослей, часто с разреженным древостоем, коньки практически не живут.

Краснозобый конек наиболее плотно населял луговины и травяно-моховые тундры, хотя в откровенно сырых местах он отсутствовал. В отличие от лугового конька, он придерживается выровненных мест и явно избегает участков с расчлененным рельефом (Головатин, Пасхальный, 2005а).

В тундрах Ямала биотопические предпочтения коньков приводят к их сегрегации на «ландшафтном» уровне (табл. 32). На р. Юрибей краснозобый конек наибольшей плотности достигал там, где увлажненные тундры наиболее распространены – в нижней части реки, особенно в пойме. Выше по реке большие площади в пойме заняты кустарниками.

Соответственно, в средней части этого района плотность вида на равнинах водоразделов становится несколько выше, чем в пойме. Еще дальше вверх по реке водоразделы становятся высокими и более сухими. Поэтому поселения птиц оказываются более плотными в пойме.

Таблица 32 – Гнездовая плотность коньков (пар/км<sup>2</sup> ± SD) на р. Юрибей (Средний Ямал)

Вид	Участки обследованной территории							
	Нижняя часть		Средняя часть		Верхняя часть		Верховья реки	
	плакор	пойма	плакор	пойма	плакор	пойма	плакор	пойма
Краснозобый конек	10,7±0,9	38,5±3,8	12,4±1,2	10,8±1,2	7,3±0,4	11,0±1,0	3,1±0,4	7,6±1,7
Луговой конек	3,7±0,5	0,7±0,5	8,0±0,9	0,5±0,2	9,3±0,5	0,6±0,2	2,2±0,3	0,4±0,4
Сибирский конек	0	0,7±0,5	0	1,2±0,4	0	0,1±0,1	0	0

Луговой конек, как более сухолюбивый вид, явно тяготеет к плакору. Плотность его росла от нижней к средней части района, где река пересекает возвышенность Хой. Сибирский конек на Ямале обитает на заболоченных участках с ивняком (Соколов, 2008), на р. Юрибей встречался исключительно в пойме, преимущественно в средней и нижней части реки.

Интересно, что в других частях ареала эти виды коньков имеют другие биотопические предпочтения. Так наиболее привлекательными станциями лугового конька на западе Европейской России оказываются влажные местообитания: обширные заливные луга, сырые низкотравные «пожни» в поймах рек, сырые поля, огороды и пустыри (Мальчевский, Пукинский, 1983). Краснозобый конек на Восточной Чукотке селится в наиболее сырых местах – во влажных кочкарных тундрах, а сибирский конек – в более сухих открытых местах с низкой травянистой растительностью (Хлебосолов и др., 2005). Однако очевидно, что такие изменения в биотопических предпочтениях не связаны с конкуренцией, т.к. на Ямале, где краснозобый конек доминирует, он избегает сырых мест, заселяемых сибирским коньком. Т.е. здесь последний вид никак не может повлиять на выбор краснозобого конька.

### **6.2.9. Трясогузки**

Межвидовой агрессивности у представителей этого рода не выявлено (Рябицев, 1993). Они сильно разделены как географически, так и по элементам ландшафта, и практически не пересекаются. Единственная пара, у которой имеется узкая зона симпатрии, это – белая *Motacilla alba* и горная *M. cinerea* трясогузки в южной части Полярного Урала. Здесь оба вида встречались в одних и тех же местах – по берегам небольших ручьев и речек, часто рядом друг с другом. Например, на площадке «Погурей» три пары горных и две пары белых трясогузок образовали «смешанное» поселение в узком и глубоком каньоне с выходами скал (Головатин, Пасхальный, 2005а).

У этих видов существуют биотопические предпочтения. Как указывает Э.В. Рогачева (1988), ссылаясь на личное сообщение Д.В. Владышевского, в Средней Сибири горная трясогузка, в отличие от белой, практически не гнездится на крупных реках типа Енисея и Ангары. На притоках шириной 50-60 м гнездятся и те, и другие, на мелких речках и ручьях – почти исключительно горные трясогузки. На небольшой речке Поколька в верховьях р. Таз мы встречали горных и белых трясогузок примерно в одинаковом соотношении (Головатин, 2001б).

### **6.2.10. Пеночки**

Среди представителей этой группы видов межвидовая территориальность отмечена между весничкой *Phylloscopus trochilus* и таловкой *Ph. borealis*. Однако она является производной внутривидовых отношений – ошибки в опознавании при высокой мотивации агрессивности со стороны позднее прилетающей таловки (Рябицев, 1993). Эта межвидовая территориальность совсем не влияла на распределение птиц по местообитаниям: оба вида имели гнезда, построенные в период, когда их территории перекрывались. Причем часть гнезд была на территории самцов чужого вида, иногда в нескольких метрах от гнезда хозяина территории. В остальные периоды сезона размножения агрессивных столкновений между

видами не отмечалось. Напротив, пеночки иногда кормились вместе, не обращая внимания друг на друга. У остальных видов пеночек территории свободно перекрываются.

В пространственном распределении пеночек отмечены некоторые биотопические различия (Бурский, 1987; Батова, 2007; Матанцева, 2010), которые связывают с морфофизиологическими особенностями и различиями в кормовом поведении (Tiainen, 1982; Конторщиков, 2001). На стационаре «Войкар» весничка, как более широко распространенный вид, отличалась от других пеночек уже на «ландшафтном» уровне (табл. 33). Область обитания таловки значительно перекрывалась с местами обитания веснички, а теньковки *Ph. collybita* – с обоими видами.

Таблица 33 – Средний многолетний размер зоны совместного обитания пеночек относительно области, занимаемой каждым видом на площадке «Войкар» (% ± SD)

Пары видов	Зона совместного обитания относительно области, занимаемой		
	весничкой	теньковкой	таловкой
Весничка – теньковка	20,3±5,1	80,2±9,6	--
Весничка – таловка	34,3±14,1	--	80,8±11,8
Теньковка – таловка	--	67,6±20,1	42,5±14,2

Мы провели специальное исследование по сравнению состава пищи пеночек (образцов птенцового корма, собранных методом шейных лигатур) и распределения их во время кормежки в разных условиях (Головатин, 1992). Обнаружили, что в основе питания птиц лежит небольшой набор многочисленных видов членистоногих, которых они встречают в характерных местах кормежки (Головатин и др., 1991). Соответственно у видов, кормящихся в одном месте, наблюдались высокие значения сходства рациона (Головатин, 1992). Это характерно не только для близких видов, таких как пеночки, но и для видов из разных экологических групп. У веснички и таловки на Приполярном Урале индекс общности состава пищи (по формуле Pianka, 1973) был очень высокий – 0,82 по числу экземпляров

и 0,94 по биомассе. Он был не ниже уровня индивидуальной изменчивости питания отдельных видов: соответствующие индексы сходства внутри вида у птиц из разных гнезд составляли в среднем  $0,78 \pm 0,02$  SE и  $0,76 \pm 0,02$  SE – у веснички, и  $0,77 \pm 0,02$  SE,  $0,87 \pm 0,01$  SE – у таловки.

Сегрегация пеночек, обитающих совместно на одном участке, осуществлялась за счет различий в местах кормежки. Совпадение наблюдалось у веснички и таловки на Приполярном Урале (Головатин, 1992). Динамика распределения видов имела общие черты, и уже на этом фоне разворачивались специфические детали их поведения, связанные с особенностями биологии.

Весной они дифференцировались по разным станциям (рис. 44). Индексы сходства биотопического распределения у большинства сравниваемых пар были не выше 0,5 ( $p \leq 0,05$ ). Лишь у веснички и таловки на Приполярном Урале наблюдалось высокое сходство ( $I \geq 0,5$ , при  $p \leq 0,05$ ), а на Южном Ямале не значимо выше 0,5 ( $p \leq 0,1$ ). Значения индекса  $\leq 0,5$  – это та степень различий, при которых вероятность межвидовых встреч будет ниже или равна вероятности встреч особей одного вида, что, по мнению Р.М. Мэя (1981), вполне обеспечивает нормальное сосуществование видов.

Весной вегетация растений, а, следовательно, и массовое появление беспозвоночных, в первую очередь начинается на открытых, прогреваемых участках: лугах, ивняках, березовых лесах. Весничка, как характерный обитатель таких мест, получает преимущество. Ее распределение оказывается более равномерным. Листва на Южном Ямале раньше всего появляется на березах и ивах, и весничка кормится главным образом на этих видах растений (87,2% времени, проведенного на растительности). На Приполярном Урале в ранневесенний период она предпочитала открытые биотопы.

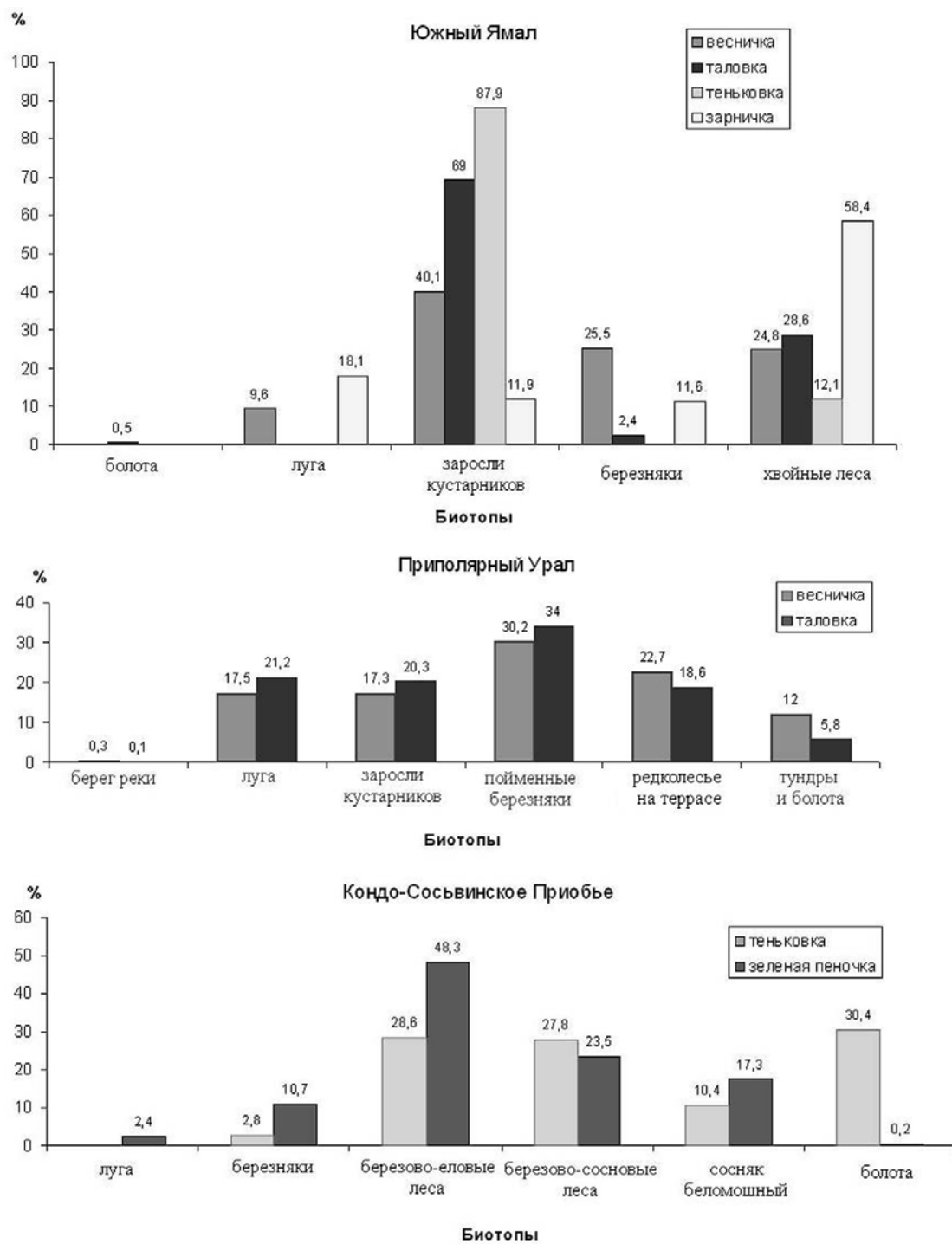


Рисунок 44. Биотопическое распределение пенок в весеннее время (на Южном Ямале 17.06 – 30.06.1983 г., на Приполярном Урале 9.06 – 6.07. 1982 г., в Кондо-Сосьвинском Приобье 23.05 – 24.06. 1981 г.)

Для таловки – одной из самых крупных пенок – характерно использование при кормежке удобных устойчивых присад (Бурский, Конторщиков, 2003), поэтому при кормодобывании она чаще использует внутренние части кроны деревьев и такие кустарники с развитой кроной, как ольха (Головатин, 1992; Батова, 2007). Первые листья, а, следовательно, и корм, появляются в наружных, периферических частях кроны. Поэтому весной на Южном Ямале на березах она кормится мало (12% времени, проведенного на растительности, против 48% у веснички) и чаще использует для кормежки ивы (62%). Причем, в отличие от веснички, использует участки высокорослых ивняков, расположенных среди пойменного леса. Много времени проводит также на земле (11-28%). На Приполярном Урале таловка сравнительно чаще кормится в пойменных березняках с хорошо развитым высоким подлеском.

Зарничка – характерный обитатель хвойных редколесий с разреженным подростом из лиственных пород (Воробьев, 1963; Бурский, 1987). Именно к такой станции (лиственнично-еловая редина) она приурочена в течение всего сезона размножения. Особенностью вида является повышенное использование лиственных пород (Головатин, 1993; Бурский, Конторщиков, 2003; Батова, 2007). Весной она заметно чаще других пенок кормится на березах (61% времени, проведенном на растительности), но большей частью на молодых (2-4 м) деревьях, а не на взрослых деревьях, как весничка.

Теньковка, в соответствии со своими морфологическими особенностями, принадлежит к пеночкам, летом ведущим древесный образ жизни, а зимой – тяготеющим к земле (Gaston, 1974; Конторщиков, 2001). Поэтому весной, сразу после прилета, она значительно чаще других видов кормится на поверхности почвы (на Южном Ямале 57% времени, в Кондосьвинском Приобье – 14%) и на низкорослых ( $\leq 1$  м) кустиках ив (64% времени, проведенном на растительности на Южном Ямале). Этот вид более адаптирован к жизни в хвойных лесах, чем лиственных (Промптов, 1956). В этой связи в средней тайге весной она одинаковое количество



времени проводила на более кормных березах и на соснах (по 37% времени, проведенном на растительности).

Зеленая пеночка большую часть времени (67%) кормилась на березах. Она предпочитает участки леса, захламленные валежником (Зацепина, 1978; Stamp et al., 1992). Поэтому большую часть времени в средней тайге проводила в спелых смешанных лесах.

По мере формирования листвы на деревьях и развития живого напочвенного покрова кормовая обстановка меняется. Количество пищи на деревьях, ее подвижность и заметность увеличиваются. Пеночки начинают кормиться в типичных для каждого вида биотопах. Распределение веснички на Южном Ямале меняется незначительно. Но у других видов, обитающих в глубине леса (таловка, теньковка, зарничка), степень сходства кормовых станций возрастает ( $I \geq 0,5$ , при  $p \leq 0,05$ ). Это связано с тем, что леса здесь не очень развиты, и у лесных видов практически нет выбора. В средней тайге Кондо-Сосьвинского Приобья различия у теньковки и зеленой пеночки начинают проявляться более отчетливо ( $I \leq 0,5$ ; Головатин, 1992) (рис. 45).

Интересно, что в конце лета теньковка на Южном Ямале около половины времени кормежки проводит на березах (49%), тогда как другие пеночки на этой породе кормятся очень мало (0,6-7,8%). Но точно также она ведет себя и в средней тайге (68%), где пеночки приурочены к разным станциям. То есть можно считать, что усиленное использование березы в этот период является просто особенностью этого вида. Зарничка и таловка также кормятся на разных деревьях: зарничка – на высоких елях и лиственницах, а таловка – на средневозрастных (не выше 12 м), что вполне характерно для этого вида (Бурский, 1987; Головатин, 1992; Бурский, Конторщиков, 2003). Помимо этого, зарничка и таловка разыскивают пищу в разных частях кроны деревьев. Зарничка по некоторым морфологическим признакам сходна с королюками и при кормежке на елях, как королек, посещает главным образом наружные, часто периферические, части кроны, тогда как таловка использует внутренние (Бурский, Конторщиков, 2003). Такая дифференциация одновременно по нескольким элементам

пространства, хотя различий по любому из них достаточно для расхождения видов, еще раз говорит о том, что эта дифференциация не связана с присутствием потенциальных конкурентов.

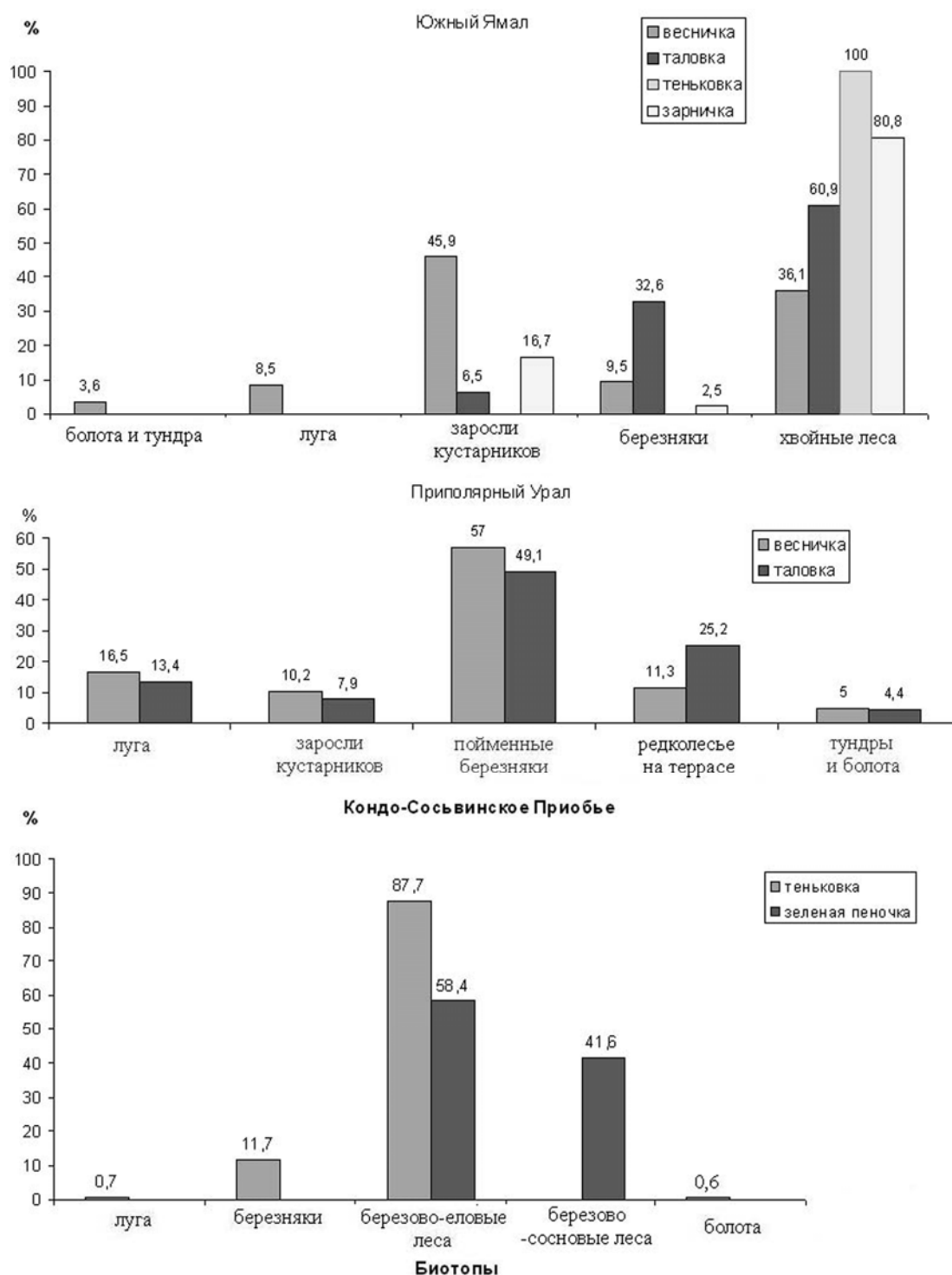


Рисунок 45. Биотопическое распределение пенок во время кормежки в начале лета (на Южном Ямале 10.07 – 20.07.1983 г., на Приполярном Урале 7.07-20.07; в Кондо-Сосьвинском Приобье 13.07 – 20.07. 1981 г.)

На Приполярном Урале распределение веснички и таловки менялось при разных метеоусловиях. Весной в хорошую погоду виды кормились в сходных местах ( $I=0,84$ ,  $\geq 0,5$  при  $p \leq 0,05$ ). При ухудшении погоды (дождь или снег с сильным ветром) между ними усиливались биотопические различия ( $I=0,80$ , нет достоверных отличий от 0,5).

Плохая погода в первую очередь влияет на кормовую обстановку в открытых биотопах. Поэтому весничка, как обитатель более открытых биотопов, на ухудшение погоды реагирует гораздо резче: она сосредоточивается в елово-березовом редколесье на террасе (рис. 46). Таловка реагирует аналогичным образом, но реакция ее выражена значительно слабее. Весничка около 80% времени проводит на елях, используя высокие деревья с развитой кроной. Таловка кормится как на елях (56% времени), так и на березах (22%) и ивах (17%).

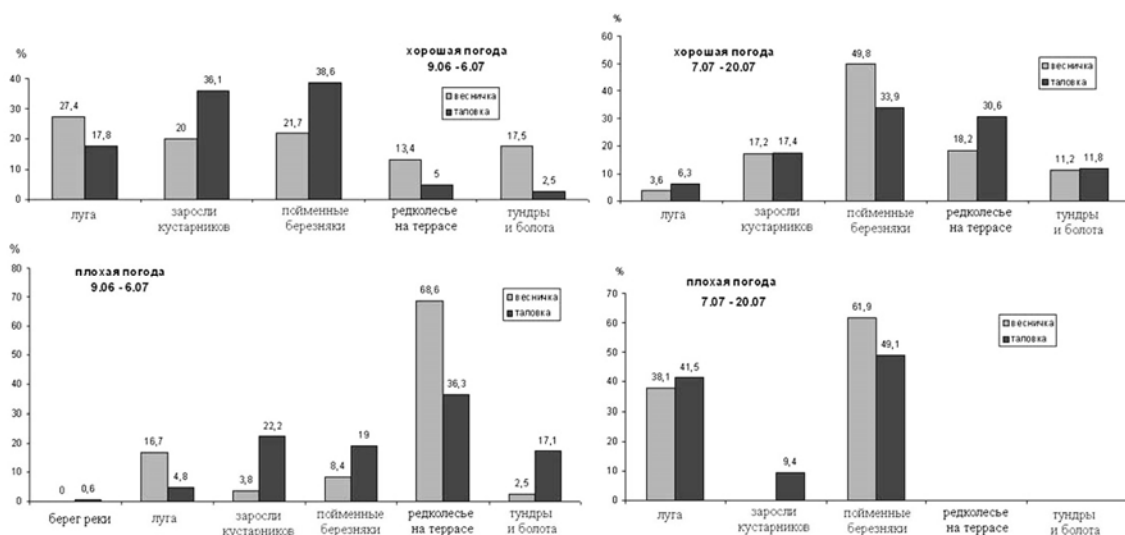


Рисунок 46. Биотопическое распределение пеночек во время кормежки в разную погоду на Приполярном Урале

Летом в хорошую погоду обе пеночки кормились в основном на деревьях и более половины времени проводили в древостоях. Биотопическое сходство между ними было высоким ( $I=0,94$ ,  $\geq 0,5$  при  $p \leq 0,05$ ). Оно еще более усиливалось в результате того, что весничка чаще, чем обычно, разыскивала пищу во внутренних частях кроны деревьев, т.е. там, где преимущественно кормится таловка. Такое поведение было

вызвано влиянием высоких температур, около +30°C в тени. Это еще раз говорит о том, что распределение видов по местам кормежки носит независимый характер и является реакцией на конкретные условия кормодобывания.

Реакция видов на неблагоприятные погодные условия была сходной. В сильный дождь обе пеночки переходили в пойму, где часто кормились вместе на одних и тех же деревьях. Биотопическое сходство между ними усиливалось ( $I=0,98$ ,  $\geq 0,5$  при  $p \leq 0,05$ ). При этом весничка концентрировалась на березах (84% времени), а таловка, которой труднее передвигаться в кроне этого дерева, достаточно часто разыскивала корм на елях (38% и только 49% на березах).

Т.е. на изменение условий кормежки все виды пеночек реагировали независимо. При этом различия между ними могли то усиливаться и наблюдаться сразу по нескольким элементам пространства, то уменьшаться в силу ограниченности удобных мест кормежки, вплоть до значительного совпадения.

#### *6.2.10.1. Экспериментальное изучение пространственного распределения пеночек*

Тот факт, что пространственное распределение разных видов пеночек происходит в соответствии с их стереотипами передвижения, обусловленными соответствующими морфологическими особенностями, т.е. имеет независимый характер, мы проверили в специально поставленном эксперименте (разд. 3.3). Поскольку представители разных видов находились в одинаковых условиях, при отсутствии корма, то мы предположили, что различия их пространственного распределения обусловлены исключительно видовой спецификой. Достоверность различий определяли методом  $\chi^2$ .

В результате эксперимента между всеми видами обнаружили явные различия ( $p < 0,05$ ): пеночки присаживались на разные присады (табл. 34). Аналогичное экспериментальное изучение стереотипов поведения пеночек

было предпринято и другими исследователями (Бурский и др., 2004; Батова, 2007), были также обнаружены выраженные различия между видами.

Таблица 34 – Пространственное распределение пеночек в вольере, %

Присады	Треть вольера	Виды		
		Весничка	Таловка	Теньковка
малого диаметра	верхняя	11,2	2,1	44,7
	средняя	17,5	13,9	1,2
	нижняя	8,5	24,4	0,4
большого диаметра	верхняя	13,4	8,1	41,4
	средняя	12,8	31,3	9,6
	нижняя	9,7	16,5	1,7
Воздух – земля	верхняя	0,4	--	0,2
	средняя	0,1	0,5	0,3
	нижняя	26,4	3,2	0,5
N особей (n отметок)		8 (1922)	7 (1728)	5 (1250)

Результаты проведенных экспериментов подтверждают точку зрения о том, что наблюдаемые в природе различия пространственного распределения пеночек носят независимый характер и являются результатом автономной реакции видов на конкретные условия среды. Особенности кормовых стереотипов соответствуют внешней морфологии видов и объясняют различия их биологии и распространения.

### 6.2.11. Дрозды

На Ямале и Нижнем Приобье симпатрия наблюдается у трех видов: белобровика *Turdus iliacus*, рябинника *T. pilaris* и чернозобого дрозда *T. atrogularis*. При этом последний вид в большинстве мест имеет относительно низкую численность. Например, на площадке «Войкар» его численность была в среднем  $2,6 \text{ пар} \pm 1,8 \text{ SD}$ , тогда как у других двух видов, соответственно: рябинника –  $11,4 \pm 5,5$ , белобровика –  $14,8 \pm 7,7$ . Лишь в отдельных местах, как на площадке «Погурей» на Полярном Урале, темнозобый дрозд численно сравним с белобровиком (Головатин, Пасхальный, 2005а).

Так как белобровик распределяется значительно шире остальных дроздов, их места обитания сильно перекрываются с ним. В то же время рябинник и темнозобый в пространстве достаточно разобщены между собой, как например, на площадке «Войкар» (табл. 35). При совместном обитании все дрозды не реагируют друг на друга агрессивно. Мало того, хорошо известны смешанные стаи этих птиц. Мы также неоднократно наблюдали совместную кормежку дроздов.

Таблица 35 – Средний многолетний размер зоны совместного обитания дроздов относительно области, занимаемой каждым видом на площадке «Войкар» (% ± SD)

Пары видов	Зона совместного обитания относительно области, занимаемой		
	белобровиком	рябинником	темнозобым
Белобровик – рябинник	21,9±11,4	75,2±20,7	--
Белобровик – темнозобый дрозд	18,4±9,7	--	80,5±18,5
Рябинник – темнозобый дрозд	--	27,0±24,3	34,6±28,5

В таежных районах, где лесные массивы более обширны, проявляются биотопические предпочтения дроздов (табл. 36).

Таблица 36 – Плотность дроздов (пар/км<sup>2</sup> ± SE) в различных биотопах северной тайги

Площадки	Место	Биотоп	Виды		
			Темнозобый дрозд	Белобровик	Рябинник
«Сорум», бассейн р. Казым	Пойма	Темнохвойный лес	3,4±0,6	2,1±0,6	--
		Березняк	1,1±1,1	1,7±0,5	2,3±1,6
	Терраса и водораздел	Смешанные леса	2,1±0,3	--	--
		Сосновые леса	1,8±0,4	--	0,4±0,4
«Поколька» бассейн р. Таз	Пойма	Березняк	10,0±1,4	3,4±0,8	--
		Темнохвойный лес	12,2±1,6	0,6±0,4	--
	Терраса и водораздел	Сосновые леса	2,0±0,9	--	--

Здесь более широко распространен темнозобый дрозд, соответственно, спектр занимаемых им биотопов более широк. Виды меняются местами – белобровик сосредотачивается в пойме. Причем в восточных районах, в бассейне р. Таз, он очень мало встречается в

темнохвойных лесах. Аналогично ведет себя белобровик и в Енисейской тайге (Бурский, 1987). В слабо выраженной пойме небольшой речки Сорум он встречается примерно с равной плотностью и в березняках и в участках темнохвойного леса.

### 6.2.12. Синицы

Два вида – буроголовая гаичка, или пухляк *Parus montanus* и сероголовая гаичка *P. cinctus* – достаточно хорошо разобщены географически. В Нижнем Приобье численность обоих видов низка: на площадке «Войкар», например, сероголовой гаички гнездились в среднем 4,3 пар  $\pm 2,5$  SD, буроголовой – 1,8  $\pm 1,2$  SD. Здесь они очень четко разделены на «ландшафтном» уровне: первый вид встречается практически исключительно на террасе и на облесенных участках водоразделов, второй, как более южный – в пойме. В результате места их обитания почти не перекрываются: в среднем 5,0%  $\pm 8,6$  SD области обитания пухляка и 3,4%  $\pm 6,1$  SD – сероголовой гаички. Выше по течению реки и в более северных районах, где лес сосредотачивается в долинах рек, область их совместного обитания увеличивается. Но в силу малочисленности видов это никак не отражается на их совместном существовании.

Южнее в пределах северной тайги, где массивы леса более обширны, например, в бассейне р. Казым («Сорум»), такая сегрегация гаичек сохраняется (табл. 37). Но дальше к югу, в средней тайге, сероголовая гаичка становится крайне малочисленной, тогда как пухляк – один из самых многочисленных обитателей тайги. Например, на площадке «Перегибное» плотность первого вида была 0,1, а второго – 6,5 пар/км<sup>2</sup>.

Таблица 37 – Плотность гаичек (пар/км<sup>2</sup>  $\pm$  SE) в различных биотопах северной тайги (площадка «Сорум», бассейн р. Казым)

Место	Биотоп	Сероголовая гаичка	Буроголовая гаичка
Пойма	Темнохвойный лес	--	11,1 $\pm 3,5$
Терраса и водораздел	Смешанные леса	4,6 $\pm 1,9$	--
	Сосновые леса	3,1 $\pm 1,0$	--
	Облесенное болото	4,0 $\pm 2,0$	--

### 6.2.13. Овсянки

Симпатрические представители этого обширного рода имеют отчетливую географическую и биотопическую сегрегацию. В полосе северных редколесий и в лесотундре наиболее многочисленна и широко распространена овсянка-крошка *Emberiza pusilla*. Ее ближайший родственник – камышовая овсянка *E. schoeniclus* – обильна только в пойме Оби, но за ее пределами на порядок уступает овсянке-крошке по численности. Например, на площадке «Войкар» их численность была в среднем  $117,8 \text{ пар/км}^2 \pm 49,2 \text{ SD}$  – овсянки-крошки и  $10,6 \text{ пар/км}^2 \pm 5,1 \text{ SD}$  – камышовой овсянки. Первая встречалась повсеместно, вторая придерживалась высокорослых ивняков в пойме и на берегах озер в тундре.

Места обитания камышовой овсянки перекрывались с местами обитания крошки. Однако, эти виды вели себя совершенно независимо. Камышовая овсянка придерживается влажных и сырых мест, которые овсянка-крошка посещает крайне редко. Такая биотопическая дифференциация особенно отчетливо проявлялась в пойме Оби, где оба вида достаточно многочисленны (табл. 38).

Таблица 38 – Плотность овсянок ( $\text{пар/км}^2 \pm \text{SD}$ ) в различных биотопах поймы Оби (площадка «Васыпугор», Двубье)

Биотоп	Камышовая овсянка	Овсянка-крошка
Лесные острова (пугора)	$0,4 \pm 0,3$	$17,8 \pm 9,3$
Парковые ивняки	$47,6 \pm 18,1$	$12,0 \pm 7,6$
Ивняковые леса	$32,6 \pm 3,8$	$3,4 \pm 1,3$
Крупнозлаковые луга с ивняками	$34,1 \pm 5,6$	$2,0 \pm 2,5$
Кочкарные луга	$7,0 \pm 3,1$	--

В тундрах Ямала к этой паре прибавляется полярная овсянка *E. pallasi*. Однако камышовая и полярная овсянки здесь немногочисленны. Овсянка-крошка, более обычна и распространена шире. В силу ограниченности удобных мест все виды придерживаются ивняков (табл. 39), хотя между ними проявляется некоторая дифференциация. Камышовая овсянка встречается исключительно в поймах рек, полярная в



небольшом числе – не только в поймах, но и на водоразделах (в кустарниковых зарослях вдоль ручьев). Камышовая овсянка выбирает характерные для нее высокорослые ивняки среди сырых мест, полярная – невысокие (до 0,5-1 м) заросли ивняка и ерника на дренированных местах.

Таблица 39 – Плотность овсянок (пар/км<sup>2</sup> ± SD) в различных биотопах в районе Бованенковского ГКМ (Средний Ямал)

	Биотоп	Вид		
		Овсянка-крошка	Полярная овсянка	Камышовая овсянка
Водоразделы	Высокорослые ивняки	22,6±21,5	0,7±0,7	--
	Низкорослые ивняково-ерниковые заросли	3,5±3,3	--	--
Поймы	Лука	2,3±2,2	--	--
	Высокорослые ивняки	24,4±10,6	3,0±2,2	2,2±2,1
	Низкорослые ивняково-ерниковые заросли	1,6±1,5	0,6±0,6	0,6±0,6

В таежной зоне число видов увеличивается. В северной тайге помимо овсянки-крошки обычной является овсянка-ремез *E. rustica*, в небольшом числе встречается дубровник *E. aureola*, отмечена белошапочная овсянка *E. leucosephala*. Южнее, в средней тайге, овсянка-крошка встречается единично, более обычной становится овсянка-ремез (в бассейне р. Таз это один из самых многочисленных видов), на болотах многочислен дубровник, появляется обыкновенная овсянка *E. citrinella*. Сегрегацию овсянок обеспечивают их различные биотопические предпочтения (табл. 40).

В некоторых районах в силу ограниченности мест обитания преференции видов иногда совпадают (например, на площадке «Сорум» у овсянки-крошки и овсянки-ремез, камышовой овсянки и дубровника; на площадке «Перегрешное» – у обыкновенной овсянки и дубровника). В таких местах мы не наблюдали агрессивных отношений между видами, они относились к друг другу спокойно. В ряде биотопов можно встретить несколько видов, гнездящихся совместно.

Таблица 40 – Плотность овсянок (пар/км<sup>2</sup> ± SE) в различных биотопах в таежной зоне (Овсянки: E.p. – крошка, E.sch. – камышовая, E.r. – ремез, E.a. – дубровник, E.l. – белошапочная, E.c. – обыкновенная)

Район	Биотопы	Виды					
		E.p.	E.sch.	E.r.	E.a.	E.l.	E.c.
«Сорум», бассейн р. Казым	Темнохвойный лес в пойме	1,5±0, 5	--	0,9±0, 3	--	--	--
	Смешанный лес	5,7±0, 7	--	--	--	--	--
	Сосновые леса	3,5±0, 5	--	--	--	--	--
	Редколесье на плакоре	34,2± 3,4	--	6,7±4, 7	--	1,3±0, 9	--
	Облесенное болото на плакоре	22,3± 2,4	2,5±2, 5	7,5±4, 3	--	--	--
	Открытое болото с ивняками	17,1± 2,6	11,7± 2,2	--	10,0± 5,8	--	--
«Перегрешное», средняя тайга	Темнохвойный лес в пойме	--	--	1,0±1, 0	--	--	--
	Смешанный лес	--	--	4,0±2, 8	--	--	--
	Редколесье на плакоре	--	--	5,0±5, 0	--	--	--
	Облесенное болото на плакоре	--	--	--	10,0± 7,1	--	--
	Открытое болото с ивняками	--	--	--	37,0± 4,0	--	10,0± 7,1
	Луг с подростом	--	--	--	7,3±0, 9	--	3,3±1, 1
«Поколька», бассейн р. Таз	Березняк в пойме	3,9±1, 9	--	26,0± 2,8	--	--	--
	Темнохвойный лес в пойме	3,8±0, 9	--	32,6± 2,6	--	--	--
	Сосновые леса	0,6±0, 3	--	6,0±1, 1	--	--	--
	Хвойный лес на плакоре	--	--	35,7± 3,3	--	--	--
	Облесенное болото на плакоре	32,0± 2,3	--	3,2±1, 1	6,9±1, 7	--	--
	Грядно-мочажинные болота	7,8±1, 3	--	--	--	--	--

Спокойное отношение овсянок друг к другу известно даже среди обыкновенной и белошапочной овсянок – настолько близких видов, что между ними, обладающими сходными предпочтениями к местообитаниям и

похожей песней, наблюдается интенсивная гибридизация в зонах симпатрии (Панов и др., 2003). Наблюдали даже одновременное поочередное пение самцов этих видов на соседних ветках одного дерева (Колпакова, 1996) и образование групповых поселений (Колпакова, Якименко, 2004). В них между соседями складывались особые взаимоотношения: узнавание соседа, общность кормовых территорий.

Возможно, некоторые виды при совместном существовании используют различные микростации, соответствующие их предпочтениям, как это было отмечено в Енисейской тайге (Бурский, 1987).

### **6.3. Организованность сообществ**

Для сообществ, как объективно существующих автономных образований с низкой степенью целостности, целесообразно рассматривать организованность в виде ограничений, наложенных на варьирование системы (разд. 6.1). По мнению В.И. Василевича (1983) «такие ограничения с неизбежностью приводят к увеличению упорядоченности и, в конечном счете, к уменьшению числа связей между элементами системы, но оставшиеся связи становятся более прочными, менее случайными, роль каждой из них в структуре и функционировании системы повышается» (цит.: с. 121). Организующим началом сообщества является сходное отношение видов к внешнему фактору – среде обитания, в частности, приуроченность слагающих сообщество видов к одному и тому же элементу ландшафта, например, к пойме реки, озерным комплексам, островам леса в открытой пойме и т.п.

В каждой конкретной области существует исторически сложившийся набор видов. Состав населения территории меньшего масштаба ограничен этой совокупностью и не выходит за ее пределы – локальная фауна. В силу особенностей ландшафта возникают дополнительные ограничения, в результате которых оформляются вполне определенные крупные комплексы видов, соответствующие четко выраженным типам растительности. Например, в северной тайге, на стационаре «Войкар» –

«лесной» и «тундровый» комплексы, в пойме Оби – «лесной» и «соровый», в горах – «лесокустарниковый» и «открытых местообитаний». В свою очередь при их реализации на местности проявляются ограничения, связанные с особенностями мезорельефа, в результате которых образуются совокупности видов ранга сообщества. Их локализация обеспечивается приуроченностью видов к определенному элементу ландшафта, точнее к элементам мезорельефа, например к основным водным объектам (реке, озерным комплексам, сорам), островным массивам леса и т.п.

В таких предпочитаемых элементах ландшафта вероятность наличия видов высока, здесь формируется «ядро» – базовая часть сообщества. По мере удаления от него встречаемость видов снижается. За счет сокращения их числа (а не за счет появления новых видов) на отдельных участках местности формируются соподчиненные «ядру» группировки. При этом они могут как совпадать с наличием биотопического выдела, четко отличающегося от фона, так и не совпадать с ним и зависеть исключительно от вариабельности распределения видов.

Таким образом, формирование сообщества происходит в результате независимых сходных отношений видов к элементам ландшафта. При этом сходство не подразумевает идентичность реакции. Согласно принципа экологической индивидуальности видов Л.Г. Раменского и Г.А. Глизна (Реймерс, 1994), пространственное распределение каждого вида происходит в соответствии с его генетическими, физиологическими и другими биологическими особенностями и глубоко специфично.

Организация сообщества из готовых компонентов, приспособленных в силу исторических причин к разным, специфическим, условиям существования, обеспечивает сегрегацию близких видов. В подавляющем большинстве случаев конкурентного исключения между ними не происходит, т.е. ограничения со стороны взаимодействий компонентов внутри системы слабы. Это позволяет сообществу, как системе с низкой степенью целостности, надежно функционировать. Жесткая конкурентная организация привела бы к образованию малоустойчивых одно- или

маловидовых сообществ. Многовидовые полидоминантные сообщества могут быть устойчивыми только когда межвидовые отношения в них слабые.

Форма сегрегации зависит от местных условий совместного существования видов. В первую очередь она начинается с различий в географическом распространении (макромасштаб). В соответствии с известным правилом Д. Джордана (Реймерс, 1994) ареалы близкородственных форм организмов обычно занимают смежные территории и существенно не перекрываются. В силу этого достаточно типичной оказывается ситуация, когда в одном районе численность потенциальных конкурентов сильно различается: один обычен или многочислен, другой – малочислен, иногда оба малочисленны.

Помимо этого у многих видов проявляются различия в выборе элементов ландшафта (мезо-уровень) и/или стациальные предпочтения видов (на уровне микрорельефа). Выбор того или иного биотопа в конкретной обстановке во многом обусловлен видоспецифическими приспособлениями к использованию определенного субстрата для передвижения или кормежки (своеобразной структуры, влажности и т.п.). В использовании субстрата проявляются микротопические различия.

Такая сегрегация может происходить одновременно на всех или нескольких уровнях, что указывает на ее независимую от потенциального конкурента природу. В некоторых ситуациях, в силу ограниченности удобных мест обитания (в том числе из-за погодных или иных условий), сегрегация между видами может отсутствовать или быть малозаметной. При этом в подавляющем большинстве случаев какие-либо агрессивные взаимодействия отсутствуют или они не влияют на сосуществование видов. Иногда, при разделении гнездовых и кормовых биотопов, близкие виды устраивают гнезда в разных местах, но пищу добывают в одном.

Как и во всех статистически детерминированных системах, в сообществах увеличение числа компонентов способствует возрастанию устойчивости за счет увеличения числа константных видов, или

инвариантной части сообщества. Этот постоянный набор видов характеризует сообщество как автономную единицу.

Вместе с тем стабильность не означает полной неизменности. В силу различных случайных обстоятельств даже в стабильных условиях среды сообщество проявляет изменчивость. Уровень ее зависит от соотношения инвариантной и вариабельной частей сообщества. Кроме того, как мы уже отмечали (разд. 5), сообщества существуют в условиях постоянного изменения потенциального видового состава (главным образом, в сторону его увеличения). Новые компоненты сначала пополняют вариабельную часть, затем могут перейти в константную.

## **7. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОНОВИДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ**

### **7.1. Пространственные предпочтения**

Наличие пространственных предпочтений у видов не вызывает сомнений. Оно подтверждается как непосредственными наблюдениями, так и вытекает логически из представлений о неоднородности пространства и специфических требованиях видов к среде. Однако на практике определение видовых предпочтений зачастую осложняется. Как отмечает М.Л. Коди в своем обзоре о выборе местообитаний у птиц (Cody, 1985), утверждения, что каждая птица адаптирована к совершенно определенному местообитанию, выглядят ошибочными, если они основаны на попытках связать определенные детали местообитания с соответствующими морфо-физиологическими особенностями видов или определенным пищевым поведением. Существует много внешних факторов, влияющих на выбор местообитания: особенности сезона, численность вида и т.д. (Cody, 1985; Jones, 2001). Выбор местообитания может меняться в разные годы. Поэтому выявление предпочтений возможно только при отслеживании динамики пространственного распределения за ряд лет.

На примере воробьиных птиц я рассмотрел, в какой форме выражаются пространственные предпочтения моновидового населения и как они связаны с характером размещения птиц в пространстве.

#### ***7.1.1. Методические особенности и подходы***

На рабочей площадке «Войкар» определяли предпочтения 18 видов воробьиных (табл. 41) на основе динамики их пространственного распределения в течение 19 лет (1990–2008 гг.). Были выбраны виды, отмеченные на площадке регулярно – отсутствующие не более 3 раз за период исследований. У чечетки и рябинника, для которых демонстрационное поведение не было выражено, территориальную

привязанность определяли по участку беспокойства или наибольшей активности вблизи гнезда или предполагаемого места гнездования.

Таблица 41 – Средняя численность (М) и регулярность встреч (R) исследованных видов птиц на площадке «Войкар»

Вид	М (пар ± SD)	R (число лет из 19)
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	12,6 ± 3,6	19
Желтая трясогузка <i>M. flava</i>	79,8 ± 38,0	19
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	44,8 ± 17,2	19
Пятнистый конек <i>A. hodgsoni</i>	5,5 ± 3,5	19
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	50,9 ± 19,8	19
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	3,5 ± 2,8	18
Рябинник <i>Turdus pilaris</i>	11,2 ± 5,6	19
Белобровик <i>T. iliacus</i>	14,8 ± 7,9	19
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	3,2 ± 1,7	18
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	111,6 ± 41,0	19
Теньковка <i>Ph. collybita</i>	13,3 ± 3,6	19
Таловка <i>Ph. borealis</i>	41,7 ± 26,4	19
Сероголовая гаичка <i>Parus cinctus</i>	4,4 ± 2,5	19
Пухляк <i>P. montanus</i>	1,8 ± 1,2	16
Овсянка-крошка <i>Emberiza pusilla</i>	116,6 ± 50,2	19
Тростниковая овсянка <i>E. schoenichus</i>	11,1 ± 4,8	19
Вьюрок <i>Fringilla montifringilla</i>	120,6 ± 60,2	19
Чечетка <i>Acanthis flammea</i>	28,4 ± 42,2	19

Когда речь заходит о пространственных предпочтениях, в большинстве случаев имеют в виду биотопические предпочтения. Однако, как отметил Ю.А. Песенко (1982), рассматривая методологию изучения стациального распределения, исследование закономерностей размещения организмов в пространстве не следует смешивать с изучением распределения по местообитаниям. Он замечает, что результат исследований в значительной степени определяется адекватностью выделенных типов местообитаний действительным экологическим требованиям и особенностям животных. Так как требования видов точно определить достаточно сложно, в подавляющем большинстве работ при выделении биотопов традиционно используют дискретность растительного покрова, как интегральное выражение неоднородности ландшафта, просто выделяя более или менее однородные «пятна» растительности. Однако



такое выделение носит условный и в значительной степени субъективный характер. Чтобы избежать этого, мы воспользовались методом квадратов (the plot method) и, безотносительно специальной биотопической привязки, разделили нашу рабочую площадку на равные квадраты размером по 6,25 га (250×250 м), т.е. на нее как бы была наложена сетка с ячейей такого размера. Размер квадратов был выбран из тех соображений, чтобы он не был бы слишком большой и обеспечивал достаточно тонкую дифференциацию пространства, не огрубляя картины, и одновременно не был бы слишком маленьким, во избежание усиления случайности при обнаружении птиц в данном месте на следующий год.

Предпочтение того или иного элемента пространства выражается у видов в двух формах: более высокой плотности («приуроченность» по: Беклемишев, 1961; Орлов, 1973) и регулярности присутствия («верность» по: Braun-Blanquet, 1932; Макфедьен, 1965; Грейг-Смит, 1967). Поэтому мы оценивали как количество особей в каждом квадрате ежегодно, так и регулярность заселения квадратов. При подсчете птиц учитывали и тех особей, чья демонстрируемая территория заходила в квадрат лишь частично.

Квадраты разделяли по регулярности присутствия на следующие категории. Регулярно заселяемыми (не случайно по критерию знаков, при  $p \leq 0,01$ ) считались те, в которых птицы присутствовали 15 и более раз за 19 лет наблюдений, что соответствовало 80% и более регулярности заселения. При этом отдельно выделяли постоянно заселяемые квадраты (не менее 18 раз из 19). К категории часто заселяемых относили квадраты, где птиц отмечали 10–14 раз (регулярность заселения 50–75%), слабо заселяемых – 5–9 раз (25–49%). Когда появление птиц было 1–4 раза, его можно было рассматривать как случайное событие (по критерию знаков, при  $p \leq 0,01$ ), а квадрат считался редко заселяемым (до 25%).

### **7.1.2. Преференции видов**

У всех видов просматриваются наиболее предпочитаемые места – преференции: у многочисленных птиц преимущественно как места повышенной плотности, у малочисленных и редких – как участки местности, где они селятся несколько чаще (приложение 22). Для характеристики преференций с позиций деталей местности и растительного покрова (биотопа) мы сравнили соотношение различных биотопов в предпочитаемых птицами местах с фоновым (на площадке в пределах области обитания вида) (приложения 23, 24). Значимость различий определяли по критерию Фишера (Сидоренко, 2003).

Характеристику преференций (табл. 42) основывали только на тех деталях местности, которые значимо предпочитались по сравнению с фоном (приложение 24). Практически у всех видов просматривалась приуроченность всех или большей части преференций к крупным элементам рельефа: пойме реки, террасе или тундре. Относительно приуроченности к элементам растительного покрова следует заметить, что во всех случаях облигатной связи с растительными выделами не наблюдалось. Преференции больше соответствовали некоторому комплексу особенностей местности, включающему рельеф, топографию, растительность и пр. У большинства видов они охватывали сразу несколько различных по структуре биотопов. Это согласуется с результатом математического анализа распределения птиц в Центральной Европе, который показал, что у подавляющего большинства птиц (2/3) отсутствует значимая связь между количеством подходящих местообитаний и распределением видов (Storch et al., 2003).

У некоторых видов избираемые особенности местности вполне объяснимы. Так, белая трясогузка предпочитала высокий правый берег реки, что, возможно, связано с местоположением удобных для гнездования ниш. Желтая трясогузка и луговой конек, как обитатели открытых пространств, предпочитали участки тундроподобных болот несколько удаленные от леса. Для желтой трясогузки подобные предпочтения –

ровные участки, удаленные от леса далее 600 м – были отмечены и в других частях ареала, в частности в Германии (Stiebel, 1997). Пятнистый конек – лесной вид, выбирающий разреженные древостои со слабо развитым подростом и травяным покровом (Бурский, 1987). Его предпочтения на площадке вполне соответствовали его требованиям.

Таблица 42 – Биотопические характеристики предпочтений птиц на площадке «Войкар» – особенности местности, наличие которых в предпочтениях значительно отличается ( $p \leq 0,05$ ) по критерию Фишера от фонового в пределах области обитания вида

Вид	Характеристика предпочтений
Белая трясогузка	Высокий берег реки, склон ольховый
Желтая трясогузка	Участки тундры, удаленные от края
Луговой конек	Участки тундры, удаленные от края
Пятнистый конек	Терраса и облесенное болото на плакоре, особенно граница между ними и участки вдоль ручьев с темнохвойным лесом
Весничка	Пойма (особенно берег реки), склон террасы, а также парковые редколесья на террасе и колки на краю тундры
Таловка	Берег реки и приуроченные к нему кустарниковые заросли и мелколесье в пойме, а также темнохвойный лес на береговом валу
Теньковка	Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме, а также темнохвойный лес на береговом валу
Славка-завирушка	Темнохвойный лес на береговом валу
Сероголовая гаичка	Терраса в целом и на ней парковые редколесья, а также плакорные участки вдоль ручьев с темнохвойным лесом
Буроголовая гаичка	Вся пойма за исключением ерниковых редколесий
Синехвостка	Высокий берег с ольховым склоном и терраса
Варакушка	Берега озер с мелколесьем в тундре, в пойме – ивняки на болотах
Белобровик	Пойма и в ней особенно темнохвойный лес на береговом валу, а также парковый лес на террасе и плакорные участки вдоль ручьев с темнохвойным лесом, колки и ивняки на краю тундры
Рябинник	Темнохвойный лес на береговом валу в пойме
Чечетка	Парковые редколесья на террасе
Вьюрок	Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме
Камышовая овсянка	Заболоченные ивняки в пойме в устье притока и берега озер с мелколесьем в тундре
Овсянка-крошка	Ерниковое редколесье в пойме, парковое редколесье на террасе, облесенное моховое болото на плакоре и участки вдоль ручьев с темнохвойным лесом

Пеночки и славка-завирушка тяготели к пойме. При этом весничка, в соответствии с особенностями своей биологии, выбирала более открытые участки: вдоль берега реки, парковые редколесья и лесные рощи (колки) у края тундроподобных болот. Предпочтения теньковки и таловки были сходными. Их привлекали высокоствольные древостои, особенно в сочетании с небольшими пятнами кустарниковых зарослей и молодняков.

Славка-завирушка предпочитала участки темнохвойного леса на береговом валу.

Синицы явно отличались своими предпочтениями. Буроголовая гаичка, как достаточно пластичный, но южный вид, относительно равномерно распределялась по пойме, избегая только ерниковые редколесья. Сероголовая гаичка – северотаежный вид – тяготела к парковым редколесьям на террасе и участкам леса вдоль ручьев на плакоре.

Синехвостке для устройства гнезд необходимы различные укрытия (Птицы Советского Союза, 1954; Воробьев, 1963), ее излюбленная станция в разных частях ареала – довольно крутые склоны с большим количеством камней или бурелома, с густым подлеском ольхи (Воробьев, 1963; Головатин, Пасхальный, 2005а). На Войкаре этим требованиям удовлетворяет высокий склон береговой террасы.

Варакушка и камышовая овсянка также предпочитали свои характерные местообитания – открытые кустарниковые заросли у воды: берега озер в тундре и заболоченные ивняки в пойме. Белобровик распространен очень широко и везде отдавал явное предпочтение древостоям с обильным подлеском, будь то темнохвойный лес в пойме или вдоль ручьев на плакоре, парковые леса с купами берез или лесные рощи на краю тундроподобных болот. Рябинник был сосредоточен в наиболее облесенной части поймы.

Овсянка-крошка – обитатель разреженных древостоев с удобными местами кормежки на земле (разреженным травяным покровом) выбирала соответствующие участки местности.

### ***7.1.3. Площадь регулярно заселяемой территории***

Регулярность присутствия вида на отдельных участках области обитания может зависеть от нескольких причин. Во-первых, от численности – чем она выше, тем сильнее заполняется пространство, и тем чаще вид появляется в отдельных его частях. Во-вторых, чем сильнее сужена область обитания, тем выше (концентрированной) присутствие вида

в ней (например, стенотопный вид), и, соответственно, более постоянно его присутствие. Наконец, чем выше уровень территориального консерватизма (или степень возврата на прежние места гнездования), тем больше регулярность появления вида. Чтобы проверить упомянутые положения, мы рассмотрели соотношение между числом регулярно и нерегулярно заселяемых квадратов у рассматриваемых видов. Участки со случайным появлением птиц исключали.

Действительно, чем больше оказывалась численность вида на площадке, тем значительнее была площадь регулярно заселяемой территории (рис. 47). При этом у птиц с относительно узкой (но не точечной) областью обитания отмеченная закономерность проявлялась еще сильнее (верхняя кривая на рис.). Тогда как у видов со слишком ограниченной «ареной жизни» (точечными местами обитания), напротив, участки с регулярным присутствием были не велики (нижняя кривая на рис.).

Заметных различий между видами с относительно высоким или низким уровнем территориального консерватизма не наблюдали. И это понятно, т.к. на долговременной шкале верность территории у видов с высоким уровнем территориального консерватизма зависит от продолжительности жизни взрослых особей, стремящихся вернуться на прежние территории – после смерти даже всегда возвращающейся особи регулярность заселения участка может прерваться. Поэтому у воробьиных птиц с их сравнительно низкой продолжительностью жизни (в среднем порядка 3–5 лет) различия между «консервативными» и «неконсервативными» видами в известной мере нивелируются. Исключение составила только чечетка – вид с резкими колебаниями численности и ярко выраженным отсутствием связи с гнездовым районом: у нее не было отмечено особо высокой привязанности к какому либо месту.

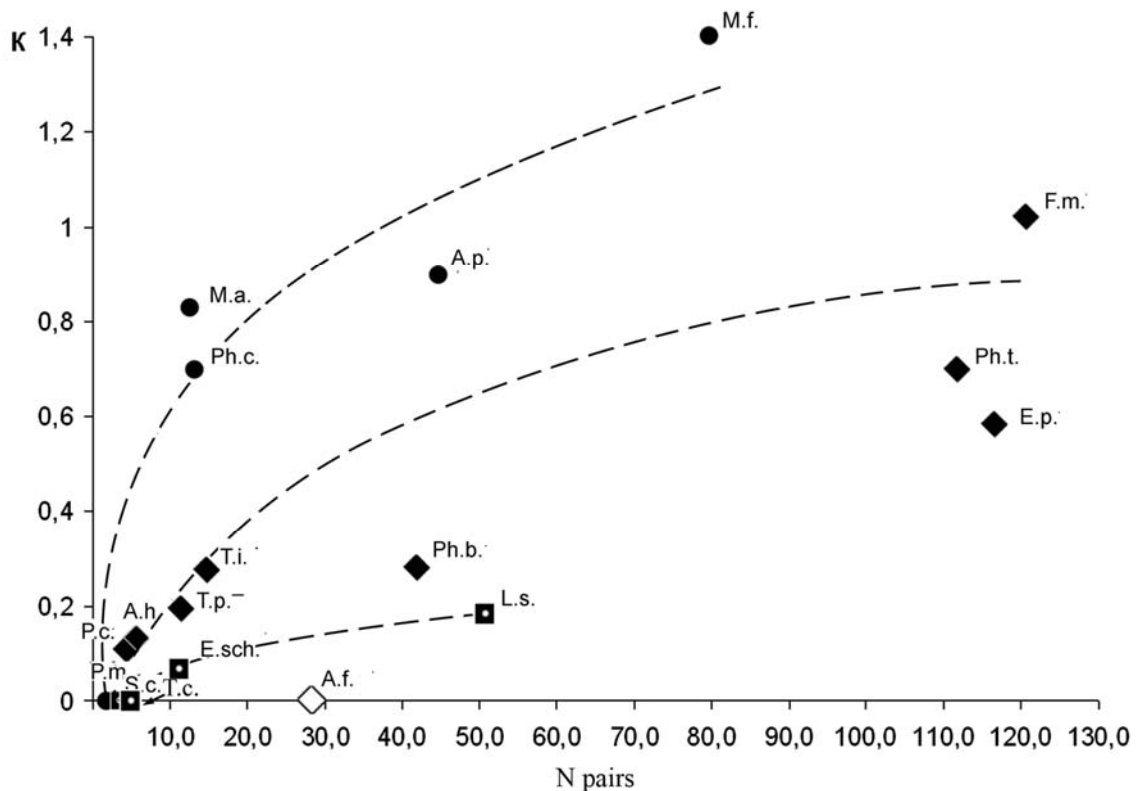


Рисунок 47. Зависимость соотношения между числом регулярно и нерегулярно заселяемых квадратов ( $K$ ) от средней численности видов ( $N_{\text{pairs}}$ ) на площадке «Войкар».

Обозначения: М.а. – белая трясогузка, М.ф. – желтая трясогузка, А.р. – луговой конек, А.н. – пятнистый конек, Ph.t. – весничка, Ph.b. – таловка, Ph.c. – теньковка, S.c. – славка-завирушка, P.c. – сероголовая гаичка, P.m. – буроголовая гаичка, T.c. – синехвостка, L.s. – варакушка, T.i. – белобровик, T.p. – рябинник, A.f. – чечетка, F.m. – выюрок, E.sch. – камышовая овсянка, E.p. – овсянка-крошка

#### 7.1.4. Преференции и организация населения

Хорошо известно, что птицы склонны образовывать групповые поселения – агрегации, или «парцеллы» (Наумов, 1972; Рябицев, 1993). В силу того, что население птиц ежегодно формируется заново, возникает вопрос – как сочетается парцеллярная пространственная структура с наличием преференций, или предпочитаемых мест обитания. На примере двух модельных видов, достаточно массовых и широко распространенных на рабочей площадке «Войкар» – веснички и овсянки-крошки – мы

проследили динамику распределения агрегаций в течение периода исследований. В качестве отдельных агрегаций, или обособленных скоплений гнездящихся пар, рассматривали такие, в которых между поющими самцами-соседями были установлены непосредственные коммуникативные связи, включая соседей на разных берегах реки или иных открытых местах (рис. 48).

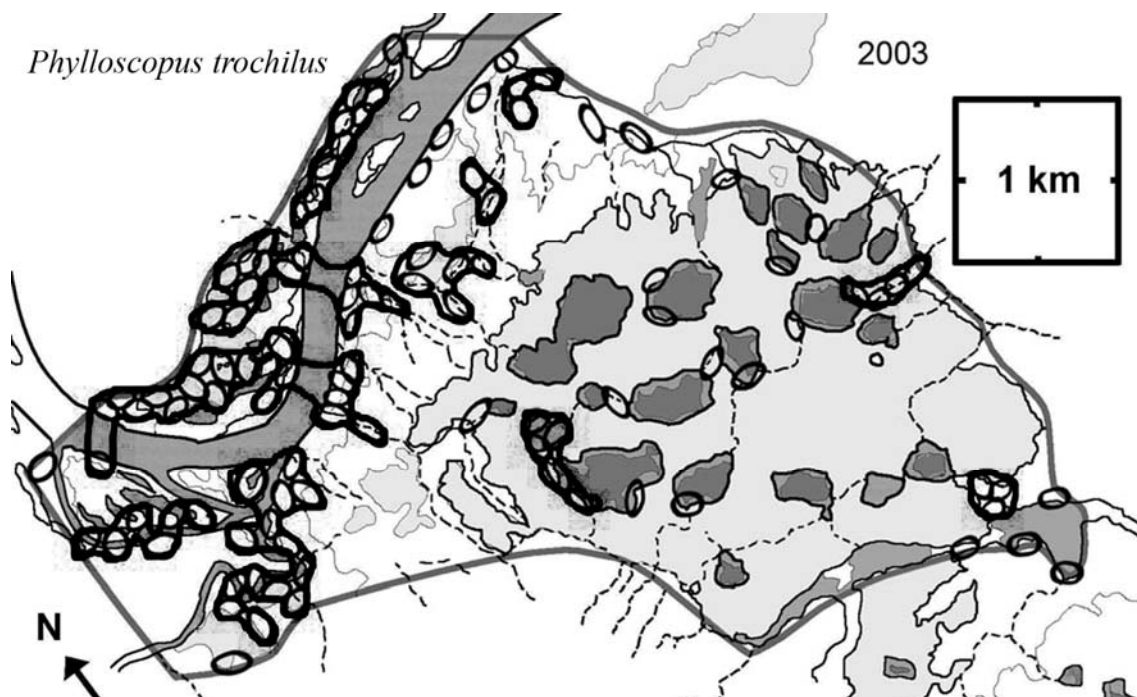


Рисунок 48. Примеры расположения агрегаций (обведены) у веснички на площадке «Войкар»

Конфигурация, размер и местоположение групповых поселений ежегодно менялись, даже когда не было выраженных изменений общей численности вида (приложения 25, 26; рис. 49). Причем одно поселение могло охватывать совершенно различные биотопы. Тем не менее, в расположении агрегаций прослеживается некоторая упорядоченность: они существовали в виде агломераций (по аналогии с расположением населенных пунктов) – рядом с одним или несколькими крупными поселениями формировались небольшие или располагались обособленные территории. Кроме того, у веснички поселения имели преимущественно линейный тип организации – ориентированы вдоль берегов реки, ручьев,

озер, края «тундры». Крупные группировки чередовались с небольшими или одиночными парами. Каждый год при сохраняющейся общей структурированности происходило обновление картины размещения поселений, как в калейдоскопе.

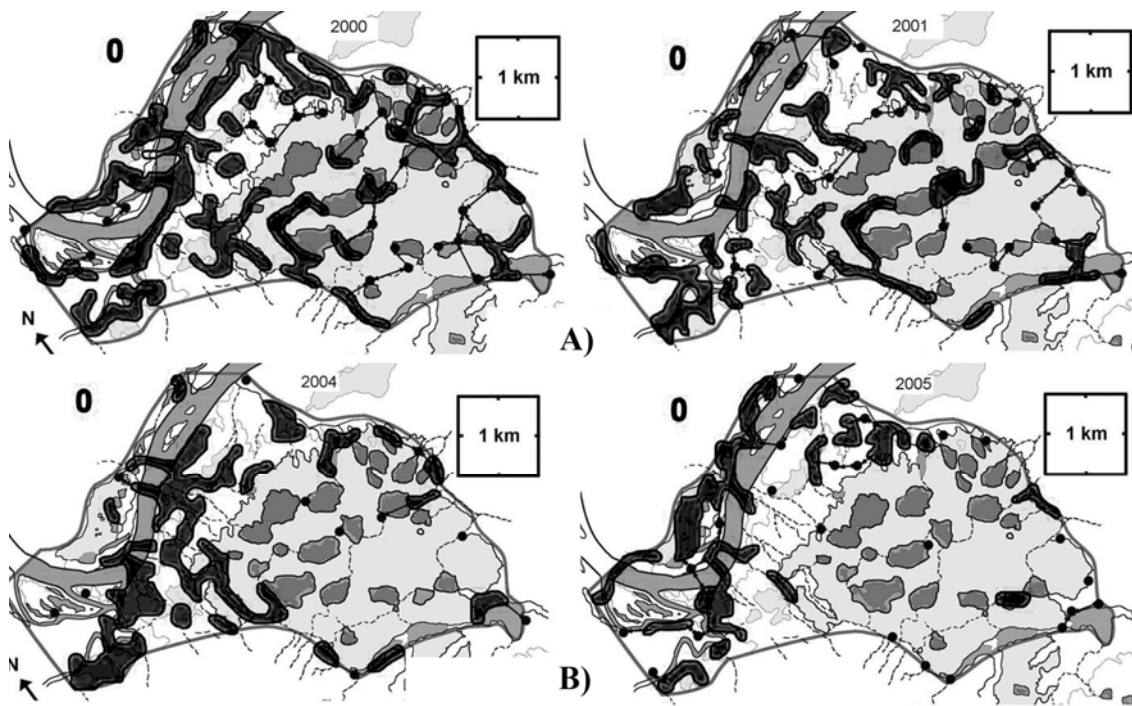


Рисунок 49. Примеры вариабельности конфигурации, размера и локализации агрегаций (обозначены темным) веснички (А) и овсянки-крошки (В) на площадке «Войкар» в течение двух последовательных лет при практически неизменной численности

Процесс образования подобной динамичной организации становится понятным, если его рассматривать с синергетических позиций. Для большинства разворачивающихся во времени процессов самоорганизации сложных систем, типичным является переход через бифуркационные состояния, когда случайный выбор среди альтернатив и потенциалов, детерминирует дальнейшее развитие системы и ее структуру. У птиц при формировании населения особи, прилетающие первыми (как правило, взрослые птицы), служат ориентиром для последующих, которые стремятся поселиться рядом с ними (Данилов, 1977б; Мальчевский, Пукинский, 1983; Головатин, 2008). Распределение взрослых становится своеобразным каркасом для строительства пространственной структуры населения, но



ежегодная форма этого «каркаса» во многом зависит от количества и локализации выживших особей, что определяется случайными факторами. Появляющиеся позднее молодые случайным же образом выбирают свои «ориентиры» из числа «резидентов» и селятся по соседству с ними – в подходящих биотопах, имеющихся в месте дислокации «резидентов». В дальнейшем наличие скоплений уже начинает иметь определяющее значение для очередной порции прибывающих птиц, и поселение разрастается, охватывая самые разные удобные для гнездования места, не обязательно, принадлежащие к одному типу биотопа. В случае неопределенности выбора часть особей может селиться на удалении от скопления в пределах контакта с несколькими группировками или соседями, и здесь также может начаться образование поселения. В результате игра случайных факторов на начальных этапах формирования населения делает конечный результат непредсказуемым, реализуя всякий раз один из бесконечного множества вариантов одной и той же структуры.

Т.е. преференция оказывается местом в пределах крупного элемента пространства, к которому данный вид приурочен (пойма реки, терраса или тундра), где, в силу наличия комплекса подходящих условий, наиболее вероятно появление птиц. У малочисленных видов вероятность «попадания» особей в конкретную точку пространства низка, соответственно места регулярного присутствия либо не велики по площади, либо отсутствуют. У многочисленных видов и имеющих узкую область обитания зона регулярного присутствия шире в силу большей вероятности попадания особей. В этой зоне проявляются узловые точки, где чаще образуются скопления особей. Эти участки на фоне постоянного присутствия птиц выглядят как места с повышенной плотностью – преференции.

## 7.2. Пространственное распределение плотных поселений

Как мы уже отмечали выше, одним из традиционных представлений о пространственном предпочтении является то, что на предпочитаемых участках должна наблюдаться повышенная плотность организмов. Чем условия лучше, тем больше особей стремятся туда попасть. По логике этой точки зрения, при условии, что в физически неизменном пространстве предпочитаемые участки остаются на одном месте, участки повышенной плотности во времени также должны сохранять пространственное постоянство.

Вместе с тем существует противоположное мнение, что места повышенной плотности не являются оптимальными, или с повышением плотности приспособленность падает (Mac Arthur, 1962; гипотеза «вспышки» вида – Федоров, 1970). Возрастает смертность и снижается рождаемость за счет роста активности хищников и внутривидовой конкуренции. С этих позиций, места повышенной плотности не могут сохраняться долгое время и должны меняться. Как вариант этой точки зрения – пространственные предпочтения выражаются в регулярности присутствия (верности месту, по: Braun-Blanquet, 1932; Макфедьен, 1965; Грейг-Смит, 1967) и не связаны с высокой плотностью.

У перелетных птиц пространственная структура населения ежегодно формируется заново. «Память» о плохом или хорошем местообитании может лишь у некоторых видов заключаться в проявлении территориального консерватизма. При этом даже у птиц с выраженными территориальными связями можно наблюдать смещение территорий в разные годы, т.к. возврат на прежние места гнездования зависит от целого ряда причин (Рябицев, 1993). Очень многие виды вообще не возвращаются на прежние места гнездования или процент вернувшихся очень низкий. Кроме того, значительную долю в населении составляют особи, впервые приступающие к размножению, у которых возврат на места рождения проявляется очень слабо (Мальчевский, 1973; Соколов, 1991; Рябицев,

1993). Лишь в отдельных изолированных местах филопатрия достигает десяти и более процентов (Соколов, 1986; Зубцовский и др., 1989), что является следствием островного эффекта (Рябицев, 1993). Таким образом, у одних видов практически все прилетевшие птицы оказываются не знакомыми с местом предстоящего гнездования, у других – это свойственно большей части населения. Тем не менее, плотные поселения образуются постоянно.

Мы решили выяснить, как выглядит структура плотных поселений и отследить их динамику у видов с разным уровнем территориального консерватизма. В качестве модельных выбрали многочисленные виды с разным уровнем территориальных связей: с практически полным их отсутствием – вьюрок *Fringilla montifringilla* и овсянка-крошка *Emberiza pusilla*; и с выраженным территориальным консерватизмом – желтая трясогузка *Motacilla flava* и пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* (показатель возврата около 25-30%)(Рябицев, 1993). Оконтуривали плотные поселения видов и смотрели их динамику во времени в течение 20 летнего периода исследований (1990-2009). Плотными считали поселения, в которых каждый самец непосредственно контактировал с 4 и более самцами, включая прямые контакты через небольшие открытые пространства (река, озеро, участок тундры в лесу и т.п.).

### **7.2.1. Структура и динамика плотных поселений у разных видов**

Вполне очевидно, что объем плотных поселений должен зависеть от общей численности вида: по мере ее роста он должен увеличиваться. Почти у всех рассматриваемых видов, за исключением веснички, это было так (рис. 50). У последнего вида объем плотных поселений колебался в некоторых относительно постоянных пределах (рис. 51), что, по всей вероятности, связано с линейным типом большинства поселений у этого вида. Весничка селится вдоль речных берегов, ручьев, по опушкам облесенной части, на берегах озер. Соответственно, при увеличении

численности вида разрастание поселений происходит в длину, без сильного увеличения плотности.

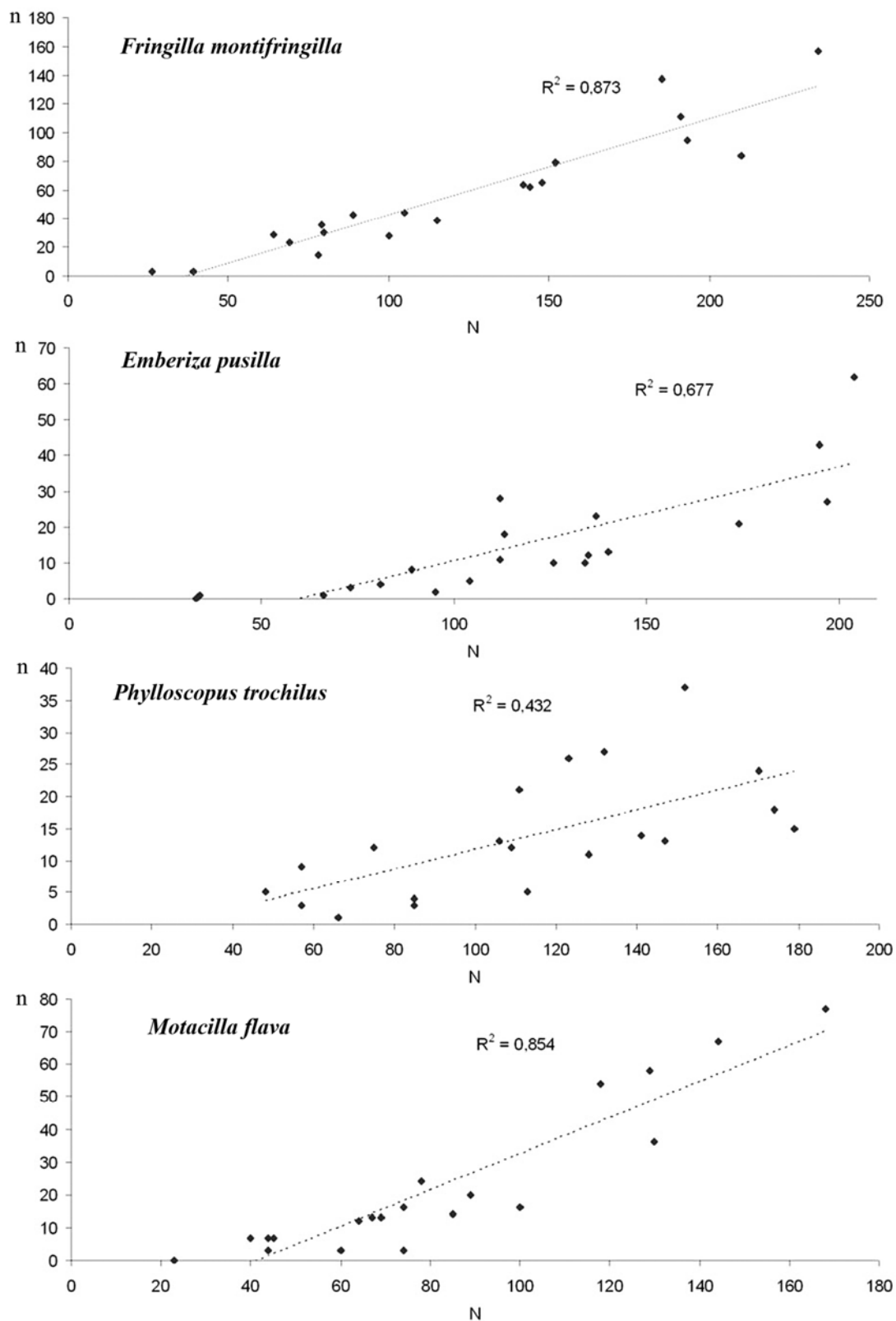


Рисунок 50. Зависимость числа особей в плотных поселениях (n) от общей численности вида (N) на площадке «Войкар»

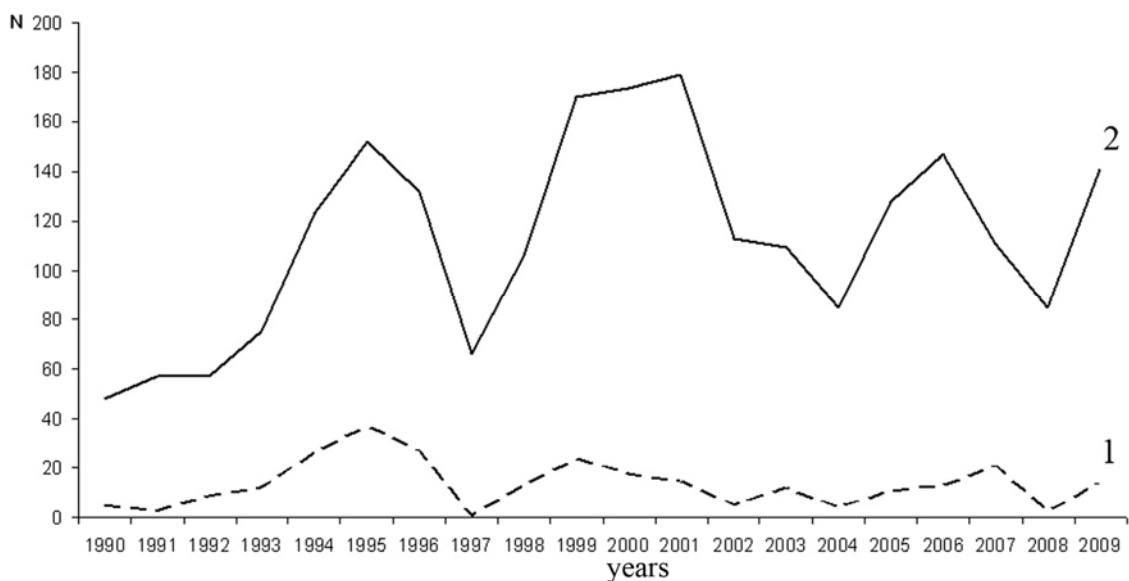


Рисунок 51. Динамика числа особей в плотных поселениях (1) веснички на фоне динамики общей численности (2) на площадке «Войкар»

Относительно изменения пространственной структуры плотных поселений в соответствии с динамикой численности вида можно предположить самый простой вариант: численность увеличивается – растет плотность в предпочитаемом месте – пятно плотных поселений начинает постепенно разрастаться. И, наоборот, при снижении численности – сужается.

В действительности наблюдалась несколько иная картина. У трех видов – овсянки-крошки, веснички и желтой трясогузки – местоположение плотных поселений не было строго постоянным. Или, другими словами, не было такого участка, где бы всегда птицы селились плотно. У овсянки-крошки и желтой трясогузки за 20-ти летний период в одном и том же месте плотные поселения образовывались не чаще 9 раз (рис. 52, 53), у веснички – 12 (рис. 54). Лишь у вьюрка существовало два участка, где плотность птиц была регулярно высокой (чаще 15 раз;  $p \leq 0,05$  по критерию знаков) (рис. 55).

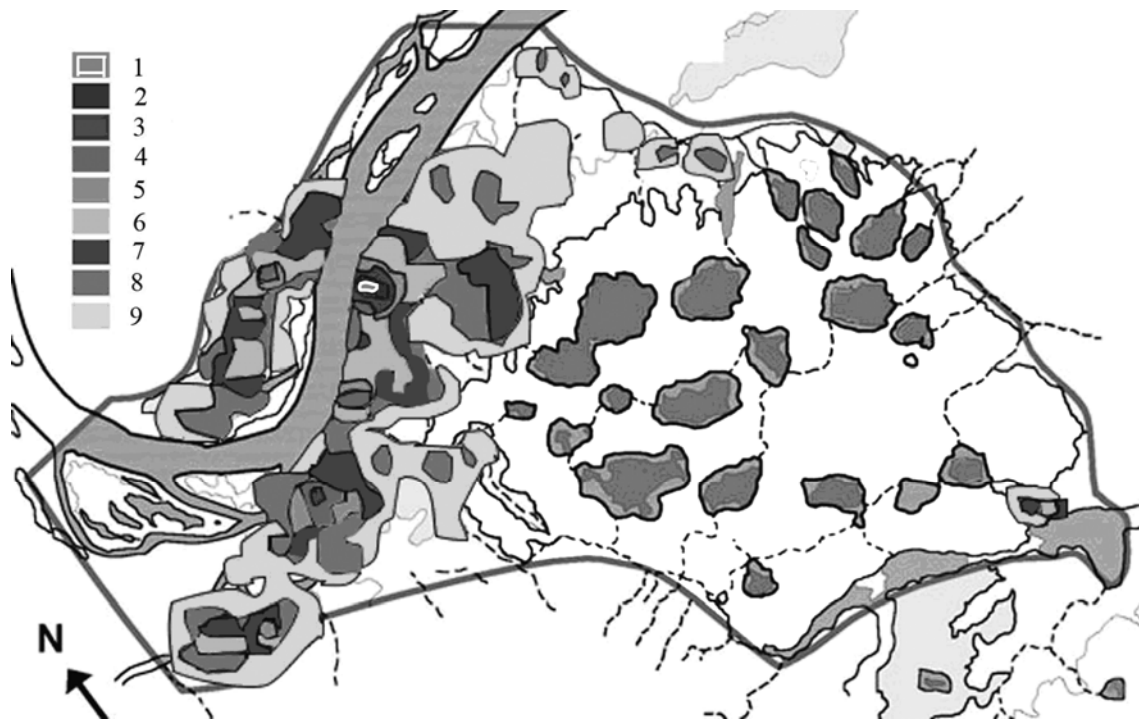


Рисунок 52. Локализация плотных поселений овсянки-крошки на площадке «Войкар» за 20-летний период (методом наложения их друг на друга). Цифрами обозначена регулярность образования плотного поселения: 1 – 9 раз; 2 – 8...; 9 – 1 раз из 20.

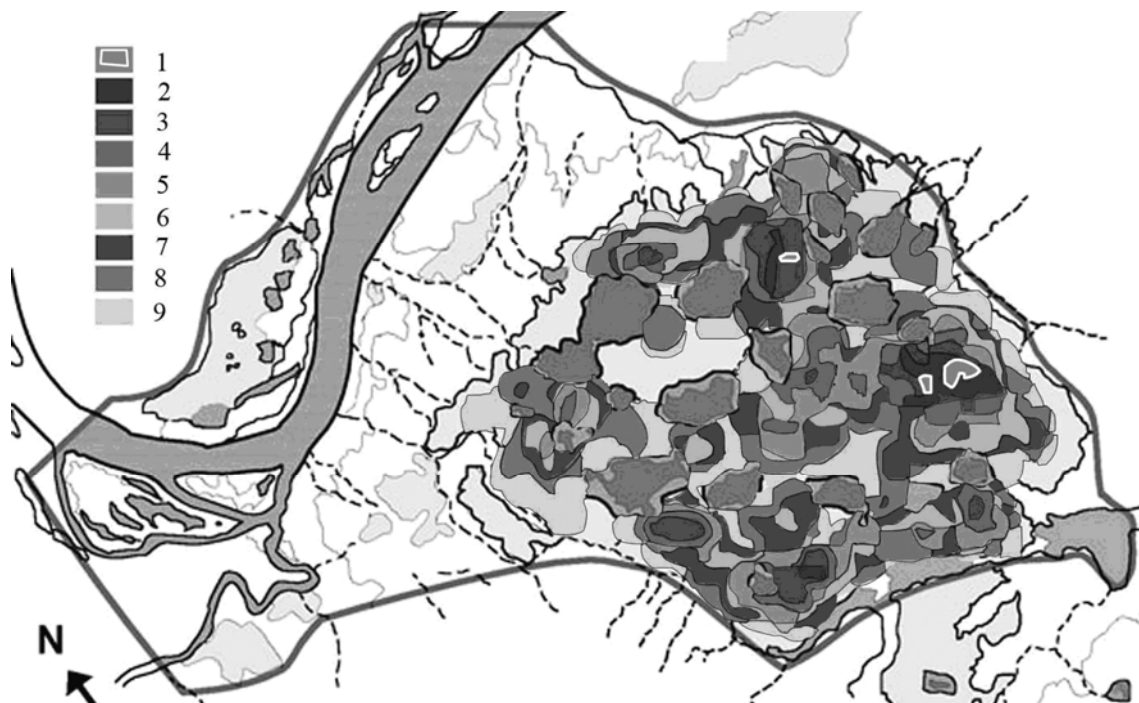


Рисунок 53. Локализация плотных поселений желтой трясогузки на площадке «Войкар» за 20-летний период (методом наложения их друг на друга). Цифровые обозначения те же.

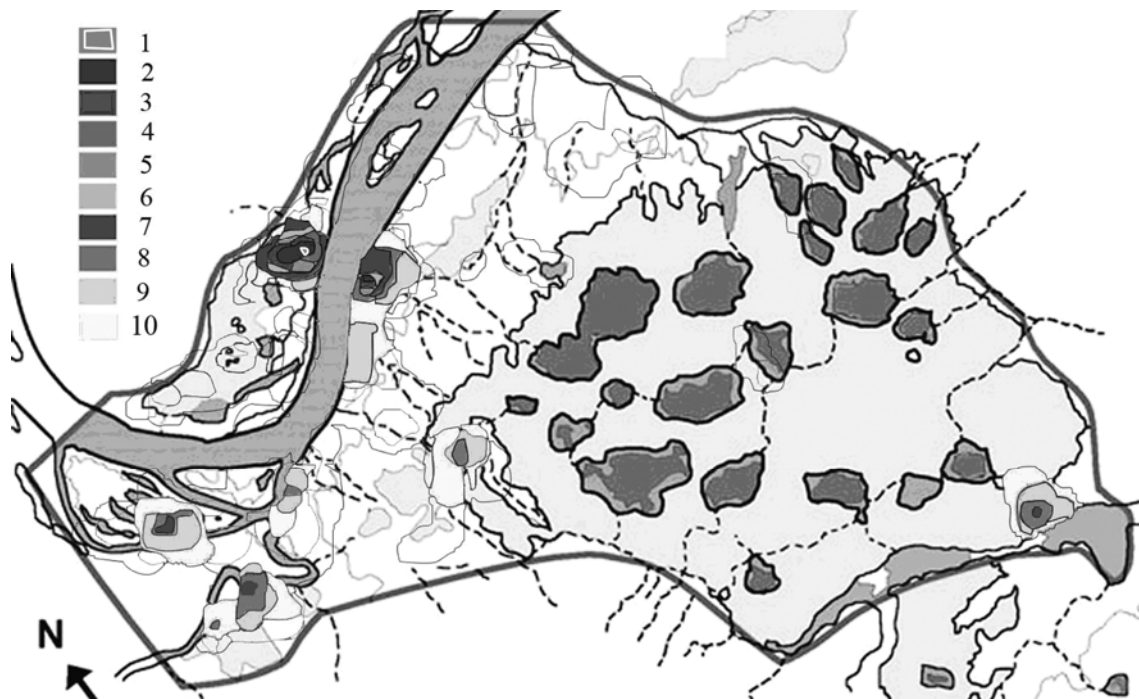


Рисунок 54. Локализация плотных поселений пеночки-веснички на площадке «Войкар» за 20-летний период (методом наложения их друг на друга). Цифрами обозначена регулярность образования плотного поселения: 1 – 12 раз; 2 – 11...; 10 – 3 раза из 20.

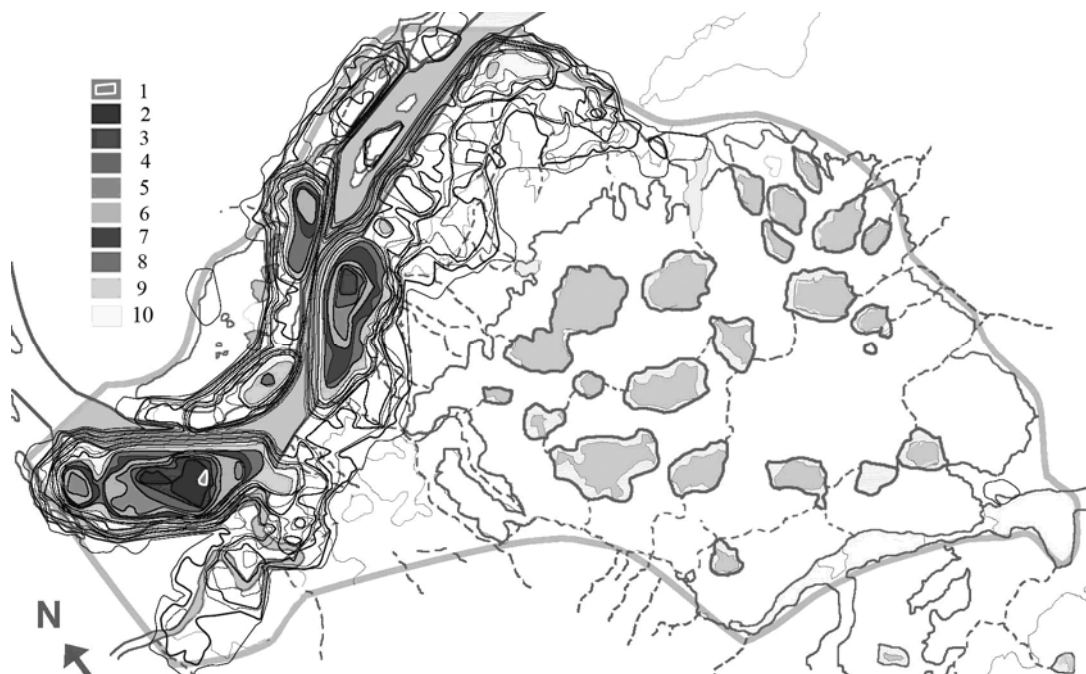


Рисунок 55. Локализация плотных поселений выюрка на площадке «Войкар» за 20-летний период (методом наложения их друг на друга). Цифрами обозначена регулярность образования плотного поселения: 1 – 20 раз; 2 – 19...; 10 – 11 раз из 20.

Вместе с тем и у первых трех видов, несмотря на отсутствие тесной связи плотных поселений с конкретным местом, можно очертить некоторую территорию большего размера, где повышенная плотность наблюдалась чаще. Причем у веснички этот участок был достаточно компактным (рис. 54). Так что для нее, как и для вьюрка, можно говорить о регулярной (18 раз из 20;  $p \leq 0,01$  по критерию знаков) локализации плотных поселений в одном месте.

У веснички происходило чередование мест повышенной плотности на разных этапах динамики численности. В период подъема численности первой «волны» в течение шести лет (1990-1995) постоянный участок с высокой плотностью птиц находился в пойме (рис. 56). Затем на фазе снижения численности и до следующего подъема (1996-1999) он сместился на противоположный, высокий берег. После чего, при следующем снижении и очередной «волне» численности снова оказался в пойме. Время от времени, в годы высокой численности, эти участки представляли собой единое плотное поселение.

У желтой трясогузки также существовала преемственность между плотными поселениями, но отдельное место повышенной плотности существовало всего 1-2 года, при высокой численности – до 4 лет (рис. 57). При этом каждое поселение проходило несколько стадий: возникновение и рост – сокращение и исчезновение. Их индивидуальная судьба не зависела от хода динамики общей численности: при росте численности могло произойти сокращение поселения и, наоборот, при снижении численности – возникновение и разрастание. В результате места высокой плотности возникали в самых разных местах в пределах участка тундроподобных болот.

У овсянки-крошки такой преемственности не наблюдалось. Локализация мест с высокой плотностью птиц совпадала в последовательные годы лишь иногда, обычно при высокой общей численности вида на площадке (рис. 58). Т.е., по всей видимости, это происходило случайным образом.



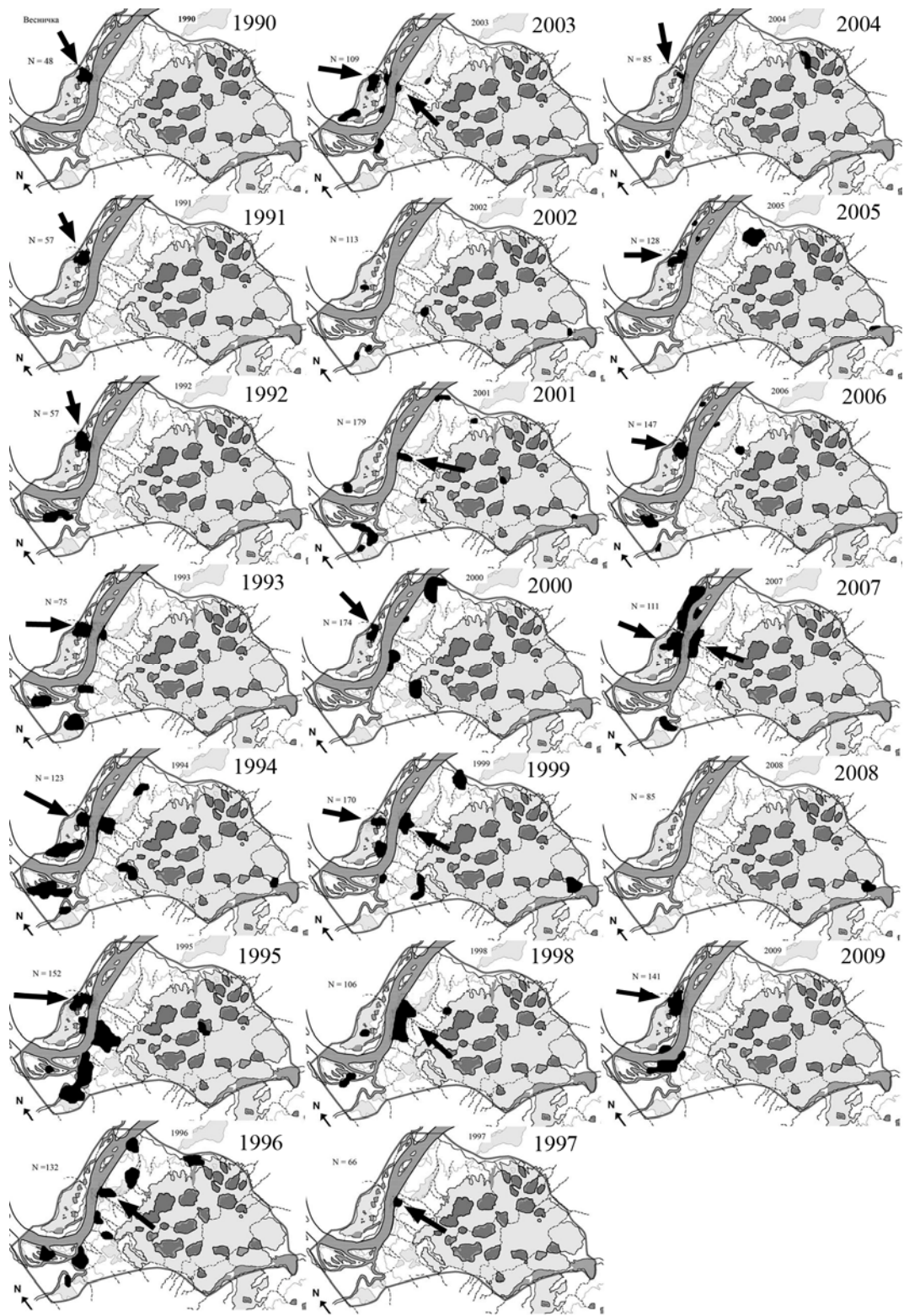


Рисунок 56. Динамика плотных поселений пеночки-веснички на площадке «Войкар»

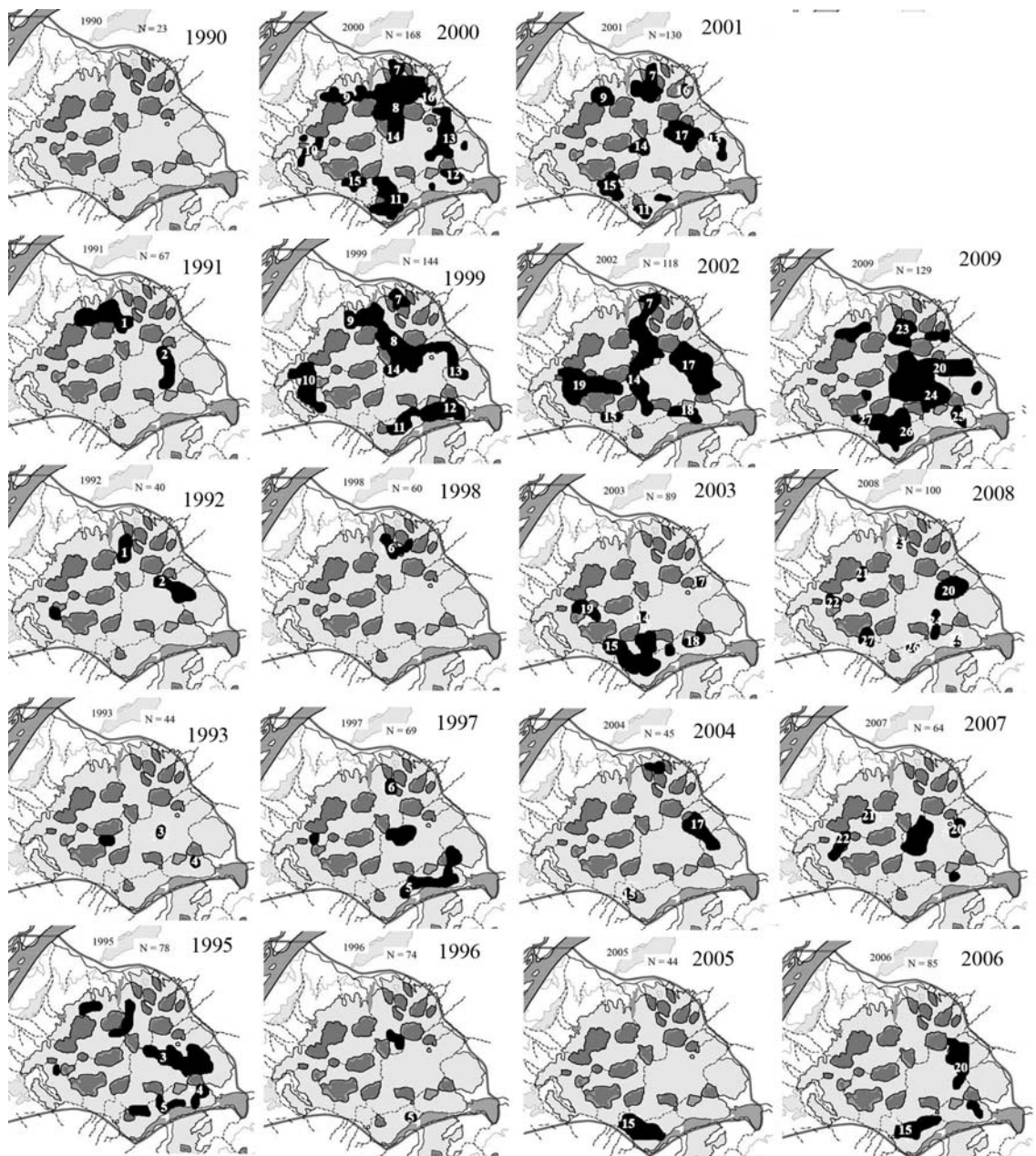


Рисунок 57. Динамика плотных поселений желтой трясогузки на площадке «Войкар». (Цифрами обозначены преемственные поселения)

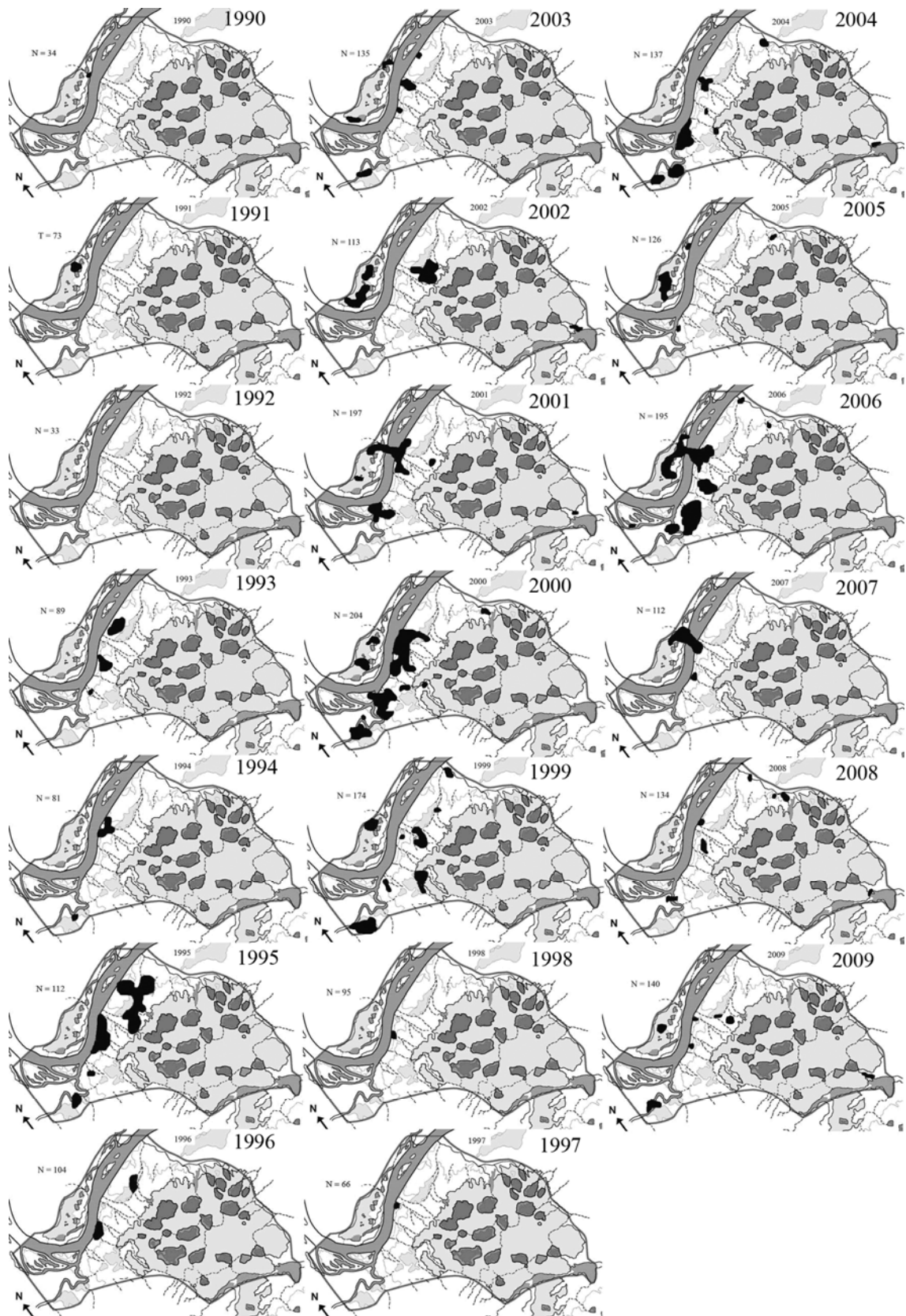


Рисунок 58. Динамика плотных поселений овсянки-крошки на площадке «Войкар»

У вьюрка, как мы уже отметили выше, постоянным наличием плотных поселений отличались два участка пространства: один – на островах в устье речного притока, другой – на некотором удалении от него (в среднем  $350 \text{ м} \pm 272 \text{ SD}$ ). Биотопически они были совершенно различны, причем последний ничем особенно не выделялся от других территорий, лежащих ближе к устью притока.

Динамика пятен высокой плотности происходила по следующей схеме. При низкой численности плотное поселение существовало только в наиболее предпочитаемой части – на островах. С ростом численности на некотором удалении от него формировались другие аналогичные поселения (рис. 59). При дальнейшем увеличении численности они разрастались, наряду с этим на все большем удалении от «исходного» предпочитаемого участка образовывались новые плотные поселения и т.д.

В общем виде результат можно свести к двум типам распределений. Первый – когда рядом с главным пятном расположено другое, аналогичного или меньшего размера. Второй – когда «вторичное» пятно имеет больший размер и выглядит как главное. Различия, по всей видимости, обусловлены особенностями формирования населения весной при разных погодных условиях.

Как известно, у большинства видов птиц пространственная структура населения формируется ежегодно с наступлением сезона гнездования. В общих чертах этот процесс можно описать следующим образом. Птицы, прилетающие первыми (как правило, взрослые особи), занимают гнездовые участки, появившиеся позднее ориентируются на них и обосновываются по соседству, формируя таким образом видовые поселения (Данилов, 1977а; Мальчевский, Пукинский, 1983).

Анализ сроков прилета вьюрка на фоне хода среднесуточных температур показывает, что очень часто после появления первых птиц наступает похолодание, которое сдерживает дальнейший прилет (1994 и 2003 гг. на рис. 60). Соответственно, формирование населения происходит постепенно в относительно растянутые сроки. Хорошо известно, что



наиболее активное территориальное поведение проявляется на первых этапах формирования населения, после чего агрессивность постепенно снижается, что позволяет позднее прибывшим птицам вселиться даже в очень плотные поселения (Рябицев, 1993; Иваницкий, 1998). В результате образуется первый тип распределения плотных поселений (рис. 59).

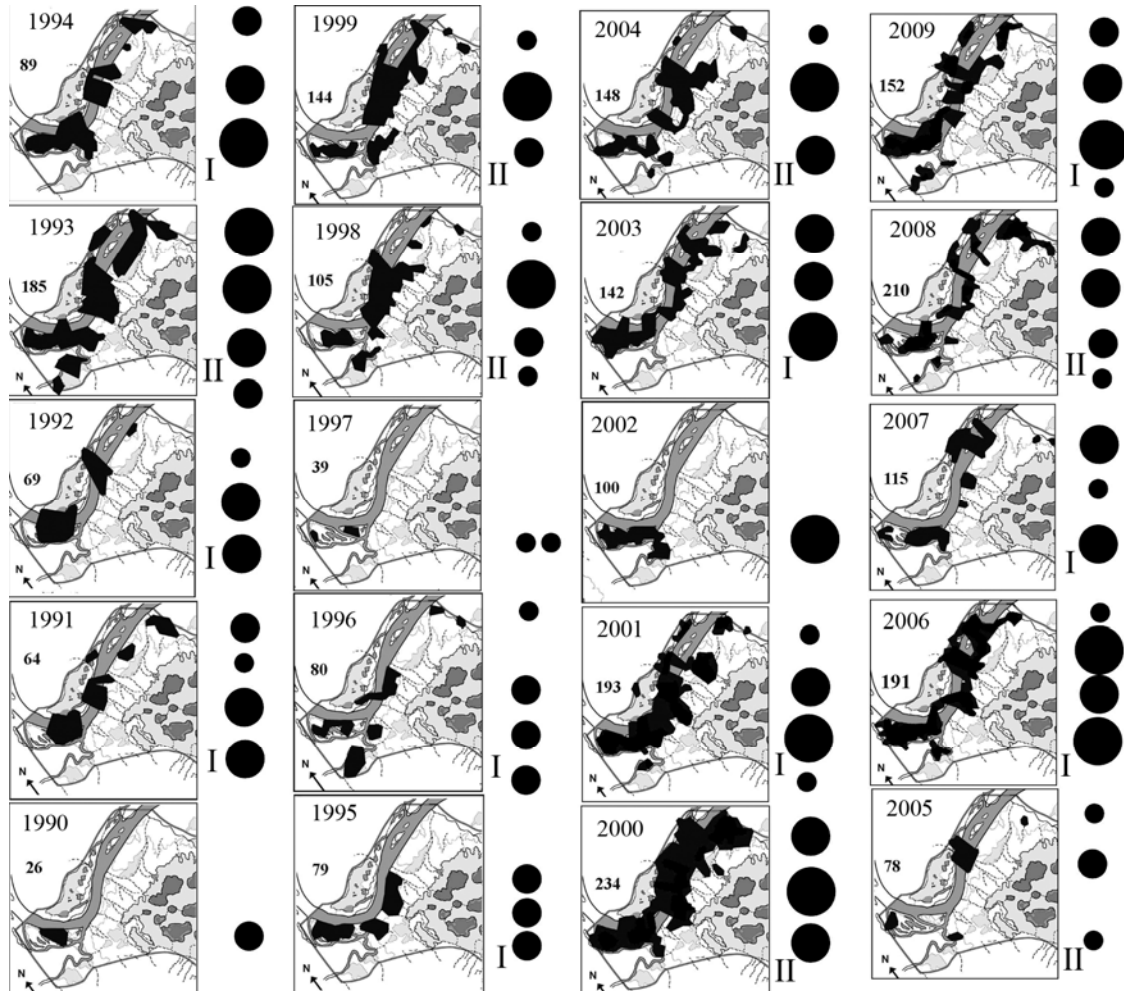


Рисунок 59. Динамика плотных поселений вьюрка на площадке «Войкар» и их типы локализации (кружки).

Когда прилет, спровоцированный теплой погодой, приходится на наступившее следом похолодание (1997 на рис. 60), он оказывается вялым, птицы малоактивны, и соответственно поселение – рассредоточенным. Плотные поселения в этом случае очень небольшие (рис. 59).

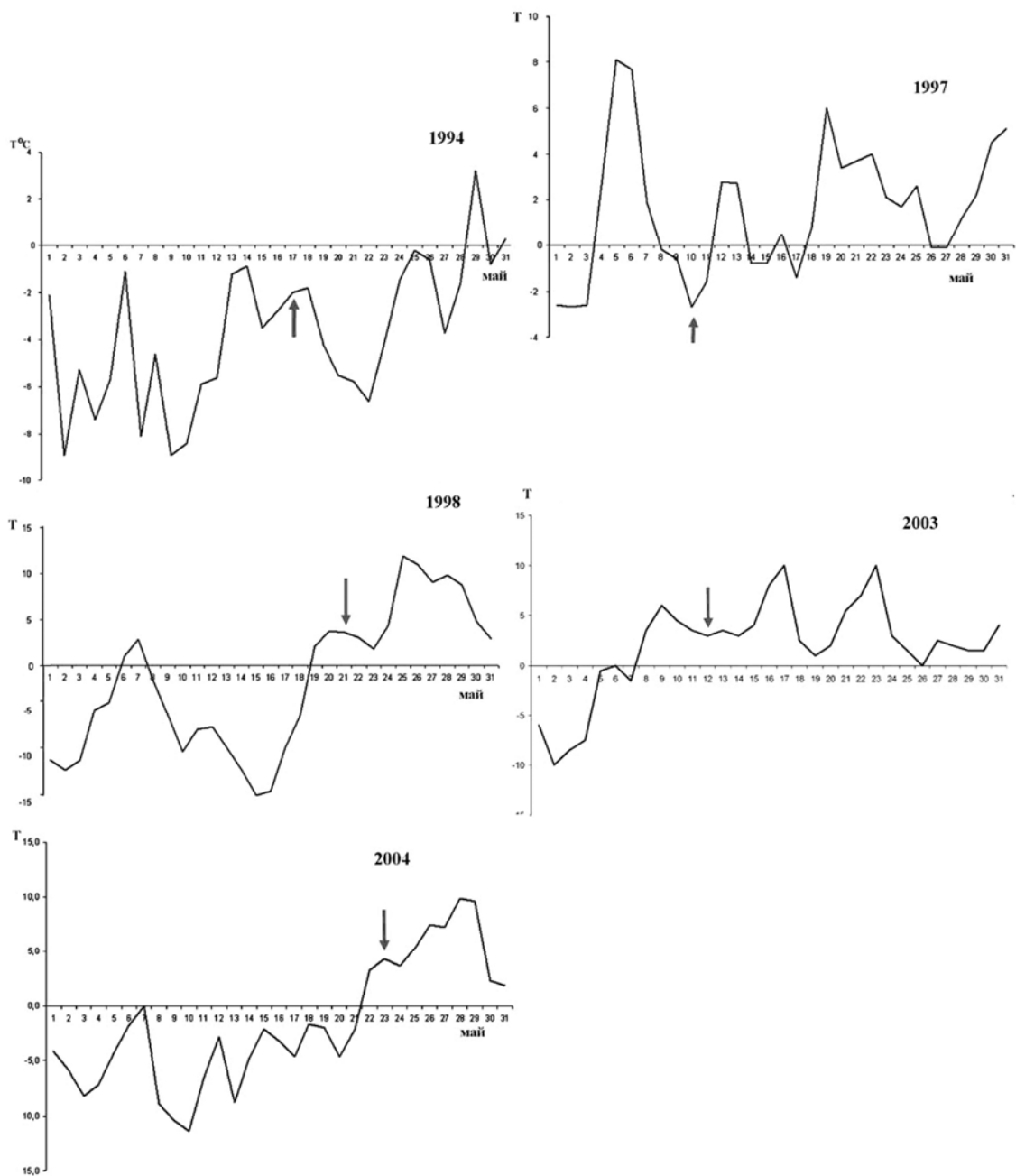


Рисунок 60. Примеры появления первых вьюрков (сроки обозначены стрелкой) на площадке «Войкар» на фоне изменения среднесуточной температуры в разные годы

В случае, когда прилет вьюрков запаздывает из-за плохой погоды (как в 1998 и 2004 гг.), они появляются относительно поздно, часто на фоне роста среднесуточных температур. Прилет оказывается бурным, формирование населения происходит в сжатые сроки. Высокая агрессивность птиц, занявших наиболее предпочитаемые места, заставляет

остальное множество птиц перемещаться на свободную территорию по соседству. При этом бурная весна часто сопровождается высоким паводком и затоплением поймы. В результате образуется второй тип плотных поселений. Наблюдения показывают, что прилетевшие вьюрки перемещаются стайками. Вполне возможно, что птицы из таких стаяк селятся по-соседству.

У веснички и желтой трясогузки взрослые птицы, в силу присущего видам территориального консерватизма, стремятся вернуться на места прежнего гнездования. Прилетающие первыми они образуют своеобразный каркас предстоящей пространственной структуры. Молодые птицы селятся рядом. На следующий год уже они становятся основой поселений и привлекают новых молодых. В результате создается преемственность участков с повышенной плотностью. Ее может прервать только сокращение численности вида, которое происходит главным образом за счет молодых птиц. Что мы и наблюдаем у веснички, у которой в силу ленточного типа групповых поселений подходящих мест, где могло бы произойти уплотнение особей, не так много. Может случиться, что следующий этап преемственности плотных поселений окажется связанным с иным привлекательным участком, например, соседним.

У желтой трясогузки несколько отличная картина (короткий срок преемственности и перемещение плотных поселений) обусловлены большими возможностями выбора у молодых птиц за счет более обширной площади подходящих мест. Соответственно, большее значение имеет и элемент случайности в выборе молодыми птицами своих ориентиров в виде уже прилетевших взрослых птиц.

В целом для всех видов можно отметить одно общее свойство распределения плотных поселений: они были расположены друг от друга примерно на равном расстоянии, т.е. имели регулярное распределение (по: Василевич, 1969). Иногда отдельные пятна высокой плотности существовали на некотором удалении от такой группы регулярно расположенных поселений.

Подобный характер структурирования мест повышенной плотности очень напоминает модель, сформированную на базе теории центральных мест (the central place theory), предложенной для объяснения характера расположения населенных пунктов (Lösch, 1954; Christaller, 1966). Хотя модель рассматривает некоторые идеальные условия – так называемое изотропное пространство в виде однородной поверхности, где отсутствует влияние географических факторов (рельефа, климата, социально-экономических условий), ее использование является очень важным для понимания закономерностей организации населения, подобно использованию понятий идеального газа или абсолютного нуля в физике и химии. Согласно модели, поселения разного иерархического ранга организуются в виде гексагональных структур вокруг крупных центров. По мере удаления от главного центрального места, система равномерного распределения поселений преобразуется в «секторальную» структуру, где чередуются сектора, «богатые» и «бедные» населенными пунктами. Аналогичную картину мы наблюдаем у рассматриваемых видов: пятна плотных поселений располагаются примерно на равном расстоянии друг от друга на территории распространения вида.

Таким образом, плотные поселения образуются всегда, т.е. птицы распределяются контагиозным образом (по: Василевич, 1969). Их формирование обусловлено стремлением птиц селиться неподалеку друг от друга. При этом у одних видов существуют своеобразные центры структурирования плотных поселений, связанные с топографическими особенностями местности, выбор которых определяется либо пространственными предпочтениями (вьюрок), либо, наряду с ними, топографическими возможностями местности для образования плотных поселений (весничка). У других видов, при отсутствии узких пространственных предпочтений (в силу особенностей местности или отношения видов к ней), локализация мест повышенной плотности более изменчива. При этом у птиц с выраженным территориальным консерватизмом прослеживается некоторая ее преемственность во времени



(желтая трясогузка), у лабильных видов она меняется год от года случайным образом (овсянка-крошка).

Вместе с тем пятна плотных поселений имеют относительно регулярное распределение в пространстве – примерно на равном расстоянии друг от друга. Это, вероятно, связано со сменой поведенческих мотиваций у птиц, пытающихся найти подходящее место для заселения весной – в момент формирования населения. Наличие такого участка с активно поющими птицами оказывает сильное физиологическое воздействие на вновь прибывающих особей, которое тормозит миграционное поведение и стимулирует стремление к оседлости. Однако, агрессивность «хозяев» в уже образованном плотном поселении снова растормаживает миграционное поведение и заставляет вновь прибывших искать другое место. При этом птица перелетает на некоторое расстояние и повторяет попытку заселиться. Как показали детальные исследования территориального поведения веснички, «возврат» миграционного поведения может проявиться даже у тех молодых птиц, которые заселяли территорию в течение 4-10 дней, но были изгнаны опоздавшими старыми хозяевами (Иваницкий, 1998).

Многие виды весной перемещаются стайками, что, возможно, также способствует образованию групповых поселений из членов стаи.

### **7.3. Динамика пространственного распределения птиц с различным уровнем территориального консерватизма**

Изменчивость пространственного распределения населения, несомненно, зависит от степени привязанности птиц к месту обитания (Мальчевский, 1973). Однако верность месту может проявляться двояким образом. С одной стороны, это проявление территориального консерватизма (*site fidelity*), хорошо известного у птиц (Рябицев, 1993; Иваницкий, 1998). У видов, у которых он хорошо выражен, доля особей, возвращающихся на прежние места размножения, достаточно велика. Молодые птицы, ориентируясь на взрослых и поселяясь рядом с ними,

поддерживают постоянство пространственного распределения. С другой стороны, стабильность пространственного распределения может быть обеспечена регулярным выбором одних и тех же наиболее благоприятных местообитаний. Из этих рассуждений вытекает, что пространственное распределение у «консервативных» и «лабильных» видов должно быть одинаково устойчивым год от года: у одних – за счет верности взрослых особей прошлогоднему месту гнездования, у других – за счет верности определенному набору местообитаний.

Мы решили проанализировать характер использования пространства в динамике – на фоне изменения численности у птиц с заведомо разным уровнем территориального консерватизма. В качестве модельных были выбраны виды, широко распространенные на площадке «Войкар» и заметно различающиеся по уровню территориального консерватизма – пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* и овсянка-крошка *Emberiza pusilla*. У первой показатель возврата на Приполярном Урале (65° N), примерно на той же широте, что и наша площадка, составляет в среднем 26%, у овсянки-крошки – около 5% (Шутов, 1989).

### ***7.3.1. Особенности формирования пространственной структуры***

Различия в освоении пространства между видами с разным уровнем территориального консерватизма могут проявиться в характере динамики численности на разных по качеству участках заселяемого видами пространства. Все пространство, заселяемое каждым видом, мы дифференцировали по степени регулярности заселения, на основании чего судили о предпочитаемости тех или иных участков.

#### ***7.3.2.1. Методические особенности и подходы***

Первоначально всю площадку разделили на квадраты 250×250 м (6,25 га). Размер квадрата был выбран из следующих соображений: он должен быть не слишком маленький, чтобы снизить элемент случайности при обнаружении птицы в данном месте на следующий год, и в то же время не слишком большой, чтобы не огрублять картину и обеспечить достаточно

тонкую дифференциацию пространства. Для веснички и овсянки-крошки площадь 6,25 га соответствует 1-6 территориям, демонстрируемым самцами.

Степень регулярности заселения каждого квадрата оценивали по пяти балльной шкале. Наиболее предпочитаемыми (регулярно заселяемыми) считались те квадраты, в которых птицы были отмечены 15-20 раз за 20 лет наблюдений ( $p \leq 0,05$  по критерию знаков). Это соответствовало 75-100% регулярности заселения. Часто заселяемыми – те, где птиц отмечали 12-14 раз (или 60-74%). Регулярность заселения считалась средней при обнаружении птиц 9-11 раз (или 45-59%), низкой – 6-8 раз (или 30-44%), очень низкой, или случайно заселяемые участки ( $p \leq 0,05$  по критерию знаков) – 1-5 раз (до 25%).

Затем квадраты с одинаковой регулярностью заселения объединили в соответствующие области пространства и проследили динамику численности в них. В том случае, когда в какой-либо области число птиц оказывалось невелико (максимально – не более 10), эту область объединяли с соседней.

Далее провели ежегодное попарное сравнение кривых динамики численности в выделенных областях – отдельно для облесенной территории и тундры. Достоверность различий для каждого года определяли с использованием критерия Фишера для сравнения долей (Урбах, 1963; Сидоренко, 2003). Затем по критерию знаков (Гублер, Генкин, 1969) выясняли степень достоверности различия кривых динамики численности в целом. В случае отсутствия достоверных различий области еще более укрупняли. Наконец, проанализировали динамику численности на этих крупных территориях.

Как мы уже неоднократно отмечали ежегодный процесс формирования населения в общих чертах можно описать следующим образом. Птицы, прилетающие первыми (как правило, взрослые особи), занимают гнездовые участки, появившиеся позднее ориентируются на них и обосновываются по соседству, формируя таким образом видовые

поселения (Данилов, 1977а; Мальчевский, Пукинский, 1983). Уточняя этот процесс, в качестве рабочей гипотезы мы вычленили ряд моментов, определяющих, на наш взгляд, динамику пространственной структуры. Во-первых, это количество взрослых птиц, возвращающихся на места предыдущего гнездования («резиденты»). Во-вторых – число впервые размножающихся птиц («вселенцы»). У большинства воробьиных это в основном молодые птицы (Данилов, 1969а; Паевский, 1985; Головань, 2006). В-третьих – «емкость» территории. Полагали, что всякая территория не безгранична и существует некоторая величина заполнения, по достижении которой поток «вселенцев» сокращается и только части из них удастся вселиться за счет уплотнения. Остальные расселяются на менее привлекательные участки.

Используя эти три момента, моделировали кривые динамики численности птиц для разных по качеству участков (регулярно и менее регулярно заселяемых) и сравнивали их с реальными кривыми динамики для облесенной части площадки. Мы ограничились облесенной частью по той причине, что птиц здесь было заметно больше, чем в тундре, соответственно и влияние каких-либо случайных обстоятельств на численность сказывалось меньше.

При построении модельных кривых динамики численности полагали, что число «резидентов» у обоих видов составляло 50% от прошлогоднего количества птиц на участке, что соответствует усредненным данным смертности взрослых для большинства воробьиных птиц (Данилов, 1969а; Паевский, 1985; Cramp et al., 1992, 1993, 1994). Число «вселенцев» рассчитывали, исходя из их количества, приходящегося на одного «резидента». Полагали, что оно должно напрямую зависеть от темпов роста общей численности вида в конкретный год и качества места, т.е. быть больше при значительном или резком увеличении численности и на регулярно заселяемых участках. «Емкость» территории и доля птиц, которым удастся вселиться за счет уплотнения, как нам кажется, должны зависеть как от особенностей распределения подходящих для обитания

мест, так и от биологических особенностей видов. Проверяли, соответствует ли модель реальной картине и правомочны ли наши гипотетические положения.

### 7.3.2.2. Анализ пространства по регулярности заселения

У пеночки-веснички регулярно заселяемые участки были расположены в пойме, по берегам реки и на прилегающей террасе, вдоль крупных ручьев на облесенных моховых болотах, по берегам некоторых озер и проток в тундре, а у овсянки-крошки – в основном на террасе и облесенных моховых болотах, в пойме главным образом на открытых закустаренных местах, в тундре практически отсутствовали (рис. 61).

У обоих видов на предпочитаемых участках было сосредоточено более половины всего населения (табл. 43), причем более трети – в наиболее предпочитаемых местах облесенной части площадки.

Таблица 43 – Доля (%) птиц на различных по предпочитаемости участках в последовательные годы высокого обилия

Участки с различной регулярностью заселения		Год			В среднем
		1999	2000	2001	
<b>Весничка</b>					
Лес	регулярное	40,1	35,1	35,7	36,9
	частое	14,8	13,2	11,7	13,2
	среднее	8,2	6,9	5,6	6,9
	низкое	3,5	2,9	3,9	3,4
	случайное	0,6	0,0	1,7	0,8
Тундра	регулярное	7,6	8,0	8,4	8,1
	частое	9,4	9,8	10,1	9,7
	среднее	7,6	8,6	10,1	8,8
	низкое	8,2	11,5	10,6	10,1
	случайное	0,0	4,0	2,2	2,1
Общее число птиц на площадке		170	174	179	
<b>Овсянка-крошка</b>					
Лес	регулярное	39,7	45,1	38,5	41,1
	частое	17,8	21,5	18,8	19,4
	среднее	16,7	13,6	12,2	14,1
	низкое	2,3	1,5	1,5	1,8
	случайное	0,6	0,0	0,0	0,2
Тундра	регулярное	2,9	1,0	3,6	2,5
	частое	3,4	2,5	7,1	4,3
	среднее	6,3	5,4	7,1	6,3
	низкое	8,0	7,4	9,7	8,4
	случайное	2,3	2,0	1,5	1,9
Общее число птиц на площадке		174	204	197	

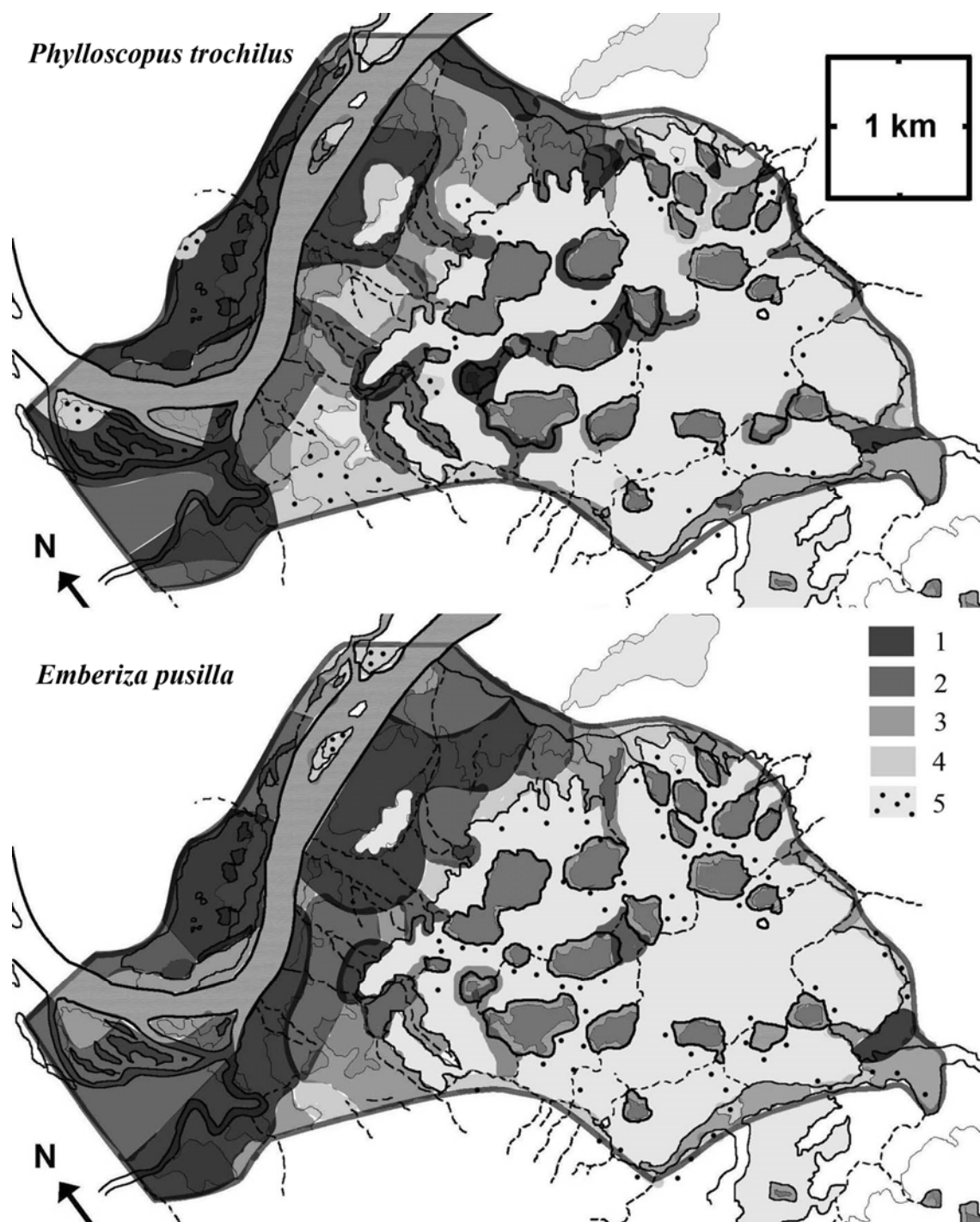


Рисунок 61. Расположение участков с различной регулярностью заселения пеночкой-весничкой *Phylloscopus trochilus* и овсянкой-крошкой *Emberiza pusilla* на площадке «Войкар»:

1 – регулярное заселение (15-20 раз); 2 – частое (соответственно, 12-14 раз); 3 – среднее (9-11 раз); 4 – низкое (6-8 раз); 5 – очень низкое, или случайное (1-5 раз за 20 лет).

На лесных участках с низкой предпочитаемостью птиц было мало, а на тундровых достаточно много (у веснички максимально 4 против 11%, в абсолютном выражении 7 против 20 пар; у овсянки-крошки, соответственно – 2 против 10% и 6 против 19 пар). Это, видимо, обусловлено различиями в качестве мест обитания в облесенной части и тундре. Облесенная территория в целом оказывается более привлекательной, возможно, из-за близости ее к реке. Здесь слабо заселяемые участки – места совсем низкого качества, на которых птицы поселяются единично и лишь при высокой численности. Территория тундры в принципе пригодна для обитания, но заселяется она преимущественно только в годы обилия птиц. Это связано, с одной стороны, с ее удаленностью от наиболее привлекательных мест вблизи реки, с другой – с ограниченным количеством мест обитания и их рассредоточенностью. Размер наиболее предпочитаемых участков здесь не велик. Площадь остальных, более или менее пригодных, относительно больше. Поэтому при обилии птиц их естественно оказывается больше в самых разных местах тундры, где обычно их не бывает.

У веснички участки, различающиеся по предпочитаемости, отличались и своеобразием динамики численности ( $p \leq 0,05$ ). На облесенной территории их было три: регулярно заселяемые, часто заселяемые и все остальные (рис. 62). В последний участок мы объединили всю слабо заселяемую территорию из-за малочисленности птиц на таких местах. В тундре четко выделяли две области: одна включала участки со средней регулярностью заселения и выше ( $\geq 9$  раз за 20 лет); другая – территорию, которая заселялась редко (реже 8 раз).

Как и следовало ожидать, при низкой численности на предпочитаемых участках относительное число весничек было выше, чем на менее предпочитаемых. По мере роста численности наиболее предпочитаемые территории быстро заполнялись, и число птиц на них достигало максимума в годы пика. На менее предпочитаемых участках количество птиц резко возрастало при их высоком обилии. На предпочитаемых участках тундры – в целом менее привлекательной

территории, максимум был в 2001 г., а на нерегулярно заселяемой территории, т.е. на совсем малопривлекательной, весничек становилось относительно много только в годы их высочайшего обилия (1999-2001). В 2002 г. при снижении численности вида количество весничек в тундре оставалось сравнительно высоким, тогда как в лесу заметно сократилось.

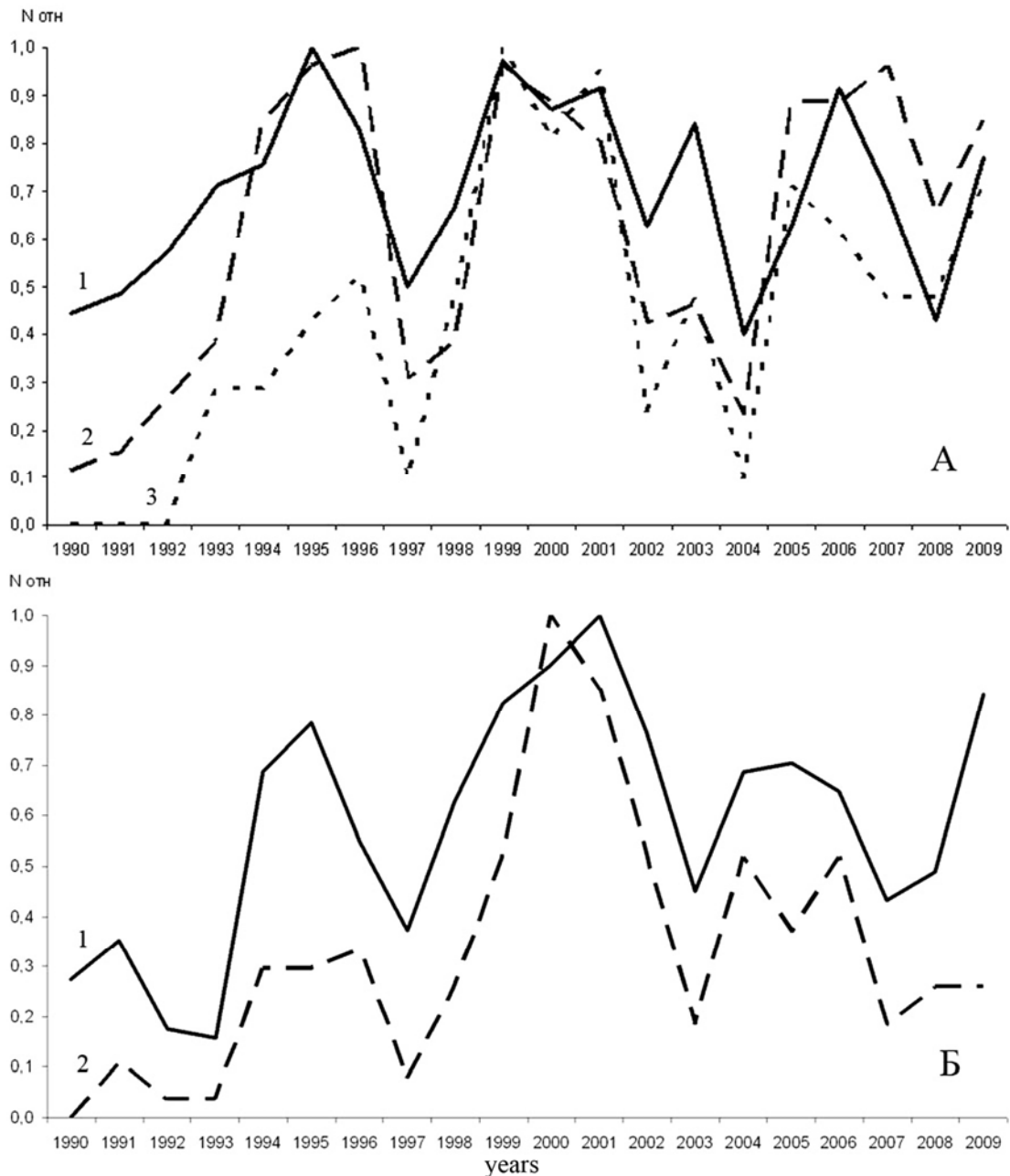


Рисунок 62. Динамика относительной численности веснички на различных участках на облесенной части (А) и тундроподобных болотах (Б) площадки «Войкар».

А: участки с заселением: 1 – 15-20 раз из 20; 2 – 12-14 раз; 3 – остальные участки. Б: участки с заселением: 1 – чаще 9 раз из 20; 2 – остальные.



У овсянки-крошки на облесенной территории и в тундре выделялись по две области со своеобразной динамикой численности (рис. 63).

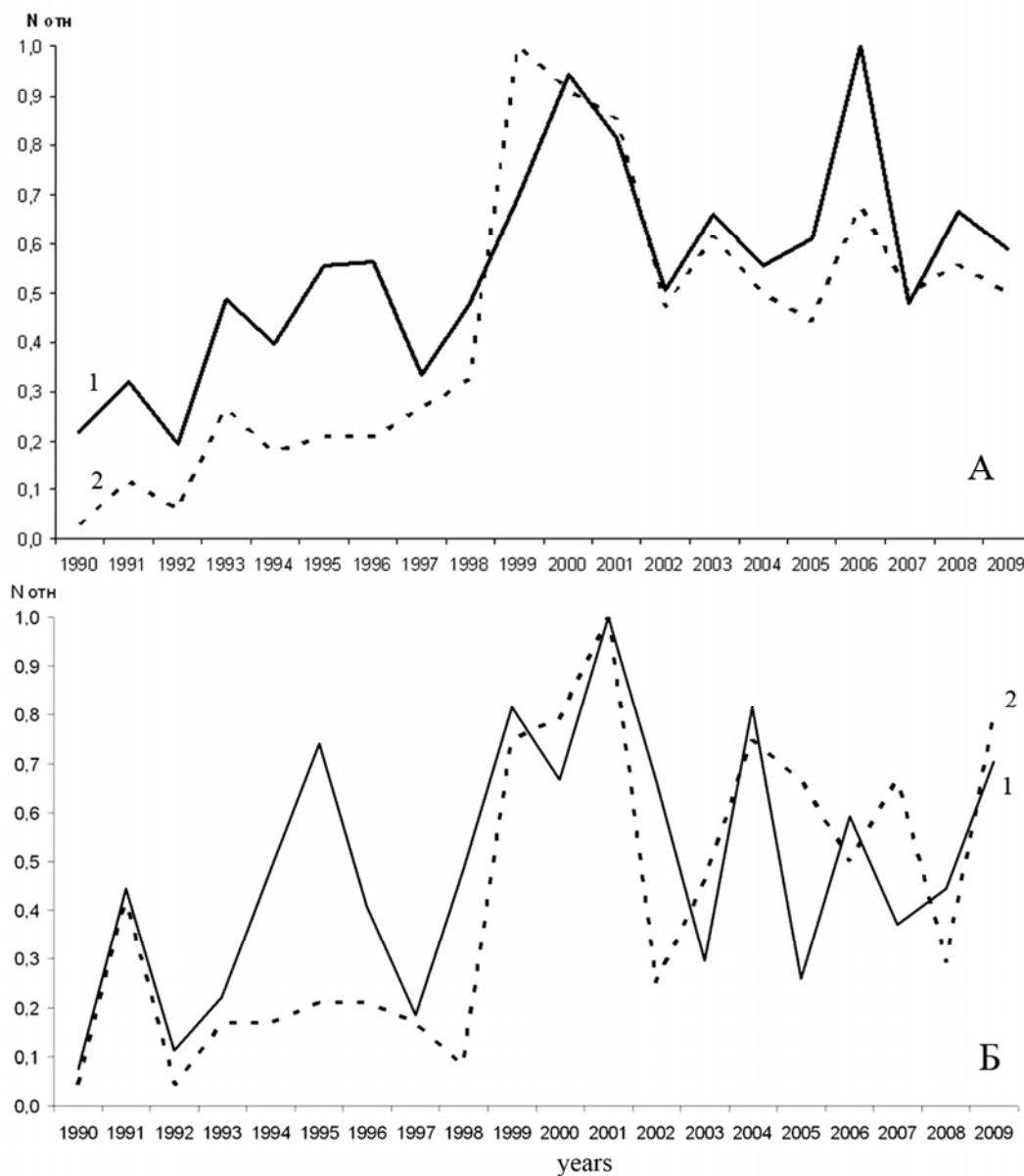


Рисунок 63. Динамика относительной численности овсянки-крошки на различных участках на облесенной (А) и тундроподобной (Б) частях площадки «Войкар».

А: участки с заселением: 1 –  $\geq 12$  раз из 20; 2 – остальные участки. Б: участки с заселением: 1 –  $\geq 9$  раз из 20; 2 – остальные участки.

В лесу относительно регулярно заселяемая территория (12 раз и чаще за 20 лет) отличалась ( $p \leq 0,05$ ) от остальной, на которой резкое увеличение числа птиц произошло в годы их высокого обилия. При этом максимум

наблюдался еще на подъеме общей численности – в 1999 г. После чего, в последующие годы, относительная динамика численности оставалась сходной. В тундре, как и у веснички, одна область охватывала территорию, заселяемую 9 раз и чаще, другая – слабо заселяемую всю остальную. Для кривых динамики численности здесь были характерны резкие подъемы и спады.

Таким образом, вырисовывалась классическая картина заселения птицами участков с различной предпочтительностью (регулярностью заселения): относительное число птиц было выше на более предпочитаемых местах. Различия с менее предпочитаемыми участками нивелировались при высоком обилии птиц. Вместе с тем характер освоения территории у этих видов несколько отличался: у веснички предпочитаемые участки четко дифференцировались по своеобразию динамики численности, в то время как у овсянки-крошки на всей предпочитаемой территории численность менялась сходным образом.

### 7.3.2.3. Анализ смоделированного процесса формирования населения

И у веснички, и у овсянки-крошки смоделированные кривые динамики численности (рис. 64) оказались близки к реальным (табл. 44 и приложение 27;  $p \leq 0,05$  по критерию знаков).

Таблица 44 – Значения коэффициентов корреляции (R) и уровней значимости (p) между смоделированными и реальными кривыми динамики численности веснички и овсянки–крошки на участках облесенной части площадки «Войкар» с различной регулярностью заселения

Вид	весничка		овсянка-крошка	
	15-20 раз из 20	12-14 раз из 20	$\geq 12$ раз из 20	остальные
R	0,91	0,86	0,94	0,87
R <sup>2</sup>	0,82	0,73	0,88	0,76
p	0,0000001	0,000001	0,0000001	0,000001

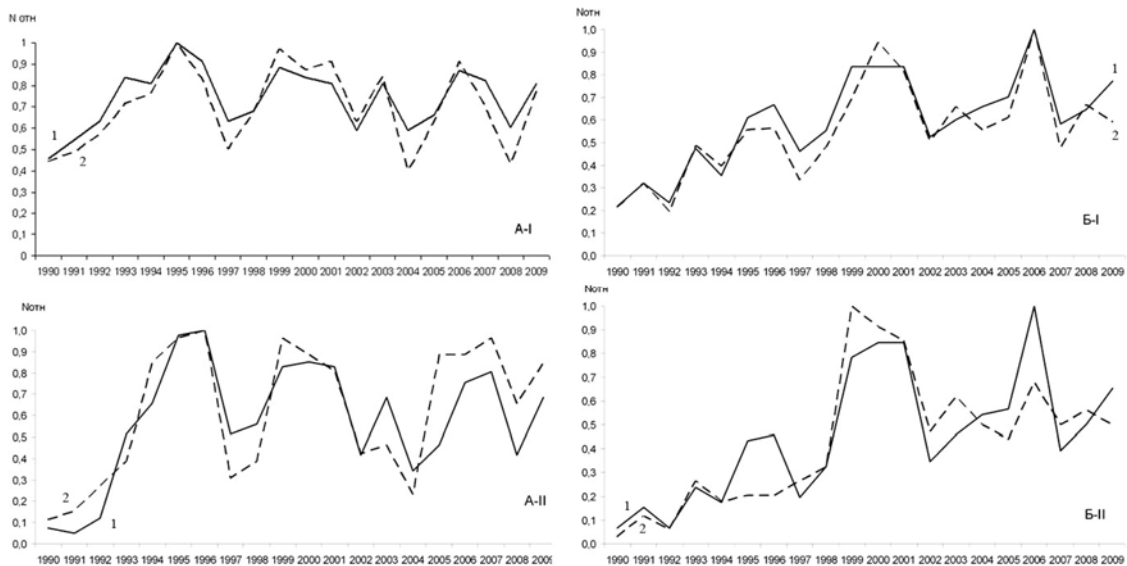


Рисунок 64. Смоделированные (1) и реальные (2) кривые динамики численности веснички (А) и овсянки–крошки (Б) на участках облесенной части площадки «Войкар» с различной регулярностью заселения: у веснички А-I – 15-20 раз из 20, А-II – 12-14 раз из 20; у овсянки-крошки Б-I –  $\geq 12$  раз из 20, Б-II – остальная территория.

При моделировании динамики численности на участках с различной регулярностью заселения были использованы некоторые вводные параметры (табл. 45). Численность птиц на участке складывается из взрослых особей (каркас населения) и вселенцев («молодые»). Количество взрослых на участке в данный сезон ( $N_{ad}$ ), согласно модели, определялось, исходя из того, сколько птиц гнезилось здесь в прошлый год, с учетом их смертности 50%. Понятно, что число вселенцев должно различаться при разной численности вида. С другой стороны, их количество на участке зависит и от числа взрослых, на которых они ориентируются. Поэтому для определения общего числа вселенцев мы ввели показатель их количества на одного взрослого. До определенного предела численности на участке ( $E_{min}$ ) все они могут свободно вселиться. Однако при переуплотнении выше этого предела вселение затрудняется, и только часть потенциальных вселенцев ( $N_{juv}$ ) способна загнеститься на этом участке, согласно модели – 50% ( $N_1$ ). Остальные ( $N_2$ ) переселяются на менее благоприятные участки, входя там в потенциальное число вселенцев. У овсянки-крошки на нерегулярно

заселяемых участках число потенциальных вселенцев зависело только от таких переселяющихся птиц, причем гнездилась только их третья часть.

Таким образом, общее число птиц на участках согласно модели было рассчитано по формуле  $N = N_{ad} + N_1$ . При численности ниже емкости – по формуле  $N_1 = N_{juv}$ . Соответственно,  $N = 0,5N_{прош} \times (1+K)$ . При численности выше емкости  $N = N_{ad} + (N_{juv} - E_{min}) / 2$ , или после преобразования  $N = (N_{прош} + 0,5N_{прош} \times K - E_{min}) / 2$ . Для нерегулярно заселяемых участков овсянки-крошки  $N = 0,1N_{общ} + N_2 / 3$ .

Таблица 45 – Параметры модели при построении динамики численности веснички и овсянки-крошки на разных участках площадки «Войкар»

Параметры на участках с регулярностью заселения (за 20 лет)		весничка		овсянка-крошка	
		15-20 раз	12-14 раз	≥ 12 раз	остальные
Количество взрослых ( $N_{ad}$ )		$N_{прошогодья} \times 0,5$	$N_{прошогодья} \times 0,5$	$N_{прошогодья} \times 0,5$	$N_{общ} \times 0,1$
Количество вселенцев на одного взрослого на разных фазах динамики общей численности (K)	сильный подъем	2,5	1,5	3,5	нет
	слабый подъем или стабильная	1,5	1	2	
	сокращение	0,5	0	0,5	
Минимальная емкость ( $E_{min}$ )		40	20	60	нет
Общее число вселенцев ( $N_{juv}$ )		$N_{ad} \times K$	$(N_{ad} \times K) + N_2$	$N_{ad} \times K$	$N_2 / 3$
Число вселенцев, способных вселиться сверх минимальной емкости ( $N_1$ )		$(N_{juv} - E_{min}) / 2$	$(N_{juv} - E_{min}) / 2$	$(N_{juv} - E_{min}) / 2$	$N_2 / 3$
Число вселенцев, переселяющихся на другие участки ( $N_2$ )		$(N_{juv} - E_{min}) / 2$	$(N_{juv} - E_{min}) / 2$	$(N_{juv} - E_{min}) / 2$	--

Существенное совпадение смоделированных кривых динамики численности с реальными свидетельствует о том, что параметры, которые были использованы в модели, вполне соответствуют действительности. Другими словами, те положения, на основании которых была построена модель, позволяют нам конкретизировать картину формирования населения птиц.

Взрослые птицы, которые дожили до очередного сезона размножения и вернулись в район гнездования («резиденты»), становятся основой формирующегося населения. Их количество определяется главным образом

смертностью взрослых особей. У многих воробьиных она, как мы уже отмечали, составляет около 50%. «Резиденты» получают преимущество при выборе места гнездования за счет более раннего прилета. Впервые размножающиеся птицы (у воробьиных, как правило, это – молодые особи) также имеют преимущество при поиске подходящих мест гнездования, ориентируясь на уже прилетевших взрослых и поселяясь по соседству с ними. Но они ограничены в выборе пространства, так как часть территории уже занята.

На фоне динамики численности картину формирования населения можно представить следующим образом. В том случае, когда количество «резидентов» относительно невелико, свободного места по соседству с ними хватает для всех потенциальных «вселенцев». Они селятся в пропорции, соответствующей качеству участка и численности птиц в данном районе в конкретный год. Причем, судя по модели, количество «вселенцев», приходящихся на одного «резидента», на более и менее предпочитаемых участках различается не так уж сильно – в 1,5-3 раза.

По мере увеличения числа «резидентов» для впервые размножающихся особей остается все меньше места. Но всегда имеются такие птицы, которым удастся вселиться за счет уплотнения. Согласно модели, их около половины избытка потенциальных «вселенцев». Те, кому не удалось найти место, пытаются поселиться на менее привлекательных участках, пополняя там число претендентов. Если же и здесь пространство заполнено, за счет уплотнения удастся вселиться только их части (также около половины избытка). Этот процесс формирования населения принципиально не отличается у рассматриваемых видов с разным уровнем территориального консерватизма. Отличия касаются лишь нерегулярно заселяемых территорий у овсянки-крошки. Здесь численность формируется по вероятностному принципу: число взрослых пропорционально общему количеству птиц на площадке (около 10%), число вселенцев – треть тех, кому не удалось найти места на привлекательных участках.

## **8. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ В СЕВЕРНЫХ ШИРОТАХ**

Численность животных, как известно, определяется соотношением между интенсивностью размножения и смертностью, а также перемещениями животных (Лэк, 1957; Наумов, 1967; Максимов, 1984; Паевский, 1985). Огромная экологическая литература подтверждает правило колебаний (цикличности) численности (Реймерс, 1994): никакая популяция не находится в состоянии абсолютной уравновешенности числа особей, обязательно помимо сезонных изменений числа особей возникают периодические флуктуации, обусловленные внешними по отношению к популяции факторами, и осциляции, связанные с собственными (внутренними) динамическими ее изменениями.

А.А. Максимов (1984) в своей фундаментальной работе о динамике численности животных все многообразие концепций и гипотез о факторах, определяющих динамику, подразделяет на четыре направления: первое отдает главенствующее значение физическим (в основном метеорологическим и климатическим), второе – биоценотическим, третье – внутрипопуляционным механизмам, четвертое (синтетическая концепция) признает на разных фазах динамики решающую роль разных экологических факторов. После исчерпывающего, на наш взгляд, анализа, проведенного А.А. Максимовым, нет необходимости подробно рассматривать эти направления. Можно лишь отметить некоторые особенности. В частности, среди биоценотических факторов решающее значение в динамике популяций имеют не вышестоящие, а нижестоящие звенья в цепи питания (Шварц, 1967; Поляков, 1973). Широко известным примером могут служить циклы численности хищников, соответствующие динамике обилия жертв. В то же время не менее известно усиленное влияние хищников на птиц в годы депрессии грызунов (особенно для тундровых

экосистем)(например, Алексеева и др., 1992; Рябицев, 1993; Volkov et al., 2000; Wilson, Bromley, 2001; Bety et al., 2002).

Внутрипопуляционные (авторегуляторные) механизмы ограничения численности несомненно существуют. Если для некоторых неворобьиных птиц (например, хищных) различные плотностно-зависимые факторы могут иметь важное значение (Salvati, 2001), то на динамику численности воробьиных они оказывают слабое влияние – гораздо большее значение имеют климатические и погодные факторы (Соколов, 1999). Эти абиотические, или «вторично-периодические» факторы (по А.С. Мончадскому, 1962) в большинстве случаев оказывают влияние не напрямую, а опосредованно – через изменение местообитаний, обилия или доступности пищи и т.п.

В любом случае при анализе причин, определяющих динамику численности, важно выявить ключевые моменты, способные привести к существенным изменениям численности. Относительно интенсивности размножения есть сведения, что плодовитость взрослых птиц зависит от условий кормодобывания – увеличение доступной пищи способствует росту числа яиц и наоборот холодная погода может приводить к некоторому снижению их количества (Fox et al., 1987; Алексеева и др., 1992; Houston, 1998; Nager, 1998). Однако годовые вариации среднего размера кладки, как правило, не велики – у воробьиных птиц от 0,5 до 1,6 яйца (Данилов, 1966; Паевский, 1985; Зимин, 1988). В северных широтах птицы обычно выращивают один выводок за сезон (Рябицев, 1987; Зимин, 1988). Но даже при наличии нескольких выводков плодовитость не может сколько-нибудь значительно влиять на изменения численности (Лэк, 1957; Данилов, 1969а).

Гораздо большее значение имеют изменения в уровне смертности (Данилов, 1969а). Об этом свидетельствует и моделирование демографических процессов (Lebreton et al., 1992; Siriwardena et al., 1998).

Уровень смертности взрослых относительно стабилен до старости и варьирует незначительно (Данилов, 1969а; Паевский, 1985). Есть указания

на случаи массовой гибели птиц при резких и сильных весенних похолоданиях (Ojanen, 1979; Гилязов, 1981; Brown & Brown, 1998; Андреев, 2002; Newton, 2007). Возвраты холодов обычно сильнее сказываются на мигрирующих птицах, чем на уже прилетевших и занявших территории, и особенно на таких видах, как ласточки – кормящиеся в воздухе и не способные перейти на добывание пищи на ином субстрате. Но тем не менее, они могут сократить гнездовое население на 30-90% (Brown & Brown, 1998; Newton, 2007). Однако следует заметить, что подобное явление бывает крайне редко: например, за сорок лет наблюдений в Лапландском заповеднике отмечено лишь однажды (Гилязов, 1981), за аналогичный период наблюдений на Ямале и Нижнем Приобье – ни разу. За 20 лет наблюдений в Нижнем Приобье мы лишь один раз столкнулись с фактом гибели «местной» овсянки-крошки при обильном весеннем снегопаде. Обычно резкое ухудшение погоды приводит к так называемой возвратной миграции, либо перемещению птиц в более укромные, защищенные места: к берегам рек, ручьев, из гор в долины и т.п. (Данилов, 1966; Raudonikis, 2001; Newton, 2007; наши наблюдения). Мигрирующие птицы при длительных похолоданиях могут оседать и гнездиться в более южных районах. Подобное перераспределение по ареалу, в зависимости от погодных условий текущей весны, хорошо известно для Субарктики (Леонович, Успенский, 1965; Данилов, 1966; Боржонов, 1974; Шутов и др., 1984; Рябицев, 1993). В поздние, затяжные весны численность птиц в южных частях ареала оказывается выше.

Гибель кладок и гнездовых птенцов при погодных эксцессах случается, но очень редко она носит массовый характер (Jehl & Hussel, 1966; Bures et al., 1999). Кроме того, на разных популяциях лугового конька *Anthus pratensis* было отмечено, что уровень потерь гнезд по самым разным причинам примерно одинаков в разных частях ареала (Halupka, 1998), т.е. меняется незначительно. Отдельные случаи массового разорения гнезд хищниками в годы депрессии грызунов обычно имеют локальный характер, и лишь в тундровой зоне они иногда достигают больших масштабов. Но,



как бы то ни было, у воробьиных птиц значимой корреляции численности с успешностью гнездования в предшествующий год не было обнаружено (Данилов и др., 1984; Паевский, 1985; Рябицев, 1993). Т.е. выживаемость яиц и птенцов раннего возраста не играет существенной роли в динамике численности.

Было отмечено, что большую часть популяции в сезон размножения, по крайней мере, у воробьиных птиц, составляют впервые размножающиеся молодые особи, от их количества зависят изменения общей численности (Данилов, 1969а; Соколов, 1999; Соколов и др., 2005). Следовательно, динамика численности, в первую очередь, должна быть обусловлена вариациями в размерах пополнения, т.е. уровнем выживаемости молодых в первый год жизни. Многочисленными работами с использованием различных методик было показано, что их смертность в 1,5-2 раза превышает смертность взрослых (Данилов, 1969а; Cramp et al., 1988, 1992, 1993, 1994). Причем спустя месяц после вылета она довольно близко приближается к уровню смертности взрослых и в дальнейшем меняется относительно слабо (Newton, 2007), в то время как в первый месяц, до перехода к самостоятельному образу жизни, наиболее велика и сильно меняется в разные годы (Данилов, 1969а).

В свое время А.Н. Промптов (1956) заметил, что переход молодых птиц к самостоятельному питанию – процесс очень сложный и длительный. От результативности обучения навыкам кормодобывания зависит их дальнейшая судьба. Исследования формирования кормовых навыков показывают, что эффективность кормодобывания формируется в первые три недели, а затем мало отличается от эффективности взрослых (Wheelwright & Templeton, 2003). Обучение происходит главным образом методом проб и ошибок, и, понятно, что его успешность напрямую зависит от обилия доступного корма. Следовательно, изменение обилия корма отразится и на выживаемости молодых птиц.

Наблюдения и эксперименты по подкормке показывают, что выживаемость слетков зависит не только от обилия корма в период

перехода их к самостоятельному питанию, но и от физиологического состояния в момент вылета из гнезда (Blakey & Perrins, 1998; Naef-Daenzer, 1998; Naef-Daenzer et al., 2000, 2001). В свою очередь рост и развитие птенцов зависит от кормовой обстановки в период выкармливания (Veistola et al., 1997; Naef-Daenzer & Deller, 1999; Naef-Daenzer et al., 2000). У целого ряда европейских воробьиных было обнаружено, что чем раньше птицы прилетали на места размножения и приступали к откладыванию яиц, тем выше были вес слетков и успешность размножения (Barba et al., 1995; Hansson, 1997; Hendricks, 1997; Potti, 1998; Sanz, 1999; Artemiev, 2001; Naef-Daenzer et al., 2001; Артемьев, 2002; Соколов и др., 2005). Более раннее размножение было вызвано либо увеличением пищи (Ramsay & Houston, 1997), либо связано с повышением весенней температуры (Crick & Sparks, 1999; Meijer et al., 1999; Artemiev, 2001; Влияние ..., 2001; Артемьев, 2002). В результате численность птиц положительно коррелировала с весенней температурой сезона (Sokolov, 1999; Соколов, 1999; Соколов и др., 2005). Анализ долговременной динамики численности показал значимую положительную связь сроков начала размножения и осенней численности некоторых европейских мигрирующих птиц с таким показателем глобальной метеорологической ситуации как зимний индекс Северо-Атлантических колебаний (NAO), у африканских мигрантов была отмечена отрицательная связь (Forchhammer et al., 1998; Przybylo et al., 2000; Соколов, 2007).

Для дальних мигрантов климатические изменения могут сдвигать вперед фенологические события в районах гнездования, но время весенней миграции подчиняется эндогенным ритмам, которые не подвержены влиянию изменений климата. В результате мигрирующие весной птицы будут опаздывать и гнездиться в менее подходящее время. Фенологически более ранние процессы, включая вылет насекомых, приводят к несовпадению сроков обилия пищи и вылета молодых, что отрицательно сказывается на их выживании (Both & Visser, 2001; Sanz et al., 2003).

Таким образом, ключевым моментом динамики численности воробьиных птиц, очевидно, является смертность молодых особей вскоре после их вылета из гнезда. При этом, однако, не следует забывать, что степень и характер реализации демографических процессов на конкретной территории определяется уровнем привязанности животных к местам размножения или рождения и экологической обстановкой к моменту формирования населения, т.е. весенними синоптическими условиями. Кроме того, в динамике численности существует своеобразная «преемственность» между числом птиц в настоящий сезон и их количеством в предшествующий, т.к. прошлогоднее поколение умирает не полностью и принимает участие в размножении на следующий год. От числа производителей зависит и потенциальное число молодых.

### **8.1. Методические особенности**

Чтобы оценить степень влияния отмеченных узловых моментов, необходимо подобрать соответствующие показатели, которые бы адекватно их отражали. Как мы уже отметили выше, выживаемость молодых птиц после вылета из гнезда зависит от обилия доступного корма в этот период и от физического состояния слетков, т.е. от условий питания во время пребывания в гнезде. Определить обилие доступной пищи прямыми способами достаточно сложно. Различные фенологические явления, включая начало вегетации растительности, как известно, зависят от хода весенних температур (Семенов Тянь-Шанский, 1978), хотя эта зависимость не всегда однозначная. Так, на стационаре «Войкар» «зеленение» березы (массовый выход оформленных листьев размером 10-15 мм) обычно происходило в первой декаде июня при большой вариации средних температур воздуха в мае – от  $-4$  до  $+3^{\circ}\text{C}$  (рис. 65). В свою очередь сезонная динамика насекомых в Субарктике также зависит от погоды и в частности от хода температур (Ольшванг, 1992). При этом события могут развиваться по трем основным сценариям (рис. 66).

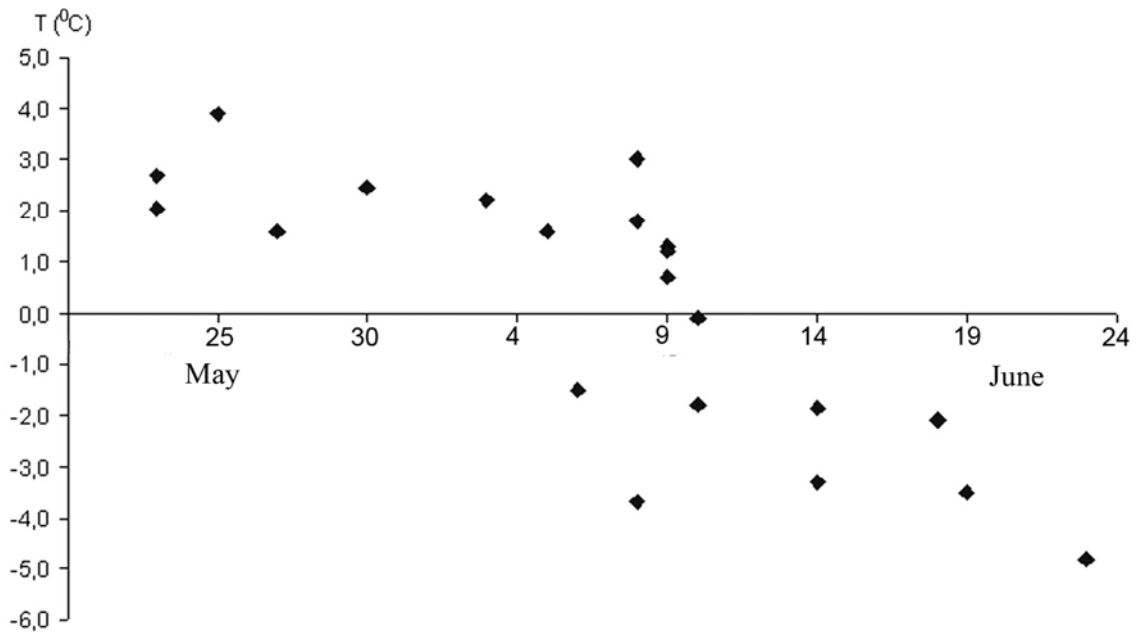


Рисунок 65. Зависимость сроков «зеленения» березы на стационаре «Войкар» от средней температуры воздуха в мае

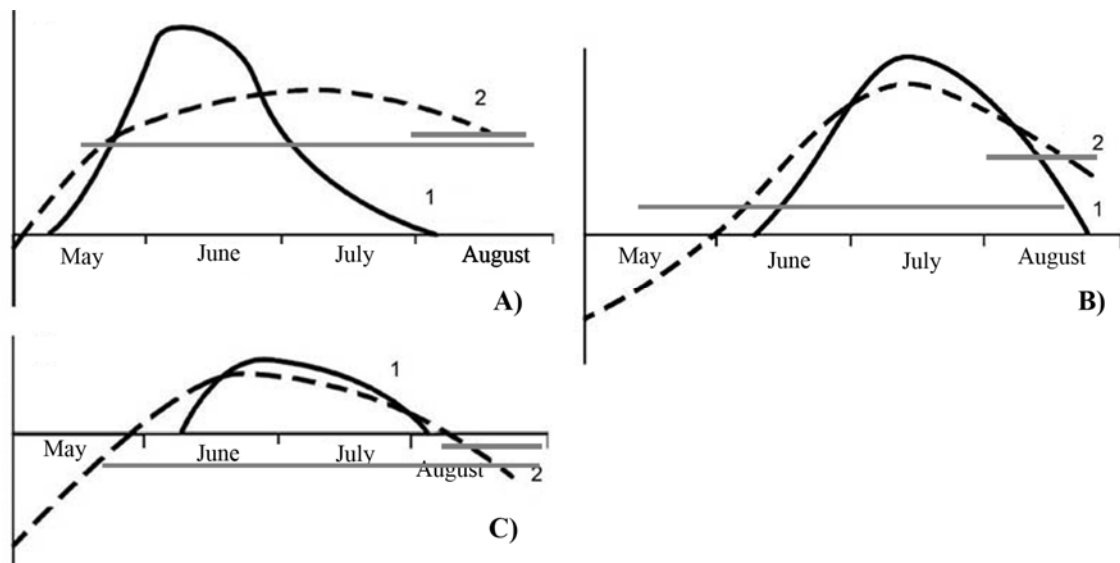


Рисунок 66. Различные сценарии изменения доступного количества насекомых (1) в зависимости от хода весенне-летних температур (2) в различные сезоны (по: Ольшванг, 1992): А – при ранней весне, В – поздней весне, С – в холодный сезон. Обозначения: короткая серая линия – средняя температура августа, длинная серая линия – средняя температура мая и июня.

В ранние весны, когда уже в мае температура становится сравнительно высокой, массовое появление членистоногих сдвигается на более ранние сроки. К концу лета развитие насекомых практически заканчивается, многие из них уже находятся в активной (летающей) фазе имаго, малодоступной для большинства птиц. В поздние или затяжные весны (холодный май – теплый июнь или холодные и май и июнь) фенологические процессы сдвигаются на более позднее время, пик обилия насекомых приходится на конец лета, т.е. на время вылета молодых птиц. Такие сезоны оказываются наиболее благоприятными для их выживания. В годы с коротким периодом относительно теплой погоды насекомых попросту мало и период их обилия короткий.

Все данные о температурах были получены на метеостанции г. Салехард, где имеются наиболее полные данные. Анализ погодичной динамики среднемесячных температур воздуха показывает, что наименее изменчива температура августа (табл. 46). При этом тренд ее изменения остается ровным, в отличие от таковых других месяцев (приложение 28).

Таблица 46 – Средняя температура воздуха (Т) весенне-летних месяцев по метеостанции Салехард за период 1958-2009 гг. и ее стандартное отклонение (SD)

	май	июнь	июль	август
Т	-1,1	8,6	14,5	11,1
SD	2,6	2,3	1,9	1,6

Поэтому августовскую температуру можно использовать в качестве некоторой относительно постоянной величины для определения показателя, характеризующего обилие доступного корма для молодых птиц в период их перехода к самостоятельному питанию, который у большинства воробьиных птиц Нижнего Приобья приходится на конец июля – начало августа. Соответственно показателем будет служить разница между средними температурами августа и весенних месяцев: мая, вместе мая и июня (А–М или А–МИ). Высокие значения его будут указывать на обилие

доступного корма, низкие – на недостаток (рис. 66). В том числе и в холодные годы с коротким периодом теплой погоды, когда средняя температура воздуха низкая и весной и в августе. Понятно, что этот показатель нужно сравнивать с численностью птиц на следующий сезон.

Помимо этого мы рассмотрели иные показатели, которые отражают различные аспекты погодных условий. Например, температуру в первую половину мая, разницу между температурой в первую половину июня и средней температурой мая, просто среднюю температуру мая, а также различные фенологические показатели (дата ледохода, зеленения березы) и т.п. Так как потенциальное количество молодых птиц напрямую зависит от числа производителей, логично в качестве еще одного показателя рассмотреть численность птиц предыдущего года.

Применяя множественный регрессионный анализ, оценивали связь динамики численности птиц на площадке «Войкар» с двумя или тремя основными показателями, которые рассматривались как независимые переменные в уравнениях множественной регрессии. Было отмечено (Monkkonen, Aspi, 1998; Бурский, 2009), что при анализе динамики численности ее вариабельность у большинства видов сильно зависит как от объема выборки, так и от того, насколько насыщены пригодные для обитания площади. Поэтому во избежание помех, связанных с действием различных случайностей, в качестве модельных объектов выбрали 13 видов многочисленных или обычных воробьиных птиц: белую и желтую трясогузок (*Motacilla alba* и *M. flava*), лугового конька (*Anthus pratensis*), варакушку (*Luscinia svecica*), рябинника (*Turdus pilaris*), белобровика (*T. iliacus*), пеночек – весничку (*Phylloscopus trochilus*), теньковку (*Ph. collybita*) и таловку (*Ph. borealis*), вьюрка (*Fringilla montifringilla*), чечетку (*Acanthis flammea*), овсянок – крошку (*Emberiza pusilla*) и камышовую (*E. schoeniclus*).

## 8.2. Связь динамики численности с различными факторами

У десяти видов из тринадцати были получены значимо ( $p \leq 0,05$ ) высокие значения множественного коэффициента корреляции с различными показателями (табл. 47), у рябинника – менее значимые ( $p \leq 0,10$ ). Лишь у белобровика и таловки не было обнаружено существенной связи с каким-либо показателем (их динамика численности представлена в приложении 29). Сколько-нибудь значительной связи численности с датами фенологических явлений, таких как ледоход или зеленение березы, не было обнаружено ни у одного вида.

Таблица 47 – Результаты множественного регрессионного анализа связи динамики численности птиц с различными показателями (коэффициенты корреляции: R – множественный, r – частный; p – уровень значимости).

Обозначения показателей: разница между средними температурами: А–МИ – августа и мая-июня предыдущего года, А–М – августа и мая предыдущего года, IИ–М – первой половиной июня и мая текущего года, (IИ–М) – то же предыдущего года; T<sub>м</sub> – средняя температура мая предыдущего года; T<sub>Iм</sub> – средняя температура первой половины мая предыдущего года; N – численность предыдущего года.

Вид	Показатель	R	R <sup>2</sup> (%)	p	r	p	Показатель
Белая трясогузка	А–МИ и N	0,213	4,6	0,689	-0,061	0,809	А–МИ
					0,211	0,400	N
	IИ–М и (IИ–М)	0,572	32,7	0,042	-0,452	0,060	IИ–М
					-0,432	0,071	(IИ–М)
Желтая трясогузка	А–МИ и N	0,731	53,4	0,002	0,498	0,036	А–МИ
					0,588	0,010	N
	T <sub>Iм</sub> и N	0,822	67,5	0,0001	-0,689	0,002	T <sub>Iм</sub>
					0,738	0,0005	N
Луговой конек	А–М и N	0,735	54,0	0,002	0,171	0,497	А–М
					0,716	0,0008	N
	T <sub>Iм</sub> и N	0,797	63,6	0,0003	-0,480	0,044	T <sub>Iм</sub>
					0,735	0,0005	N
Варакушка	А–МИ и N	0,813	66,2	0,0002	0,700	0,001	А–МИ
					0,641	0,004	N
	T <sub>Iм</sub> и N	0,731	53,4	0,002	-0,545	0,019	T <sub>Iм</sub>
					0,649	0,004	N
Рябинник	А–МИ и N	0,327	10,7	0,404	0,275	0,269	А–МИ
					0,190	0,449	N
	T <sub>Iм</sub> и N	0,506	25,6	0,094	-0,480	0,044	T <sub>Iм</sub>
					0,101	0,689	N
Белобровик	А–МИ и N	0,357	12,8	0,335	0,040	0,874	А–МИ
					0,343	0,164	N
	T <sub>Iм</sub> и N	0,441	19,5	0,177	-0,280	0,260	T <sub>Iм</sub>
					0,311	0,209	N
Весничка	А–М и N	0,700	49,1	0,004	0,511	0,030	А–М
					0,517	0,028	N
	T <sub>Iм</sub> и N	0,719	51,7	0,003	-0,547	0,019	T <sub>Iм</sub>
					0,579	0,012	N

Продолжение таблицы 47.

Вид	Показатель	R	R <sup>2</sup> (%)	p	r	p	Показатель
Теньковка	А–МИ и N	0,682	46,5	0,007	0,110	0,664	А–МИ
					0,676	0,002	N
	Т <sub>1м</sub> и N	0,708	50,2	0,004	-0,283	0,255	Т <sub>1м</sub>
					0,695	0,001	N
Таловка	А–М и N	0,361	13,1	0,326	0,293	0,238	А–М
					-0,011	0,965	N
	Т <sub>м</sub> и N	0,416	17,3	0,218	-0,362	0,140	Т <sub>м</sub>
					0,585	0,138	N
Вьюрок	А–МИ и N	0,559	31,3	0,050	0,501	0,034	А–МИ
					0,169	0,503	N
	А–МИ и 1И–М	0,597	35,6	0,024	0,499	0,030	А–МИ
					0,275	0,254	1И–М
Чечетка	А–М и N	0,514	26,4	0,086	0,512	0,030	А–М
					-0,079	0,756	N
	Т <sub>1м</sub> и N	0,608	36,9	0,025	-0,606	0,008	Т <sub>1м</sub>
					0,036	0,888	N
Овсянка-крошка	А–МИ и N	0,739	54,7	0,002	0,568	0,014	А–МИ
					0,567	0,014	N
	Т <sub>1м</sub> и N	0,741	54,9	0,002	-0,570	0,013	Т <sub>1м</sub>
					0,597	0,009	N
Камышовая овсянка	А–МИ и N	0,296	8,8	0,479	0,059	0,817	А–МИ
					0,267	0,285	N
	1И–М и N	0,564	31,8	0,047	-0,505	0,033	1И–М
					0,342	0,165	N

По характеру факторов, влияющих на численность, виды можно условно разделить на три группы. В первой преобладает влияние погодных условий предыдущего сезона, которые определяют выживание молодых птиц, во второй влияние погоды и численности прошлого года примерно сходное, в третьей наблюдается преимущественная связь с количеством производителей в предшествующий сезон.

### ***8.2.1. Виды, у которых проявляется связь численности преимущественно с погодными условиями***

В первую группу входят виды с низким уровнем территориального консерватизма: вьюрок, чечетка, рябинник (Рябицев, 1993). Все они сравнительно рано начинают гнездиться, соответственно, вылет птенцов и переход молодых птиц к самостоятельному образу жизни у них происходит рано. Например, у чечетки и рябинника уже в середине июля нередко можно наблюдать послегнездовые кочевки (Головатин, Пасхальный, 2005а). Наличие двух выводков у чечетки, даже в условиях северных широт, – нормальное явление (Алексеева, 1986; Рябицев, 1993; Головатин,



Пасхальный, 2005a). Новые гнезда они могут начать строить, когда слеткам из первого выводка всего 7 дней (Cramp et al., 1994). Предполагается, что и рябинник также способен к бицикли – выращиванию двух выводков за сезон (Головатин, Пасхальный, 2005a). Поэтому для них очень важными являются условия существования молодых в послегнездовой период. Соответственно, теплая погода в самом начале весны, провоцирующая развитие фенологических процессов, на них сказывается отрицательно (значения  $r$  для  $T_{1м}$  в табл. 47 и рис. 67, 68), т.к. в этом случае вылет молодых запаздывает относительно обилия доступной пищи – они сталкиваются с активно летающими насекомыми. На то, что это связано именно с выживаемостью молодых, а не с перераспределением взрослых в начале сезона указывает отсутствие связи численности с показателями текущего года (например, для чечетки коэффициент корреляции с  $T_{1м}$  составил 0,053 при  $p = 0,825$ ; для рябинника, соответственно,  $r = -0,230$ ,  $p = 0,329$ ).

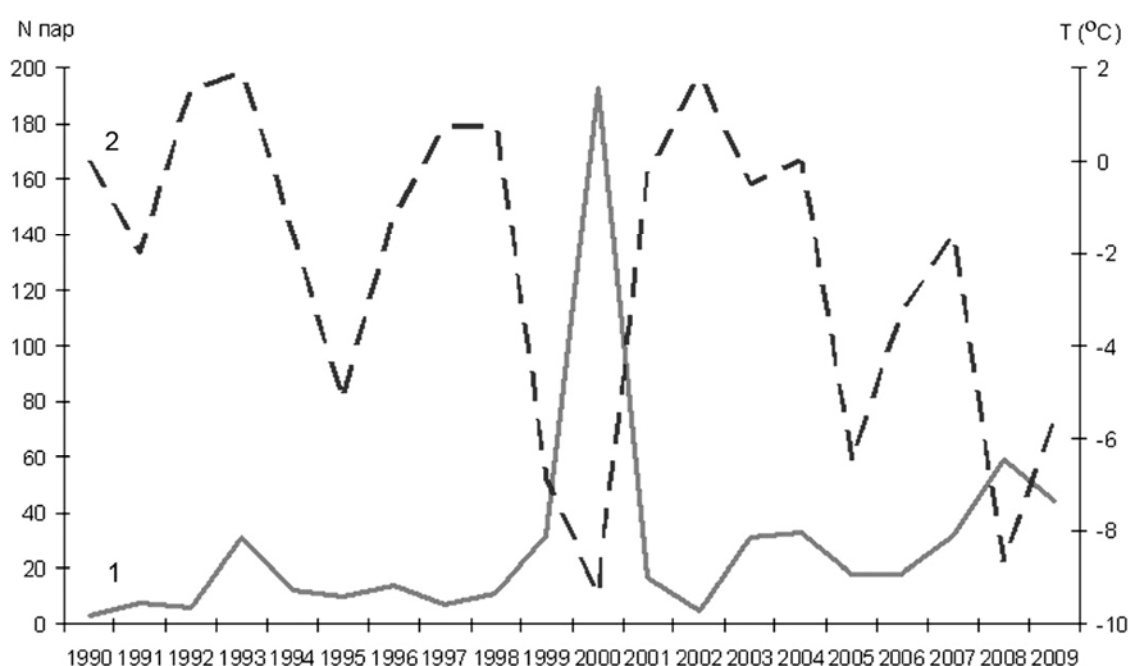


Рисунок 67. Динамика численности чечетки (1) на площадке «Войкар» и изменение средней температуры первой половины мая в предыдущий год (2)

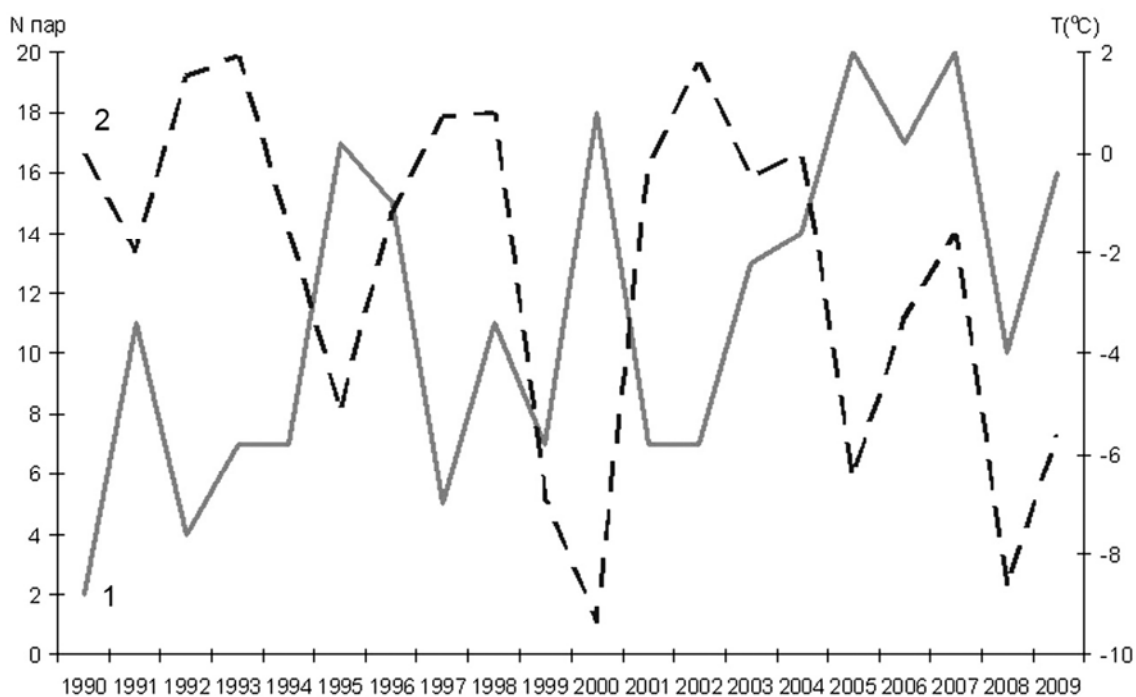


Рисунок 68. Динамика численности рябинника (1) на площадке «Войкар» и изменение средней температуры первой половины мая в предыдущий год (2)

Кроме того у чечетки в 2000 г. наблюдалось локальное многократное увеличение численности, которое произошло в результате перераспределения птиц по ареалу. Оно было вызвано урожаем семян ели в районе стационара в этот сезон, единственный за все время наблюдений, когда здесь в заметном количестве гнездились и специализированные потребители еловых семян – клесты-еловики *Loxia curvirostra* (Головатин, 2000). Т.е. у чечетки проявилась характерная для нее связь обилия с урожаем хвойных (Формозов, 1976; Шурупов, 1983).

Вьюрок – типичный вид со слабой территориальной привязанностью (Шутов, 1989; Рябицев, 1993). Было отмечено, что при низком обилии насекомых около половины населения вьюрков может покинуть район гнездования даже во второй половине июня и не оставить слетков (Cramp et al., 1994). Поэтому вполне естественно, что у этого вида связь текущей численности с количеством птиц в предшествующий сезон очень слабая. В то же время, сроки его размножения сходны с таковыми большинства видов

воробьиных в северных широтах – массовое вылупление птенцов происходит в первой декаде июля, соответственно, вылет из гнезда – в последнюю декаду месяца (Данилов и др., 1984; Головатин, Пасхальный, 2005а). Лишь в отдельные годы слетки появляются раньше (Головатин, Пасхальный, 2005а). Поэтому, как и у других многочисленных видов, у него прослеживалась связь с условиями кормежки молодых птиц в предшествующий сезон (А–МИ в табл. 47; рис. 69).

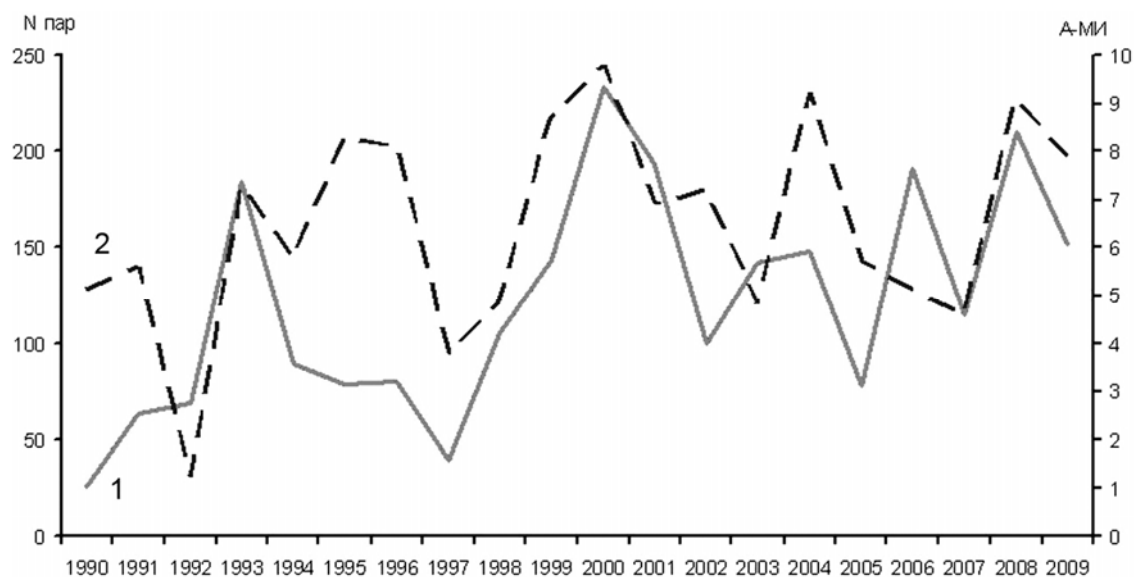


Рисунок 69. Динамика численности вьюрка (1) на площадке «Войкар» и изменение показателя А–МИ (разница между средними температурами августа и мая-июня в предыдущий год – 2)

Вместе с тем на локальную численность этого лабильного вида может оказывать влияние целый ряд обстоятельств. Например, в субальпийских лесах Центральной Норвегии локальная плотность вьюрков менялась синхронно с изменением обилия гусениц пяденицы за счет широких перемещений птиц (Hogstad, 2000). На «Войкаре» численность вида зависела от весенней погоды. Так в 1995 г. теплая погода в апреле (среднемесячная температура воздуха  $+1^{\circ}\text{C}$ ) привела к наиболее раннему появлению вьюрков (6 мая). Но затем почти недельное похолодание (средняя температура воздуха опускалась до  $-6^{\circ}\text{C}$ ) задержало дальнейший пролет. В результате локальная численность оказалась не велика. В 2006 г.,

наоборот, неустойчивая погода в мае (среднемесячная температура около 0°C) привела к задержке пролета – появление первых выюров было 21 мая. Дальнейшее резкое потепление способствовало увеличению локальной численности, вероятно, за счет «осевших» пролетных птиц. В целом у выюрка проявлялась незначительная связь численности с таким показателем, как разница между средними температурами первой половины июня и мая текущего сезона (1И–М в табл. 47). Чем она была выше, или другими словами, чем холоднее была весна, тем больше было выюров.

### ***8.2.2. Виды, у которых проявляется связь численности с погодными условиями и числом производителей предыдущего года в равной степени***

К этой группе относятся виды как с относительно высоким, так и низким уровнем территориального консерватизма (желтая трясогузка и весничка, с одной стороны, варакушка и овсянка-крошка – с другой). У всех у них высокие значения множественного коэффициента корреляции численности с условиями начала весны предыдущего года (температурой первой половины мая –  $T_{1M}$  в табл. 47) и числом производителей в предшествующий год. Более 50% динамики их численности было обусловлено совокупным действием указанных факторов.

Средняя температура первой половины мая характеризует развитие фенологических процессов. Связь с этим показателем у всех видов была отрицательная (табл. 47; рис. 70-72). Теплое начало весны ухудшает условия существования молодых птиц. Относительно высокая весенняя температура способствует более раннему развитию насекомых, тогда как птицы имеют очень небольшие возможности подстраиваться к кормовой обстановке. Сроки откладывания яиц варьируют незначительно. После этого все последующие фазы гнездового цикла автоматически приходятся на строго определенные календарные даты, в то время как развитие пойкилотермных членистоногих в значительной степени определяется

конкретным ростом температуры окружающей среды. В результате сроки вылета из гнезда и обилия доступной пищи не совпадают.

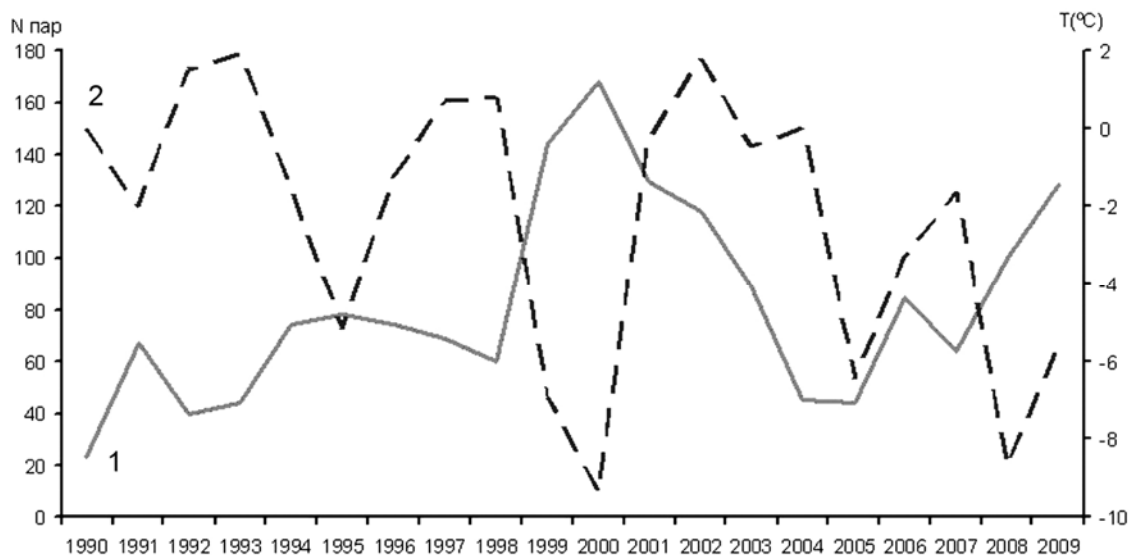


Рисунок 70. Динамика численности желтой трясогузки (1) на площадке «Войкар» и изменение средней температуры первой половины мая предыдущего года (2)

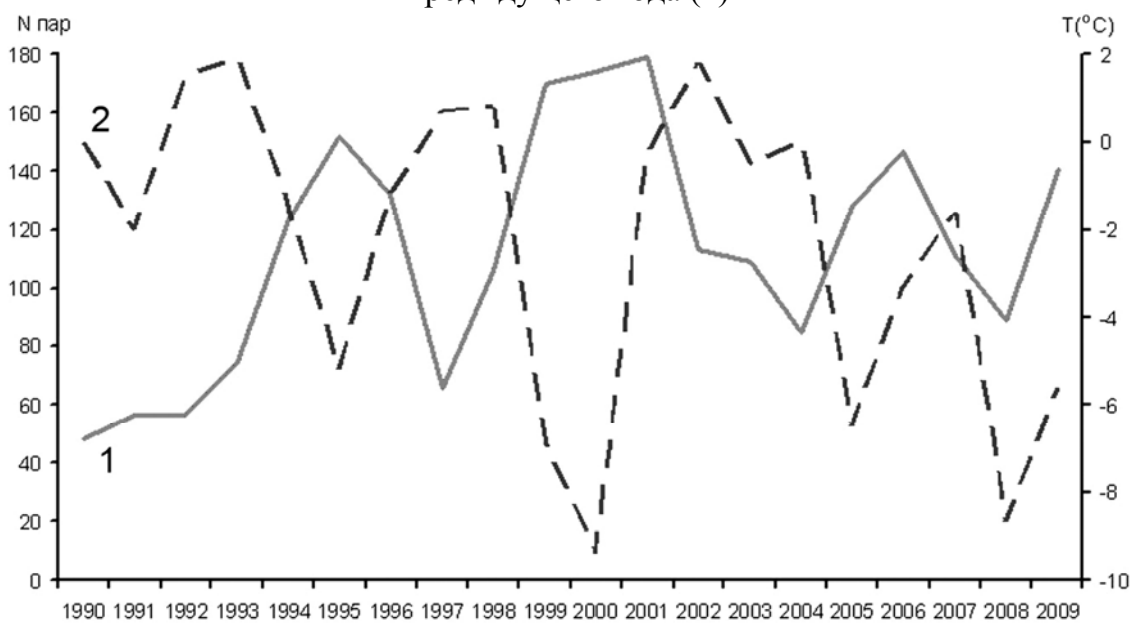


Рисунок 71. Динамика численности веснички (1) на площадке «Войкар» и изменение средней температуры первой половины мая предыдущего года (2)

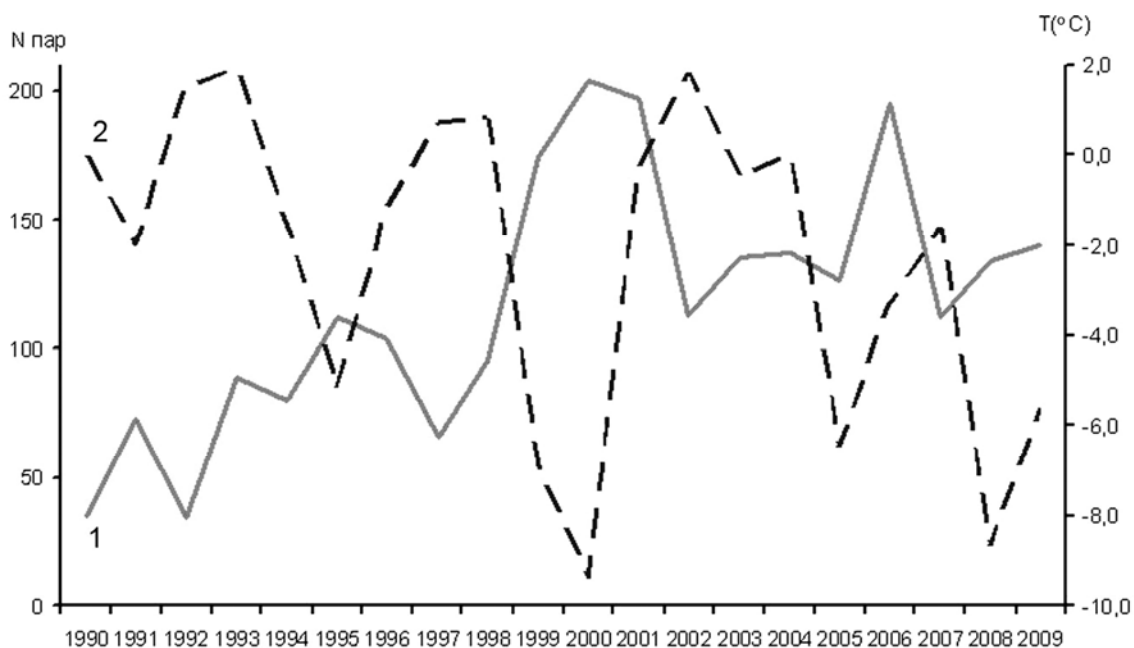


Рисунок 72. Динамика численности овсянки-крошки (1) на площадке «Войкар» и изменение средней температуры первой половины мая предыдущего года (2)

Подобная ситуация была отмечена у некоторых птиц в Финской Субарктике и в горах (Eeva et al., 2000; Sanz et al., 2003). Было обнаружено, что для развития и последующего выживания птенцов важное значение имеет совпадение пика обилия гусениц (малоподвижной и, соответственно, наиболее доступной, а также и наиболее калорийной пищи) с периодом выкармливания птенцов и слетков. Скорость роста птенцов, так же как и их вес перед вылетом, коррелировали с обеспеченностью птенцов кормов. Как было показано на синицах (Naef-Daenzer & Deller, 1999) доступность гусениц оказывала сильный и незамедлительный эффект на рост и вес слетков, и таким образом на их выживаемость. При неблагоприятных кормовых условиях относительная скорость роста птенцов составляла только 30-60% уровня, достигаемого при оптимальных условиях. Причем важное значение имело не столько общее количество гусениц, сколько совпадение периода выкармливания с достижением гусеницами определенного крупного размера, при котором они становились энергетически выгодной пищей. Учитывая это обстоятельство,

оптимальный период для развития птенцов и выживания слетков оказывается еще более узким.

У варакушки была сильнее выражена связь численности с более общим показателем условий развития птенцов и существования слетков – разницей между средними температурами августа и мая – июня (А–МИ в табл. 47; рис. 73). Изменения этого фактора и числа производителей объясняли 66% изменчивости численности вида.

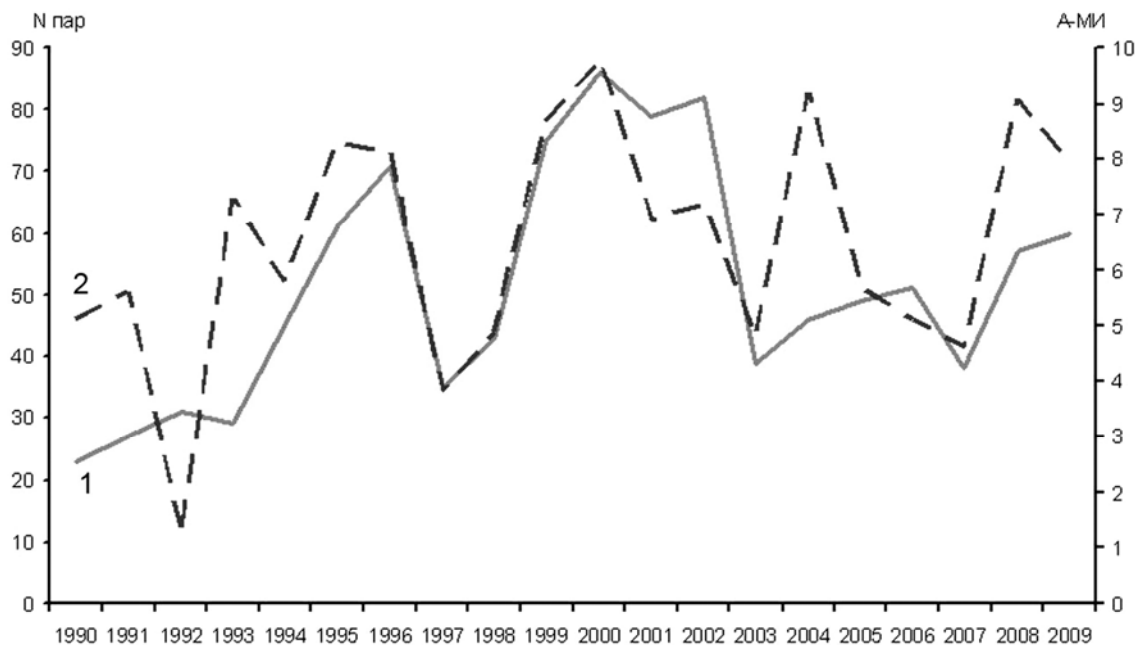


Рисунок 73. Динамика численности варакушки (1) на площадке «Войкар» и изменение показателя А–МИ (разница между средними температурами августа и мая-июня в предыдущий год – 2)

Отсутствие принципиальных различий в этой группе между видами с высоким и низким уровнем территориального консерватизма вполне объяснимо. Температурные условия предшествующего года, как мы отмечали, влияют на выживаемость лишь молодых птиц. У птиц с достаточно выраженной привязанностью к местам гнездования вернувшиеся взрослые птицы ограничивают возможность молодых загнеститься в данном месте только в том случае, когда площадь удобных местообитаний не велика. На больших площадях, где места хватает всем, подобные различия между «консервативными и неконсервативными»

видами нивелируются. И у них становится выраженной связь численности с погодными условиями.

К этой же группе, видимо, следует отнести также камышовую овсянку и белую трясогузку. Оба вида имеют выраженную территориальную привязанность – высокую степень возврата взрослых на места прежнего гнездования (Рябицев, 1993). В то же время это сравнительно малочисленные виды на площадке «Войкар», поэтому связь с численностью предыдущего года у них не столь отчетлива, как у других, более многочисленных птиц с выраженным территориальным консерватизмом. У камышовой овсянки и белой трясогузки была обнаружена отрицательная корреляция численности с показателем разницы температур первой половины июня и мая (1И–М в табл. 47), у камышовой овсянки – для текущего сезона (рис. 74), у белой трясогузки – как для текущего (рис. 75), так и для предыдущего года. Хотя у последнего вида с каждым отдельным показателем связь была незначительная, но суммарный эффект оказался значимым.

Т.е., проявилась тенденция, чем теплее май относительно начала июня (низкий показатель 1И–М), тем больше птиц гнезилось, а у белой трясогузки тем успешнее был также итог размножения (больше было молодых). Это объясняется, вероятно, возможностью вселиться дополнительному числу молодых птиц при растянутых сроках весны. Известно, что у подавляющего большинства видов наибольшей активности территориальное поведение достигает на первых этапах формирования населения, после чего агрессивность постепенно снижается, что позволяет позднее прибывшим птицам вселиться даже в очень плотные поселения (Иваницкий, 1981, 1998; Рябицев, 1993). Соответственно, чем более растянут прилет и заселение местообитаний, тем будет больше производителей на одной и той же площади, и тем больше окажется приплод на следующий год.



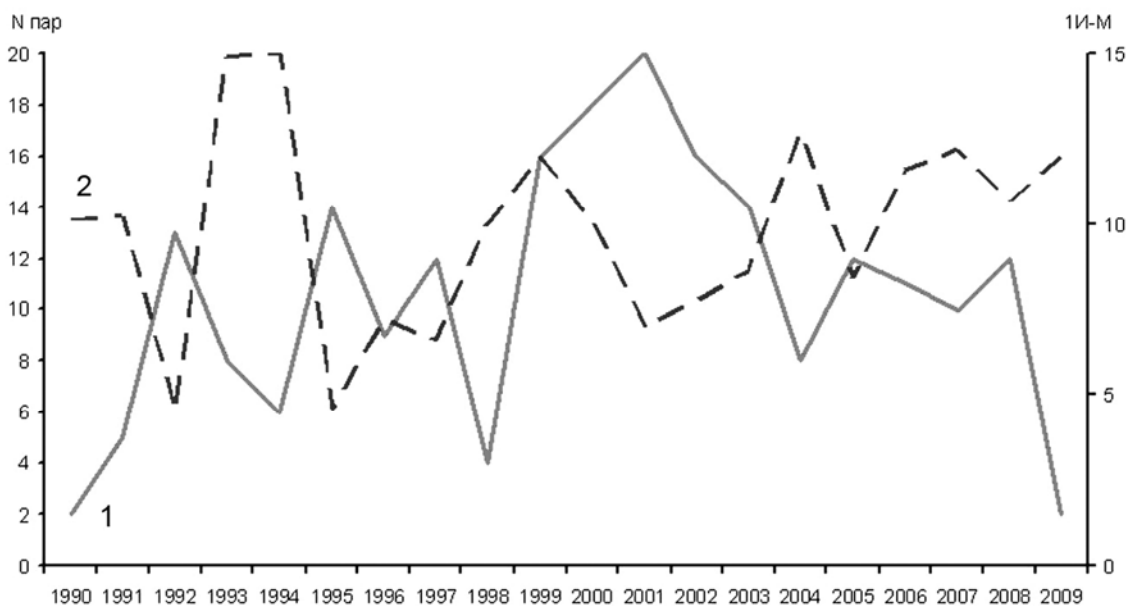


Рисунок 74. Динамика численности камышовой овсянки (1) на площадке «Войкар» и изменение показателя 1И–М (разница между средними температурами первой половины июня и мая в текущий сезон – 2)

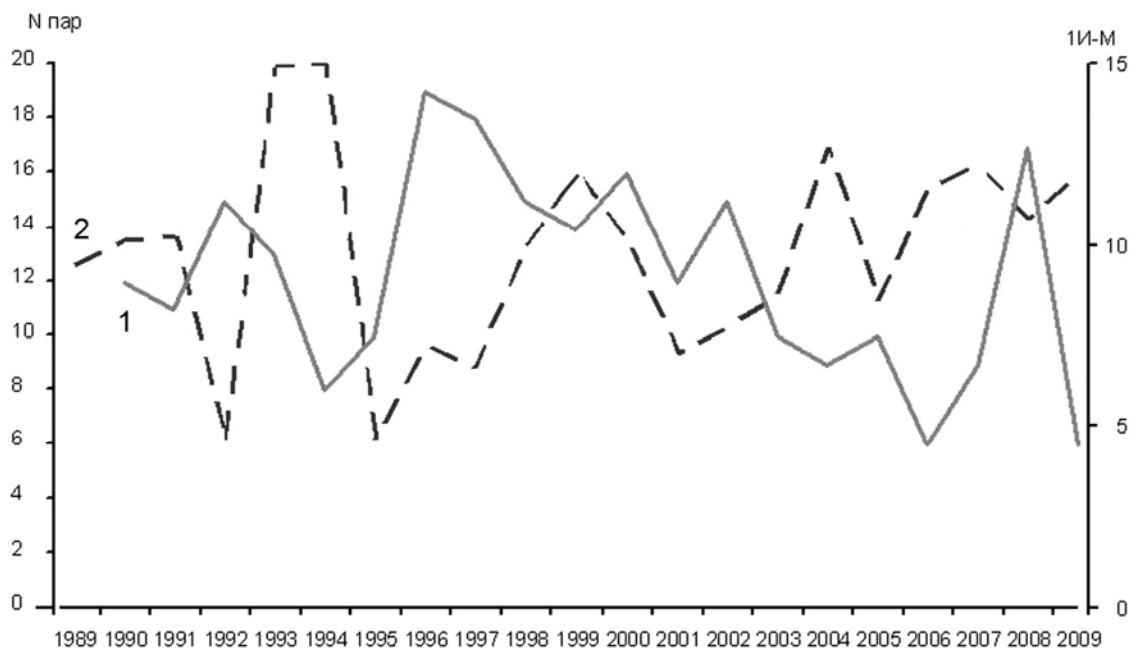


Рисунок 75. Динамика численности белой трясогузки (1) на площадке «Войкар» и изменение показателя 1И–М (разница между средними температурами первой половины июня и мая в текущий сезон – 2)

### 8.2.3. Виды, у которых проявляется связь численности преимущественно с числом производителей предыдущего года

Из рассматриваемых видов в эту группу вошли луговой конек и теньковка. Оба отличаются высокой степенью возврата взрослых на места прежнего гнездования. Поэтому преобладание численности текущего и прошлого года у них проявлялась значительно сильнее, чем влияние погодных условий на выживаемость молодых. Хотя у лугового конька, как и у других многочисленных птиц на площадке, отрицательная связь с погодой начала весны предшествующего года была отчетливо выражена (значения показателя  $T_{1M}$  в табл. 47; рис. 76).

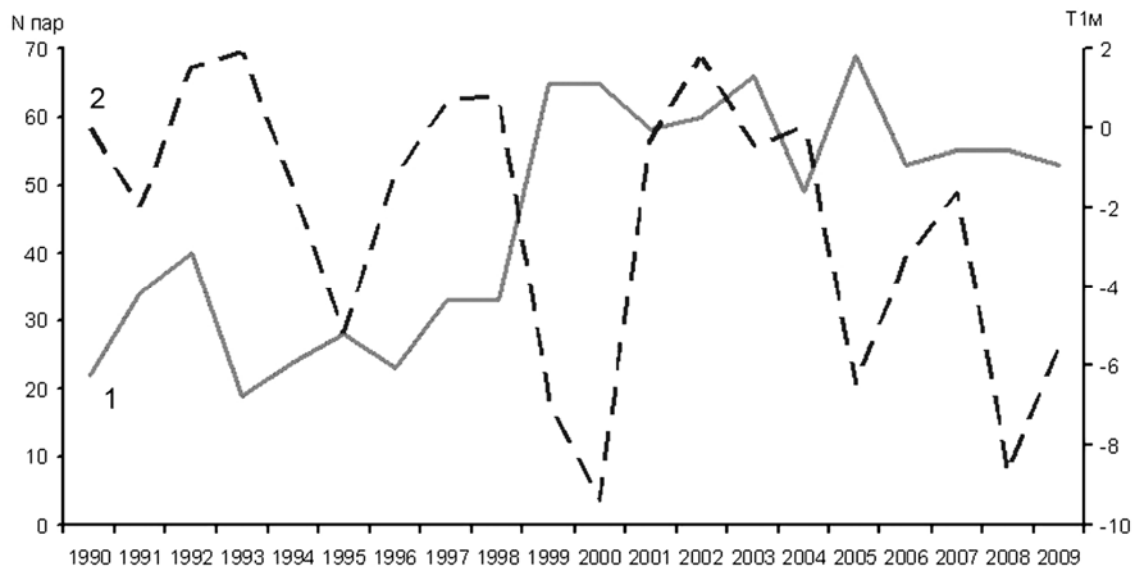


Рисунок 76. Динамика численности лугового конька (1) на площадке «Войкар» и изменение средней температуры первой половины мая предыдущего года (2)

У теньковки значимая связь с погодными условиями не проявлялась в силу, во-первых, относительно небольшой численности вида на площадке, во-вторых, ограниченностью мест обитания (птицы были сосредоточены в пойме). Регулярно возвращающиеся взрослые птицы снижали вероятность вселения молодых на ограниченной площади, и поэтому влияние погоды через количество пополнения проявлялась слабо.

В то же время быстрое заполнение территории (рис. 77) отражалось на коэффициенте корреляции с предшествующей численностью (табл. 47).

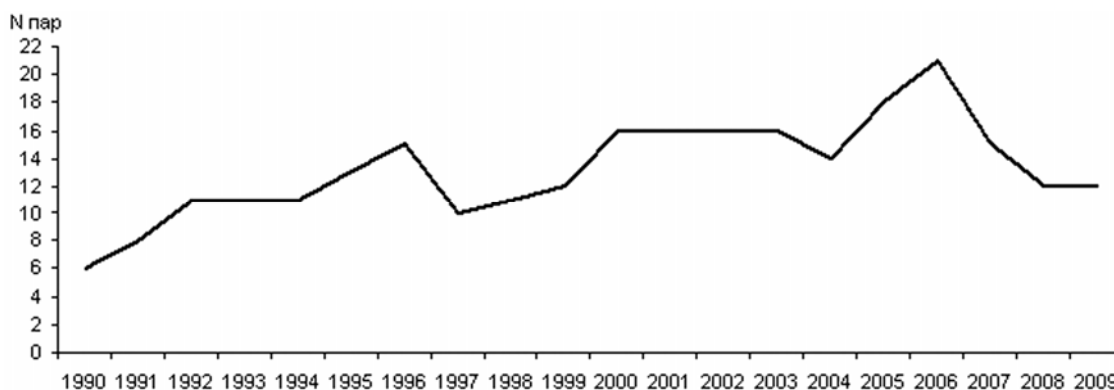


Рисунок 77. Динамика численности теньковки на площадке «Войкар»

#### **8.2.4. Заключительные замечания**

Таким образом, в Субарктике влияние погоды на численность птиц проявляется не время от времени при крайних отклонениях от нормы, а имеет вид довольно тесной и существенной связи. Действие погоды носит опосредованный характер, она влияет на состояние кормовой базы во время выкармливания птенцов и перехода слетков к самостоятельному образу жизни. На то, что это связано именно с выживаемостью молодых, а не с перераспределением взрослых в начале сезона указывают высокие значения связи с показателями предыдущего года и отсутствие ее с показателями текущего года.

Птицы северных широт не имеют возможности четко подстраиваться к кормовой обстановке. Во время прилета они сталкиваются с уже сложившимися фенологическими обстоятельствами. После откладки яиц все последующие фазы гнездового цикла строго запрограммированы и имеют жесткие сроки, тогда как развитие пойкилотермных членистоногих в значительной степени определяется конкретным ходом температуры окружающей среды. Несовпадение птенцового периода и перехода слетков к самостоятельному питанию со временем оптимальных кормовых условий приводит к снижению выживаемости молодых и в итоге к сокращению

пополнения населения на следующий год. Наиболее благоприятная ситуация складывается когда погодная обстановка и соответствующие ей фенологические процессы имеют типичный для северных широт характер: холодная весна с последующим потеплением. Высокая весенняя температура способствует более раннему развитию насекомых и соответственно создает неблагоприятную кормовую обстановку для птенцов и слетков, т.к. птицы в этом случае запаздывают. При этом виды с высоким и низким уровнем территориального консерватизма оказываются в равных условиях. Исключение составила только белая трясогузка, у которой теплая весна способствовала увеличению числа молодых на следующий год, по всей видимости, за счет увеличения числа производителей, число которых при растянутых сроках формирования населения увеличивается.

У очень лабильных видов влияние весенней погоды предшествующего сезона (обеспечивающей размер пополнения) также проявляется, но в несколько меньшей степени, вероятно за счет большой мобильности населения. В отдельные годы при особо благоприятных обстоятельствах (например, при урожае семян ели) за счет перераспределения особей по ареалу локальная численность может увеличиваться в несколько раз.

У видов с высокой степенью территориальной привязанности, имеющих небольшую численность и ограниченные места обитания, влияние погоды предыдущего года на локальную численность также проявляется слабее, в силу большой доли возвращающихся взрослых птиц.

## 9. ДИНАМИКА СРОКОВ ПРИЛЕТА И ГНЕЗДОВАНИЯ ПТИЦ В СЕВЕРНЫХ ШИРОТАХ: СВЯЗЬ С ПОГОДОЙ

Сроки прилета являются начальным моментом формирования населения птиц. Как было отмечено в предыдущей главе, от них и сроков гнездования зависит насколько точно совпадут птенцовый и послегнездовой периоды с оптимальной кормовой обстановкой, от чего, в конечном счете, зависит численность гнездового населения. Даты прилета объясняют большую часть вариации сроков и успеха размножения также у ряда неворобьиных птиц (Nilsson et al., 1998; Blums et al., 2002; Timing of current ..., 2002). Поэтому на наш взгляд выяснение причин динамики времени прилета имеет очень важное значение при изучении принципов организации населения птиц.

Ярко выраженная сезонность гнездования птиц невольно заставляет исследователей связывать географические и ежегодные вариации сроков прилета и яйцекладки с изменениями в ходе весенних процессов. В свое время даже обсуждалось соответствие широтного градиента времени прилета и гнездования «универсальному биоклиматическому закону», известному больше как правило Гопкинса: среднее запаздывание природных явлений с продвижением на север составляет около 4 суток на один градус широты. При этом, правда, всегда отмечают частное и ограниченное применение данного правила к датам размножения птиц (например, Данилов, 1966; Рыжановский, Рябицев, 1981; Зимин, 1988).

В свое время Н.А. Гладков (1937) указывал, что сроки прилета и гнездования, с одной стороны, и такие фенологические явления, как вскрытие рек, сход снежного покрова или начало вегетации растений, это явления разного уровня и между ними отсутствует тесная связь. Не было найдено ее и с погодными условиями у многих видов на среднетаежном Енисее (Сыроечковский и др., 1987).

Тем не менее, определенная связь, сроков прилета с весенней погодой, несомненно, существует. Об этом свидетельствуют

непосредственные наблюдения. В высоких широтах, на Среднем и Северном Ямале, у некоторых воробьиных была обнаружена тесная корреляция сроков начала гнездования с весенними фенологическими процессами, в частности с датой ледохода, и сделан вывод о зависимости начала гнездования от времени наступления весны (Рябицев и др., 1999). Тесную связь прилета с движением воздушных масс и типом атмосферной циркуляции отмечал Л.Е. Динесман (1954) у кряквы (*Anas platyrhynchos*) и грача (*Corvus frugilegus*). Есть и такое мнение, что ежегодные вариации сроков размножения связаны с наличием видоспецифичных температурных порогов начала яйцекладки (Haartman, 1954; Болотников и др., 1973; Хохлова и др., 1983).

Наблюдения во время миграции на Куршской косе показали, чем выше температура в весенние месяцы, тем в более ранние даты происходил пролет и гнездование птиц (Влияние ..., 2001; Sokolov, 2001). В результате в теплые 1960-1980-е гг. происходило смещение средних сроков миграции и размножения на более раннее время, а в холодные 1970-1990-е гг. – на более позднее.

Зависимость сроков прилета от погоды проявляется в известном правиле – птицы, прилетающие в конце весны, когда вероятность столкнуться с неблагоприятной погодой существенно ниже, имеют более стабильные даты появления, чем виды, прилетающие рано (Долгошов, 1959; Гуреев, 1979; Сыроечковский и др., 1987; Mason, 1995; Sokolov et al., 1998; Tryjanowski et al., 2002). Однако, это правило имеет ограниченное распространение: действует не у всех групп птиц и работает только в тех местах, где погодные условия у рано и поздно прилетающих видов заметно различаются (Golovatin, Paskhalny, 2003).

Данные из самых разных областей Европы и Сибири показывают неоднозначные изменения в сроках прилета за последние несколько десятков лет. У некоторых европейских птиц было отмечено смещение дат прилета и размножения на более ранние сроки, что связывают с потеплением климата (Forchhammer et al., 1998; Loxton & Sparks, 1999;

Sparks & Mason, 2001; Zalakevicius & Zalakeviciute, 2001; Sparks & Loxton, 2002; Askeyev et al., 2002), у других видов этого не произошло (Sanz et al., 2003). В Лапландском заповеднике за период с 1931 г. у 8 из 20 видов был выявлен статистически значимый тренд более раннего прилета, еще у 5 он был недостоверным. При этом у 14 видов существовала значимая отрицательная корреляция сроков прилета со средней температурой одного из весенних месяцев. У 3 видов прилет стал более поздним (Gilyazov & Sparks, 2002). В Воронежском заповеднике (наблюдения с 1932 г.) у рано прилетающих птиц не было обнаружено сдвигов сроков прилета, у поздно прилетающих – небольшие, но статистически значимые (Венгеров и др., 2001). Анализ феноиндикации в Европейской части России говорит об отсутствии корреляций изменения сроков начала сезонных явлений у птиц с наблюдаемым потеплением климата (Минин, Гутников, 2000). В лесной и лесостепной зонах Восточной Европы ближние мигранты значительно превосходили дальних по наличию достоверных корреляций со сроками зацветания растений (Фесенко, 2005). Изучение сроков появления птиц в Подмоскowie показало, что за последние 100 лет не произошло видимых изменений дат прилета (Гаврилов и др., 2006). Из 88 видов Баргузинского заповедника (наблюдения с 1939 г.) 39% стали прилетать существенно раньше, 23% – позже, у 38% изменения отсутствовали (Ананин, 2002). В Нижнем Приобье за 30-летний период (1970-2002) у 8 из 12 обычных и многочисленных видов отмечен достоверный сдвиг сроков прилета на более раннее время (Пасхальный, 2002). Это были широко распространенные виды, основной ареал которых лежит в лесотундре или южнее. Тундровые птицы прилетали в прежние и даже более поздние сроки.

На наш взгляд при выяснении причин динамики сроков прилета необходимо учитывать особенности физиологического развития гонад у мигрирующих птиц. В первую очередь, то, что это, по большей части – эндогенный процесс, в котором стимулирующим и контролирующим фактором является длительность освещения (Дольник, 1975). В этом плане

время прилета запрограммировано и птицы появляются в районе гнездования не раньше определенного срока, независимо от хода весенних процессов. Конкретная дата их появления корректируется на месте и зависит от времени наступления благоприятных погодных условий в это время. Вариации погоды вызывают ежегодные колебания сроков прилета и гнездования. Чтобы проверить это предположение, мы провели анализ динамики сроков прилета птиц в Нижнем Приобье – на стационаре «Войкар» и в окрестностях г. Лабытнанги. Сведения о датах прилета в г. Лабытнанги были любезно предоставлены С.П. Пасхальным, частично взяты из опубликованных материалов (Рыжановский, Рябицев, 1981; Данилов и др., 1984; Рябицев и др., 1999; Рыжановский, 2001; Пасхальный, 2002; Golovatin & Paskhalny, 2003; Пасхальный, Головатин, 2007; Головатин, Пасхальный, 2008).

### **9.1. Методические особенности**

Фиксировали даты прилета всех видов за период: на стационаре «Войкар» –1987-2008, на стационаре «Лабытнанги» – 1982-2004 гг. Однако для подробного анализа использовали только данные, относящиеся к многочисленным и обычным видам, вероятность обнаружения которых была достаточно велика.

За время прилета у большинства воробьиных и куликов принимали дату первой песни. Это были виды, которые обычно начинают петь в день прилета или спустя 2-3 дня. Появление других видов регистрировали по позывкам или визуально. Это птицы, у которых песенная активность либо отсутствует (утки, чайки, крачки), либо не выражена (например, рябинник *Turdus pilaris*, белая *Motacilla alba* и желтая трясогузки *M. flava*), либо начинается более чем через 4-5 дней после прилета (например, тростниковая овсянка *Emberiza schoeniclus*). В тех случаях, когда не удавалось точно установить время прилета (пропуски наблюдений по каким-либо причинам), для таких видов данные по отдельным годам не использовали при анализе. Если число таких пропусков накапливалось



(сведений по срокам прилета было меньше, чем за 8 лет), такие виды исключали из рассмотрения.

За начало гнездования принимали дату откладывания первого яйца. Ее определяли либо по находкам гнезд в период яйцекладки, либо из обратных расчетов при нахождении гнезд с птенцами или слетков. При расчетах мы исходили из библиографических сведений о времени насиживания, нахождения птенцов в гнезде и характере их роста, учитывали, что самки большинства видов откладывают в день по одному яйцу.

Для анализа хода суточных температур использовали сведения о температуре воздуха по метеостанции Салехард за 1987-2009 гг. (WMO #233300, 66°31' N, 66°36' E, 35 м н.у.м.). Использование данных только из одного (центрального) пункта вполне оправданно, т.к. сравнение рядов инструментальных климатических наблюдений, полученных на разных метеорологических станциях севера Западной Сибири, показывает очень высокую степень сходства (Шиятов, Мазепа, 1995). Различия касаются лишь средних многолетних характеристик.

## **9.2. Изменчивость сроков прилета**

Сроки прилета птиц представлены в приложении 30. Анализ их вариабельности показывает, что амплитуда изменений достаточно велика и составляет у разных видов от 21 до 48 дней. Однако крайние точки в рядах дат представляют собой единичные случаи уклонений от вполне определенного и гораздо более узкого периода прилета. Судя по величине стандартного отклонения, разброс сроков прилета у подавляющего числа видов (на стационаре «Войкар» – 89,1, «Лабытнанги» – 71,9%) укладывается в двухнедельный промежуток. Сравнительно высокие значения стандартного отклонения наблюдаются у видов, либо малочисленных, либо малозаметных, т.е. обнаружение которых затруднено. Другими словами высокая «изменчивость» сроков появления этих птиц, по

всей видимости, определяется значительным элементом случайности при встрече их в первые дни после прилета.

Какой-либо тенденции уменьшения изменчивости дат прилета у поздно прилетающих видов не было обнаружено (рис. 78). В слабом виде она проявляется лишь у уток и воробьиных (рис. 79-81).

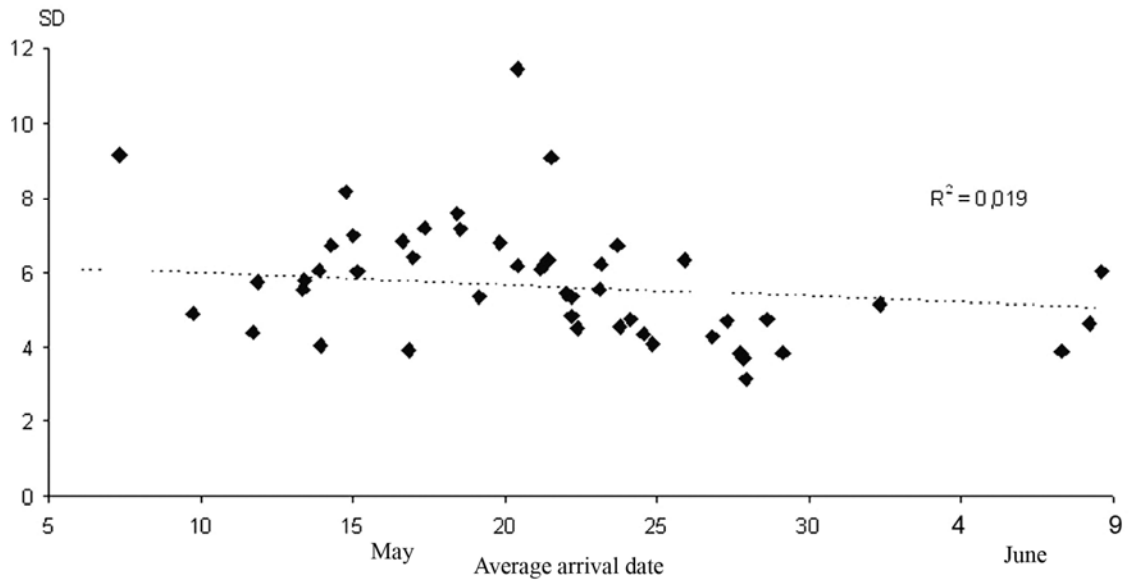


Рисунок 78. Стандартное отклонение (SD) даты прилета в зависимости от средней даты появления птиц на стационаре «Войкар»

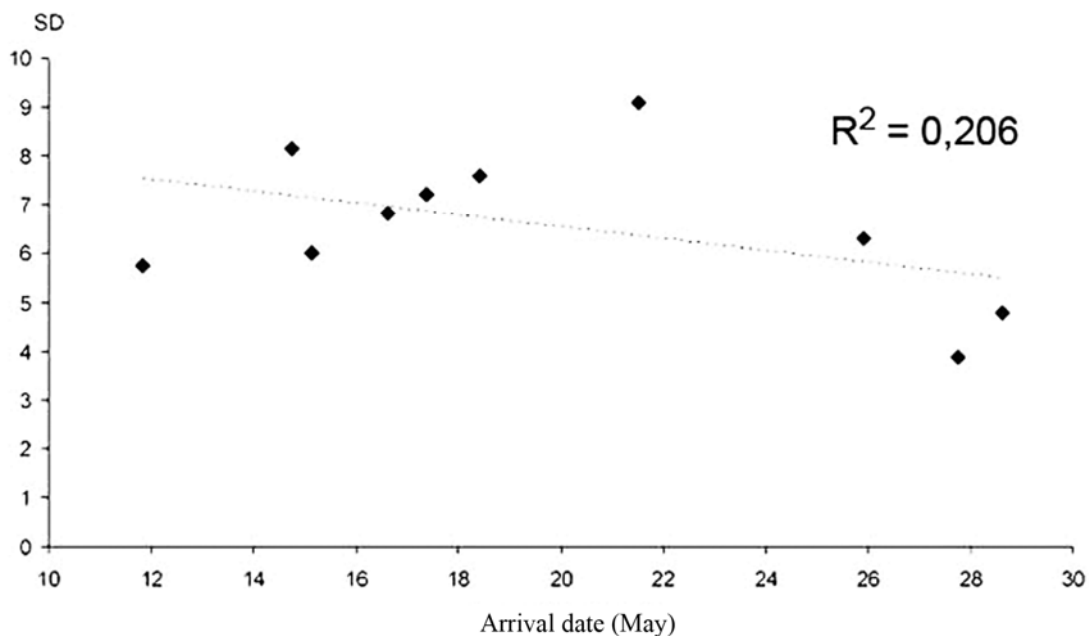


Рисунок 79. Стандартное отклонение даты прилета уток в зависимости от времени их появления на стационаре «Войкар»

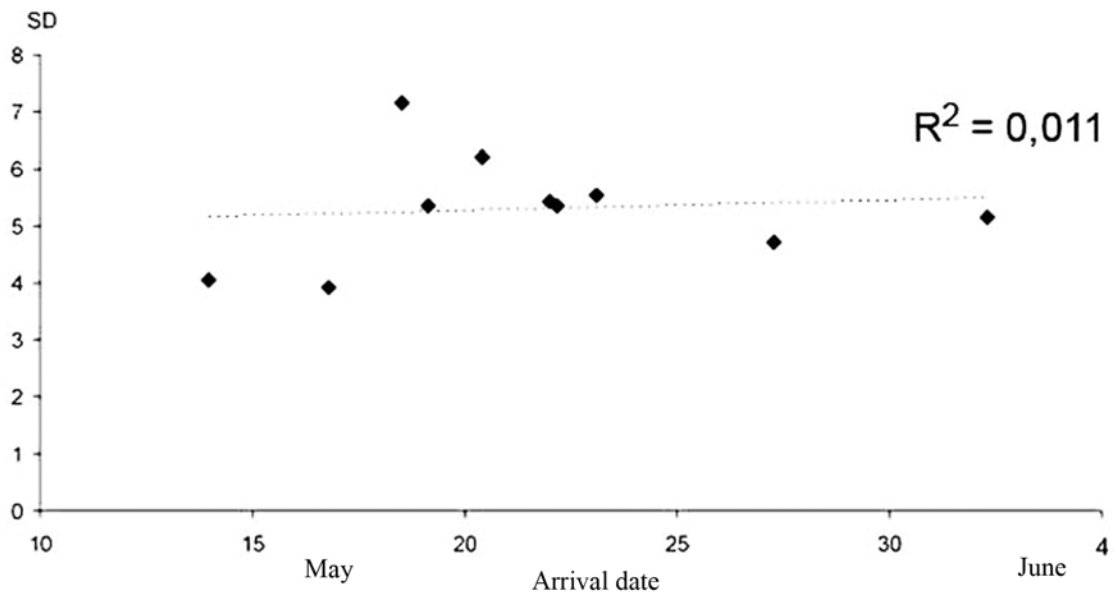


Рисунок 80. Стандартное отклонение даты прилета куликов в зависимости от времени их появления на стационаре «Войкар»

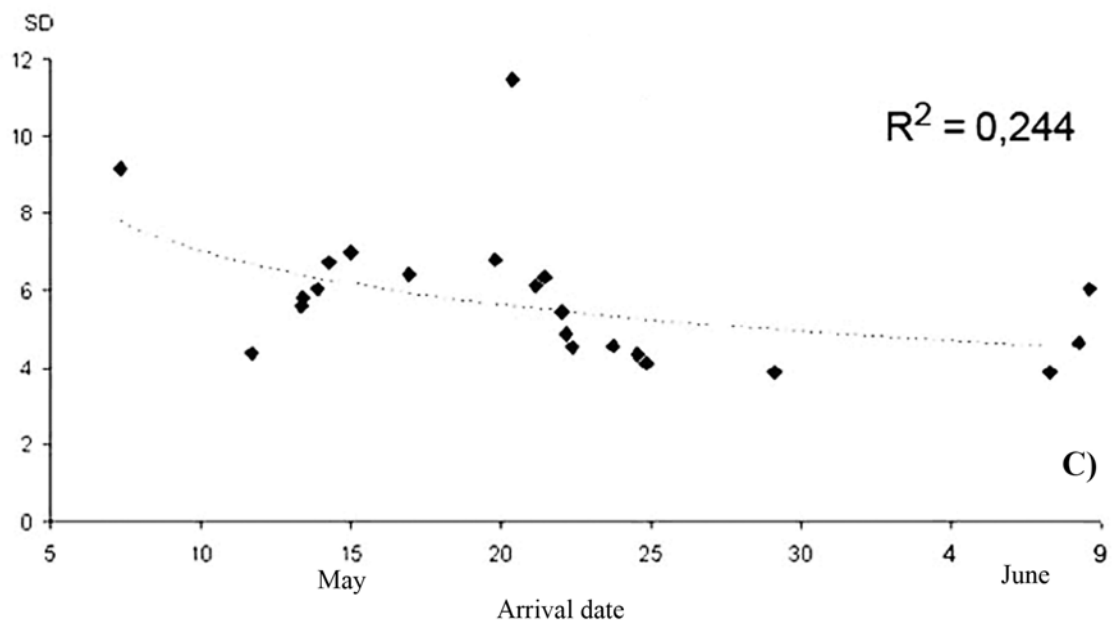


Рисунок 81. Стандартное отклонение даты прилета воробьиных в зависимости от времени их появления на стационаре «Войкар»

### 9.3. Сроки прилета и ход весенних процессов

Сравнивая даты прилета с некоторыми показателями, характеризующими ход весенних процессов, мы обнаружили у ряда птиц связь со средней температурой в период, предшествующий их обычному появлению, т.е. в ту или иную декаду мая (табл. 48). Это были преимущественно виды, средняя дата прилета которых приходится на первую и вторую декаду мая. У прилетающих позднее связь с температурой практически отсутствовала. Исключение составили только хохлатая чернеть и обыкновенная кукушка.

Значения температуры воздуха незадолго до обычного появления птиц в какой-то мере отражают условия миграции, т.к. синоптические процессы, как правило, затрагивают обширные территории. Поэтому мы наблюдаем высокую корреляцию между датами прилета и средней температурой в соответствующую декаду.

Однако, у подавляющего большинства видов значительно выше была связь с датой ледохода. Наиболее высокой она была у видов, прилетающих в первые две декады мая, особенно у водоплавающих и околоводных птиц.

Дата вскрытия рек является своеобразным интегральным показателем, отражающим развитие начальных весенних процессов. Поэтому неудивительно, что время прилета имеет высокую корреляцию с ней. Особенно у тех видов, для существования которых важно наличие открытой воды на реке (например, утки, чайковые и некоторые кулики). У птиц, не связанных образом жизни с водой, но прилет которых приходится на время, когда обычно происходит снеготаяние, появление проталин и другие весенние явления, мы имеем дело с простым совпадением. Птицы, прилетающие позднее, уже не показывают столь высокой корреляции с датой ледохода.

Таблица 48 – Коэффициенты корреляции (r) сроков прилета птиц на стационаре «Войкар» со средней температурой в декады мая и датой ледохода.

Примечание: \* - уровень значимости  $p \leq 0,05$ ; \*\* - уровень значимости  $p \leq 0,01$

Вид	Средняя температура в декады				Дата ледохода
	май			июнь	
	1	2	3	1	
Сизая чайка	-0,61**	-0,04	-0,03	0,02	0,62**
Гоголь	-0,58**	-0,25	-0,27	-0,27	0,70**
Белая трясогузка	-0,77**	-0,45*	-0,40	-0,22	0,77**
Рябинник	-0,58**	-0,27	-0,26	-0,11	0,70**
Белобровик	-0,76**	-0,47*	-0,46*	-0,23	0,79**
Камышовая овсянка	-0,71**	-0,34	-0,27	-0,26	0,78**
Луговой конек	-0,68**	-0,45*	-0,40	-0,22	0,76**
Большой улит	-0,68**	-0,47*	-0,49*	-0,23	0,90**
Шилохвость	-0,49*	-0,52*	-0,50*	-0,10	0,90**
Свистунок	-0,56*	-0,53*	-0,54*	-0,14	0,91**
Связь	-0,53*	-0,50*	-0,52*	-0,17	0,95**
Вьюрок	-0,58**	-0,48*	-0,48*	-0,25	0,88**
Средний кроншнеп	-0,39	-0,54*	-0,41	-0,20	0,74**
Луток	-0,58*	-0,32	-0,38	-0,03	0,89**
Обыкновенный бекас	-0,62**	-0,63**	-0,65**	-0,36	0,89**
Фифи	-0,57**	-0,77**	-0,71**	-0,45*	0,78**
Малый веретенник	-0,34	-0,32	-0,37	-0,00	0,78**
Длинноносый крохаль	-0,45	-0,63**	-0,59*	-0,31	0,86**
Желтая трясогузка	-0,24	-0,52*	-0,41	0,20	0,53*
Теньковка	-0,30	-0,56**	-0,43	-0,26	0,71**
Большой веретенник	-0,29	-0,69**	-0,70**	-0,36	0,74**
Перевозчик	-0,50	-0,67**	-0,46	0,07	0,75**
Гагары	-0,37	-0,40	-0,52*	-0,42	0,59**
Озерная чайка	-0,17	-0,07	-0,23	-0,03	0,58*
Весничка	-0,13	-0,17	-0,11	-0,15	0,49*
Овсянка-крошка	-0,18	-0,33	-0,26	-0,09	0,54*
Варакушка	-0,14	-0,31	-0,34	0,01	0,56**
Хохлатая черныш	-0,37	-0,45*	-0,42	-0,22	0,65**
Полярная крачка	-0,09	-0,21	-0,39	-0,04	0,33
Мордунка	-0,18	-0,09	-0,31	-0,07	0,54*
Обыкновенная кукушка	0,37	-0,66**	-0,44*	-0,53*	-0,14
Синьга	-0,23	-0,20	-0,33	-0,07	0,66**
Морянка	-0,29	-0,18	-0,10	0,02	0,24
Азиатский бекас	-0,35	-0,14	-0,19	-0,24	0,29
Таловка	-0,28	-0,11	-0,03	-0,33	0,23

С температурой в день прилета значимая корреляция была только у желтой трясогузки ( $r = -0,58$ ,  $p=0,01$ ) и морянки ( $r = 0,65$ ,  $p=0,01$ ). У всех остальных она отсутствовала. И это неудивительно, т.к. теплая погода, с которой связано появление птиц, может сопровождаться как относительно

высокими температурами, так и небольшими. Кроме того, предшествующие холода могут привести к тому, что прилет придется не на пик потепления, а на его окончание. Поэтому тесную связь между датой появления и температурой в этот день ожидать не приходится.

Положительная корреляция времени прилета морянки с температурой в день прилета может показаться парадоксальной, т.к. чем теплее, тем птицы должны прилетать раньше, а у морянки – наоборот (рис. 82).

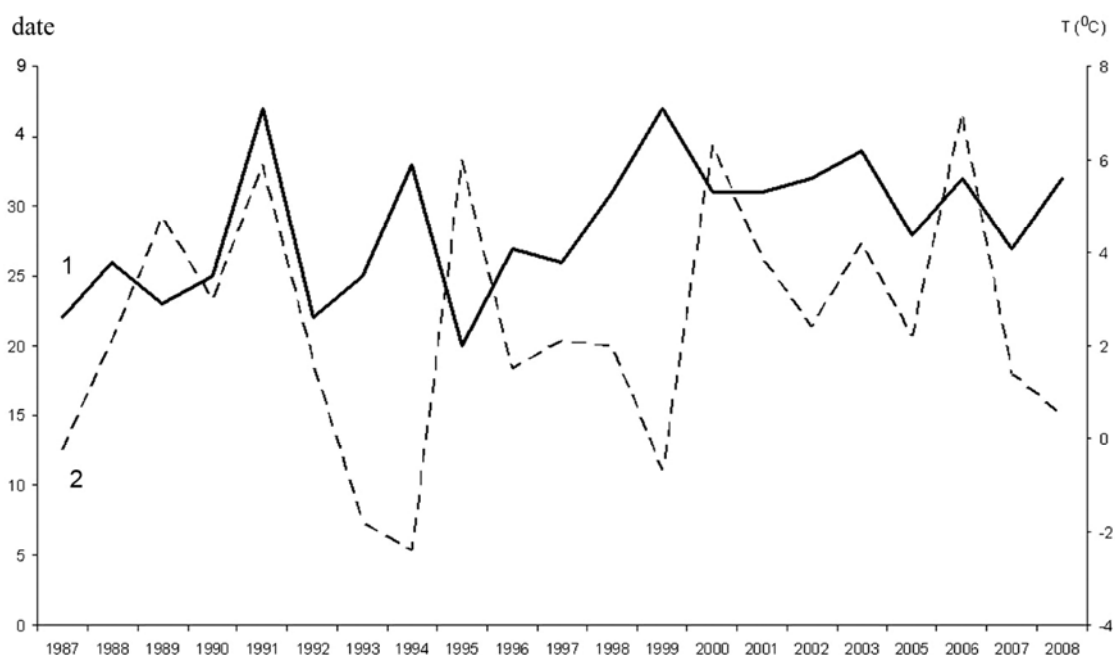


Рисунок 82. Даты прилета морянки (1) на стационаре «Войкар» и средняя температура воздуха во вторую половину мая (2) в разные годы

Это объясняется следующей ее особенностью. Основная масса этих уток, как известно, летит весной вдоль побережья северных морей с мест зимовок в Европе (Cramp et al., 1977), т.е. с запада на восток, а не с юга на север, как большинство видов. В обычную весну, когда температура воздуха во второй половине мая невелика, большинство озер на севере (в основных местах гнездования) еще не освобождаются ото льда. Морянки задерживаются в южной части ареала и появляются на стационаре «Войкар» в ранние сроки. В холодные весны (например, 1994 и 1999 гг.) прилет птиц, как и следует ожидать, задерживается. Но в годы, когда

потепление происходит в конце мая (например, 1991 и 2006 гг.) или когда весна оказывается очень теплой (2000 г.) птицы устремляются на север, а на южной периферии ареала появляются с большим опозданием. В результате складывается впечатление, что дата прилета морянки напрямую зависит от температуры в день прилета.

#### **9.4. Сроки прилета и погодная обстановка**

В силу того, что синоптические процессы, как правило, затрагивают обширные территории, условия миграции птиц может отражать кривая изменения хода дневных температур. Рассматривая ее в определенный период вероятного появления того или иного вида, можно найти связь между наличием благоприятной погоды и временем появления птиц. Предполагая, что в силу эндогенных механизмов регуляции начала и времени миграции, птицы не могут прилететь раньше определенного срока, их появление должно приходиться на одно из ближайших потеплений после самой ранней даты прилета. Причем если перед этим была очень холодная погода, время прилета сдвинется либо на конец первого сильного потепления, либо на второе в череде небольших периодов теплой погоды. Если же температура была относительно высокая, птицы появятся достаточно скоро – при ближайшем наступлении тепла. Так как и конечные сроки прилета ограничены в силу физиологических причин, то при длительных холодах, когда птицы сильно запаздывают, они также могут появиться при любой относительно подходящей ситуации – при первом потеплении.

На основе этих несложных предположений мы, используя кривые хода температур (приложение 31), рассчитали ожидаемые даты прилета и сравнили их с реальными с помощью критерия  $\chi^2$  (приложение 32). Водоплавающих птиц не рассматривали, т.к. их появление определяется наличием открытой воды (промоин, заберегов). При расчете ожидаемых дат обращали внимание на средние, а также на максимальные и минимальные суточные температуры.

Например, самое раннее появление белой трясогузки приходится на 5 мая (приложение 30). После этого срока прилет птиц связан с общей тенденцией перехода дневных температур через  $0^{\circ}$  и ближайшим потеплением до  $+5^{\circ}\text{C}$ . Так в 1991 г. первый небольшой период теплой погоды пришелся на первые числа мая (рис. 83). После 6 числа началось похолодание. Расчетная дата прилета вида связана с очередным теплом 11 мая. Однако реально белая трясогузка появилась несколько раньше – в конце первого потепления (8 мая).

Аналогичным образом появление желтой трясогузки связано с прохождением теплых воздушных масс при дневной температуре выше  $+5^{\circ}\text{C}$  в период после 13 мая (самой ранней даты прилета). В 1991 г. начало мая было теплым, но сразу после 13 числа произошел возврат холодов с понижением температуры до  $-5^{\circ}\text{C}$  (рис. 83). Следующее потепление (после 20 мая) было бурным. Расчетное время прилета желтой трясогузки в срок перехода средней температуры через  $+5^{\circ}\text{C}$  – 22 мая, что совпало с реальной датой прилета вида.

Еще один пример. Обыкновенная кукушка появляется после 21 мая. В 1991 г. этому времени предшествовало уже упомянутое похолодание. Ожидаемое время прилета – на волне теплой погоды 25 мая, что совпало с реальной датой прилета.

Примеры можно было бы продолжить, но и этих, на наш взгляд, достаточно, чтобы говорить о выраженной связи сроков прилета с синоптической ситуацией в период вероятного появления птиц. У всех рассматриваемых видов реальные даты прилета и расчетные оказались очень близки (приложение 32). Только в отдельные годы они несколько отличались у рябинника, белобровика и вьюрка (на уровне  $p \approx 0,1$ ).



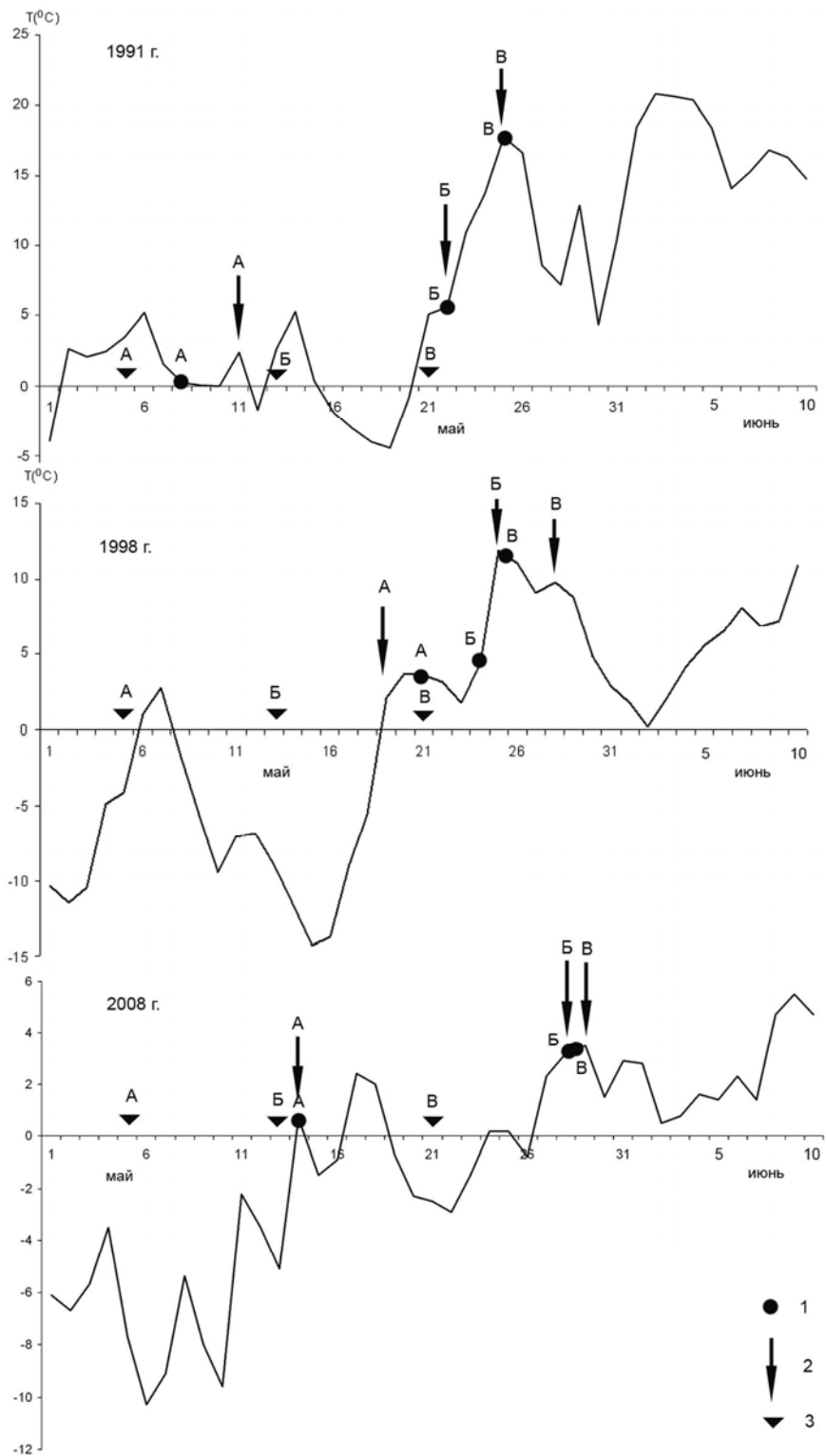


Рисунок 83. Примеры действительной и ожидаемой дат прилета птиц (А – белой трясогузки, В – желтой трясогузки, С – обыкновенной кукушки) на стационаре «Войкар» на фоне кривых изменения весенних среднесуточных температур воздуха. Даты прилета: 1 – действительная, 2 – ожидаемая, 3 – самая ранняя.

Значительное совпадение реальных дат прилета с расчетными говорит о том, что положения, которые легли в основу вычислений, соответствуют действительности. То есть, во-первых, птицы прилетают к району гнездования не ранее определенного срока, характерного для каждого вида. В этом плане время их появления запрограммировано. Это связано с тем, что на первом этапе развития гонад фотопериод является пусковым и единственным контролирующим фактором (Дольник, 1975). Напомним, что процесс подготовки к размножению начинается на местах зимовки при длительности освещения, специфичной для каждого вида и даже популяции, и продолжается один или нескольких месяцев. За это время птицы совершают перемещение к местам гнездования. Причем появление взрослых птиц (старше одного года) в определенных географических пунктах на путях пролета отличается удивительным постоянством. О чем свидетельствуют повторные поимки окольцованных особей (Паевский, 1972). Второй этап развития гонад контролируется многими факторами и происходит обычно с большей скоростью, чем кажется из фотопериодических расчетов. Он протекает на местах гнездования или в непосредственной близости от них.

Во-вторых, появление птиц на местах гнездования после запрограммированного срока определяется местными погодными условиями. В хорошую погоду миграция проходит беспрепятственно, и прилет происходит в самые ранние сроки. В плохую погоду птицы, не долетев до конечного пункта, приостанавливаются, при сильных похолоданиях могут отлетать обратно, несколько южнее (характерная для Субарктики возвратная миграция). Чем сильнее холода, тем позднее при последующем потеплении появляются птицы. Однако если похолодания затягиваются чрезмерно, непрекращающийся рост гонад вынуждает птиц либо гнездиться на местах остановок, что хорошо известно для Субарктики (Леонович, Успенский, 1965; Данилов, 1966; Рябицев, 1993), либо «прорываться» на места гнездования при малейшем улучшении погоды. Соответственно, и прилет их приходится на начало потепления. Понятно,

что резкий и сильный рост температур также вызывает скорое появление птиц.

### 9.5. Весеннее заполнение области гнездования

Мы сравнили сроки появления птиц в различных пунктах, удаленных друг от друга на расстояние около 140 км – стационары «Войкар» и «Лабытнанги». Использовали только те виды, у которых было не менее 8 парных сравнений в обеих точках, чтобы была возможность определить достоверно значимый характер заполнения области гнездования (по критерию знаков).

Основные пути миграции большинства видов проходят вдоль Оби. Поэтому в первую очередь птицы появляются у реки и в прилегающих районах, и лишь затем на удалении от нее. При этом в зависимости от синоптической ситуации может быть несколько сценариев событий. Типичный вариант заполнения области гнездования, при котором птицы появляются сначала на юге, а затем, с опозданием, на севере, возникает тогда, когда холодный фронт сдерживает пролет (А – на рис. 84). Сильное потепление накануне обычного времени прилета также может вызвать аналогичный характер заполнения (например, в 1989 г. у веснички и в 1997 г. у вьюрка)(приложения 31, 32).

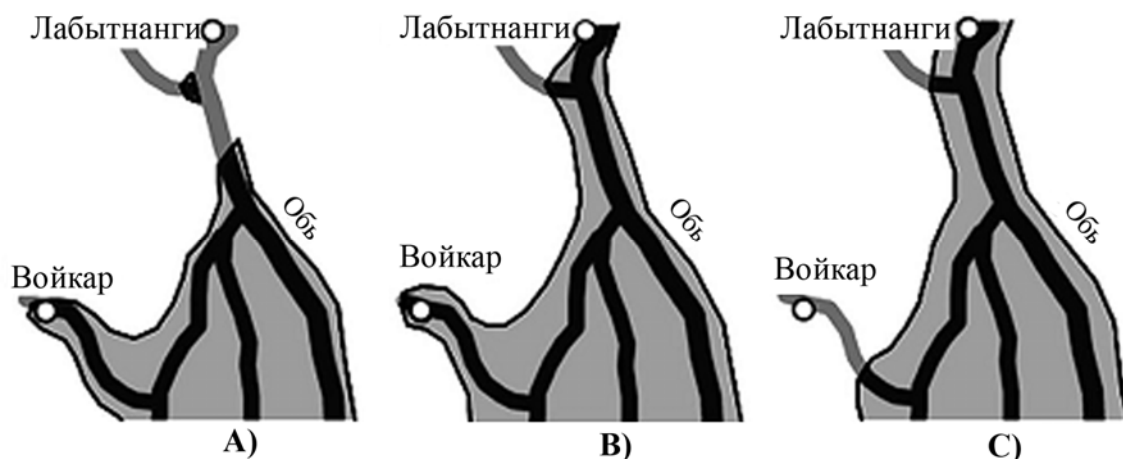


Рисунок 84. Схематическое изображение различных вариантов заполнения области гнездования

При сильном, устойчивом потеплении после холодов пролет имеет, как правило, интенсивный характер. Птицы глубоко проникают на север по долине Оби и одновременно на юге в сторону от нее (В – на рис. 84). Заполнение территории часто оказывается синхронным (с разницей в 1 день).

Когда потепление сопровождается незначительными положительными температурами (около  $+5^{\circ}\text{C}$ ), носит неустойчивый характер или сменяется похолоданием, птицы успевают прилететь только в районы, прилегающие непосредственно к Оби. И лишь спустя несколько дней появляются в стороне от нее. В этом случае мы наблюдаем инверсию сроков прилета – птицы появляются вначале в северном пункте, а затем в южном (С – на рис. 84). Например, у веснички такая ситуация была в 1988, 1992 и 1997 гг., у вьюрка – в 1987, 1988 и 1999 гг. (приложения 31, 32).

В соответствии с преобладанием того или иного сценария рассматриваемые виды отличаются характером заполнения области гнездования. Выраженное типичное заполнение (сначала юг – потом север) имеют фифи, луговой конек, белобровик (табл. 49). У них инверсия прилета либо отсутствовала, либо была в пределах случайных отклонений (по критерию знаков при  $p \leq 0,05$ ). Вторая группа птиц представляет собой некоторый переходный вариант. Наряду с типичной ситуацией прилета много случаев, когда птицы одновременно появляются и на юге, и на севере. Примерами служат сизая чайка, весничка, варакушка. Третья группа – это виды с преимущественно синхронным характером заполнения области гнездования (например, белая трясогузка), при этом у некоторых часто случается инверсия прилета (например, овсянка-крошка). Наконец, четвертая группа – это птицы с невыраженной тенденцией. У них часто бывает как типичная ситуация (сначала появляются на юге), так и инверсия (сначала на севере). Сюда относятся вьюрок, рябинник, камышовая овсянка, озерная чайка.

Надо отметить, что независимо от того, какой характер прилета преобладает, инверсия случается почти у всех видов (за исключением

белобровика). Причем она может быть значительной. Так, сизая чайка появилась в Лабытнангах в 1991 г. на 10 дней раньше, чем на Войкаре, весничка в 1992 г. – на 14 дней, вьюрок в 1999 г. – на 18 дней.

Таблица 49 – Характер прилета птиц на траверсе юг-север (стационары «Войкар» и «Лабытнанги»)

Вид	Запаздывание на севере (n случаев)	Синхронный прилет (n случаев)	Инверсия (n случаев)	N общее
Белобровик	12	2	0	14
Фифи	11	2	1	14
Луговой конек	11	1	3	15
Сизая чайка	5	5	3	13
Весничка	5	6	3	14
Варакушка	4	6	1	11
Белая трясогузка	1	11	4	16
Овсянка-крошка	1	6	4	11
Вьюрок	8	1	3	12
Рябинник	6	1	4	11
Камышовая овсянка	6	1	4	11
Озерная чайка	2	2	4	8

### 9.6. Долговременные изменения сроков прилета

На стационарах «Войкар» и «Лабытнанги» за период наблюдений у подавляющего большинства видов существенного сдвига даты прилета не произошло (табл. 50). На Войкаре из 49 видов статистически значимый тренд обнаружен только у трех: положительный – у морянки, отрицательный – у обыкновенной кукушки и мородунки. В Лабытнангах из 35 рассматриваемых видов у шести обнаружен достоверный отрицательный тренд и у одного (шилохвосты) – положительный.

В 10 из 24 парных сравнений тенденции изменения сроков прилета на стационарах были разнонаправленными. Вероятно, это связано со случайными обстоятельствами, т.к. тренды значимо не отличались от 0. Из 10 видов, у которых тренды были значимые, лишь у обыкновенной кукушки они оказались разнонаправленными. При этом в г. Лабытнанги слабый положительный тренд достоверно не отличался от 0, что указывает на случайный характер отклонения.

Таблица 50 – Величина достоверности аппроксимации ( $R^2$ ) и направленность (+ – 0) трендов прилета птиц на стационарах «Войкар» и «Лабытнанги»

Достоверно значимые значения: \* – при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$

Вид	Войкар			Лабытнанги		
	$R^2$	+ – 0	n	$R^2$	+ – 0	n
Гагары	0,026	–	21	--	--	--
Гоголь	0,001	0	21	--	--	--
Шилохвость	0,0001	0	21	0,597*	+	9
Свистунок	0,003	0	16	--	--	--
Связь	0,012	+	21	--	--	--
Хохлатая черныш	0,016	–	21	--	--	--
Синьга	0,156	–	21	--	--	--
Морянка	0,215*	+	21	--	--	--
Длинноносый крохаль	0,042	+	17	--	--	--
Луток	0,006	0	17	--	--	--
Зимняк	--	--	--	0,123	–	21
Золотистая ржанка	0,044	–	13	0,016	–	8
Галстучник	--	--	--	0,852**	–	8
Большой улит	0,002	0	20	--	--	--
Фифи	0,107	+	21	0,071	–	20
Перевозчик	0,004	0	21	--	--	--
Мородунка	0,275*	–	21	0,682**	–	12
Бекас	0,055	+	21	0,040	–	8
Азиатский бекас	0,004	0	22	0,016	+	12
Турухтан	--	--	--	0,015	–	12
Белохвостый песочник	--	--	--	0,523**	–	15
Средний кроншнеп	0,001	0	21	0,087	–	10
Малый веретенник	0,053	–	17	--	--	--
Большой веретенник	0,018	–	16	--	--	--
Восточная клуша	--	--	--	0,033	–	21
Сизая чайка	0,033	–	21	0,021	+	16
Озерная чайка	0,019	–	17	0,011	+	11
Малая чайка	0,106	–	16	0,362	–	11
Полярная крачка	0,002	0	17	0,018	+	9
Обыкновенная кукушка	0,245*	–	22	0,022	+	10
Глухая кукушка	0,009	0	11	--	--	--
Рюм	--	--	--	0,000	0	16
Луговой конек	0,012	+	21	0,020	–	21
Краснозобый конек	--	--	--	0,000	0	13
Пятнистый конек	0,012	+	16	--	--	--
Белая трясогузка	0,012	+	21	0,005	0	26
Желтая трясогузка	0,0003	0	21	0,250	–	10
Свиристель	0,033	+	16	--	--	--
Варакушка	0,067	–	21	0,445**	–	17
Синехвостка	0,101	–	15	--	--	--
Горихвостка	0,021	+	11	0,047	–	9
Черноголовый чекан	0,005	0	12	--	--	--
Каменка	--	--	--	0,159	–	8
Рябинник	0,001	0	21	0,111	–	14
Белобровик	0,031	+	21	0,054	–	20
Чернозобый дрозд	0,025	+	16	--	--	--
Славка-завирушка	0,016	–	16	--	--	--
Камышевка-барсучок	0,157	–	12	0,086	+	9

Продолжение таблицы 50

Вид	Войкар			Лабытнанги		
	R <sup>2</sup>	+ – 0	n	R <sup>2</sup>	+ – 0	n
Весничка	0,006	0	21	0,093	–	21
Теньковка	0,013	+	21	--	--	--
Таловка	0,031	–	22	0,411*	–	11
Зяблик	--	--	--	0,003	0	11
Вьюрок	0,038	+	21	0,000	0	19
Чечевица	--	--	--	0,009	0	13
Камышовая овсянка	0,024	+	18	0,023	–	17
Овсянка-крошка	0,002	0	21	0,415	–	17
Подорожник	--	--	--	0,003	0	8

В последние десятилетия, в связи с разговорами о потеплении климата, обращают внимание на смещение дат прилета на более ранние сроки, что обычно связывают с повышением весенних температур (например, Forchhammer et al., 1998; Loxton & Sparks, 1999; Sokolov, 2001; Sparks & Mason, 2001; Zalakevicius & Zalakeviciute, 2001; Sparks & Loxton, 2002; Askeyev et al., 2002). Но более глубокое объяснение заставляет рассматривать четыре возможных причины. Первая – сдвиг порога чувствительности к длительности освещения у некоторых видов, что приводит к более раннему оставлению мест зимовки птицами. Это маловероятно, т.к. подобный процесс можно ожидать лишь при устойчивых (непрерывно в течение ряда лет) высоких весенних температурах. В большинстве же районов (если не во всех) в последние 23 года по-прежнему имеют место значительные годовые колебания температуры весенних месяцев. Мало того, в Нижнем Приобье наблюдается тренд понижения температуры в весенне-летние месяцы (хотя он и незначимый: R<sup>2</sup> за май 0,103, за июнь – 0,002, за июль – 0,015).

Во-вторых, может произойти продвижение на север южных популяций видов, которые прилетают на места гнездования раньше своих северных собратьев. Для проверки этой гипотезы требуются специальные исследования. По всей видимости, это вполне вероятно. Например, на стационарах «Войкар» и «Лабытнанги» в некоторые годы в числе первых прилетевших птиц (раньше или вместе с белой трясогузкой) оказываются зяблик и обыкновенная горихвостка (табл. 51).

Таблица 51 – Даты прилета белой трясогузки, зяблика и горихвостки в  
Нижнем Приобье

Год	Лабытнанги			Войкар	
	Белая трясогузка	Зяблик	Горихвостка	Белая трясогузка	Горихвостка
1986	17.05	30.04	--	--	--
1987	12.05	26.05	21.05	11.05	--
1988	15.05	7.05	--	14.05	--
1989	--	8.05	--	12.05	--
1990	5.05	--	--	10.05	11.05
1991	5.05	--	--	8.05	11.05
1992	10.05	--	--	10.05	13.05
1993	19.05	--	--	12.05	26.05
1994	16.05	13.05	--	16.05	26.05
1995	7.05	--	--	7.05	16.05
1996	7.05	--	--	7.05	18.05
1997	4.05	28.04	23.05	9.05	2.06
1998	22.05	26.05	23.05	21.05	25.05
1999	19.05	7.05	23.05	22.05	--
2000	12.05	11.05	5.05	13.05	17.05
2001	6.05	--	14.05	5.05	22.05
2002	3.05	3.05	24.05	6.05	--
2003	8.05	11.05	12.05	9.05	--
2004	22.05	--	22.05	--	--

В-третьих, более ранняя регистрация может быть следствием роста численности вида и, соответственно, увеличения вероятности обнаружения птиц наблюдателями (Sparks et. al., 2002). Особенно это относится к скрытным или малочисленным видам. В частности, именно эту причину выдвигают в качестве наиболее вероятной при объяснении резкого смещения времени появления черноголовой славки *Sylvia atricapilla* в Англии (Baillie et al., 2002).

Из рассматриваемых нами птиц, имеющих значимый отрицательный тренд прилета, у трех видов наблюдался значимый положительный тренд увеличения численности за соответствующий период. Это – мородунка ( $R^2=0,584$ ,  $p \leq 0,01$ ), галстучник (табл. 28) и варакушка ( $R^2=0,345$ ,  $p \leq 0,05$ ).



Вполне вероятно, их более раннее появление может быть обусловлено большей вероятностью обнаружения из-за возросшей численности.

Наконец, четвертая причина связана с синоптическими условиями. Теплая погода в то время, когда птицы находятся «при подлете» к местам гнездования, способствует их беспрепятственному продвижению и, соответственно, более раннему появлению. Учащение лет с теплой весной приводит и к частым случаям раннего прилета. В результате мы наблюдаем некоторый тренд в изменении дат первой регистрации птиц. В относительно холодный период сроки прилета сдвигаются на более позднее время. И, таким образом, если наши наблюдения будут охватывать значительный промежуток времени, мы увидим некоторые циклические колебания средних дат прилета. Как это показано для полевого жаворонка *Alauda arvensis* в Татарстане за 140-летний период (Askeyev et al., 2002) или на Куршской косе (Влияние ..., 2001; Sokolov, 2001).

#### **9.7. Продолжительность предгнездового периода и сроки гнездования**

Время от начала прилета до откладки первого яйца (продолжительность предгнездового периода) и даты начала откладывания яиц мы рассчитали для птиц Южного Ямала, воспользовавшись опубликованными данными (Данилов и др., 1984) и собственными наблюдениями. Предгнездовой период составил в среднем 14-25 дней, размах колебаний от 9 у лугового конька до 25 дней у белой трясогузки (табл. 52). Средние значения были близки цифрам, полученным для Нижнего Приобья (Рыжановский, 2001). Сроки начала откладывания яиц колебались в меньших пределах – 5-16 дней (табл. 53).

Сравнение изменчивости дат прилета и откладывания первого яйца показывает, что, как и следовало ожидать, последние менее вариабельны (табл. 54). Это может быть связано с более устойчивой погодой в это время. Однако, в том случае, когда начало гнездования не строго фиксировано во времени, а зависит от того, когда птица прилетает, вариабельность

(стандартные отклонения) дат откладывания первого яйца и прилета не должны сильно различаться. Продолжительность предгнездового периода в свою очередь не должна сильно зависеть от даты прилета.

Таблица 52 – Продолжительность предгнездового периода у птиц на Южном Ямале (по: Данилов и др., 1984) и Нижнем Приобье (по: Рыжановский, 2001)

Вид	Продолжительность предгнездового периода (дн.)			
	Южный Ямал		Нижнее Приобье	
	Средняя	Пределы	Средняя	Пределы
Синьга	13,0	1-20	--	--
Круглоносый плавунчик	14,1	10-26	--	--
Турухтан	17,0	10-24	--	--
Желтая трясогузка	14,2	7-19	13,7	8-21
Белая трясогузка	28,9	15-40	26,8	22-36
Луговой конек	18,3	15-24	21,8	17-27
Краснозобый конек	14,2	5-19	16,0	13-20
Варакушка	15,5	9-22	--	--
Теньковка	17,6	11-24	--	--
Овсянка-крошка	16,8	11-27	18,3	13-23

Таблица 53 – Начало откладывания яиц у птиц Южного Ямала (по: Данилов и др., 1984)

Вид	Средняя дата	Амплитуда (дн.)
Синьга	13.06	15
Круглоносый плавунчик	19.06	8
Турухтан	20.06	10
Желтая трясогузка	17.06	16
Белая трясогузка	16.06	12
Луговой конек	15.06	5
Краснозобый конек	15.06	12
Варакушка	17.06	8
Теньковка	22.06	11
Овсянка-крошка	17.06	6

Таблица 54 – Стандартное отклонение даты прилета, продолжительности предгнездового периода и начала откладывания яиц у птиц Южного Ямала

Вид	Стандартное отклонение, SD (n)		
	даты прилета	предгнездового периода	начала яйцекладки
Синьга	7,0 (9)	8,3 (6)	5,5 (7)
Круглоносый плавунчик	6,5 (10)	5,5 (7)	2,6 (7)
Турухтан	8,5 (9)	5,6 (5)	3,7 (6)
Желтая трясогузка	7,4 (8)	5,4 (5)	6,0 (6)
Белая трясогузка	6,3 (9)	9,6 (5)	4,5 (7)
Луговой конек	4,7 (9)	3,1 (6)	3,6 (6)
Краснозобый конек	6,1 (7)	5,1 (6)	4,0 (8)
Варакушка	5,4 (6)	5,3 (4)	2,7 (7)
Теньковка	5,4 (7)	5,5 (5)	4,0 (7)
Овсянка-крошка	4,8 (8)	5,7 (8)	2,4 (10)

У всех видов наблюдалась отрицательная корреляция между временем появления и продолжительностью предгнездового периода: чем позже прилетали птицы, тем он был короче и наоборот (табл. 55).

Таблица 55 – Коэффициенты корреляции (r) между датой появления и продолжительностью предгнездового периода, а также началом откладывания яиц у птиц Южного Ямала

Вид	Предгнездовой период		Начало откладывания яиц	
	r	p	r	p
Синьга	-0,76	0,08	0,21	0,68
Круглоносый плавунчик	-0,92*	<0,01	0,60	0,15
Турухтан	-0,89*	0,04	0,75	0,14
Желтая трясогузка	-0,80	0,11	0,84	0,08
Белая трясогузка	-0,91*	<0,01	-0,47	0,29
Луговой конек	-0,61	0,19	0,73	0,10
Краснозобый конек	-0,81*	0,05	0,63	0,18
Варакушка	-0,93	0,07	0,48	0,52
Теньковка	-0,62	0,26	0,14	0,83
Овсянка-крошка	-0,87*	<0,01	0,24	0,57

У половины видов эта связь не была значимой. У другой половины она была отчетливо выражена ( $p \leq 0,05$ ). У них начало откладывания яиц по сравнению со сроками прилета было гораздо менее изменчивым: стандартное отклонение меньше примерно в 2 раза (табл. 54). Такая

картина может объясняться существованием более строгого и менее корректируемого внешними условиями эндогенного ритма развития гонад, приводящего к кульминации во вполне определенный период (Данилов, 1966).

У лапландского подорожника на Северном Ямале в отличие от всех отмеченных видов существовала положительная корреляция между датами прилета и появления первого яйца. Наши расчеты из опубликованных данных (Рябицев и др., 1999) показывают следующие значения коэффициентов корреляции: между датой прилета и продолжительностью предгнездового периода  $r = -0,20$  ( $p = 0,66$ ), между датой прилета и началом откладывания яиц  $r = 0,93$  ( $p = 0,002$ ). Время прилета и начало гнездования у этого вида были одинаково изменчивы – стандартное отклонение дат за семилетний период равнялось 6,9 дней. При этом предгнездовой период был относительно постоянен – около 10 дней ( $SD = \pm 2,6$ ).

На Северном Ямале весенние процессы сдвинуты на более позднее календарное время, соответственно и прилет, и гнездование происходят при переменной погоде. В результате мы наблюдаем синхронную изменчивость сроков прилета и откладывания яиц. В то время как в Лапландии (Айновы о-ва), где климат мягче, дата начала гнездования подорожника варьирует всего в пределах 2-3 дней (Чемякин, 1974). То есть она столь же мало изменчива, как и у некоторых рассматриваемых видов с достаточно фиксированными сроками откладывания яиц (например, варакушка – см табл. 54).

### **9.8. Заключительные замечания**

Итак, дата появления вида на местах гнездования определяется тремя моментами: 1) запрограммированным временем, раньше которого птицы не прилетают, независимо от того, как протекали весенние процессы до этого; 2) общим ходом весны и 3) местной синоптической ситуацией после «запрограммированного» момента, характерного для каждого вида (даты самого раннего прилета). Хорошая погода способствует раннему

появлению птиц в предельно возможные числа, плохая приводит к запаздыванию. Но при очень продолжительных похолоданиях и чрезмерном опоздании птицы появляются при малейшем улучшении погоды, в самом начале потепления. Резкий и сильный рост температур также вызывает их скорое появление.

Какой-либо тенденции уменьшения изменчивости дат прилета у поздно прилетающих видов не было обнаружено. В слабом виде она проявлялась лишь у уток и воробьиных. По всей видимости, имеет значение степень зависимости видов от весенней непогоды.

Так как теплая погода вызывала несколько весенних явлений, например, и прилет птиц, и вскрытие рек, существовала высокая корреляция между ними. Но у видов, прилетающих поздно, она отсутствовала.

Для птиц имело значение собственно потепление, а не абсолютные значения температуры. Поэтому корреляция с температурой в день прилета у подавляющего большинства видов отсутствовала. У ряда видов улавливалась связь со средней температурой в отдельные декады мая, более сильная – в декады, предшествующие прилету.

По характеру заполнения области гнездования птиц можно выстроить некоторым образом. На одном конце ряда виды с преобладанием традиционной схемы заполнения: сначала птицы появляются в южных районах, затем – в северных (например, фифи, луговой конек, белобровик). Затем виды (например, сизая чайка, весничка, варакушка), у которых наряду с типичной ситуацией прилета было много случаев, когда птицы одновременно появляются и на юге, и на севере. Далее виды с преобладанием синхронного появления (например, белая трясогузка). У овсянки-крошки при этом часто наблюдалась инверсия прилета (на севере раньше, чем на юге). Наконец, у ряда видов (вьюрок, рябинник, камышовая овсянка, озерная чайка) какая-то определенная тенденция в характере заполнения области гнездования не была выражена. У них часто случалась

как типичная ситуация (сначала появляются на юге), так и инверсия (сначала на севере).

Сроки откладывания первого яйца были менее изменчивы по сравнению со сроками появления птиц. Это может быть связано как с особенностями режима погоды в период гнездования, когда возвраты холодов становятся уже редки и непродолжительны, так и с существованием относительно независимого от внешних условий эндогенного ритма развития гонад, приводящего к кульминации во вполне определенный период. В последнем случае варибельность даты начала яйцекладки невелика, а продолжительность предгнездового периода меняется в зависимости от времени прилета.

## 10. ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Видовой состав населения птиц конкретной местности отчетливо дифференцирован: сходные по составу однородные группировки, неустойчивые во времени и пространстве, образуют автономные устойчивые ассоциации (сообщества), способные существовать достаточно длительное время и отличающиеся индивидуальными особенностями – набором характерных видов, своеобразием путей формирования и пространственной приуроченностью к крупным частям ландшафта. Наряду с автономностью другим свойством сообщества является неполночленность – ежегодно в нем представлено лишь около 50-60% потенциального состава.

2. Сообщества существуют в условиях постепенного увеличения потенциального видового состава. Новые виды, однажды проникнув на север, остаются здесь независимо от последующих колебаний климата. Они пополняют переменную часть сообществ, затем переходят в разряд постоянных видов.

3. Сообщества состоят из сегрегированных видов. Сегрегация обусловлена экологической индивидуальностью видов, их независимыми биологическими особенностями.

4. Предпочитаемые места (преференции) соответствуют некоторому комплексу особенностей местности, включающему рельеф, топографию, растительность и проч. У многочисленных видов они проявляются как места повышенной плотности, у малочисленных – как участки, где птицы селятся чаще.

5. Пространственная структура групповых поселений в многолетнем аспекте представляет собой динамичное образование. В их расположении прослеживается две формы организации: линейная и агломерационная. При этом одно поселение может охватывать совершенно различные биотопы.

6. Места с повышенной плотностью имеют относительно регулярное распределение в пространстве. У одних видов существуют центры

структурирования плотных поселений, связанные с топографическими особенностями местности, у других их локализация изменчива. При этом у видов с выраженным территориальным консерватизмом прослеживается преемственность плотных поселений во времени, у лабильных видов они меняются случайным образом.

7. Воробьиных птиц северных широт по характеру факторов, влияющих на численность, можно условно разделить на три группы: в первой преобладает влияние погодных условий предыдущего сезона, которые определяют выживание молодых птиц; во второй – влияние погоды и численности производителей прошлого года примерно сходное; в третьей – выражена связь с количеством производителей. Наиболее благоприятная ситуация складывается когда погодная обстановка имеет типичный для северных широт характер: холодная весна с последующим потеплением.

8. Начало формирования населения (дата появления видов на местах гнездования) определяется тремя моментами: запрограммированным временем, характерным для каждого вида, раньше которого птицы не прилетают независимо от того, как протекали весенние процессы до этого; общим ходом весны и местной синоптической ситуацией после запрограммированного времени. По характеру заполнения области гнездования выделяется четыре группы птиц: у одних это происходит по традиционной схеме (сначала появляются на юге, затем – на севере), у других синхронно, у третьих заполнение носит неопределенный характер (и традиционная схема, и синхронно), у четвертых – много случаев инверсий (сначала на севере, потом на юге).



## ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР / [под ред. В.А. Панасенко]. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 136 с.
- Алексеева Н.С. Вторая кладка у обыкновенной чечетки на Ямале // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1986. Вып. 21. С. 145.
- Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Рябицев В.К. К популяционной экологии лапландского подорожника на Среднем Ямале. 1. Плотность гнездования, плодовитость, успешность размножения, полигиния // Экология. 1992. № 3. С. 50-58.
- Ананин А.А. Влияние изменений климата на фенологию птиц в Баргузинском заповеднике // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар. симп., Казань, 11-16 нояб., 2002. [отв. ред. О.В. Жигальский, Л.В. Соколов]. Казань: Новое знание, 2002. С. 107-112.
- Андреев В.А. О неблагоприятном влиянии погоды на птиц весной 2000 года в Архангельской области // Русский орнит. журн.: экспресс-выпуск, № 206. 2002. С. 1137-1139.
- Артемьев А.В. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae), в Карелии // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 7. С. 841-849.
- Аськеев И.В., Аськеев О.В. Орнитофауна Республики Татарстан: конспект соврем. состояния). Казань: Олитех, 1999. 124 с.
- Атлас Ямало-Ненецкого автономного округа / [гл. ред. Ларин С.Н.]. Омск: Омская картограф. ф-ка, 2004. 303 с.
- Афанасьев В.А. О принципах классификации целостных систем // Вопр. философии. 1963. №5. С. 31-43.
- Афанасьев В.А. Об относительной самостоятельности частей биологического целого // Целостность и биология: материалы симп. Киев: Наук. думка, 1968. С. 28-37.

- Баженов Л.Б. Принцип детерминизма и законы сохранения // Современный детерминизм. Законы природы. М.: Мысль, 1973. С. 375-397.
- Бакка С.В. Редкие птицы Горьковской области // Редкие виды птиц центра Нечерноземья: материалы совещ. «Современное состояние популяций редких гнездящихся птиц Нечерноземного центра СССР», 27-28 нояб. 1989 г. М. 1990. С. 30-33.
- Балахонов В.С., Данилов А.Н., Лобанова Н.А., Чибиряк М.В. Изучение динамики численности мелких млекопитающих на юге Ямала // Матер. по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Рифей, 1997. С. 43-59.
- Бардин А.В. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (Paridae, Aves): автореферат дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 24 с.
- Бардин А.В. Явление межвидовой совмещенности территорий у птиц // Тезисы докладов XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, 1983. С. 23-25.
- Бардин А.В. Территориальное распределение синиц и поползней: экспериментальное исследование методом перемещаемой кормушки // Тр. зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 182. С. 5-19.
- Бартенев В.В. На крайнем Северо-Западе Сибири: очерки Обдор. края). СПб., 1896. 148 с.
- Батова О.Н. Кормовое поведение и его роль в экологическом разделении семи симпатрических видов пеночек (род *Phylloscopus*): автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 24 с.
- Беклемишев В.Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяции эктопаразитов и нидиколов // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 2. С. 149-158.
- Белик В.П. Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX в. и их вероятные причины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: материалы

- междунар. конф. (XI Орнитол. конф.). Казань: Матбугат йорты, 2001. С. 75-77.
- Бибби К., Джонс М., Марсен С. Методы полевых экспедиционных исследований: исследования и учеты птиц. М.: Союз охраны птиц России, 2000. 186 с.
- Блауберг И.В. Проблема целостности и системный подход. М.: Эдиториал УРСС, 1997. 448 с.
- Богданов Е, Головатин М.Г., Морозова Л.М. Экологические риски при строительстве железной дороги на территории Ямало-Ненецкого автономного округа в рамках проекта «Урал Промышленный – Урал Полярный» // Экономика региона. 2010. № 2 (22). С. 147-153.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Шкарин В.С. К экологии размножения дроздов в Предуралье // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1973. Т. 113: Сборник. статей по орнитологии. С. 29-34.
- Боржонов Б.Б. О причинах, влияющих на интенсивность размножения гусей Таймыра // Биологические проблемы Севера: тез. докл. 6 симп. Якутск, 1974. Вып. 1. С. 151-155.
- Брауде М.И. Экология водоплавающих птиц, охрана и рациональное использование их ресурсов // Природа поймы Нижней Оби: назем. Экосистемы / [отв. ред. Л.Н. Добринский]. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 153-173.
- Бурский О.В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири / [отв. ред. Е.Е. Сыроечковский]. М.: Наука, 1987. С. 108-142.
- Бурский О.В. Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц Центральной Сибири: автореферат дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 28 с.
- Бурский О.В., Конторщиков В.В. Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их

- морфологии и кормового поведения // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 2003. Вып. 30. С. 59-74.
- Бурский О.В., Конторщиков В.В., Батова О.Н. Стереотипы кормового поведения пеночек веснички (*Phylloscopus trochilus*) и теньковки (*P. collybita*) // Зоол. журн. 2004. Т. 83, №7. С. 839-850.
- Вартапетов Л.Г. Птицы таежных междуречий. Новосибирск: Наука, 1984. 246 с.
- Вартапетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1998. 327 с.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Венгеров П.Д., Лихацкий Ю.П., Никитин Н.М., Комов Н.М. Динамика сроков весеннего прилета птиц в Воронежском заповеднике // Тр. Ассоц. особо охраняемых природных территорий Центр. Черноземья России. 2001. Вып. 2. С. 74-80.
- Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей: кормодобывание и его биогеоценоз. значение. Новосибирск: Наука, 1980. 264 с.
- Воробьев К.А. Птицы Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 336 с.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. Сроки первого появления некоторых воробьиных птиц в западном Подмосковье в 2000-2005 гг. по данным отловов // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 2006. Вып. 33. С. 195-199.
- Геодакян В.А. Организация систем – живых и неживых // Системные исследования: ежегодник. М.: Наука, 1970. С. 49-62.
- Гилязов А.С. Влияние летних похолоданий на успешность размножения воробьиных Лапландского заповедника // Экология. 1981. № 4. С. 91-93.

- Гладков Н.А. К вопросу о миграциях птиц // Сборник памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 69-91.
- Гладков Н.А. Отряд кулики / [ред.: Г.П. Дементьев и Н.А. Гладков]. М.: Советская наука, 1951. С. 3-371. (Птицы Советского Союза; т. 3).
- Головань В.И. Изучение возрастной структуры и сохраняемости гнездового населения у некоторых птиц Псковской области // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып., 2006. Т. 15, № 328. С. 779-788.
- Головатин М.Г. Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов / [отв. ред. В.К. Рябицев]. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. 103 с.
- Головатин М.Г. Опыт экспериментального изучения пространственного распределения северотаежных птиц // Экология. 1994. №1. С. 59-62.
- Головатин М.Г. Новые сведения о распространении птиц Нижнего Приобья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. С. 12-13.
- Головатин М.Г. Птицы бассейна реки Войкар // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 1999. С. 75-82.
- Головатин М.Г. Дополнение к списку птиц бассейна р. Войкар // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. С. 59-60.
- Головатин М.Г. О влиянии размера, местоположения площадок и продолжительности учета на результаты при изучении динамики численности и распределения птиц // Площадочный метод оценки обилия птиц в современной России: материалы Всерос. совещ. «Учеты птиц на площадках: совершенствование и унификация методов, результаты их применения». Тамбов, 2001а. С. 33-46.
- Головатин М.Г. Об орнитофауне Верхне-Тазовского заповедника // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и в Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001б. С. 58-64.

- Головатин М.Г. Интересные орнитологические встречи в Нижнем Приобье // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 92-93.
- Головатин М.Г. Двубье // Ключевые орнитологические территории России. М.: Союз охраны птиц России, 2006. Т. 2: Ключевые орнитологические территории международного значения в Западной Сибири. С. 65-67. (Ямало-Ненецкий автономный округ).
- Головатин М.Г. Формирование пространственной структуры населения птиц на примере видов с разным уровнем территориального консерватизма – пеночки-веснички и овсянки-крошки // Экология. 2008. № 2. С. 122-129.
- Головатин М.Г., Добринский Н.Л., Корытин Н.С., Пасхальный С.П., Сосин В.Ф., Штро В.Г. Наземные позвоночные животные / Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. [Отв. ред. Л.Н. Добринский]. Екатеринбург: УРЦ «Аэрокосмоэкология», 1997. С. 153-178.
- Головатин М.Г., Морозова Л.М., Пасхальный С.П., Эктова С.Н. Изменение растительности и животного населения в тундрах Ямала под действием интенсивного выпаса домашних оленей // Вестник Саратовского государственного аграрного университета. 2008. № 9. С. 13-18.
- Головатин М.Г., Ольшванг В.Н., Алексеева Н.С. Трофические связи некоторых воробьиных птиц в лесных экосистемах Субарктики // Экология. 1991. № 2. С. 70-77.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Численность, распределение и биология краснозобой гагары *Gavia stellata* на Ямале и в Нижнем Приобье // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 1998. № 40. С. 3-12.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Орнитофауна поймы Нижней Оби // Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2000. С. 18-37. (Научный вестник; вып. 4, ч. 1).
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы Полярного Урала / [науч. ред. В.К. Рябицев]. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2005а. 560 с.

- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Совы севера Западной Сибири: распространение, численность и статус пребывания // Совы Северной Евразии. М., 2005б. С. 321-331.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы центральной части Двубоья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. С. 26-30.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Структурно-динамическая характеристика весеннего пролета птиц в Нижнем Приобье // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 2008. Т. 17, № 421. С. 819-841.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Замятин Д.О., Соколов В.А., Соколов А.А. Особенности выделения ключевых орнитологических территорий на Нижней Оби // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России: Сб. статей. Вып. 5. М., 2005. С. 37-47.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Мейсснер В. Интересные встречи птиц в пойме Нижней Оби в сезон 2009 г. // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2009. С. 21-23.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Соколов В.А. Сведения о фауне птиц р. Юрибей (Ямал) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибир. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. С. 80-85.
- Головатин М.Г., Соколов В.А. О распространении серой вороны в тундровой зоне Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. С. 31.
- Головнев А.В. Кочевники тундры: ненцы и их фольклор. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 344 с.
- Горчаковский П.Л. Растительность // Урал и Приуралье / [общ. ред. И.П. Герасимов]. М.: Наука, 1968. С. 211-261.

- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений / [пер. с англ. Утехиной Е]. М.: Мир, 1967. 358 с.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 30 с.
- Гудина А.Н. Методы учета гнездящихся птиц: картирование территорий. Запорожье: Дикое поле, 1999. 241 с.
- Гуреев С.П. Характер весеннего пролета и гнездования славковых в Томском Приобье // Экология гнездовых птиц и методы ее изучения: тез. Всесоюз. конф. молодых ученых. Самарканд: Изд-во Самарканд. гос. ун-та, 1979. С. 60-62.
- Гуртовая Е.Н. Об агрессивных взаимодействиях малых лебедей и других видов водоплавающих птиц в период размножения // Казарка: бюл. рабочей группы по гусям и лебедям Восточной Европы и Сев. Азии). 2000. №6. С. 167-176.
- Данилов Н.Н. К орнитофауне Полярного Урала // Учен. зап. Урал. гос. ун-та им. А.М. Горького. 1959. Вып. 31. С. 57-74.
- Данилов Н.Н. Опыт учета гнездящихся птиц в лесных районах и лесотундре Урала // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных: тез. докл. (Москва, 4-8 марта 1961 г.). М., 1961. С. 137-138.
- Данилов Н.Н. Птицы Нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск, 1965. С. 103-109. (Труды Института биологии УФАН СССР; вып. 38.).
- Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1966. Т. 2: Птицы. 147 с. (Труды Института биологии УФАН СССР; вып. 56.).



- Данилов Н.Н. О возрастной структуре популяций птиц // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969а. С. 72-84. (Труды Института экологии растений и животных УФАИ; вып. 71.).
- Данилов Н.Н. Птицы Среднего и Северного Урала. Ч. 1. История исследования птиц Урала: отряды гагар, поганок, веслоногих, голенастых, пластинчатоклювых и хищных птиц // Тр. Уральск. отд-ния МОИП. 1969б. Вып. 3. С. 3-123.
- Данилов Н.Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики // Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977а. С. 3-30.
- Данилов Н.Н. Формирование пространственной структуры и населения птиц // VII Всесоюзная орнитологическая конференция: тез. докл. Киев: Наук. думка, 1977б. Ч.1. С. 234-235.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
- Дерюгин К.М. Путешествие в долину среднего и нижнего течения р. Оби и фауна этой области // Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей. Отд. зоологии и физиологии. 1898. Т. 29, вып. 2. С. 47-140.
- Динесман Л.Е. Причины годовых колебаний срока прилета птиц в Европейскую часть СССР // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 3. С. 669-679.
- Добринский Л.Н. Данные о северном пределе распространения некоторых видов птиц на территории Ямало-Ненецкого национального округа // Материалы по фауне Приобского Севера и его использованию. Тюмень, 1959. С. 167-384. (Труды Салехардского стационара; вып. 1.).
- Долгошов В.И. Многолетняя амплитуда сроков весеннего прилета птиц // Вторая Всесоюзная орнитологическая конфер. М.: Изд-во МГУ, 1959. Ч. 2. С. 81.
- Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
- Дорогой И.В. Экология поморников // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток, 1981. С. 38-55.

- Дунаева Т.Н., Кучерук В.В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Новая сер. Отд. зоол. М., 1941. Вып. 4 (19). С. 5-80.
- Ельшин С.В., Шубин С.Е. О питании и распределении птиц-миофагов в тундрах Ямала при низкой численности леммингов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, № 2. С. 30-36.
- Ерохов С.Н. Серый гусь в Казахстане: распространение, численность, основные стадии годового биологического цикла // Казарка: бюл. Рабочей группы по гусеобразным Сев. Евразии. М., 2003. №9. С. 103-135.
- Естафьев А.А. *Cuculus canorus*, обыкновенная кукушка // Фауна Европейского Северо-Востока Росси / [отв. ред. А.А. Естафьев]. СПб: Наука, 1999. Т.1, ч.2: Неворобьиные. С. 53-56.
- Жуков В.С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Новосибирск, 2004. 182 с.
- Жуков В.С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 2006. 492 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Западная Сибирь / [отв. ред. Г.Д. Рихтер.]. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.
- Зацепина Р.А. Семейство славковые, *Sylviidae* // Птицы Волжско-Камского края. М.: Наука, 1978. Т.2: Воробьиные. С. 94-134.
- Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука, 1988. 183 с.
- Зимин В.Б., Ламми Э., Хейсканен И., Рейникайнен К. Степной лунь *Circus macrourus* в Карелии // Русский орнитологический журнал. 1997. Экспресс-выпуск, №19. С. 20-22.
- Зубцовский Н.Е. К методике прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц // Экология. 1976. № 6. С. 85-87.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Тюлькин Ю.А. К изучению филопатрии воробьиных птиц малых сообществ // Экология. 1989. №4. С. 84-86.

- Иванов А.П. Межвидовая сегрегация и экологические связи куликов в местах миграционных скоплений на степных водоемах Европейской России: автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 2004. 17 с.
- Иваницкий В.В. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (*Oenanthe*, *Turdinae*, *Passeriformes*). Сообщение 1. Экологические предпосылки конкуренции и пространственная структура смешанной популяции // Зоол. журн. 1980. Т. 59, №4, С. 5-11.
- Иваницкий В.В. Пространственно-экологическая структура популяций каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) в различных частях ареала // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1981. № 7. С. 53-58.
- Иваницкий В.В. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоология позвоночных / [науч. ред. Л.С. Лебедева]. М.: ВИНТИ, 1986. Т. 14. С. 127-180.
- Иваницкий В.В. Пространственно-ориентированное поведение птиц // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1998. Вып. 28. С. 6-24.
- Ильина И.С. Северотаежные лугово-болотно-соровые и кустарниково-лесные серии растительных сообществ // Растительный покров Западно-Сибирской равнины [отв. ред. В.В. Воробьев, А.В. Белов]. Новосибирск: Наука, 1985. С. 186-191.
- Ильичев Е, Фомин В.Е. Орнитофауна Башкирии и ее изменения в XX веке // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1979. Вып. 14. С. 83-96.
- Исаков Ю.А. Подсемейство утки // Птицы Советского Союза / [ред. Г.П. Дементьев, Н.А. Гладков]. М.: Сов. наука, 1952. Т. 4. С. 344-636.
- Исаков Ю.А. Состояние изученности авифауны СССР // Птицы СССР: история изучения: гагары, поганки, трубконосые / [отв. ред. Е Ильичев, В.Е. Флинт]. М.: Наука, 1982. С. 208-227.
- Калякин В.Н. Птицы Южного Ямала и Полярного Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 1998. С. 94-116.

- Кищинский А.А. Трофические взаимоотношения птиц и некоторых беспозвоночных в тундровых экосистемах // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 2. С. 212-226.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов Ю.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: КМК, 2006. 256 с.
- Козлова Е.В. Ржанкообразные. Подотряд Кулики / [ред. А.И. Иванов]. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 501 с. (Фауна СССР: Птицы; Т 2, вып. 1, ч. 2. Новая серия; №80.).
- Колпакова Т.Ю. Характер биотопического распределения и суточная активность пения обыкновенной и белошапочной овсянок подтаежной зоны // Естественные науки и экология: Ежегодник Омск. гос. пед. ун-та. Омск, 1996. Вып. 1. С. 18-20.
- Колпакова Т.Ю., Якименко В.В. Территориальные отношения белошапочной *Emberiza leucocephala* и обыкновенной *E. citrinella* овсянок в лесостепной зоне Западной Сибири // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 2004. Т. 13, №273. С. 892-898.
- Комплексный экологический мониторинг состояния природной среды особо охраняемых природных территорий Свердловской области / [отв. ред. И.А. Кузнецова]. Екатеринбург: Урал. следопыт, 2008. 184 с.
- Кондратьев А.Я. Биология куликов в тундрах северо-востока Азии / [отв. ред. В.Л. Контримавичус]. М.: Наука, 1982. 192 с.
- Кондратьев А.В. Экология питания гусей в Арктике и на пути к ней // Казарка: бюл. рабочей группы по гусеобразным Сев. Евразии. 2002. №8. С. 79-99.
- Контрощиков В.В. Взаимосвязь кормового поведения, морфологии и выбора местообитаний у пеночек – теньковки, веснички и трещотки // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 2001. № 29. С. 112-124.
- Косинцев П.А. Экология средневекового населения севера Западной Сибири: источники. Екатеринбург; Салехард: Изд-во Уральского ун-та, 2006. 272 с.

- Кочанов С.К. *Cuculus saturatus*, глухая кукушка / Фауна Европейского Северо-Востока России / [отв. ред. А.А. Естафьев]. СПб: Наука, 1999. Т.1, ч.2: Неворобьиные. С. 56-58.
- Кошелев А.И. Гнездовые скопления куликов на юге Барабы и вопросы их охраны // Новое в изучении биологии и распространения куликов: Материалы Второго совещания по «Фауне и экологии куликов», 5-7 февр. 1979 г. / [отв. ред. В.Е. Флинт]. М.: Наука, 1980. С. 25-27.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы / [отв. ред. С.Н. Эктова, Д.О. Замятин]. Екатеринбург: Баско, 2010. .... с.
- Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 271 с.
- Кумари Э.В. Динамика орнитофауны Прибалтики за последние столетия и вероятные направления ее дальнейших изменений // Вопросы экологии: по материалам 3-й экол. конф. Киев, 1957. Ч. 2. С. 277-284.
- Кучерук В.В., Ковалевский Ю.В., Сурбанос А.Г. Изменения населения и фауны птиц Южного Ямала за последние 100 лет // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, №1. 1975. С. 52-64.
- Леонович В.В., Успенский С.М. Особенности климата и жизнь птиц в Арктике // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск, 1965. С. 141-148. (Труды Института биологии УФАИ СССР; вып. 38.)
- Литвин К.Е., Сыроечковский Е.Е., Гуртовая Е.Н. Сравнение особенностей размножения белолобого гуся и тундрового гуменника на северо-востоке Европейской части России // Казарка: бюл. рабочей группы по гусеобразным Сев. Евразии. 1998. №4. С. 39-55.
- Лысенкова Л.Е. Морфометрические особенности большой синицы (*Parus major*) из городской и сельской популяции // Мордов. орнитол. вестн. 2003. №3. С. 69-71.

- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе / [пер. с англ. Б.Н. Сидорова; ред. и предисл. Н.П. Наумова]. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.
- Мазепа В.С. Погодичная реконструкция средней летней температуры воздуха на севере Западной Сибири с 1690 г. на основе данных о радиальном приросте деревьев // Сиб. экол. журн. 1999. № 2. С. 175-183.
- Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.
- Макфедьен Э. Экология животных: цели и методы / [пер. П.М. Рафеса со 2-го, доп. англ. изд.]. М.: Мир, 1965. 375 с.
- Мальчевский А.С. К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц. Рига: Изд-во АН Латвийской ССР, 1973. С. 73-84.
- Мальчевский А.С., Кадочников Н.П. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц // Зоол. журн. 1953. Т. 32, № 2. С. 227-282.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. В 2-х т. Л.: Из-во Ленингр. ун-та, 1983. Т. 1-2.
- Матанцева М.В. Эколого-этологические механизмы поддержания стабильности поселений славков *Sylvia* и пеночек *Phylloscopus*: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 21 с.
- Матвеева Н.В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр) // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 11. С. 1588-1603.
- Мензбир М.А. Орнитологическая география Европейской России. М.: Унив. тип., 1882. Ч. 1. 524 с.
- Мечникова С.А., Кудрявцев Н.В. Гнездование хищных птиц в лесотундре Южного Ямала в 2005 г. // Материалы к распространению птиц на

- Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 204-209.
- Мечникова С.А., Кудрявцев Н.В., Лузан П.И. Новые данные о распространении и динамике численности некоторых редких и малочисленных птиц на юге Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005а. С. 209-212.
- Минеев Ю.Н. Гусеобразные птицы Восточно-европейских тундр. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 225 с.
- Минин А.А., Гутников В.А. Феноиндикация современных вариаций климата в Европейской части России на примере некоторых лесообразователей и птиц // Лесоведение. 2000. № 2. С. 68-71.
- Миронов Б.А., Агафонов Л.И. Лесная растительность поймы Нижней Оби // Природа поймы Нижней Оби: наземные экосистемы. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. Т. 1. С. 92-116.
- Мончадский А.С. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биологии. 1962. Т. 23, № 5. С. 57-58.
- Морозов В.В. Современное состояние, распространение и тренды популяции пискульки (*Anser erythropus*) в России // Бюл. раб. группы по гусям Вост. Европы и Сев. Азии (Bull. of the goose study group of Eastern Europe and Northern Asia). 1995. № 1. С. 131-144.
- Морозов В.В. К фауне и распространению птиц в Большеземельской тундре и на Югорском полуострове // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 1997. С. 110-116.
- Морозов В.В. Степной лушь Pallid Harrier *Circus macrourus* на юге Ямала // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 1998. Т. 47. С. 3-5.
- Морозов В.В. Белая сова на востоке Большеземельской тундры и Югорском полуострове // Сова Северной Евразии. М., 2005. С. 10-22.
- Морозов Н.С. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 1. Ассоциации,

- формирующиеся при ведущем участии колониальных видов // Успехи соврем. биологии. 2001. Т. 121, № 4. С. 337-356.
- Морозов Н.С. Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 3. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии неколониальных видов // Успехи соврем. биологии. 2002. Т. 122, № 2. С. 156-182.
- Мэй Р.М. Эволюция экологических систем // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 172-193.
- Наумов Н.П. Видовое население, его структура и отношение со средой у животных // Вестн. МГУ. Сер. физ.-мат. и естеств. наук. 1955. Т. 9. С. 25-39.
- Наумов Н.П. Экология животных. Изд. 2-е. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных животных // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1470-1486.
- Наумов Н.П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных // Поведение животных: эколог. и эволюц. аспекты. М.: Наука, 1972. С. 37-39.
- Никонова Н.Н., Фамелис Т.В. Экологическая дифференциация пойменной растительности на основе геоботанической карты (на примере ключевого участка в пойме Нижней Оби) // Природа поймы Нижней Оби: наземные экосистемы. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. Т. 1. С. 32-46.
- Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 104 с.
- Орлов Л.М. Основные понятия, термины и формулы количественной экологии // Науч. тр. Куйбыш. пед. ин-та. 1973. Т. 116. С. 70-78.
- Паевский В.А. Индивидуальная изменчивость миграционного распределения во времени и пространстве у некоторых видов воробьиных // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. Тарту, 1972. Вып. 7. С. 3-17.
- Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.



- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 424 с.
- Панов Е.Н., Булатова Н.Ш. О совместной обитании и взаимоотношениях пустынных снегирей (*Bucanetes githagineus* Licht., *B. mongolicus* Swink). в Закавказье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, № 4. С. 86-94.
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки-пleshанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 9. С. 1357-1370.
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в Южной Туркмении // Зоол. журн. 1979. Т. 58, №10, С. 1518-1527.
- Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. Взаимоотношения двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрытия их ареалов // Зоол. журн. 2003. Т. 82, №4. С. 470-484.
- Пасхальный С.П. К фауне куликов и воробьиных арктической тундры Ямала // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск, 1985. С. 34-38.
- Пасхальный С.П. Сроки прилета некоторых видов птиц в низовья Оби в 1970-2002 гг. // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар. симп., Казань, 11-16 нояб., 2002. / [отв. ред. О.В. Жигальский, Л.В. Соколов]. Казань: Новое знание, 2002. С. 151-156.
- Пасхальный С.П. Птицы антропогенных местообитаний полуострова Ямал и прилегающих территорий. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 166 с.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г. Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 79 с.

- Пасхальный С.П., Головатин М.Г. Весенний пролет птиц в низовьях Оби // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Салехард, 2007. С. 23-57. (Научный вестник; вып. 6 (50), ч. 2.).
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г. Пространственное распределение и динамика численности среднего поморника *Stercorarius pomarinus* на полуострове Ямал // Русский орнитологический журнал, 2010. Экспресс-выпуск. Т. XIX, № 604. С. 1843-1850.
- Пасхальный С.П., Карагодин И.Ю., Нестеров Е.В., Головатин М.Г. Гнездование пуночки в антропогенных местообитаниях Полярного Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: сб. статей и кратких сообщений. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1998. С. 129-130.
- Пасхальный С.П., Сеницын В.В. Новые сведения о редких и малоизученных птицах Нижнего Приобья и Полярного Урала. // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 1997. С. 119-122.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма: типизация и качественная оценка земель. Новосибирск: Наука, 1979. 135 с.
- Пешкова Н.В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травянистый покров полигонов // Биоценологическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 134-145.
- Пианка Э. Эволюционная экология / [под ред. и с предисл. М.С. Гилярова]. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Плесский П.В. Материалы по орнитофауне Кировской области // Учен. зап. Киров. Гос. пед. ин-та. 1948. Вып. 4. С. 33-68.
- Плотников В.В. Динамика лесных экосистем Субарктики: на примере бассейна р. Хадытаяхи. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1984. 128 с.

- Поздняков А.А. О целостности высших таксонов // XXIII Люблинские чтения: современные проблемы эволюции. Ульяновск: Ульянов. гос. пед. ун-т. 2009. С. 58-67.
- Полуостров Ямал: растительный покров / М.А. Магомедова [и др.]. Тюмень: Сити-пресс, 2006. 360 с.
- Поляков И.Я. Динамика численности животных и управление ею // Современные проблемы экологии: докл. V экол. конф. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. С. 121-145.
- Портенко Л.А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 254 с.
- Потапов Р.Л. Отряд курообразные (Galliformes): семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с.
- Природа Ямала / [отв. ред. Л.Н. Добринский]. Екатеринбург: Наука, 1995. 435 с.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 310 с.
- Птицы Советского Союза / [ред.: Г.П. Дементьев, Н.А. Гладков]. М.: Сов. наука, 1954. Т. 6. 792 с.
- Пугачук Н.Н. Водоплавающие птицы полуострова Ямал // География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. М., 1965. Ч. 2. С. 57-58.
- Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.
- Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны. Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии: численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
- Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала / Л.М. Морозова [и др.]. Екатеринбург: Изд-во Урал. Ун-та, 2006. 796 с.

- Реймерс Н.Ф. Экология: (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журн. «Россия молодая», 1994. 367 с.
- Рогачева Е.В. Птицы Средней Сибири: распространение, численность, зоогеография. М.: Наука, 1988. 309 с.
- Роговин К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, №4. С.394-413.
- Розенфельд С.Б., Бадмаев В.Б. Экологические особенности питания краснозобой казарки (*Branta ruficollis*) и белолобого гуся (*Anser albifrons*) на миграционном пути и в Арктике // Вест. Юж. Науч. центра. 2008. Т. 4, №3. С. 87-96.
- Рубинштейн Е.С., Полозова Л.Г. Современное изменение климата. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 267 с.
- Рыжановский В.Н. Птицы долины р. Соби и прилегающих районов Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и в Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 1998. С. 148-158.
- Рыжановский В.Н. Гнездовой сезон как часть годового цикла жизни воробьиных птиц Субарктики // Гнездовая жизнь птиц: межвуз. сб. научн. тр. Пермь, 2001. С. 4-24.
- Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Зависимость сроков прилета и яйцекладки птиц от географической широты на полуострове Ямал // Экология и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 185-192.
- Рябицев В.К. Повторные кладки и бициклия у птиц Ямала // Экология. 1987. № 2. С. 63-68.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике / [отв. ред. В.С. Смирнов]. Екатеринбург: Наука, 1993. 296 с.
- Рябицев В.К. Авифаунистические исследования на Урале, в Приуралье и западной Сибири за последнюю четверть века и взгляд на будущее //

- Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. С. 4-12.
- Рябицев В.К., Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Тюлькин Ю.А. Авифаунистические находки на Среднем Ямале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: информац. матер. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. С. 64-66.
- Рябицев В.К., Поленц Э.А., Алексеева Н.С., Тюлькин Ю.А., Тарасов В.В. Сроки гнездования воробьиных на Ямале // Экология. 1999. № 3. С. 201-205.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 172 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Индикаторное значение наблюдений за видами и сообществами // Биологические методы оценки природной среды. М.: Наука, 1978. С. 7-28.
- Сидоренко Е.В. Методы математической обработки в психологии / [отв. ред. А.Б. Алексеев]. СПб: Речь, 2003. 350 с.
- Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих: предпосылки к их совершенствованию и оценке точности результатов учета. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1964. 88 с.
- Смирнов В.С. Математико-статистическая оценка методов учета численности млекопитающих: пути их совершенствования, определения точности и достоверности результатов учета: автореф. дис.... д-ра биол. наук. Свердловск, 1965. 34 с.
- Смирнов В.С. Оценка достоверности учетных данных при учете численности животных на больших площадях // Учеты охотничьих животных на больших территориях: материалы совещ. Пушино на Оке, 1969. С.3-8.
- Соколов В.А. К распространению и биологии сибирского конька *Anthus gustavi* на Ямале // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 2008. Т 17, № 409. С. 486-491.

- Соколов В.А., Корнев С.В., Соколов А.А., Огарков А.Э. Новые сведения о малочисленных, редких и охраняемых птицах на юго-западном Ямале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Сб. статей. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 237-239.
- Соколов В.А., Соколов А.А. Интересные встречи птиц на юго-западе Ямала в 2005 году // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 243-246.
- Соколов В.А., Соколов А.А., Фишер С.В., Огарков А.Э. Новые данные о распространении птиц на юго-западе Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: сб. статей и кратких сообщений. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 144-147.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Зоол. журн. 1986. Т. 65, №10. С. 1544-1551.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц / [ред. В.А. Паевский]. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1991. 233 с. (Труды ЗИН АН СССР; т. 173).
- Соколов Л.В. Популяционная динамика воробьиных птиц // Зоол. журн., 1999. Т. 78, № 3. С. 311-324.
- Соколов Л.В. Глобальное потепление климата и динамика численности пролетных популяций птиц в Европе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: материалы Рос. науч. совещ. Москва, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 21-22 февр. 2007 г. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 8-24.
- Соколов Л.В., Ефремов В.Д., Морозов Ю.Г., Марковец М.Ю., Шаповал А.П. Многолетний мониторинг численности воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря // Тр. Звенигородской биол. станции, 2005. № 4. С. 203-210.
- Соколов Л.В., Тропп Э.А., Морозов Ю.Г., Ефремов В.Д. Влияние температурного фактора на долговременные флуктуации сроков

- миграции, гнездования и расселения у воробьиных птиц // Докл. РАН. 2001. Т. 379, № 2. С. 282-285.
- Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий / [ред. А.Н. Соловьев]. Киров: Триада плюс, 2002. Т.1, ч. 2: Неворобьиные. 528 с.
- Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий / [ред. А.Н. Соловьев]. Киров: Триада плюс, 2006. Т.2, ч. 1: Воробьинообразные. 448 с.
- Судиловская А.М. Отряд кукушки // Птицы Советского Союза / [ред.: Г.П. Дементьев и Н.А. Гладков]. М.: Советская наука, 1951. Т.1. С. 430-465.
- Сыроечковский Е.Е. мл. Изменения в гнездовом распространении и численности краснозобой казарки в 1980-1990-х годах // Бюл. рабоч. группы по гусям Вост. Европы и Сев. Азии. 1995. №1. С. 89-102.
- Сыроечковский Е.Е., Анзигитова Н.В., Кузнецов Е.А., Бурский О.В., Шефтель Б.И. Особенности прилета птиц на среднетаежном Енисее // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 181-201.
- Тарасов В. Сообщение о поездке на полуостров Ямал с ветеринарной экспедицией С.И. Драчинского в 1913 г. // Ежегод. Тобол. Губерн. музея. 1915. Вып. 24. С. 1-32.
- Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков / [отв. ред. Н.Н. Лившиц]. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 323 с.
- Успенский С.М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск, 1965. С. 65-102. (Труды Института биологии УФАИ СССР; вып. 38.).
- Федоров Е. Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестн. МГУ. Сер. биология, почвоведение. 1970, № 2. С. 71-81.

- Федоров Е Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402-405.
- Федоров Е Изменения в природных биологических системах / [Под ред. и с коммент. В.Н. Максимова]. М.: Спорт, 2004. 368 с.
- Федорова Н.В., Косинцев П.А., Фицхью В.В. Ушедшие в холмы. Екатеринбург: Екатеринбург, 1998. 132 с.
- Фесенко Г.В. Корреляция сроков прилета птиц и зацветания растений в лесной и лесостепной зонах Восточной Европы. Сообщение 1. Распределения значимых корреляций // Вестн. Зоологии. 2005. Т. 39, № 4. С. 49-58.
- Физико-географическое районирование Тюменской области / [под ред. Н.А. Гвоздецкого]. М.: Изд-во МГУ, 1973. 246 с.
- Финш О., Брэм А. Путешествие в Западную Сибирь. М.: Типогр. М.Н. Лаврова и К°, 1882. 637 с.
- Формозов А.Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172-194.
- Формозов А.Н. Изменение природных условий степного Юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 114-161.
- Формозов А.Н. Равнинность Западной Сибири и связанные с ней особенности животного мира // Развитие и преобразование географической среды. М.: Наука, 1964. С. 201-221.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.
- Хантемиров Р.М. 4309-летняя древесно-кольцевая хронология для Ямала и ее использование для реконструкции климата прошлого на севере Западной Сибири // Проблемы экологического мониторинга и



- моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 2000. Т.17. С. 287-301.
- Хлебосолов Е.И. Трофические отношения и социальная организация у птиц. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 124 с.
- Хлебосолов Е.И. Роль трофических факторов в формировании видовой структуры населения птиц: автореф. дис. ...д-ра биол. наук. М., 1997. 35 с.
- Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 2002. №203. С. 1019-1037.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Загребин И.А. Организация сообществ мелких воробьиных птиц Восточной Чукотки // Рус. орнитол. журн.: экспресс-вып. 2005. Т. 14, № 301. С. 921-935.
- Хохлова Т.Ю., Захарова Л.С., Зимин В.Б. Сроки и динамика явлений годового цикла у дрозда-белобровика в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. [ред. Э.В. Ивантер]. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1983. С. 11-29.
- Чемякин Р.Г. Сроки гнездования воробьиных на Айновых островах // Матер. 6-й Всесоюзной орнитологической конференции. Москва. 1-5 февр. 1974 г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. Ч. 2. С. 149-150.
- Черничко И.И., Громадский М., Дядичева Е.А., Гринченко А.Б. Летне-осенние скопления и миграции куликов на восточном побережье Байдарацкой губы // Бранта. 1998. №1. С. 79-91.
- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 39-51.
- Черных В.В. Проблема целостности высших таксонов: точка зрения палеонтолога. М.: Наука, 1986. 143 с.
- Шапошников Г.Х. Живые системы с малой степенью целостности // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 3. С. 323-335.

- Шварц С.С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах // Журн. общ. биологии. 1967. Т. 28, № 5. С. 510-523.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шемякина О.А., Зацаринный И.В. Механизмы экологической сегрегации пухляка (*Parus montanus*) и болотной гаички (*P. palustris*) // Экология и эволюция животных: сб. науч. тр. каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2003. С. 101-111.
- Шишкин В.С. Роль птиц в наземных экосистемах // Итоги науки и техники. ВИНТИ: зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1982. Т. 11. С. 6-96.
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климат / Природа Ямала / [отв. ред. Добринский Л.Н.]. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 32-68.
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11-22.
- Штро В.Г., Соколов А.А. К орнитофауне бассейна р. Надуй-яха, Средний Ямал // Экология растений и животных севера Западной Сибири. Салехард, 2006. С.61-65. (Научный вестник; вып. 6(2) (43)).
- Штро В.Г., Сосин В.Ф. Некоторые особенности динамики численности сибирского лемминга в подзонах тундр Ямала // Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2004. С. 110-115. (Научный вестник; вып. 3(29)).
- Шурупов И.И. Особенности размножения некоторых вьюрковых птиц в лесной зоне европейской части РСФСР // Периодические явления в жизни животных: сб. науч. трудов ЦНИЛ охот. хоз-ва и заповедников Гл. упр. охот. хоз-ва и заповедников при Совете Министров СССР. М., 1984 [1983]. С. 110-115.
- Шутов С.В. Территориальный консерватизм, дисперсия массовых видов воробьиных на Приполярном Урале и некоторые закономерности их широтного изменения // Экология. 1989. № 4. С. 69-74.
- Шутов С.В., Рябицев В.К., Рыжановский В.Н. Ежегодное перераспределение пеночки-веснички и пеночки-таловки в северной

- части ареала // Вид и его продуктивность в ареале: материалы 4 Всесоюз. совещ. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. Ч. 2. С. 89-90.
- Шухов И.Н. Птицы Обдорского края // Ежегод. Зоол. музея Акад. Наук. 1915. Т. 20. С. 167-237.
- Юдкин В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 105 с.
- Юдкин В.А. Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии. Новосибирск: Наука, 2009. 416 с.
- Alatalo R.V. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the goldcrest *Regulus*: foraging shifts in multispecifics // *Oecologia*. 1981. Vol. 36, No 2. P. 130-136.
- Alatalo R.V. Evidence for interspecific competition among european tits *Parus* spp.: a review // *Ann. zool. fenn.* 1982. Vol. 19, No 4. P. 309-317.
- Alatalo R.V., Lundberg A., Ulfstrand S. Habitat selection in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Habitat selection in birds* / [Ed. M.L. Cody]. Orlando: Acad. Press, 1985. P. 59-83.
- Anderson M.G., Titman R.D. Spacing patterns // *Ecology and management of breeding waterfowl* [Eds: Batt B.D.J et al.]. Minneapolis: Univ. of Minnesota Press, 1992. P. 251-289.
- Arctic Birds: Newsletter of International Breeding Conditions Survey / [Ed.: Soloviev M.Y. and Tomkovich P.S.]. 1999-2008. № 1-11.
- Artemiev A.V. Dynamics of numbers of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the northern part of its breeding range // *Avian ecol. and behav.* 2001. № 6. P. 55-56.
- Arzel C., Elmberg J. Time use, foraging behavior and microhabitat use in a temporary guild of spring-staging dabbling ducks (*Anas* spp.) // *Ornis fenn.* 2004. Vol. 81, No 4. Pp. 157-168.
- Askeyev O., Sparks T., Askeyev I. Changes in the arrival times of skylark (*Alauda arvensis*) in the Middle Volga region (Kazan, Tatarstan republic, Russia) // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар.

- симп., Казань, 11-16 нояб., 2002. [отв. ред. О.В. Жигальский, Л.В. Соколов]. Казань: Новое знание, 2002. С. 173-176.
- Baillie, S.R., Crick, H.Q.P., Balmer, D.E., Beaven, L.P., Downie, I.S., Freeman, S.N., Leech, D.I., Marchant, J.H., Noble, D.G., Raven, M.J., Simpkin, A.P., Thewlis, R.M. and Wernham, C.V. Breeding Birds in the Wider Countryside: their conservation status 2001. BTO Research Report No. 278. BTO, Thetford. 2002. (<http://www.bto.org/birdtrends>)
- Barba E., Gil-Delgado J.A., Monros J.S. The costs of being late: Consequences of delaying great tit *Parus major* first clutches // J. Anim. Ecol. 1995. Vol. 64, No 5. P. 642-651.
- Bart J., Earnst S. Double sampling to estimate density and population trends in birds // Auk. 2002. Vol. 119, No 1. P. 36-45.
- Beekman J. International censuses of the north-west European Bewick's Swan population, January 1990 and 1995 // Swan Specialist Group Newsletter. 1997. № 6. P. 7-9.
- Bety, J., Gauthier, G., Korpimaki, E., Giroux, J.-F. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese // J. Anim. Ecol. 2002. Vol. 71, No 1. Pp. 88-98.
- Blakey J.K., Perrins C.M. Pre- and post fledging survival of Great Tits *Parus major* in relation to sex: Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., 1998 // Ostrich. 1998. Vol. 69, No 1/2. P. 75.
- Blums P., Clark R.G., Mednis A. Patterns of reproductive effort and success in birds: Path analyses of long-term data from European ducks // J. Anim. Ecol. 2002. Vol. 71, No 2. P. 280-295.
- Both C., Visser M.E. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird // Nature (Gr. Brit.). 2001. Vol. 411, No 6835. P. 296-298.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. 3rd edition. Wien-New York: Springer Verlag. 1964. 865 p.

- Briffa K. R., Jones P. D. Global surface air temperature variations during the twentieth century: Pt 2. Implications for large-scale high-frequency palaeoclimatic studies // *The Holocene*. 1993. No 3. P. 77-88.
- Brooke M. de L. Ecological segregation of woodcreepers (Dendrocolaptidae) in the state of Rio de Janeiro, Brasilia // *Ibis*. 1983. Vol. 125, No 4. P. 562-567.
- Brown C.R., Brown M.B. Intense natural selection on body size among swallows during severe weather: Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., 1998 // *Ostrich*. 1998. Vol. 69, No 3/4. P. 388.
- Bures S., Vaclavikova J., Tukac V. Severe alpine weather, prey availability and reproduction in two species of passerine: a test of the permanent prey availability hypothesis // *Folia zool*. 1999. Vol. 48, No 4. P. 279-285.
- Caldwell G.S. Attraction to tropical mixed-species heron flocks: proximate mechanism and consequences // *Behav. Ecol. and Sociobiol*. 1981. Vol. 8, No 2. P. 99-103.
- Carriere S., Bromley R.G., Gauthier G. Comparative spring habitat and food use by two Arctic nesting geese // *Wilson Bull*. 1999. Vol. 111, No 2. P. 166-180.
- Chesapeake Bay Mute Swan Working Group Report: Mute swan (*Cygnus olor*) in the Chesapeake Bay: A Draft Bay – Wide Management Plan / A information prepared by the Chesapeake Bay Mute Swan Working Group; Chaired by J.A. Thompson, 2003. 40 p. URL: [http://archive.chesapeakebay.net/pubs/subcommittee/lrsc/doc-Mute\\_%20Swan\\_%20Mgt\\_%20Plan.pdf](http://archive.chesapeakebay.net/pubs/subcommittee/lrsc/doc-Mute_%20Swan_%20Mgt_%20Plan.pdf) (дата обращения 11.09.2010 г.)
- Christaller W. The central places of southern Germany / [Trans. by Baskin C.W.] Englewood Chiffs. New York: Prentice Hall, 1966. 230 p.
- Cody M.L. Towards a theory of continental species diversities // *Ecology and Evolution of Communities* / [eds. Cody, M.L. & Diamond, J.M.]. Cambridge: Harvard University Press, 1975. P. 214-257.
- Cody M.L. An introduction to habitat selection in birds // *Habitat selection in birds* / [Ed. M.L. Cody]. Acad. Press., 1985. P. 3-56.

- Collins S.L. Long-term research and the dynamics of bird populations and communities // *Auk*. 2001. Vol. 118, No 3. P. 583-588.
- Confer J.L., Khapp K. Golden-winged warblers and Blue-winged warblers: the relative success of a habitat specialist and a generalist // *Auk*. 1981. Vol. 98, No 1. P. 108-114.
- Connell J.H. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past // *Oikos*. 1980. Vol. 35. P. 131-138.
- Cramp, S. (Chief Ed.), Simmons, K.E.L., Ferguson-Lees, I.J., Gillmor, R., Hollom, P.A.D., Hudson, R., Nicholson, E.M., Ogilvie, M.A., Olney, P.J.S., Voous, K.H., Wattel, J. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Oxford – London – New York: Oxford University Press, 1977. 722 p.
- Cramp, S. (Chief Ed.), Brooks, D.J., Dunn, E., Gillmor, R., Hall-Craggs, J., Hollom, P.A.D., Nicholson, E.M., Ogilvie, M.A., Roselaar, C.S., Sellar Simmons, K.E.L., Voous, K.H., Wallace, D.I.M., Wattel, J., Wilson, M.G. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. V: Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford – London – New York: Oxford University Press, 1988. 1063 p.
- Cramp, S., Brooks, D.J. (Executive Ed.), Dunn, E., Gillmor, R., Hall-Craggs, J., Hollom, P.A.D., Nicholson, E.M., Ogilvie, M.A., Roselaar, C.S., Sellar Simmons, K.E.L., Snow, D.W., Vincent, D., Voous, K.H., Wallace, D.I.M., Wilson, M.G. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. VI: Warblers. Oxford – London – New York: Oxford University Press, 1992. 1063 p.
- Cramp, S., Perrins, C.M. (Senior Ed.), Brooks, D.J. (Executive Ed.), Dunn, E., Gillmor, R., Hall-Craggs, J., Hillcoat, B., Hollom, P.A.D., Nicholson, E.M., Roselaar, C.S., Seale, W.T.C., Sellar, P.J., Simmons, K.E.L., Snow, D.W., Vincent, D., Voous, K.H., Wallace, D.I.M., Wilson, M.G. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western

- Palearctic. Vol. VII. Flycatchers to Strikes. Oxford – London – New York: Oxford University Press, 1993. 576 p.
- Cramp, S., Perrins, C.M. (Senior Ed.), Brooks, D.J. (Executive Ed.), Dunn, E., Gillmor, R., Hall-Craggs, J., Hillcoat, B., Hollom, P.A.D., Nicholson, E.M., Roselaar, C.S., Seale, W.T.C., Sellar, P.J., Simmons, K.E.L., Snow, D.W., Vincent, D., Voous, K.H., Wallace, D.I.M., Wilson, M.G. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. VIII. Crows to Finches. Oxford – London – New York: Oxford University Press, 1994. 899 p.
- Crick H.Q.P., Sparks T.H. Climate change related to egg-laying trends // Nature (Gr. Brit.). 1999. Vol. 400, No 6741. P. 423-424.
- Develey P.F., Peres, C.A. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil // Journal of Tropical Ecology. 2000. No 16. P. 33-53.
- Dmitriev A.E., Emelchenko N.N. 29. Bely Island, the Kara Sea, Russia (73°16' N, 70°42' E) // Arctic Birds: Newsletter of International Breeding Conditions Survey. 2005. No. 7. P. 12.
- Drent R., van Eerden M.R. Goose flocks and food exploitation: how to have your cake and eat it // Acta Congressus Internationalis Ornithologici. 1980. Vol. 17. P. 800-806.
- Earle R.A. Foraging overlap and morphological similarity among some insectivorous arboreal birds in an eastern Transvaal forest // Ostrich. 1983. Vol. 54, No 1. P. 36-42.
- Eeva T., Veistola S., Lehikoinen E. Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability // Can. J. Zool. 2000. Vol. 78, No 1. P. 67-78.
- Eisenmann E., Short L.L. Systematics of the avian genus *Emberizoides* (Emberizidae) // Amer. Mus. Novitates. 1982. Vol. 2740. P. 1-21.
- Fischer D.H. Breeding biology of curve-billed thrashers and longbilled thrashers in southern Texas // Condor. 1980. Vol. 82, No 4. P. 392-397.
- Forchhammer M. C., Post E., Stenseth N.C. Breeding phenology and climate // Nature (Gr. Brit.). 1998. Vol. 391, No 6662. P. 29-30.

- Fox, A.D., Francis, I.S., Madsen, J., Stroud, J.M. The breeding biology of the Lapland bunting, *Calcarius lapponicus*, in West Greenland during two contrasting years // *Ibis*. 1987. Vol. 129, No 4. Pp. 541-552.
- Gaston, A.J. Adaptation in the genus *Phylloscopus* // *The Ibis*, 1974. Vol. 116. Pp. 432-450.
- Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. 163 p.
- Gerstell A.T., Bednarz J.C. Competition and patterns of resource use by two sympatric raptors // *Condor*. 1999. Vol. 101, No 3. P. 557-565.
- Gilyazov A., Sparks T. Change in the timing of migration of common birds at the Lapland nature reserve (Kola peninsula, Russia) during 1931-1999 // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар. симп., Казань, 11-16 нояб., 2002. [отв. ред. О.В. Жигальский, Л.В. Соколов]. Казань: Новое знание, 2002. С. 184-188.
- Golovatin, M.G., Morozova, L.M., Ektova, S.N., Paskhalny, S.P. The change of tundra biota at Yamal peninsula (the North of the Western Siberia, Russia) in connection with anthropogenic and climatic shifts / In book: *Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate trends* (Ed.: B. Gutierrez and C. Pena). New York: Nova Science Publishers, 2010. Cht. 1. Pp. 1-46.
- Golovatin M.G., Paskhalny S.P. Timing of arrival and breeding of birds in the north of Western Siberia: relationship with the weather // *Avian Ecology & Behaviour*. 2003. Vol. 11. P. 47-69.
- Goss-Custard J.D. Competition for food and interference among waders // *Ardea*. 1980. Vol. 68. P. 31-52.
- Greenberg R. Body size, breeding habitat and winter exploitation systems in *Dendroica* // *Auk*. 1979. Vol. 96, No 4. P. 756-766.
- Haartman L. von. Der Trauerfliegenschnäpper.III. Die Nahrungsbiologie // *Acta Zool. Fenn*. 1954. No 83. P. 1-96.
- Haila Y. Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology // *Ann. Zool. Fennici*. 1982. Vol. 19, No 4. P. 255-263.



- Halupka K. Nest predation in Meadow Pipits *Anthus pratensis* nesting in natural conditions // *Ornis fenn.* 1998. Vol. 75, No 3. P. 139-143.
- Hansson B. The influence of weather and food supply on condition and behaviour of juvenile Bluethroats *Luscinia svecica* in northern Sweden // *Ornis svecica.* 1997. Vol. 7, No 1. P. 11-20.
- Hansson M.C., Bensch S., Brannstrom O. Range expansion and the possibility of an emerging contact zone between two subspecies of Chiffchaff *Phylloscopus collybita ssp.* // *J. Avian Biol.* 2000. Vol. 31, No 4. P. 548-558.
- Hendricks P. Geographical trends in clutch size: a range-wide relationship with laying date in American pipits // *Auk.* 1997. Vol. 114, No 4. P. 773-778.
- Henry C. Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers // *Alauda.* 1982. Vol. 50. No 2. P. 92-107.
- Hogstad O. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus spp.* in Norway during winter // *Ibis.* 1978. Vol. 120, No 2. P. 139-146.
- Hogstad O. Fluctuation of a breeding population of Brambling *Fringilla montifringilla* during 33 years in a subalpine birch forest // *Ornis fenn.* 2000. Vol. 77, No 3. P. 97-103.
- Houston D.C. Nutritional constraints on egg production: Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., 1998 // *Ostrich.* 1998. Vol. 69, No 1/2. P. 8.
- Hromada, M., Kuczynski, L., Kristin, A., Tryjanowski, P. Animals of different phenotype differentially utilise dietary niche – the case of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor* // *Ornis fenn.* 2003. Vol. 80, No 2. Pp. 71-78.
- Hurlbert, S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // *Ecology.* 1978. Vol. 59, No 1. Pp. 65-77.
- Jehl J.R. and Hussell, D.J.T. 1966. Effects of weather on reproductive success of birds at Churchill, Manitoba // *Arctic.* 19. P.185-191.
- Jones E.W. Fundamentals of forest biogeocenology by V. Sukachev and N. Dylis // *Nature.* 1968. Vol. 220, No. 5163. P. 199-200.
- Jones J. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review // *Auk.* 2001. Vol. 118, No 2. P. 557-562.

- Jue A. Ground-feeding methods and niche separation in thrushes // *Wilson Bull.* 1981. Vol. 93, No 1. P. 112-114.
- Klausnitzer B. Ökologie der Großstadtfauna. Jena: G. Fischer, 1987. 225 s.
- Kolasa J. Ecological Systems in Hierarchical Perspective: Breaks in Community Structure and Other Consequences // *Ecology*. 1989. Vol. 70, No 1. P. 36-47.
- Krebs J.R. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. // *Ecology*. 1971. Vol. 52. P. 2-22.
- Krebs J.R. Social learning and the significance of mixed species flocks of chickadees (*Parus* spp.) // *Can. J. Zool.* 1973. Vol. 51, No 12. P. 1275-1288.
- Lamb H.H. Climate: Present, past and future. London: Methuen&Co Ltd, 1977. Vol. 2. Climate history and the future. 835 p.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. 1992. 62 (1). Pp. 67-118.
- Lindgren L.G. Ecological morphology in three Swedish populations of willow tits: Abstr. 5th Int. Congr. Vertebrate Morphol., Bristol, July 12-17, 1997 // *J. Morphol.* 1997. Vol. 232, No 3. P. 287.
- Loxton R.G., Sparks T.H. Arrival of spring migrants at Portland, Stockholm, Bardsey and Calf of Man // *Bardsey Observatory Report*. 1999. No 42. P. 105-143.
- Lösch A. The economics of location. – 2nd ed. / [Trans. by Woglom W.H., Stolper W.F.]. New Haven: Yale University Press, 1954. 520 p.
- Mac Arthur R.H. Geographical ecology: patterns in distribution of species. New-York: Harper and Row, 1972. 269 p.
- Magyar L. Feeding ecological investigations in the district of the nature conservation-area Mártély-Körtvélyes // *Tiscia*. 1982. Vol. 17. P. 199-205.
- Mason C.F. Long-term trends in the arrival dates of spring migrants // *Bird Study*. 1995. 42. P. 182-189.
- Mattocks J. Goose feeding and cellulose digestion // *Wildfowl*. 1971. Vol. 22. P. 107-113.

- McKendrick J.D., Batzli G.O., Everett K.R., Swanson J.C. Some Effects of Mammalian Herbivores and Fertilization on Tundra Soils and Vegetation // Arctic and Alpine Research, 1980. Vol.12. P. 565-578.
- Meijer, T., Nienaber, U., Langer, U., Trillmich, F. Temperature and timing of egg-laying of European Starlings // Condor. 1999. Vol. 101, No 1. Pp. 124-132.
- Moermond T.C., Denslow J.S. Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity // J. Anim. Ecol. 1983. Vol. 52, No 2. P. 407-420.
- Monkkonen M., Aspi J. Sampling error in measuring temporal density variability in animal populations and communities // Ann. zool. fenn. 1998. Vol. 35, No 1. P. 47-57.
- Moller P.H. Decrease in number of Starlings *Sturnus vulgaris* wintering in the Leypark, Tilburg // Limosa. 1992. Vol. 65. P. 19-22.
- Mooji J.H., Zöckler C. Reflections of the systematics, distribution and status of *Anser fabalis* (Latham,1787) / Casarca. 1999. № 5. P. 103-120.
- Morozov V.V. Surveys for Lesser White-fronted Goose in the Bolshezemelskaya tundra, European Russia, in 1999 // WWF Finland Report 12.NO F Rappotserie. 2000. No 1: Fennoscandian Lesser White-fronted Goose conservation project: Annual report. 1999. P. 35-38.
- Murray B.G. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds // Ecology. 1971. Vol. 52, No 3. P. 414-423.
- Murray B.G. A critique of interspecific territoriality and character convergence // Condor. 1976. Vol. 78, No 4. P. 518-523.
- Naef-Daenzer B. Is the breeding of titmice, *Parus* sp. timed to maximum nestling food or to avoid juvenile predation?: Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., 1998. // Ostrich. 1998. Vol. 69, No 1/2. P. 77.
- Naef-Daenzer B., Deller L. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight // J. Anim. Ecol. 1999. Vol. 68, No 4. P. 708-718.

- Naef-Daenzer B., Widmer F., Nuber M. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date // *J. Anim. Ecol.* 2001. Vol. 70, No 5. P. 730-738.
- Naef-Daenzer L., Naef-Daenzer B., Nager R.G. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability // *J. Avian Biol.* 2000. Vol. 31, No 2. P. 206-214.
- Nager R.G. Energetic or nutritional constraints on the timing of reproduction: Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., 1998 // *Ostrich.* 1998. Vol. 69, No 1/2. P. 19.
- Newton I. The role of food in limiting bird numbers // *Ardea.* 1980. Vol. 68, No 1-4. P. 11-30.
- Newton I. Weather-related mass-mortality events in migrants // *Ibis.* 2007. 149. P. 453-467.
- Nilsson L., Persson H., Voslamber B. Factors affecting survival of young Greylag Geese *Anser anser* and their recruitment into the breeding population // *Wildfowl.* 1998. No 48. P. 72-87.
- Nudds T.D. Ecological separation of grebes and coots: interference competition or microhabitat selection? // *Wilson Bull.* 1982. Vol. 94. P. 505-514.
- Nummi P., Vaananen V. High overlap in diets of sympatric dabbling ducks – an effect of food abundance? // *Ann. zool. fenn.* 2001. Vol. 38, No 2. P. 123-130.
- Ojanen M. Effect of a cold spell on birds in northern Finland in May 1968 // *Ornis Fennica.* 1979. No 56. P. 148-155.
- Olofsson J., Kitti H., Rautiainen P., Stark S., Oksanen L. Effects of reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling // *Ecography.* 2001. Vol. 24. P. 13-24.
- Olofsson J., Oksanen L. Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer, a litterbag experiment // *Oikos.* 2002. Vol. 96. P. 507-515.

- Olsson V. Förändringar i varfagelns, *Lanius excubitor*, utbredning i Sverige under de senaste årtiondena // Fauna och flora. 1980. Vol. 75, No 5. P. 247-255.
- Pianka E.R. The structure of lizard communities // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. Vol. 4. P. 53-74.
- Pierce V., Grubb T.C.J. Laboratory studies of foraging in four bird species of deciduous woodland // Auk. 1981. Vol. 98, No 2. P. 307-320.
- Potti J. Arrival time from spring migration in male Pied Flycatchers: individual consistency and familial resemblance // Condor. 1998. Vol. 100, No 4. P. 702-708.
- Pöysä H. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community // Oikos. 1983. Vol. 40, No 2. P. 295-307.
- Prince P.A. The food and feeding ecology of Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma* and Black-Browed Albatross *D. melanophris* // Ibis. 1980. Vol. 122, No 4. P. 476-488.
- Przybylo R., Sheldon B.C., Merila J. Climatic effects on breeding and morphology: Evidence for phenotypic plasticity // J. Anim. Ecol. 2000. Vol. 69, No 3. P. 395-403.
- Pulliaainen E. Food selection in the tetraonid hybrids *Lyrurus tetrrix* × *Tetrao urogallus*, *Lyrurus tetrrix* × *Lagopus lagopus*, *Tetrao urogallus*. × *Lagopus lagopus* // Ornis fennici. 1982. Vol. 54, No 4. P. 170-174.
- Ramsay S.L., Houston D.C. Nutritional constraints on egg production in the blue tit: A supplementary feeding study // J. Anim. Ecol. 1997. Vol. 66, No 5. P. 649-657.
- Raudonikis L. The behavioural changes of the early migrants during the cold-spell in spring: Abstr. 27 Intern. Ethological Conference, Tubingen, 22-29 Aug., 2001 // Advanced Ethol. 2001. No 36. P. 246.
- Ricklefs R.E. Taxon cycles in the West Indian avifauna: Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., 1998 // Ostrich. 1998. Vol. 69, No 1/2. P. 3.

- Rintala J., Tiainen J., Pakkala T. Population trends of the Finnish starling *Sturnus vulgaris*, 1952-1998, as inferred from annual ringing totals // Ann. zool. fenn. 2003. Vol. 40, No 4. P. 365-385.
- Roberge J.-M., Svensson S. How much time is required to survey land birds in forest-dominated atlas squares? // Orn. fenn. 2003. Vol. 80, No 3. P.111-120.
- Robertson J.G.M., Scoglund T.A method for mapping birds of conservation interest over large areas // Birds census and atlas studies: Proc. VIII Int. Conf. on Bird Census and Atlas Work. Tring: BTO, 1985. P. 67-72.
- Robinson R.A., Siriwardena G.M., Crick H.Q.P. Status and population trends of Starling *Sturnus vulgaris* in Great Britain // Bird Study. 2005. Vol. 52. P. 252–260.
- Rotenberry J.T. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? // Ecol. Monogr. 1980. Vol. 50, No 1. P. 93-110.
- Ryabitsev V.K. Patterns and results of interspecific territorial relations in tundra skuas // Rus. J. of Ornithology. 1995. No 4(1/2). P. 3-12.
- Salvati L. Does high population density affect reproductive output? Evidence from semicolonial Kestrels *Falco tinnunculus* // Vogelwelt. 2001. Vol. 122, No 1. P. 41-45.
- Sandford S. Pastoralism under pressure // ODI Rev. 1976. Vol. 2. Pp. 45-68.
- Sanz J.J. Seasonal variation in reproductive success and post-nuptial moult of blue tits in southern Europe: An experimental study // Oecologia. 1999. Vol. 121, No 3. P. 377-382.
- Sanz, J.J., Potti, J., Moreno, J., Merino, S., Frias, O. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region // Global Change Biol. 2003. Vol. 9, No 3. Pp. 461-472.
- Schluter D. Distributions of Galapagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply // Ecology. 1982. Vol. 63, No 5. P. 1504-1517.

- Sealy S.C. Reproductive responses of northern orioles to a changing food supply // Can. J. Zool. 1980. Vol. 58, No 2. P. 221-227.
- Siriwardena G.M., Baillie S.R., Wilson J.D. Variation in survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland // Bird Study. 1998. Vol. 45, No 2. P. 276-292.
- Shtro V.G. Dynamics of rodent numbers on the Yamal peninsula and the impact on the Arctic fox population // Arctic Birds: Newsletter of International Breeding Conditions Survey. 2003. No. 5. P. 41-45.
- Sokolov L.V. Population dynamics in 20 sedentary and migratory passerine species of the Courish Spit on the Baltic Sea // Avian Ecol. and Behav. 1999. No 3. P. 23-50.
- Sokolov L.V. Springambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // Avian Ecol. and Behav. 2000. No 5. P. 79-104.
- Sokolov L.V. Climatic influence on year-to-year variation in timing of migration and breeding phenology in passerines on the Courish spit // Ring. 2001. Vol. 23, No 1. P. 159-166.
- Sokolov, L.V., Markovets, M.Yu., Shapoval, A.P., Morozov, Yu.G. Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish spit of the Baltic sea // Avian Ecology and Behaviour. 1998. No 1. Pp. 1-21.
- Sparks T.H., Loxton R.G. Changes in the UK arrival times of sand martin *Riparia riparia* // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар. симп., Казань, 11-16 нояб., 2002 / [отв. ред. О.В. Жигальский, Л.В. Соколов]. Казань: Новое знание, 2002. С. 113-116.
- Sparks T.H., Mason C.F. Dates of arrivals and departures of spring migrants taken from Essex Bird Reports 1950-1998 // Essex Bird Report 1999. 2001. P. 154-164.
- Sparks T.H., Roberts D.R., Crick H.Q.P. What is the value of first arrival dates of spring migrants in phenology? // Многолетняя динамика численности

- птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар. симп., Казань, 11-16 нояб., 2002 / [отв. ред. О.В. Жигальский, Л.В. Соколов]. Казань: Новое знание, 2002. С. 39-46.
- Stiebel H. Habitatwahl, Habitatnutzung und Bruterfolg der Schafstelze *Motacilla flava* in einer Agrarlandschaft // Vogelwelt. 1997. Vol. 118, No 5. P. 257-268.
- Storch D., Sizing A.L., Gaston K.J. Geometry of the species – area relationship in central European birds: Testing the mechanism // J. Anim. Ecol. 2003. Vol. 72, No 3. P. 509-519.
- Suddaby D., Raicliffi N. The effect of fluctuating food availability of breeding Arctic Terns (*Sterna paradisaea*) // Auk. 1997. Vol. 114, No 3. P. 524-530.
- Tiainen J. Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers // Ann. Zool. Fennici. 1982. No 19. P. 285-295.
- Tomiałojć L. Kombinowana odmiana metody kartograicznej do liczenia ptaków legowych // Not. Orn. 1980. Vol. 21, No 1/4. P. 33-54.
- Tryjanowski P., Kuźniak S., Sparks T. Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland // Ibis. 2002. No 144. P. 62-68.
- Ulfstrand S. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a South Swedish coniferous woodland // Oecologia. 1977. Vol. 27. P. 23-45.
- Veistola S., Lehikoinen E., Eeva T. Weather and breeding success at high latitudes – the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and the Siberian Tit *Parus cinctus* // Ornis fenn. 1997. Vol. 74, No 2. P. 89-98.
- Village A. The diet of kestrels in relation to vole abundance // Bird Study. 1982. Vol. 29, No 2. P. 129-138.
- Volkov, A.E., Khomenko, S., van Kellf, H., Willems, F. Breeding of brent geese at Meduza bay, Taimyr, and relation with lemming predators // Бюл. раб. группы по гусям и лебедям Вост. Европы и Сев. Азии. 2000. № 6. С. 63-75.
- Walters, J. Interspecific aggressive behavior by long-toed lapwings (*Vanellus crassirostris*) // Anim. Behav. 1979. Vol. 24, No 4. P. 969-981.



- Wheelwright N.T., Templeton J.J. Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile Savannah Sparrows // *Condor*. 2003. Vol. 105, No 2. P. 279-287.
- Wiens J.A. On competition and variable environments // *Amer. Sci.* 1977. Vol. 65. P. 587-590.
- Wiens J.A., Rotenberry J.T. Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds // *Oecologia*. 1979. Vol. 42, No 3. P. 253-292.
- Wiley R.H. Multispecies antbird societies in lowland forest of Surinam and Ecuador: stable membership and foraging differences // *J. Zool.* 1980. Vol. 191, No 1. P. 127-145.
- Wilson D.J., Bromley R.G. Effects on loss of goose nests // *Can. J. Zool.* 2001. Vol. 79, No 3. P. 525-532.
- Zalakevicius M., Zalakeviciute R. Global climate change impact on birds: a review of research in Lithuania // *Folia zool.* 2001. Vol. 50, No 1. P. 1-17.
- Zimov, S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin III F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. Steppe-tundra transition: A herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *American Naturalist*. 1995. Vol. 146, № 5. P. 765-794.

## **ПРИЛОЖЕНИЯ**

Приложение 1. Встречаемость гнездящихся птиц на стационаре «Войкар» в разные годы (без таежного гуменника *Anser fabalis fabalis* и орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla*)

Вид	Годы																		
	1990-е									2000-е									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чернозобая гагара <i>G. arctica</i>	+	+	+		+	+			+	+				+	+	+	+	+	+
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>	+	+						+	+		+	+	+		+		+		
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>		+	+	+	+	+				+		+	+	+			+		+
Шилохвость <i>A. acuta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Свиязь <i>A. penelope</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Широконоска <i>A. strepera</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чирок-свистунок <i>A. strepera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чирок-трескунок <i>A. querquedula</i>	+	+	+	+		+	+		+					+		+			
Хохлатая черныш <i>Aythya fuligula</i>		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Гоголь <i>Bucephala clangula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Синьга <i>Melanitta nigra</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Луток <i>Mergus albellus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Длинноносый крохаль <i>M. serrator</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Большой крохаль <i>M. merganser</i>	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+		+		+
Полевой лушь <i>Circus cyaneus</i>	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>		+	+			+				+	+			+			+	+	+
Перепелятник <i>A. nisus</i>								+			+	+							+
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+				+		
Дербник <i>F. columbarius</i>	+		+			+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i>	+	+	+		+			+			+		+	+	+	+		+	
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i>		+	+		+	+			+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение 1 приложения 1

Вид	Годы																		
	1990-е									2000-е									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Золотистая ржанка <i>Pluvialis arcticaria</i>					+					+						+			+
Черныш <i>Tringa ochropus</i>												+	+			+	+	+	+
Фифи <i>T. glareola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Большой улит <i>T. nebularia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Щеголь <i>T. erythropus</i>					+		+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Мордунка <i>Xenus cinereus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>													+						
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Азиатский бекас <i>G. stenura</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Гаршнеп <i>Lymnocyptes minimus</i>										+	+	+			+	+	+		+
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>														+			+		+
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i>														+		+			
Средний кроншнеп <i>N. phaeopus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Малый веретенник <i>L. lapponica</i>		+		+	+	+	+	+		+	+							+	
Восточная клуша <i>Larus heuglini</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сизая чайка <i>L. canus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Озерная чайка <i>L. ridibundus</i>										+							+	+	+
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Глухая кукушка <i>C. saturatus</i>	+		+	+	+			+						+		+		+	+
Болотная сова <i>Asio flammeus</i>			+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i>													+			+			+
Ястребиная сова <i>Sumia ulula</i>												+	+	+	+	+			
Желна <i>Dryocopus martius</i>			+	+	+		+	+	+	+				+					
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>																+			
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение 2 приложения 1

Вид	Годы																		
	1990-е									2000-е									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Луговой конек <i>A. pratensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Краснозобый конек <i>A. cervinus</i>										+	+								
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Желтоголовая трясогузка <i>M. citreola</i>		+																+	+
Белая трясогузка <i>M. alba</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Серый сорокопут <i>Lanius excubitor</i>														+	+	+	+		+
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сорока <i>Pica pica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Серая ворона <i>Corvus cornix</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Свиристель <i>Vombicilla garrulus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Сибирская завирушка <i>Prunella montanella</i>							+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+
Барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>			+	+	+		+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Пеночка-теньковка <i>Ph. collybita</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Пеночка-таловка <i>Ph. borealis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Зеленая пеночка <i>Ph. trochiloides</i>					+				+	+								+	
Пеночка-зарничка <i>Ph. inornatus</i>			+		+						+								+
Малая мухоловка <i>Ficedula parva</i>							+	+											+
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i>		+			+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>											+								+
Горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Темнозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	

Продолжение 3 приложения 1

Вид	Годы																			
	1990-е									2000-е										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Рябинник <i>T. pilaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Белобровик <i>T. iliacus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Длиннохвостая синица <i>Aegithalos caudatus</i>																			+	
Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i>		+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Сероголовая гаичка <i>P. cinctus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Поползень <i>Sitta europaea</i>																				+
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>							+				+									
Вьюрок <i>F. montifringilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чечетка <i>Acanthis flammea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>											+	+								
Щур <i>Pinicola enucleator</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>																			+	
Белокрылый клест <i>L. leucoptera</i>																			+	
Обыкновенный снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
Камышовая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Полярная овсянка <i>E. pallasi</i>																				+
Овсянка-ремез <i>E. rustica</i>		+	+		+	+	+				+	+								
Овсянка-крошка <i>E. pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>			+																	+

Приложение 2. Средняя многолетняя численность гнездящихся видов на стационаре «Войкар» (\*– виды с относительно высокой численностью)

Вид	Среднее число пар	SD	Вид	Среднее число пар	SD
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	1,0	0,5	Чернозобая гагара <i>G. arctica</i>	0,9	0,7
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>	0,6	0,7	Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	0,9	0,3
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0,8	0,9	Шилохвость <i>A. acuta</i>	9,2*	2,5
Связь <i>A. penelope</i>	11,3*	3,3	Широконоска <i>A. clypeata</i>	1,4	0,7

Продолжение 2 приложения 2

Вид	Среднее число пар	SD	Вид	Среднее число пар	SD
Чирок-свиистунок <i>A. crecca</i>	9,0*	3,9	Чирок-трескунок <i>A. querquedula</i>	0,6	0,7
Хохлатая черныш <i>Aythya fuligula</i>	4,4	2,3	Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	2,7	1,7
Гоголь <i>Vesperhala clangula</i>	7,5*	1,5	Синьга <i>Melanitta nigra</i>	2,6	1,7
Луток <i>Mergus albellus</i>	4,4	1,7	Длинноносый крохаль <i>M. serrator</i>	1,9	1,0
Большой крохаль <i>M. merganser</i>	1,2	1,0	Полевой лушь <i>Circus cyaneus</i>	1,4	0,9
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>	0,5	0,6	Перепелятник <i>A. nisus</i>	0,2	0,4
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	0,7	0,6	Дербник <i>F. columbarius</i>	1,0	0,7
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i>	0,9	1,0	Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i>	1,6	2,4
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i>	3,8	2,9	Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	18,2*	11,3
Золотистая ржанка <i>Pluvialis apricaria</i>	0,3	0,6	Черныш <i>Tringa ochropus</i>	0,5	0,9
Фифи <i>T. glareola</i>	27,7*	13,3	Большой улит <i>T. nebularia</i>	15,3*	7,1
Щеголь <i>T. erythropus</i>	1,0	1,1	Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	10,6*	3,5
Мородунка <i>Xenus cinereus</i>	5,7	2,4	Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	0,1	0,2
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	10,2*	5,7	Азиатский бекас <i>G. stenura</i>	2,7	0,9
Гаршнеп <i>Lymnocyptes minimus</i>	0,4	0,5	Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	0,2	0,4
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i>	0,1	0,3	Средний кроншнеп <i>N. phaeopus</i>	9,8*	2,8
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	6,2	6,0	Мальй веретенник <i>L. lapponica</i>	0,6	0,5
Восточная клуша <i>Larus heuglini</i>	1,9	1,1	Сизая чайка <i>L. canus</i>	9,0*	1,9
Озерная чайка <i>L. ridibundus</i>	0,3	0,6	Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	4,9	2,4
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	9,9*	4,0	Глухая кукушка <i>C. saturatus</i>	0,6	0,7
Болотная сова <i>Asio flammeus</i>	2,1	3,2	Мохногый сыч <i>Aegolius funereus</i>	0,2	0,4
Ястребиная сова <i>Sumia ulula</i>	0,3	0,6	Желна <i>Dryocopus martius</i>	0,4	0,5
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	0,1	0,4	Трехпальй дятел <i>Picoides tridactylus</i>	2,7	1,3
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	5,3	3,6	Краснозобый конек <i>A. cervinus</i>	1,1	3,5
Луговой конек <i>A. pratensis</i>	45,2*	16,9	Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	82,3*	32,6

Продолжение 3 приложения 2

Вид	Среднее число пар	SD	Вид	Среднее число пар	SD
Желтоголовая трясогузка <i>M. citreola</i>	0,2	0,4	Белая трясогузка <i>M. alba</i>	12,3	3,8
Серый сорокопут <i>Lanius excubitor</i>	0,4	0,6	Кукша <i>Perisoreus infaustus</i>	1,8	0,8
Сорока <i>Pica pica</i>	1,1	0,3	Серая ворона <i>Corvus cornix</i>	3,5	1,3
Свиристель <i>Bombicilla garrulus</i>	4,5	3,6	Сибирская завирушка <i>Prunella montanella</i>	1,4	1,5
Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	3,2	2,7	Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	3,2	1,6
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	113,1*	40,4	Пеночка-теньковка <i>Ph. collybita</i>	13,2	3,5
Пеночка-таловка <i>Ph. borealis</i>	42,9*	26,2	Зеленая пеночка <i>Ph. trochiloides</i>	0,3	0,7
Пеночка-зарничка <i>Ph. inornatus</i>	0,3	0,7	Малая мухоловка <i>Ficedula parva</i>	0,4	0,8
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i>	4,1	4,1	Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	0,1	0,3
Горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1,9	1,7	Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	3,5	2,7
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	51,4*	19,3	Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>	2,6	1,8
Рябинник <i>T. pilaris</i>	11,4*	5,5	Белобровик <i>T. iliacus</i>	14,8*	7,7
Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i>	1,8	1,2	Сероголовая гаичка <i>P. cinctus</i>	4,3	2,5
Длиннохвостая синица <i>Aegithalos caudatus</i>	0,1	0,2	Поползень <i>Sitta europaea</i>	0,1	0,2
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	0,2	0,4	Вьюрок <i>F. montifringilla</i>	122,2*	59,1
Чечетка <i>Acanthis flammea</i>	29,2	41,3	Чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	0,1	0,3
Белокрылый клест <i>L. leucoptera</i>	0,1	0,4	Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>	1,0	3,2
Щур <i>Pinicola enucleator</i>	1,8	1,2	Обыкновенный снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1,7	1,0
Камышовая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	10,6	5,1	Полярная овсянка <i>E. pallasi</i>	0,2	0,5
Овсянка-крошка <i>E. pusilla</i>	117,8*	49,2	Овсянка-ремез <i>E. rustica</i>	0,7	1,2
Подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	0,1	0,3			



Приложение 3. Группирование видов стационара «Войкар» по их связи с прилегающими районами

Группа	Виды
Северные	Краснозобая и чернозобая гагары, морянка, золотистая ржанка, щеголь, турухтан, гаршнеп, малый веретенник, восточная клуша, полярная крачка, коньки (луговой и краснозобый), желтоголовая трясогузка, полярная овсянка, лапландский подорожник
Южные	Тетеревятник, перепелятник, чеглок, рябчик, тетерев, глухарь, черныш, перевозчик, вальдшнеп, большой кроншнеп, большой веретенник, мохноногий сыч, желна, большой пестрый дятел, глухая кукушка*, сорока, славка-завирушка, пеночки (теньковка и зеленая), малая мухоловка**, горихвостка, рябинник, белобровик, длиннохвостая синица, буроголовая гаичка, поползень, зяблик, обыкновенная чечевица, клест-еловик, обыкновенный снегирь, овсянка-ремез
Восточные	Азиатский бекас, пятнистый конек, пеночка-зарничка, синехвостка, чернозобый дрозд
Местные	Дербник, большой улит, средний кроншнеп, трехпалый дятел, желтая трясогузка***, кукушка, сибирская завирушка, пеночка-таловка, сероголовая гаичка, щур, белокрылый клест, овсянка-крошка
Поймы Оби	Красношейная поганка, лебедь-кликун, кряква, широконоска, трескунок, хохлатая чернеть, мородунка, бекас, озерная чайка, серая ворона, камышевка-барсучок, камышовая овсянка
Горные	Длинноносый и большой крохали, каменка
Широко распространенные	Шилохвость, свиязь, свистун, гоголь, синьга, луток, полевой лунь, белая куропатка, фифи, сизая чайка, обыкновенная кукушка, совы (болотная и ястребиная), белая трясогузка, серый сорокопут, свиристель, пеночка-весничка, черноголовый чекан, варакушка, выорок, чечетка

Примечание: \* глухая кукушка отнесена к группе южных, потому что этот сибирский вид, проникающий на запад, распространен в более южных районах; \*\* малая мухоловка данного района, судя по песне, относится к европейскому подвиду и распространена южнее; \*\*\* желтая трясогузка отнесена к категории местных, т.к. в северной тайге распространен особый подвид.

Приложение 4. Характер пространственной приуроченности видов различных групп на стационаре «Войкар»

Виды	Пойма	Терраса и облесенные моховые болота	Тундра
Группа северных видов			
Краснозобая гагара			+
Чернозобая гагара			+
Морянка			+
Золотистая ржанка			+
Щеголь			+
Турухтан			+
Гаршнеп			+
Малый веретенник			+
Восточная клуша			+
Полярная крачка			+

Продолжение 1 приложения 4

Виды	Пойма	Терраса и облесенные моховые болота	Тундра
Луговой конек			+
Краснозобый конек			+
Желтоголовая трясогузка	+		
Полярная овсянка			+
Лапландский подорожник			+

Группа южных видов

Тетеревятник	+	+	+
Перепелятник	+	+	
Чеглок	+	+	
Рябчик	+	+	
Тетерев	+	+	+
Глухарь	+	+	+
Черныш	+		
Перевозчик	+		
Вальдшнеп	+	+	
Большой кроншнеп			+
Большой веретенник			+
Мохноногий сыч	+		
Желна	+		
Большой пестрый дятел		+	
Сорока	+		
Славка-завирушка	+		
Теньковка	+	+	
Зеленая пеночка	+		
Малая мухоловка	+		
Обыкновенная горихвостка,	+		
Рябинник	+	+	
Белобровик	+	+	
Длиннохвостая синица	+		
Буроголовая гаичка	+		
Поползень	+		
Зяблик	+		
Обыкновенная чечевица	+		
Клест-еловик	+	+	
Обыкновенный снегирь	+	+	
Овсянка-ремез	+	+	

Группа восточных видов

Азиатский бекас	+		
Глухая кукушка	+		
Пятнистый конек		+	
Зарничка		+	
Синехвостка	+	+	
Чернозобый дрозд	+	+	

Группа местных видов

Дербник	+	+	+
Большой улит	+	+	+
Средний кроншнеп			+
Трехпалый дятел	+	+	
Желтая трясогузка			+

Продолжение 2 приложения 4

Виды	Пойма	Терраса и облесенные моховые болота	Тундра
Кукша		+	
Сибирская завирушка	+		
Таловка	+	+	
Сероголовая гаичка		+	
Щур	+	+	
Белокрылый клест		+	
Овсянка-крошка	+	+	+

Группа видов поймы Оби

Красношейная поганка			+
Лебедь-кликун			+
Кряква	+		+
Широконоска			+
Трескунок			+
Хохлатая чернеть			+
Мордунка	+		
Обыкновенный бекас	+	+	+
Озерная чайка	+		+
Серая ворона	+	+	+
Камышевка-барсучок	+		+
Камышовая овсянка	+		+

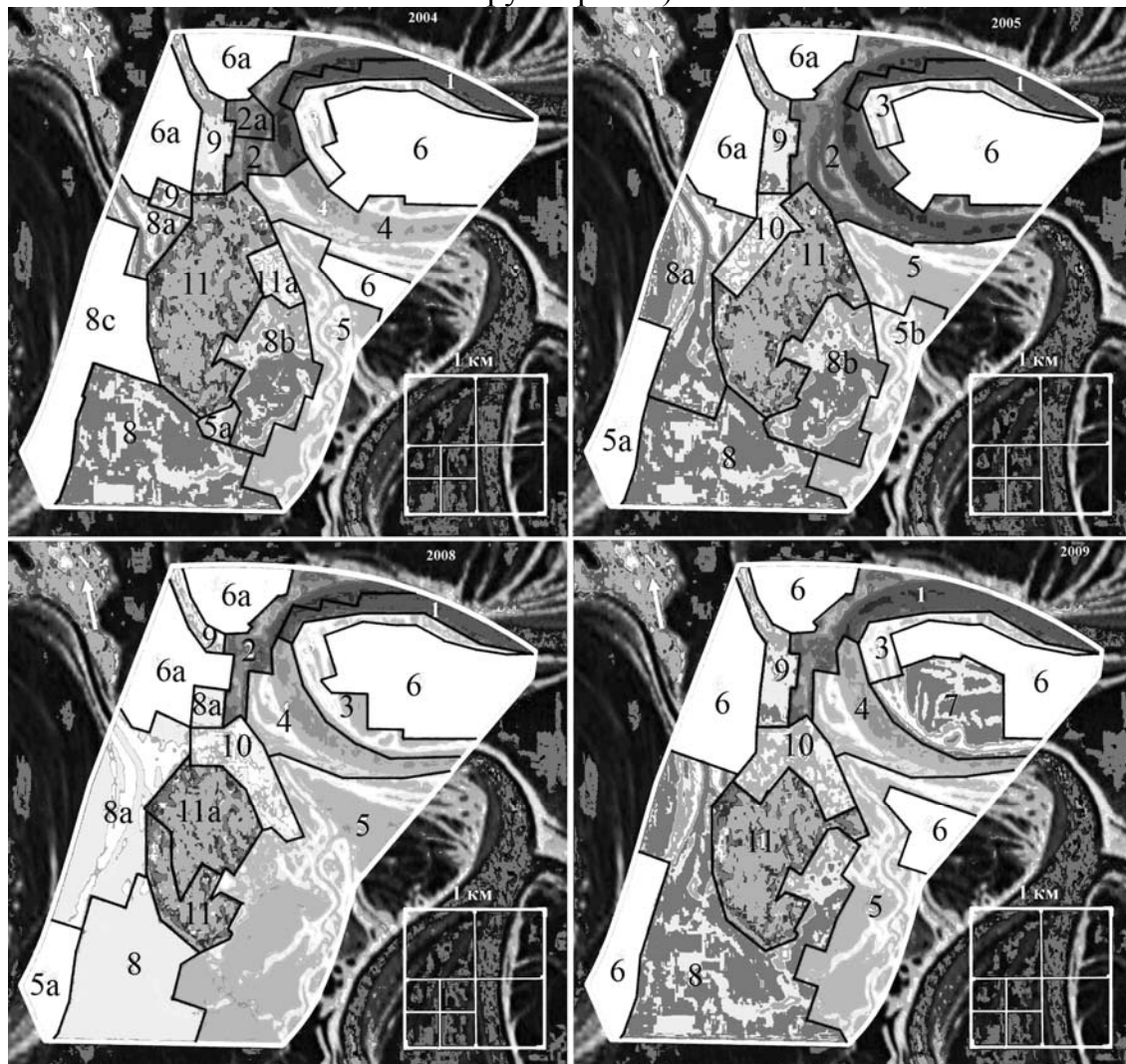
Группа горных видов

Длинноносый крохаль	+		
Большой крохаль	+		
Каменка		+	+

Группа широкораспространенных видов

Шилохвость	+		+
Связь	+	+	+
Свистунок	+		+
Гоголь	+		+
Синьга			+
Луток	+		+
Полевой лунь		+	+
Белая куропатка	+	+	+
Фифи	+	+	+
Сизая чайка			+
Обыкновенная кукушка	+	+	
Болотная сова	+	+	+
Ястребиная сова	+	+	
Белая трясогузка	+		
Серый сорокопуд		+	+
Свиристель	+	+	
Весничка	+	+	+
Черноголовый чекан			+
Варакушка	+	+	+
Вьюрок	+	+	
Чечетка	+	+	+

Приложение 5. Локализация видовых группировок на площадке «Васыпугор» в пойме Оби в разные годы (цифрами обозначены номера группировок)



Приложение 6. Встречаемость птиц на площадке «Васыпугор» в Двубье

Вид	Годы			
	2004	2005	2008	2009
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	+	+	+	+
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>	+	+	+	+
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i>	+	+	+	+
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	+	+	+	+
Шилохвость <i>A. acuta</i>	+	+	+	+
Свизь <i>A. penelope</i>	+	+	+	+
Широконоска <i>A. clypeata</i>	+	+	+	+
Чирок-свистунок <i>A. crecca</i>	+	+	+	+
Чирок-трескунок <i>A. querquedula</i>	+	+	+	+
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	+	+	+	+
Красноголовый нырок <i>A. ferina</i>	+		+	+
Синьга <i>Melanitta nigra</i>	+			+
Турпан <i>M. fusca</i>	+			
Луток <i>Mergus albellus</i>	+	+	+	+
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i>	+	+		+
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>	+			+
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>		+		
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	+			+
Фифи <i>T. glareola</i>	+	+	+	+
Большой улит <i>T. nebularia</i>	+			
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	+	+	+	
Мордунка <i>Xenus cinereus</i>	+	+	+	+
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	+	+	+	+
Азиатский бекас <i>G. stenura</i>		+		
Гаршнеп <i>Lymnocyptes minimus</i>	+		+	
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>			+	
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	+	+	+	+
Кулик-сорока <i>Himantopus ostralegus</i>	+	+	+	+
Восточная клуша <i>Larus heuglini</i>		+		
Сизая чайка <i>L. canus</i>	+	+	+	
Озерная чайка <i>L. ridibundus</i>	+	+	+	+
Малая чайка <i>L. minutus</i>	+	+	+	+
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	+	+	+	+
Болотная сова <i>Asio flammeus</i>	+	+		
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>		+	+	
Малый дятел <i>D. minor</i>	+	+	+	+
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>	+			
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	+	+	+	+
Глухая кукушка <i>C. saturatus</i>	+			+
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	+	+	+	+
Желтая трясогузка <i>M. flava</i>	+			
Сорока <i>Pica pica</i>	+	+	+	+
Серая ворона <i>Corvus cornix</i>	+	+	+	+
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	+	+	+	+
Свиристель <i>Bombicilla garrulus</i>		+	+	
Барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	+	+	+	+
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	+	+	+	+
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	+	+	+	+
Пеночка-теньковка <i>Ph. collybita</i>	+	+	+	+

Продолжение приложения 6

Вид	Годы			
	2004	2005	2008	2009
Пеночка-таловка <i>Ph. borealis</i>	+	+	+	+
Пеночка-зарничка <i>Ph. inornatus</i>		+		+
Мухоловка-пеструшка <i>Muscicapa hypoleuca</i>	+	+	+	+
Горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	+	+	+	+
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	+	+	+	+
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>				+
Рябинник <i>T. pilaris</i>	+	+	+	+
Белобровик <i>T. iliacus</i>	+	+	+	+
Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i>	+	+	+	+
Сероголовая гаичка <i>P. cinctus</i>			+	
Поползень <i>Sitta europaea</i>				+
Вьюрок <i>F. montifringilla</i>	+	+	+	+
Чечетка <i>Acanthis flammea</i>	+	+	+	+
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>				+
Обыкновенный снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>			+	
Камышовая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	+	+	+	+
Овсянка-крошка <i>E. pusilla</i>	+	+	+	+

Приложение 7. Встречаемость видов на разных высотных уровнях поймы на площадке «Васыпугор» в разные годы (2004, 2005, 2008, 2009)

Вид	Останец				Верхний уровень				Средний уровень				Низкий уровень			
	4	5	8	9	4	5	8	9	4	5	8	9	4	5	8	9
Чернозобая гагара													+	+	+	+
Красношейная поганка									+	+	+	+	+	+	+	+
Лебедь-кликун											+		+	+	+	+
Кряква					+			+	+		+	+	+	+	+	+
Шилохвость	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Связь		+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Широконоска				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чирок-свистун	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чирок-трескун					+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
Хохлатая чернеть					+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
Красноголовый нырок												+	+		+	+
Синьга													+			+
Турпан													+			
Луток											+	+	+	+	+	+
Полевой лунь									+			+		+		+
Тетеревятник																+
Чеглок						+										
Белая куропатка	+			+												
Фифи	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Большой улит					+								+			
Перевозчик					+	+	+									
Мородунка	+			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
Бекас			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Азиатский бекас		+				+				+						
Дупель													+			

Продолжение 1 приложения 7

Вид	Останец				Верхний уровень				Средний уровень				Низкий уровень			
	4	5	8	9	4	5	8	9	4	5	8	9	4	5	8	9
Гаршнеп													+		+	
Турухтан									+					+	+	
Круглоносый плавунчик									+				+	+	+	+
Кулик-сорока					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Восточная клуша														+		
Сизая чайка									+				+	+	+	
Озерная чайка									+		+	+	+	+	+	+
Малая чайка					+				+	+	+		+	+	+	+
Речная крачка					+					+	+	+	+	+	+	+
Болотная сова										+			+	+		
Пестрый дятел		+	+													
Малый дятел			+		+	+	+	+				+				
Трехпалый дятел					+	+			+	+						
Обыкновенная кукушка	+	+	+	+		+			+	+	+	+				+
Глухая кукушка	+			+												
Белая трясогузка	+	+	+		+	+			+	+	+					+
Желтая трясогузка	+															
Сорока	+	+	+	+		+			+	+						
Серая ворона	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Кедровка	+	+	+	+												
Свиристель		+	+			+	+									
Камышевка-барсучок					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Славка-завирушка	+	+	+	+										+		
Пеночка-весничка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Пеночка-теньковка	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+				
Пеночка-галовка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		
Пеночка-зарничка		+		+												
Мухоловка-пеструшка			+		+	+	+	+								
Горихвостка	+	+	+	+		+	+	+								
Варакушка		+	+		+	+	+				+		+	+	+	+
Чернозобый дрозд				+												
Рябинник	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+
Белобровик	+	+	+	+	+	+	+								+	
Буроголовая гаичка	+	+	+				+					+				
Сероголовая гаичка			+													
Поползень												+				
Вьюрок	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чечетка	+	+	+		+	+			+		+	+		+		
Клест-еловик				+												
Снегирь											+				+	
Камышовая овсянка	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Овсянка-крошка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+

Приложение 8. Число лет присутствия «константных» видов в группировках разных высотно-экологических уровней поймы на площадке «Васыпугор»

Вид	Группировки									
	11	1 уровень		2 уровень			3 уровень			
		1	2	3	5	9	5a	6	6a	8
Чернозобая гагара								2	4	1
Красношейная поганка					4		2	2		1
Лебедь-кликун					1		3	4	2	4
Кряква		2	2	1	3	1	1	3	1	2
Шилохвость	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4
Свиязь	2	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Широконоска	1	2	4	4	4	3	4	4	4	4
Чирок-свистунок	4	4	4	4	3	2	4	2	4	4
Чирок-трескунок		2	2	2	4	4	3	4	4	3
Хохлатая черныш		1	2	2	4	3	4	4	4	4
Луток				1	1			3	1	4
Фифи	4	1	4	1	4	4	4	1	4	4
Мородунка	2	4	4	1	2		1			3
Обыкновенный бекас	2	1	4	3	4	4	4	4	3	4
Круглоносый плавунчик					1		3	1	1	2
Кулик-сорока		3	3	4	2		1	4		1
Озерная чайка					3	1	4	4	3	4
Малая чайка					4		4	4	2	4
Речная крачка					2		2	4	3	4
Малый дятел	2	4								
Обыкновенная кукушка	4		1		3					
Белая трясогузка	3	2	1		3					1
Сорока	4		1		1					
Серая ворона	4	3	4	4	4	4	4	3	3	1
Кедровка	4									
Камышевка-барсучок		3	4	4	4	4	4	4	4	1
Славка-завирушка	4									
Пеночка-весничка	4	4	4	4	4	3	4	2		1
Пеночка-теньковка	4	1	4	1						
Пеночка-таловка	4	3	4	2	3	1				1
Мухоловка-пеструшка	1	4	3							
Горихвостка	4	2	2							
Варакушка	2		3		1	3	2			
Рябинник	4	4	3	1	1		2			2
Белобровик	4	1	1						1	
Буроголовая гаичка	3		1		1					
Вьюрок	4	4	4	2	4	4	3	1	1	1
Чечетка	3		2	1	3	1				1
Камышовая овсянка	1	3	4	4	4	4	4	3	4	3
Овсянка-крошка	4	3	4	4	4	2	2	2		



Приложение 9. Встречаемость видов птиц на разных высотно-экологических уровнях поймы: П – останец припойменной террасы, 1 – высокий, 2 – средний, 3 – низкий уровни) на разных площадках: ВС – Васыпугор, Л – Лапытлор, С – Сармлор, В – Варнгопугор, Х – Хотшашас, ВР – Верхний Рынгим

Вид	Площадки																	
	Васыпугор				Л		С				В		Х			ВР		
	П	1	2	3	П	3	П	1	2	3	П	3	1	2	3	2	3	
Краснозобая гагара							+											
Чернозобая гагара				+		+				+		+			+			+
Красношейная поганка			+	+		+			+	+					+			+
Лебедь-кликун			+	+	+	+				+		+			+			+
Кряква		+	+	+		+			+			+	+					
Шилохвость	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Связь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Широконоска	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чирок-свистунок	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чирок-трескунок		+	+	+		+		+	+	+		+	+	+	+			+
Хохлатая черныш		+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+			+
Красноголовый нырок			+	+														
Синьга				+	+													
Турпан				+														
Луток	+		+	+	+	+												
Мохноногий канюк																		+
Полевой лунь			+	+						+								
Степной лунь						+										+	+	+
Тетеревятник	+		+															
Чеглок		+					+											
Белая куропатка	+				+													
Фифи	+	+	+	+	+	+			+	+				+	+	+	+	+
Большой улит		+		+					+									
Перевозчик		+																
Мородунка	+	+	+					+			+		+					
Бекас	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Азиатский бекас	+	+	+															
Гаршнеп				+						+					+			+
Турухтан			+	+														+
Круглоносый плавунчик				+														
Кулик-сорока		+	+	+		+		+	+	+		+		+		+	+	+
Восточная клуша				+														
Сизая чайка			+	+	+											+		
Озерная чайка			+	+		+			+		+		+	+				+
Малая чайка			+	+		+			+		+		+	+	+	+	+	+
Речная крачка			+	+		+			+	+		+			+	+	+	+
Болотная сова			+	+					+									
Пестрый дятел	+						+											
Мальй дятел	+	+			+		+	+					+			+		
Трехпалый дятел		+	+				+		+				+					

Продолжение приложения 9

Вид	Площадки																	
	Васыпугор				Л		С				В		Х			ВР		
	П	1	2	3	П	3	П	1	2	3	П	3	1	2	3	2	3	
Обыкновенная кукушка	+	+	+		+		+	+			+					+		
Глухая кукушка	+										+							
Белая трясогузка	+	+	+		+		+	+			+		+			+		
Желтая трясогузка	+						+											
Сорока	+	+	+		+		+				+		+			+		
Серая ворона	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	
Кедровка	+				+		+				+							
Свиристель	+	+					+											
Камышевка-барсучок		+	+	+		+			+	+		+		+	+	+	+	
Славка-завирушка	+				+		+				+							
Пеночка-весничка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+		
Пеночка-теньковка	+	+			+		+	+			+		+			+		
Пеночка-таловка	+	+	+		+		+	+	+		+		+			+		
Пеночка-зарничка	+				+													
Мухоловка-пеструшка	+	+					+	+			+		+					
Горихвостка	+	+			+		+				+		+			+		
Варакушка	+	+	+	+			+	+										
Чернозобый дрозд	+																	
Рябинник	+	+	+	+	+		+	+			+					+		
Белобровик	+	+			+		+	+			+		+					
Буроголовая гаичка	+	+	+		+		+				+							
Сероголовая гаичка	+																	
Поползень		+																
Вьюрок	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+		
Чечетка	+	+	+	+					+		+		+	+		+		
Клест-еловик	+																	
Обыкновенный снегирь	+		+		+		+				+		+	+				
Камышовая овсянка		+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	
Овсянка-крошка	+	+	+	+	+		+	+	+		+			+	+	+	+	

Приложение 10. Средняя многолетняя численность птиц на площадке «Васыпугор» в Двубье (Обозначение: \* – виды с относительно высокой численностью).

Вид	Число пар	± SD	Число особей	± SD
Чернозобая гагара	1,5	0,6	3,0	1,2
Красношейная поганка	6,8	4,9	13,5	9,7
Лебедь-кликун	6,5*	3,8	23,5*	18,4
Кряква	4,0	2,4	8,5	5,3
Шилохвость	31,3*	5,7	74,5*	10,3
Связзь	56,3*	14,7	121,5*	30,0
Чирок-свистунок	19,8*	2,4	43,0*	4,8
Чирок-трескунок	9,5	2,9	20,8	6,6
Широконоска	30,5*	13,7	64,3*	29,7
Хохлатая черныш	58,0*	22,0	124,0*	47,9
Красноголовый нырок	1,5	1,3	4,8	4,6
Синьга	0,5	0,6	1,5	1,7
Турпан	0,0	0,0	0,3	0,5
Луток	2,5	1,3	6,5	3,9
Полевой лунь	1,0	1,2	2,0	2,3
Тетеревятник	0,8	0,5	1,5	1,0
Чеглок	0,3	0,3	0,5	0,6
Белая куропатка	0,3	0,5	0,5	1,0
Фифи	24,0*	4,7	48,0*	9,4
Большой улит	0,3	0,5	0,5	1,0
Перевозчик	1,0	0,8	2,0	1,6
Мордунка	15,8*	2,8	31,5*	5,5
Бекас	37,0*	13,2	74,0*	26,4
Азиатский бекас	0,5	1,0	1,0	2,0
Дупель	0,5	1,0	1,0	2,0
Гаршнеп	3,5	1,9	7,8	4,8
Турухтан	0,8	1,0	1,5	1,9
Круглоносый плавунчик	0,8	1,5	1,5	3,0
Кулик-сорока	2,0	1,4	9,0	12,7
Восточная клуша	0,0	0,0	0,3	0,5
Сизая чайка	0,5	0,6	2,8	3,0
Озерная чайка	73,3*	101,8	161,0*	220,1
Малая чайка	80,5*	73,3	278,3*	171,3
Речная крачка	2,0	0,8	13,8	6,7
Болотная сова	1,3	1,9	2,5	3,8
Большой пестрый дятел	0,5	0,6	1,0	1,2
Малый дятел	0,5	1,0	1,0	2,0
Трехпалый дятел	1,3	0,5	2,5	1,0
Обыкновенная кукушка	3,0	1,4	6,0	2,8
Глухая кукушка	0,5	0,6	1,0	1,2
Белая трясогузка	4,3	2,6	8,5	5,3
Желтая трясогузка	0,3	0,5	0,5	1,0
Сорока	1,3	0,5	3,3	1,0
Серая ворона	13,5*	7,9	59,3*	19,2
Кедровка	0,8	0,5	1,5	1,0
Свиристель	0,8	1,0	2,0	2,0
Камышевка-барсучок	49,8*	1,7	99,5*	3,4
Славка-завирушка	4,0	2,7	8,0	5,4

Продолжение приложения 10.

Вид	Число пар	± SD	Число особей	± SD
Пеночка-весничка	84,8*	10,8	169,5*	21,7
Пеночка-теньковка	11,0	4,3	22,0	8,6
Пеночка-таловка	42,3*	14,3	84,5*	28,6
Пеночка-зарничка	0,8	1,0	1,5	1,9
Мухоловка-пеструшка	1,3	1,3	2,5	2,5
Горихвостка	4,3	2,9	8,5	5,7
Варакушка	5,0	4,1	10,0	8,2
Чернозобый дрозд	0,3	0,5	0,5	1,0
Рябинник	21,0*	4,6	42,0*	9,2
Белобровик	5,8	4,6	11,5	9,1
Буроголовая гаичка	1,5	1,0	3,0	2,0
Сероголовая гаичка	0,3	0,5	0,5	1,0
Поползень	0,3	0,5	0,5	1,0
Вьюрок	106,0*	34,2	212,0*	68,4
Чечетка	6,8	7,1	13,5	14,3
Клест-еловик	0,3	0,5	0,5	1,0
Обыкновенный снегирь	0,8	1,5	1,5	3,0
Камышовая овсянка	84,0*	13,2	168,0*	26,5
Овсянка-крошка	35,8*	16,1	71,5*	32,3

Приложение 11. Группирование видов Двубо́ья по их связи с прилегающими районами

Группа	Виды
Северные	Краснозобая и чернозобая гагары, мохноногий канюк, турухтан, круглоносый плавунчик, гаршнеп, восточная клуша
Южные	Красноголовый нырок, тетереви́тник, степной лунь, чеглок, перевозчик, речная крачка, большой пестрый дятел, глухая кукушка, сорока, кедровка, славка-завирушка, пеночка-теньковка, мухоловка-пеструшка, горихвостка, рябинник, белобровик, буроголовая гаичка, поползень, клест-еловик, обыкновенный снегирь
Восточные	Азиатский бекас, пеночка-зарничка, чернозобый дрозд
Северотаежные	Большой улит, трехпалый дятел, желтая трясогузка, пеночка-таловка, сероголовая гаичка, овсянка-крошка
Местные (поймы Оби)	Красношейная поганка, лебедь-кликун, кряква, широконоска, трескунок, хохлатая чернеть, мородунка, бекас, кулик-сорока, озерная чайка, малая чайка, малый дятел, серая ворона, камышевка-барсучок, камышовая овсянка
Широко распространенные	Шилохвость, свиязь, сви́стун, синьга, турпан, луток, полевой лунь, белая куропатка, фифи, сизая чайка, обыкновенная кукушка, болотная сова, белая трясогузка, свиристель, пеночка-весничка, варакушка, вьюрок, чечетка

Приложение 12. Значения U при попарном сравнении долей по критерию Фишера (Урбах, 1963) в соотношении групп в видовом составе населения птиц разных высотных уровней поймы в разных частях Двубья  
(Обозначение: \* – значимые различия на уровне  $p \leq 0,05$ )

Останцы надпойменной террасы

Северные виды	Площадки		
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор
Васыпугор	0,00	1,51	0,00
Лапытлор		0,53	0,00
Сармлор			1,36
Южные виды	Площадки		
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор
Васыпугор	0,42	0,14	0,65
Лапытлор		0,53	0,99
Сармлор			0,48
Восточные виды	Площадки		
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор
Васыпугор	0,78	2,29*	2,19*
Лапытлор		1,41	1,36
Сармлор			0
Васыпугор	0,49	0,44	0,31
Лапытлор		0,87	0,15
Сармлор			0,69
Виды поймы Оби	Площадки		
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор
Васыпугор	0,50	0,32	0,36
Лапытлор		0,77	0,12
Сармлор			0,62
Широкораспространенные виды	Площадки		
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор
Васыпугор	0,69	0,20	0,11
Лапытлор		0,83	0,71
Сармлор			0,08

1 высотный уровень

Северные виды	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,00	0,00	0,00
Сармлор		0,00	0,00
Хотшашас			0,00
Южные виды	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,60	0,26	0,03
Сармлор		0,80	0,03
Хотшашас			0,26
Восточные виды	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	1,17	1,23	1,27
Сармлор		0,00	0,00
Хотшашас			0,00

Продолжение 1 приложения 12

Северотаежные виды	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,25	0,90	0,37
Сармлор		0,57	0,09
Хотшашас			0,50
Виды поймы Оби	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,7	0,53	0,19
Сармлор		0,19	0,51
Хотшашас			0,31
Широкораспространенные виды	Площадки		
	Сармлор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,18	0,05	0,29
Сармлор		0,21	0,09
Хотшашас			0,30

2 высотный уровень

Северные виды	Площадки	
	Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	1,23	1,12
Сармлор		0,00
Южные виды	Площадки	
	Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	1,74	1,36
Сармлор		0,21
Восточные виды	Площадки	
	Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	1,23	1,12
Сармлор		0,00
Северотаежные виды	Площадки	
	Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	1,11	0,44
Сармлор		0,52
Виды поймы Оби	Площадки	
	Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	0,53	1,47
Сармлор		0,89
Широкораспространенные виды	Площадки	
	Сармлор	Хотшашас
Васыпугор	0,20	0,55
Сармлор		0,66

3 высотный уровень

Северные виды	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	1,26	0,33	0,89	0,52	0,48
Лапытлор		0,78	0,23	0,65	1,36
Сармлор			0,08	0,15	0,71
Варнгопугор				0,38	1,21
Хотшашас					0,89

Продолжение 2 приложения 12

Южные виды	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,08	0,40	0,29	0,13	0,13
Лапытлор		0,43	0,34	0,05	0,04
Сармлор			0,08	0,47	0,47
Варнгопугор				0,38	0,38
Хотшашас					0,00
Восточные виды	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Лапытлор		0,00	0,00	0,00	0,00
Сармлор			0,00	0,00	0,00
Варнгопугор				0,00	0,00
Хотшашас					0,00

3 высотный уровень

Северотаежные виды	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	1,77	1,66	1,60	0,15	1,74
Лапытлор		0,00	0,00	1,44	0,00
Сармлор			0,00	1,37	0,00
Варнгопугор				1,33	0,00
Хотшашас					1,42
Виды поймы Оби	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	1,63	1,63	2,05*	1,13	1,46
Лапытлор		0,09	0,53	0,44	0,12
Сармлор			0,42	0,50	0,22
Варнгопугор				0,92	0,64
Хотшашас					0,30
ШР виды	Площадки				
	Лапытлор	Сармлор	Варнгопугор	Хотшашас	В. Рынгим
Васыпугор	0,59	0,88	1,06	0,83	1,65
Лапытлор		0,29	0,49	0,23	0,84
Сармлор			0,19	0,07	0,63
Варнгопугор				0,27	0,41
Хотшашас					0,73

Приложение 13. Значения U при попарном сравнении долей по критерию Фишера (Урбах, 1963) в соотношении групп в видовом составе населения птиц разных высотных уровней поймы Оби в пределах отдельных площадок (Обозначение: \* – значимые различия на уровне  $p \leq 0,05$ ; \*\* на уровне  $p \leq 0,01$ )

Площадка «Васыпугор»

Уровни поймы	Северные виды			Южные виды			Восточные виды		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Останец	0,00	1,41	3,28**	1,11	1,88	3,09**	1,01	1,08	2,45*
1		1,39	3,23**		0,74	1,95		0,05	1,42
2			1,90			1,25			1,39

Продолжение 1 приложения 13

Уровни поймы	Северотаежные виды			Виды поймы Оби			Широко распространенные виды		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Останец	0,07	0,44	0,8	1,83	2,37*	2,34*	0,08	0,16	0,41
1		0,50	0,86		0,50	0,49		0,24	0,49
2			0,38			0,01			0,25

Площадка «Лапытлор»

Уровни поймы	Северные виды			Южные виды			Восточные виды		
	3			3			3		
Останец	1,50			2,08*			1,33		
Уровни поймы	Северотаежные виды			Виды поймы Оби			Широко распространенные виды		
	3			3			3		
Останец	1,91			3,03**			0,82		

Площадка «Сармлор»

Уровни поймы	Северные виды			Южные виды			Восточные виды		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Останец	1,33	1,34	1,05	1,64	3,28**	3,09**	0,00	0,00	0,00
1		0,00	2,13*		1,54	1,28		0,00	0,00
2			2,15*			0,17			0,00
Уровни поймы	Северотаежные виды			Виды поймы Оби			Широко распространенные виды		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Останец	0,58	0,29	2,76*	2,50	2,72*	3,90**	0,29	0,5	0,38
1		0,83	1,93		0,18	1,22		0,19	0,6
2			2,74*			1,06			0,78

Площадка «Варнгопугор»

Уровни поймы	Северные виды			Южные виды			Восточные виды		
	3			3			3		
Останец	1,56			3,05**			0,00		
Уровни поймы	Северотаежные виды			Виды поймы Оби			Широко распространенные виды		
	3			3			3		
Останец	1,83			3,33**			0,61		

Площадка «Хотшашас»

Уровни поймы	Северные виды		Южные виды		Восточные виды	
	2	3	2	3	2	3
1	0,00	1,93	1,96*	1,53	0,00	0,00
2		1,93		0,42		0,00
Уровни поймы	Северотаежные виды		Виды поймы Оби		Широко распространенные виды	
	2	3	2	3	2	3
1	0,79	0,00	1,22	0,87	0,27	0,31
2		0,79		0,35		0,03



Продолжение 2 приложения 13  
Площадка «Верхний Рынгим»

Уровни поймы	Северные виды	Южные виды	Восточные виды
		3	3
Останец	3,01**	1,41	0,00
Уровни поймы	Северотаежные виды	Виды поймы Оби	Широко распространенные виды
	3	3	3
Останец	1,96*	1,57	1,39

Приложение 14. Птицы отдельных районов Полярного Урала  
(по: Головатин, Пасхальный, 2005)

Примечание: Названия районов – даны условно, в действительности районы охватывают обширные окрестности от западного до восточного склонов, границы между ними расположены посередине расстояния между площадками; + - наличие, – - отсутствие

Вид	Районы					
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Собь	Лонготъеган	Пэдарата
Краснозобая гагара	–	–	–	–	–	+
Чернозобая гагара	–	+	+	+	+	+
Белолобый гусь	–	–	–	–	+	+
Пискулька	–	–	–	+	+	–
Чирок-свистунук	+	+	+	+	+	+
Свизь	–	+	+	+	+	+
Шилохвость	–	+	+	+	+	+
Хохлатая чернеть	–	–	–	–	+	–
Морская чернеть	–	–	–	–	+	+
Морянка	–	–	+	+	+	+
Обыкновенный гоголь	–	+	+	+	+	–
Синьга	–	–	–	+	+	+
Обыкновенный турпан	–	–	–	–	+	–
Длинноносый крохаль	+	+	+	+	+	+
Большой крохаль	–	+	+	–	+	+
Полевой лунь	+	+	+	+	+	+
Степной лунь	–	–	–	+	–	–
Зимняк	+	+	+	+	+	+
Беркут	+	+	+	+	–	+
Орлан-белохвост	–	–	–	+	+	+
Сапсан	–	–	–	+	–	+
Чеглок	+	+	+	–	–	–
Дербник	+	+	+	+	+	+
Обыкновенная пустельга	+	–	+	+	–	+
Белая куропатка	+	+	+	+	+	+
Тундряная куропатка	+	+	+	+	+	+
Глухарь	+	+	+	–	–	–
Рябчик	+	+	–	+	–	–
Золотистая ржанка	+	+	+	+	+	+
Галстучник	–	+	+	+	+	+

Продолжение 1 приложения 14

Вид	Районы					
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Собь	Лонготъеган	Пэдарата
Хрустан	+	+	+	+	+	+
Фифи	+	+	+	+	+	+
Большой улит	–	+	+	–	–	–
Перевозчик	+	+	–	+	+	+
Мородунка	–	+	–	+	–	+
Круглоносый плавунчик	–	–	–	+	+	–
Турухтан	–	+	+	+	+	–
Белохвостый песочник	–	–	+	+	+	+
Чернозобик	–	–	–	–	–	+
Гаршнеп	–	–	–	+	+	–
Бекас	+	+	+	+	+	+
Азиатский бекас	+	+	+	+	+	+
Вальдшнеп	–	–	–	+	–	–
Средний кроншнеп	+	+	+	–	+	–
Малый веретенник	–	+	–	–	–	–
Короткохвостый поморник	–	–	–	–	–	+
Длиннохвостый поморник	–	–	–	+	+	+
Восточная клуша	–	–	+	–	+	+
Сизая чайка	+	+	+	+	+	+
Полярная крачка	–	+	+	+	+	+
Обыкновенная кукушка	+	+	+	+	–	–
Глухая кукушка	–	+	–	–	–	–
Болотная сова	+	+	+	+	+	+
Ястребиная сова	–	–	–	+	–	–
Малый дятел	–	–	–	+	–	–
Трехпалый дятел	–	–	–	+	–	–
Береговая ласточка	–	–	–	–	–	+
Рогатый жаворонок	–	–	+	+	+	+
Пятнистый конек	–	–	–	+	–	–
Луговой конек	+	+	+	+	+	+
Краснозобый конек	+	–	+	+	+	+
Желтая трясогузка	–	–	+	+	–	–
Желтоголовая трясогузка	+	+	+	+	+	+
Горная трясогузка	+	+	+	+	–	–
Белая трясогузка	+	+	+	+	+	+
Серый сорокопуд	–	–	–	+	–	+
Кукша	–	–	–	+	–	–
Сорока	–	–	–	+	–	+
Кедровка	+	+	–	+	–	–
Серая ворона	–	+	+	+	+	+
Ворон	+	–	–	+	+	+
Свиристель	+	+	+	+	+	+
Оляпка	+	+	–	–	–	–
Сибирская завирушка	+	+	+	+	+	+
Камышевка-барсучок	+	–	–	+	+	+

Продолжение 2 приложения 14

Вид	Районы					
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Собь	Лонготъеган	Пэдарата
Славка-завирушка	–	+	–	+	–	–
Пеночка-весничка	+	+	+	+	+	+
Пеночка-теньковка	–	+	–	+	+	+
Пеночка-таловка	+	+	+	+	+	+
Пеночка-зарничка	–	–	–	+	+	+
Черноголовый чекан	+	–	–	+	+	–
Обыкновенная каменка	+	+	+	+	+	+
Обыкновенная горихвостка	–	+	–	+	–	–
Варакушка	+	+	+	+	+	+
Синехвостка	–	+	–	+	+	–
Чернозобый дрозд	–	+	+	+	–	–
Рябинник	+	+	+	+	+	+
Белобровик	+	+	+	+	+	+
Буроголовая гаичка	–	–	–	+	–	–
Сероголовая гаичка	+	+	–	+	+	–
Обыкновенный поползень	+	–	–	+	–	–
Вьюрок	+	+	+	+	+	+
Обыкновенная чечетка	+	+	+	+	+	+
Обыкновенная чечевица	–	–	–	+	–	–
Щур	+	+	+	+	–	–
Обыкновенный клест	+	+	–	–	–	–
Белокрылый клест	–	–	+	+	+	–
Обыкновенный снегирь	+	+	–	+	+	–
Тростниковая овсянка	–	–	+	+	+	+
Полярная овсянка	+	+	+	+	+	+
Овсянка-крошка	+	+	+	+	+	+
Подорожник	+	+	+	+	–	+
Пуночка	+	+	+	+	+	+

Приложение 15. Состав видовых группировок (обозначены цифрами) на разных площадках Полярного Урала

Вид	Мокрая Сыня								Погурей									
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Чернозобая гагара																		+
Шилохвость																+	+	+
Связь																		
Свистунок								+								+	+	+
Синьга																		
Турпан																		
Морянка																		
Гоголь													+			+	+	+
Хохлатая чернеть																		
Морская чернеть																		

Продолжение 1 приложения 15

Вид	Мокрая Сыня								Погурей									
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Длинноносый крохаль															+	+		
Большой крохаль																		
Зимняк	+	+	+						+									
Полевой лунь		+	+	+	+	+	+						+				+	+
Пустельга	+			+		+												
Дербник								+				+	+		+	+		
Рябчик												+						
Белая куропатка						+				+		+	+			+		
Тундряная куропатка	+							+	+	+		+				+		
Галстучник																		
Золотистая ржанка		+							+	+						+	+	+
Хрустан	+								+									
Фифи						+									+	+	+	+
Большой улит																+	+	
Перевозчик				+		+		+				+			+	+		
Бекас																	+	
Азиатский бекас																		
Гаршнеп																		
Турухтан																	+	
Круглоносый плавунчик																		
Белохвостый песочник																		
Средний кроншнеп																+		
Лапландский веретенник																+		
Восточная клуша																		
Сизая чайка																		
Полярная крачка																		
Длиннохвостый поморник																		
Болотная сова								+										
Рогатый жаворонок																		
Луговой конек	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+
Краснозобый конек						+												
Белая трясогузка		+		+		+		+			+	+				+		
Горная трясогузка		+		+		+		+			+							
Желтоголовая трясогузка						+									+			
Ворон	+	+																
Ворона												+	+					
Серый сорокопут																		
Оляпка				+				+										
Сибирская завирушка							+	+				+	+					
Камышевка-барсучок				+		+												
Весничка		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение 2 приложения 15

Вид	Мокрая Сыня								Погурей									
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Теньковка																		
Таловка			+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+				+
Зеленая пеночка																		
Зарничка																		
Черноголовый чекан																		
Каменка	+								+									+
Синехвостка																		
Варакушка	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+
Темнозобый дрозд										+	+	+	+					
Рябинник			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+
Белобровик				+	+	+	+	+				+	+					+
Вьюрок				+			+	+			+	+	+	+				+
Чечетка			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Щур												+						
Снегирь								+										
Камышовая овсянка																		
Полярная овсянка															+			
Овсянка-крошка		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Подорожник		+				+											+	
Пуночка	+																	

Вид	Левая Пайера							Лонготъеган									
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Чернозобая гагара			+	+	+									+	+		
Шилохвость														+	+		
Связь														+	+		+
Свистунок			+		+	+								+	+		
Синьга														+			
Турпан														+	+		
Морянка			+			+								+	+		
Гоголь					+									+			
Хохлатая чернеть														+			
Морская чернеть														+			
Длинноносый крохаль			+											+	+		
Большой крохаль			+														
Зимняк									+								+
Полевой лунь											+	+	+	+			
Пустельга	+		+		+	+	+										
Дербник									+	+				+			+
Рябчик																	
Белая куропатка					+						+					+	
Тундряная куропатка	+	+	+	+	+	+	+	+									+
Галстучник			+											+	+		
Золотистая ржанка	+	+	+	+	+		+	+					+	+			
Хрустан	+								+								

Продолжение 3 приложения 15

Вид	Левая Пайера							Лонготъеган									
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Фифи			+	+	+	+					+		+	+	+		
Большой улит			+	+	+	+											
Перевозчик																	
Бекас														+	+		
Азиатский бекас					+					+							
Гаршнеп														+	+		
Турухтан														+	+		
Круглоносый плавунчик														+	+		
Белохвостый песочник			+												+		
Средний кроншнеп		+			+										+		
Лапландский веретенник																	
Восточная клуша														+	+		
Сизая чайка			+		+									+	+		
Полярная крачка			+	+	+									+	+		
Длиннохвостый поморник								+	+				+				
Болотная сова																	
Рогатый жаворонок								+									
Луговой конек	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Краснозобый конек			+	+						+	+		+	+	+		
Белая трясогузка	+	+	+	+	+	+	+			+	+		+	+	+	+	+
Горная трясогузка						+											
Желтоголовая трясогузка			+														
Ворон																	
Ворона												+		+	+	+	+
Серый сорокопут																	
Оляпка																	
Сибирская завирушка							+			+	+	+					+
Камышевка-барсучок										+	+				+		
Весничка			+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+
Теньковка											+				+		+
Таловка			+		+	+	+		+	+	+	+			+	+	+
Зеленая пеночка																	+
Зарничка																	+
Черноголовый чекан																+	
Каменка	+	+	+	+				+					+				
Синехвостка																	+
Варакушка	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+
Темнозобый дрозд																	
Рябинник					+		+	+							+		+
Белобровик			+		+	+	+		+	+	+	+			+	+	+
Вьюрок					+	+	+		+		+	+				+	+
Чечетка			+		+	+	+		+	+	+	+			+	+	+

Продолжение 4 приложения 15

Вид	Левая Пайера							Лонготъеган									
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Щур																	
Снегирь															+	+	+
Камышовая овсянка											+				+		
Полярная овсянка											+						
Овсянка-крошка			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Подорожник		+	+														
Пуночка	+	+															

Вид	Пэдарата								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Чернозобая гагара									
Шилохвость									
Связь									
Свистунок				+					
Синьга									
Турпан									
Морянка				+					
Гоголь									
Хохлатая чернеть									
Морская чернеть									
Длинноносый крохаль				+					
Большой крохаль									
Зимняк	+	+	+	+	+	+	+	+	
Полевой лунь				+		+			
Пустельга									
Дербник	+	+		+					+
Рябчик									
Белая куропатка				+			+		
Тундряная куропатка	+				+				
Галстучник									
Золотистая ржанка		+	+	+					
Хрустан	+								
Фифи		+	+	+		+	+		
Большой улит									
Перевозчик									
Бекас				+					
Азиатский бекас				+			+		
Гаршнеп									
Турухтан									
Круглоносый плавунчик									
Белохвостый песочник									
Средний кроншнеп									
Лапландский веретенник									
Восточная клуша									
Сизая чайка				+					
Полярная крачка				+					
Длиннохвостый поморник									
Болотная сова		+	+	+		+			
Рогатый жаворонок			+						

Продолжение 5 приложения 15

Вид	Пэдарата								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Луговой конек	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Краснозобый конек		+	+	+		+	+		
Белая трясогузка	+	+		+		+		+	
Горная трясогузка									
Желтоголовая трясогузка									
Ворон	+	+	+	+	+				
Ворона									+
Серый сорокопут									+
Оляпка									
Сибирская завирушка				+					+
Камышевка-барсучок				+			+		
Весничка		+		+	+	+	+		+
Теньковка									+
Таловка				+		+	+		+
Зеленая пеночка									
Зарничка									+
Черноголовый чекан									
Каменка	+	+	+	+	+			+	
Синехвостка									
Варакушка		+		+	+	+	+	+	
Темнозобый дрозд									
Рябинник	+	+	+	+	+			+	+
Белобровик		+		+	+	+	+	+	+
Вьюрок				+					+
Чечетка		+		+	+	+	+	+	+
Щур									
Снегирь									
Камышовая овсянка									
Полярная овсянка						+			
Овсянка-крошка		+	+	+	+	+	+	+	+
Подорожник									
Пуночка	+								

Приложение 16. Набор регулярно встречающихся видов на разных высотных уровнях Полярного Урала (по: Головатин, Пасхальный, 2005).

Площадки: МС – Мокрая Сыня, Пг – Погурей, ЛП – Левая Пайера,

Л – Лонготъеган, П – Пэдарата

Верхний высотный уровень

Вид	Характерный биотоп вида	Площадки				
		МС	Пг	ЛП	Л	П
Свистунок	Водоемы					
Длинноносый крохаль	Водоемы					
Полевой лунь	Низкорослые кустарники					
Зимняк	Скалы и тундры	+			+	+
Дербник	Древостой и кустарники					
Белая куропатка	Кустарники					
Тундряная куропатка	Россыпи и каменистая тундра	+	+	+	+	+
Золотистая ржанка	Травяно-моховые тундры		+	+	+	
Хрустан	Каменистые тундры	+	+	+	+	+



Продолжение 1 приложения 16

Вид	Характерный биотоп вида	Площадки				
		МС	Пг	ЛП	Л	П
Фифи	Травяно-моховые тундры					
Бекас	Болота					
Азиатский бекас	Кустарниковые тундры					
Сизая чайка	Водоемы					
Болотная сова	Кустарниковые тундры					
Луговой конек	Тундры	+	+	+	+	+
Желтоголовая трясогузка	Высокорослые кустарники на открытых местах					
Горная трясогузка	Берега ручьев					
Белая трясогузка	Берега рек и ручьев					
Свиристель	Древостой					
Сибирская завирушка	Высокорослые кустарники и древостой					
Весничка	Древостой и кустарники					
Таловка	Древостой и кустарники					
Каменка	Каменистая тундра	+	+	+	+	
Варакушка	Кустарники	+		+	+	
Рябинник	Скалы и древостой	+	+		+	
Белобровик	Кустарники и древостой					
Вьюрок	Древостой					
Чечетка	Кустарники и древостой					
Полярная овсянка	Кустарниковые тундры					
Овсянка-крошка	Кустарники и древостой					
Пуночка	Скалы и россыпи	+	+	+	+	

Долины

Вид	Характерный биотоп вида	Площадки				
		МС	Пг	ЛП	Л	П
Свистунук	Водоемы	+	+	+	+	+
Длинноносый крохаль	Водоемы	+	+	+	+	+
Полевой лунь	Низкорослые кустарники	+	+	+	+	+
Зимняк	Скалы и тундры			+		+
Дербник	Древостой и кустарники	+	+	+	+	+
Белая куропатка	Кустарники		+	+	+	+
Тундряная куропатка	Россыпи и каменистая тундра	+	+	+		
Золотистая ржанка	Травяно-моховые тундры		+	+	+	+
Хрустан	Каменистые тундры					
Фифи	Травяно-моховые тундры	+	+	+	+	+
Бекас	Болота	+	+	+	+	+
Азиатский бекас	Кустарниковые тундры	+	+	+	+	+
Сизая чайка	Водоемы	+	+	+	+	+
Болотная сова	Кустарниковые тундры	+	+	+	+	+
Луговой конек	Тундры	+	+	+	+	+
Желтоголовая трясогузка	Высокорослые кустарники на открытых местах	+	+	+	+	+
Горная трясогузка	Берега ручьев	+	+	+		
Белая трясогузка	Берега рек и ручьев	+	+	+	+	+
Свиристель	Древостой	+	+	+		

Продолжение 2 приложения 16

Вид	Характерный биотоп вида	Площадки				
		МС	Пг	ЛП	Л	П
Сибирская завирушка	Высокорослые кустарники и древостои	+	+	+	+	+
Весничка	Древостои и кустарники	+	+	+	+	+
Таловка	Древостои и кустарники	+	+	+	+	+
Каменка	Каменистая тундра		+	+		+
Варакушка	Кустарники	+	+	+	+	+
Рябинник	Скалы и древостои	+	+	+	+	+
Белобровик	Кустарники и древостои	+	+	+	+	+
Вьюрок	Древостои	+	+	+	+	+
Чечетка	Кустарники и древостои	+	+	+	+	+
Полярная овсянка	Кустарниковые тундры		+	+		
Овсянка-крошка	Кустарники и древостои	+	+	+	+	+
Пуночка	Скалы и россыпи					

Приложение 17. Средняя численность птиц на площадках Полярного Урала  
(по: Головатин, Пасхальный, 2005)

(<sup>1</sup> – число самок; <sup>2</sup> – относительно многочислен только при обилии грызунов; <sup>3</sup> – многочислен только в северной части Полярного Урала: Лонготъеган и Пэдарата)

Вид	Число пар	± SD
Чернозобая гагара	1,5	1,1
Чирок-свистун <sup>1</sup>	1,4	0,9
Связь <sup>1</sup>	0,8	1,1
Шилохвость	0,3	0,4
Хохлатая чернеть	0,4	0,9
Морская чернеть <sup>1</sup>	0,2	0,4
Морянка <sup>1</sup>	1,0	1,0
Обыкновенный гоголь <sup>1</sup>	0,6	0,9
Синьга <sup>1</sup>	0,8	1,3
Обыкновенный турпан	0,8	1,8
Длинноносый крохаль <sup>1</sup>	0,8	0,8
Большой крохаль <sup>1</sup>	0,4	0,5
Полевой лунь	0,8	0,4
Степной лунь	+	+
Зимняк <sup>2</sup>	4,4*	6,2*
Беркут	0,4	0,5
Орлан-белохвост	0,4	0,5
Чеглок	0,2	0,4
Дербник	1,8	0,8
Обыкновенная пустельга	0,4	0,5
Белая куропатка	1,8	0,9
Тундряная куропатка	3,9	1,6
Рябчик	0,2	0,4
Золотистая ржанка	18,4*	11,0*
Галстучник	2,2	3,3

## Продолжение 1 приложения 17

Вид	Число пар	± SD
Хрустан	2,2	2,2
Фифи	10,6*	6,8*
Большой улит	1,4	1,9
Перевозчик	4,0	4,5
Мородунка	+	+
Круглоносый плавунчик	0,4	0,9
Турухтан	1,2	2,2
Белохвостый песочник	0,8	0,8
Гаршнеп	0,2	0,4
Бекас	2,2	1,6
Азиатский бекас	1,8	1,5
Средний кроншнеп	2,0	2,0
Малый веретенник	0,2	0,4
Длиннохвостый поморник	1,0	2,2
Восточная клуша	0,4	0,9
Сизая чайка	1,4	2,2
Полярная крачка	3,3	3,8
Болотная сова	0,4	0,5
Рогатый жаворонок	1,6	2,3
Луговой конек	157,4*	48,9*
Краснозобый конек <sup>3</sup>	28,2	26,2
Желтоголовая трясогузка	2,4	3,8
Горная трясогузка	1,6	1,8
Белая трясогузка	14,0	7,8
Серый сорокопут	0,6	1,3
Серая ворона	1,2	0,8
Ворон	0,6	0,5
Свиристель	0,6	0,5
Оляпка	0,4	0,9
Сибирская завирушка	5,4	3,8
Камышевка-барсучок	4,0	4,9
Пеночка-весничка	136,0*	63,4*
Пеночка-теньковка	1,6	2,2
Пеночка-таловка	71,0*	38,5*
Зеленая пеночка	0,8	1,8
Пеночка-зарничка	3,2	5,6
Черноголовый чекан	0,4	0,5
Обыкновенная каменка	29,8*	24,9*
Синехвостка	1,0	2,2
Варакушка	62,6*	40,2*
Чернозобый дрозд	2,8	5,7
Рябинник	16,8*	16,4*
Белобровик	16,2*	7,3*

Продолжение 2 приложения 17

Вид	Число пар	± SD
Сероголовая гаичка	+	+
Вьюрок	38,8*	37,6*
Обыкновенная чечетка	77,0*	42,1*
Щур	0,4	0,5
Обыкновенный клест	+	+
Белокрылый клест	+	+
Обыкновенный снегирь	0,8	1,3
Тростниковая овсянка	0,4	0,9
Полярная овсянка	1,8	1,9
Овсянка-крошка	99,6*	53,2*
Подорожник	4,0	4,2
Пуночка	2,8	2,8

Приложение 18. Видовой состав в разных типах местообитаний в различных районах на Полярном Урале (по: Головатин, Пасхальный, 2005)

Примечание: названия районов условно соответствуют нашим контрольным площадкам, на самом деле районы охватывают самые обширные окрестности от западного до восточного склона, а границы между ними расположены посередине расстояния между площадками.

Вид	Районы				
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Лонготъеган	Пэдарата
Каменистые осыпи и скалы					
Мохноногий канюк	+	+	+	+	+
Пустельга	+		+		
Тундряная куропатка	+	+	+	+	+
Луговой конек	+	+	+	+	+
Ворон	+			+	+
Каменка	+	+	+	+	+
Варакушка	+		+		
Рябинник	+	+	+	+	+
Чечетка	+	+	+	+	+
Пуночка	+		+		+
Каменистые тундры					
Зимняк	+	+	+	+	+
Тундряная куропатка	+	+	+	+	+
Золотистая ржанка	+	+	+	+	+
Хрустан	+	+	+	+	+
Фифи			+		
Средний кроншнеп			+		
Длиннохвостый поморник				+	
Рогатый жаворонок				+	+
Луговой конек	+	+	+	+	+
Краснозобый конек			+		+
Ворон	+			+	+

Продолжение 1 приложения 18

Вид	Районы				
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Лонготъеган	Пэдарата
Каменка	+	+	+	+	+
Варакушка		+	+		
Рябинник					+
Овсянка-крошка		+			
Травянистые тундры и луговые ассоциации					
Полевой лунь	+				+
Зимняк	+	+	+	+	+
Тундряная куропатка	+	+	+	+	+
Золотистая ржанка	+	+	+	+	+
Фифи				+	
Белохвостый песочник			+		
Средний кроншнеп		+	+		
Рогатый жаворонок				+	
Луговой конек	+	+	+	+	+
Краснозобый конек	+		+	+	+
Желтоголовая трясогузка	+	+	+		
Ворон	+			+	+
Весничка		+	+		+
Каменка	+	+	+	+	+
Варакушка	+	+	+		+
Чечетка	+	+	+		+
Овсянка-крошка	+	+		+	+
Подорожник	+	+	+		
Травяно-моховые тундры					
Зимняк	+	+	+	+	+
Тундряная куропатка	+	+	+	+	+
Белая куропатка	+	+	+	+	+
Золотистая ржанка	+	+	+	+	+
Турухтан		+		+	
Фифи	+	+	+	+	+
Большой улит		+	+		
Бекас		+	+	+	+
Гаршнеп				+	
Малый веретенник		+			
Средний кроншнеп		+	+		
Травяно-моховые тундры					
Длиннохвостый поморник				+	+
Луговой конек	+	+	+	+	+
Краснозобый конек	+		+	+	+
Ворон	+			+	+
Чечетка	+				+
Подорожник	+	+	+		

Продолжение 2 приложения 18

Вид	Районы				
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Лонготъеган	Пэдарата
Кустарниковые тундры					
Полевой лунь				+	+
Зимняк	+			+	+
Белая куропатка	+	+	+	+	+
Золотистая ржанка	+	+	+	+	+
Фифи		+	+		+
Бекас	+		+	+	
Азиатский бекас	+	+	+	+	+
Болотная сова	+	+	+	+	+
Луговой конек	+	+	+	+	+
Краснозобый конек				+	+
Желтоголовая трясогузка	+		+		
Весничка	+	+	+	+	+
Варакушка	+	+	+		+
Чечетка	+	+	+	+	+
Полярная овсянка	+	+	+	+	+
Овсянка-крошка	+	+	+	+	+
Подорожник			+		
Заросли высокорослых кустарников					
Полевой лунь	+	+	+	+	+
Дербник		+		+	
Тундрьяная куропатка	+	+	+	+	+
Белая куропатка	+	+	+	+	+
Фифи	+				+
Болотная сова					+
Луговой конек	+		+		+
Желтоголовая трясогузка	+	+			
Серый сорокопут					+
Сибирская завирушка	+	+		+	+
Камышевка-барсучок	+			+	+
Весничка	+	+	+	+	+
Теньковка				+	+
Таловка	+		+	+	+
Черноголовый чекан	+			+	
Варакушка	+		+	+	+
Рябинник	+	+	+	+	+
Белобровик	+	+	+	+	+
Чернозобый дрозд		+	+		
Вьюрок	+	+	+	+	+
Чечетка		+	+	+	+
Снегирь	+			+	
Тростниковая овсянка				+	+
Овсянка-крошка	+	+	+	+	+
Полярная овсянка	+				

Продолжение 3 приложения 18

Вид	Районы				
	Мокрая Сыня	Погурей	Левая Пайера	Лонготъеган	Пэдарата
Древостои					
Полевой лунь					+
Зимняк				+	
Чеглок	+				
Дербник	+	+	+	+	+
Тундряная куропатка	+	+	+	+	
Белая куропатка	+	+		+	+
Рябчик		+			
Азиатский бекас		+	+		
Кукушка	+	+	+		
Луговой конек	+				
Серый сорокопуд					+
Кедровка	+	+			
Ворона		+	+	+	+
Свиристель		+	+	+	
Сибирская завирушка	+	+	+	+	+
Весничка	+	+	+	+	+
Теньковка				+	+
Таловка	+	+	+	+	+
Зарничка				+	+
Зеленая пеночка				+	
Синехвостка		+		+	
Варакушка	+	+	+		
Рябинник	+	+		+	+
Белобровик	+	+	+	+	+
Чернозобый дрозд		+			
Вьюрок	+	+	+	+	+
Чечетка	+	+	+	+	+
Клест-еловик	+				
Белокрылый клест			+	+	
Снегирь	+	+		+	
Щур		+	+		
Овсянка-крошка	+	+	+	+	+

Приложение 19. Группирование видов птиц Полярного Урала по их связи с прилегающими районами

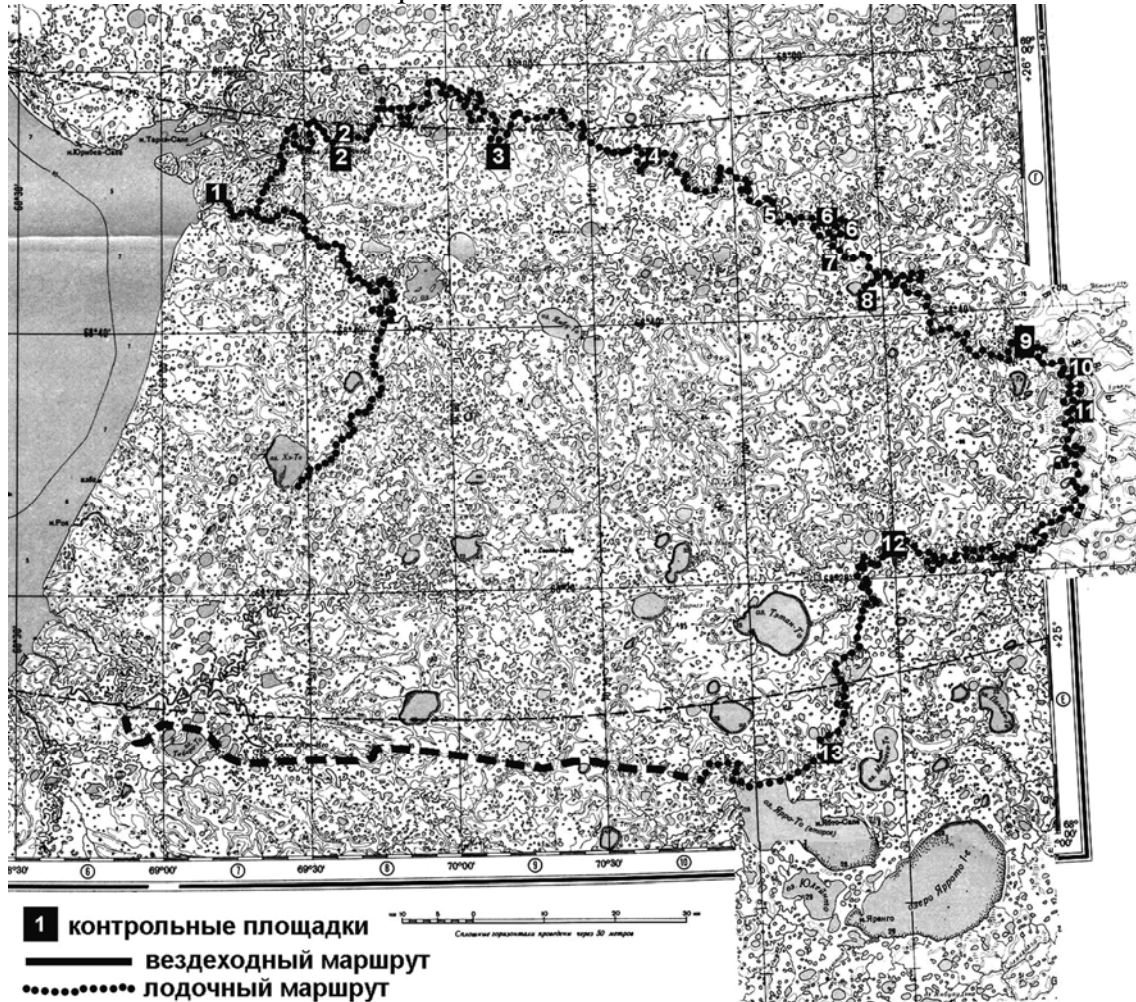
Группа	Виды
Северные	Чернозобая гагара, морянка, морская чернеть, зимняк, галстучник, золотистая ржанка, турухтан, круглоносый плавунчик, белохвостый песочник, азиатский бекас, гаршнеп, малый веретенник, восточная клуша, полярная крачка, длиннохвостый поморник, рогатый жаворонок, коньки (луговой и краснозобый), желтоголовая трясогузка, камышевка-барсучок, полярная овсянка, лапландский подорожник.
Таежные (южные)	Гоголь, синьга, чеглок, дербник, пустельга, рябчик, перевозчик, большой улит, средний кроншнеп, свиристель, сибирская завирушка, пеночки (теньковка, таловка, зеленая и зарничка), синехвостка, чернозобый дрозд, обыкновенный снегирь, шур.
Горные	Длинноносый и большой крохали, тундряная куропатка, хрустан, горная трясогузка, оляпка, каменка, пуночка.
Широко распространенные	Шилохвость, свиязь, свистунок, хохлатая чернеть, турпан, полевой лунь, белая куропатка, фифи, бекас, сизая чайка, болотная сова, белая трясогузка, серый сорокопуд, ворон, серая ворона, пеночка-весничка, черноголовый чекан, варакушка, рябинник, белобровик, выорок, чечетка, камышовая овсянка, овсянка-крошка.

Приложение 20. Координаты и площадь стационарных площадок на р. Юрибей

№	Название	Координаты		Площадь (км <sup>2</sup> )	
		Широта	Долгота	Плакор	Пойма
1	Тампы	68°50'01"N	69°08'35"E	--	0,7
2	Нюдя-Мярато	68°54'16"N	69°38'30"E	14,6	2,7
3	Пурнадо	68°54'26"N	70°12'41"E	9,0	--
4	Хутыяха	68°53'32"N	70°42'12"E	--	7,0
5	Пинсалья	68°47'44"N	71°08'49"E	--	1,6
6	Ламдонадо	68°47'32"N	71°22'20"E	10,9	5,6
7	Лата-Марегаяха	68°45'10"N	71°18'49"E	2,0	0,3
8	Сявтато	68°42'16"N	71°28'02"E	13,6	0,8
9	Меретияха	68°37'48"N	71°56'54"E	10,8	5,2
10	Саболто	68°34'36"N	72°09'04"E	5,2	--
11	Севлахато	68°27'45"N	72°05'38"E	7,5	--
12	Янгорыйнгынесе	68°22'21"N	71°31'09"E	8,0	2,5
13	Менгакото	68°06'51"N	71°13'27"E	12,0	--

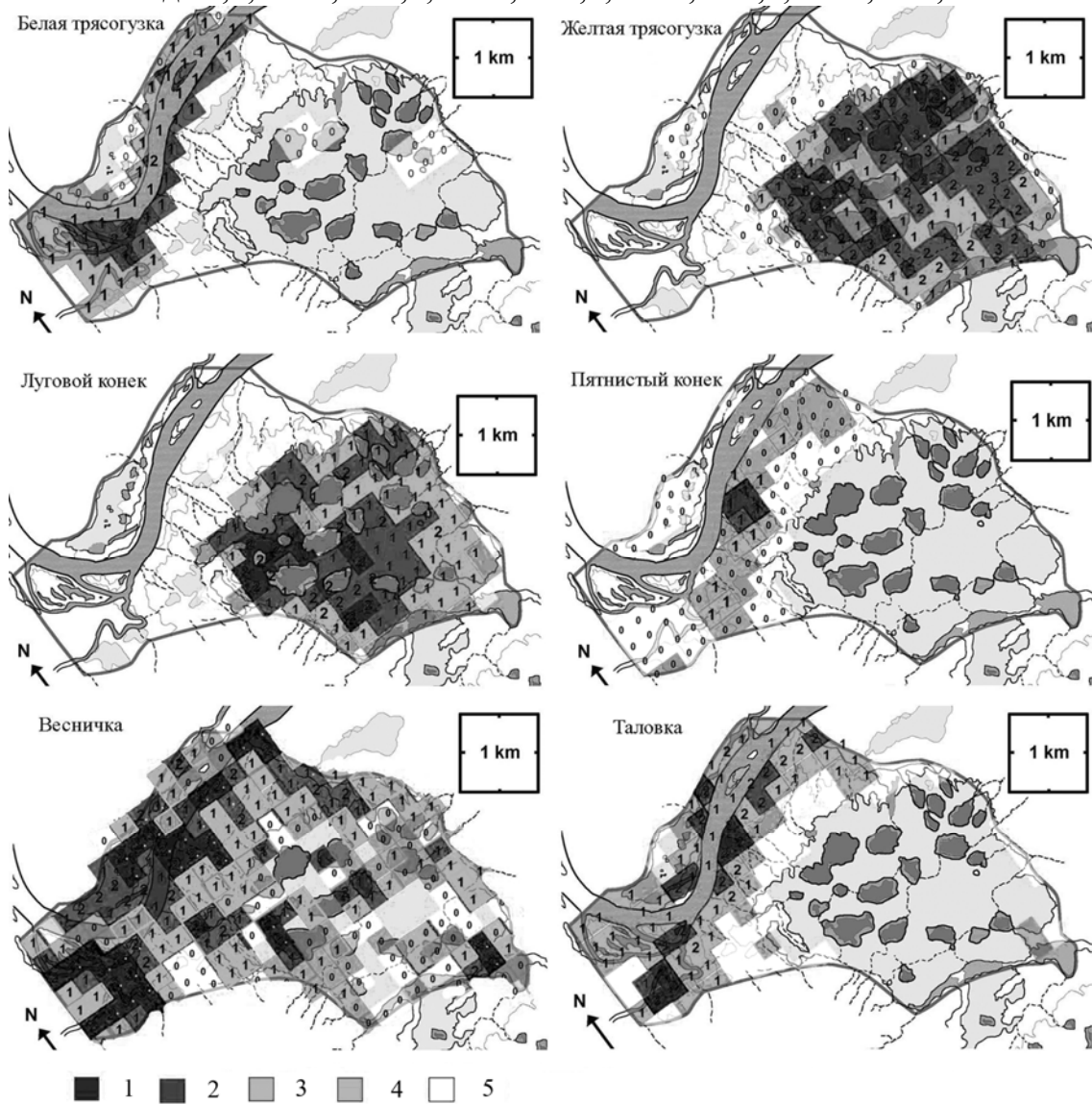


Приложение 21. Местоположение рабочих площадок на р. Юрибей (Средний Ямал): 1 – Хэяха (тампы), 2 – Нюдя-Мярато, 3 – Пурнадо, 4 – Хутыяха, 5 – Пинсалья, 6 – Ламдонадо, 7 – Лата-Маретаяха, 8 – Святато, 9 – Меретияха (Сюртявкото), 10 – Саболто, 11 – Севлахато, 12 – Янгорыйнгынесе, 13 – Менгакото



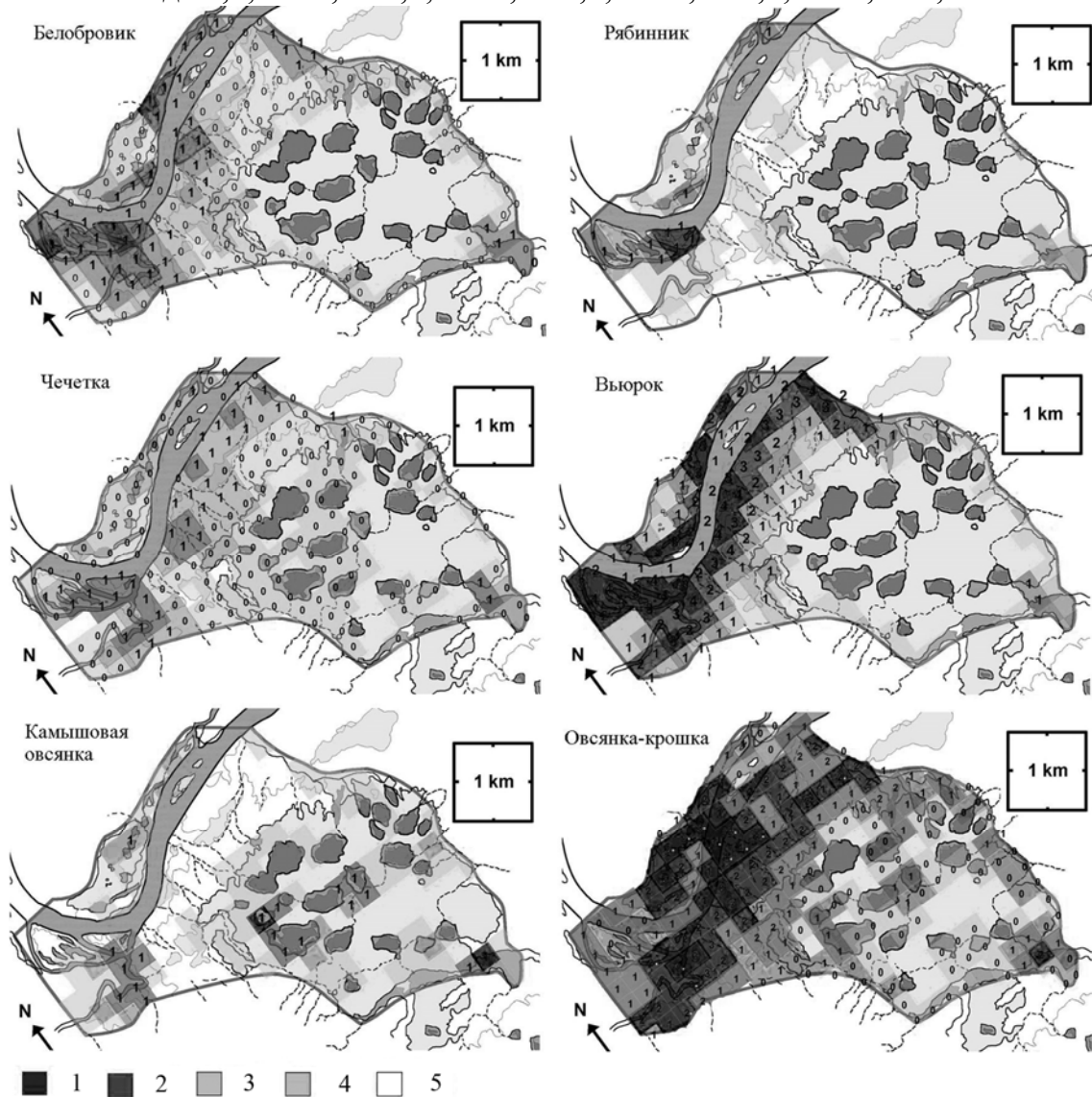
Приложение 22. Пространственное распределение воробьиных птиц на площадке «Войкар» в течение 19-летнего периода (1990-2008).

Обозначения: 1 – постоянно заселяемые квадраты ( $\geq 18$  раз за 19 лет), 2 – регулярно заселяемые (15-17 раз), 3 – часто заселяемые (10-14 раз), 4 – слабо заселяемые (5-9 раз), 5 – редко, или случайно заселяемые (1-4 раза). Цифрами обозначены квадраты со средним числом поющих самцов: 0 – до 0,5; 1 – 0,51-1,5; 2 – 1,51-2,5; 3 – 2,51-3,5; 4 – 3,51-4,5.



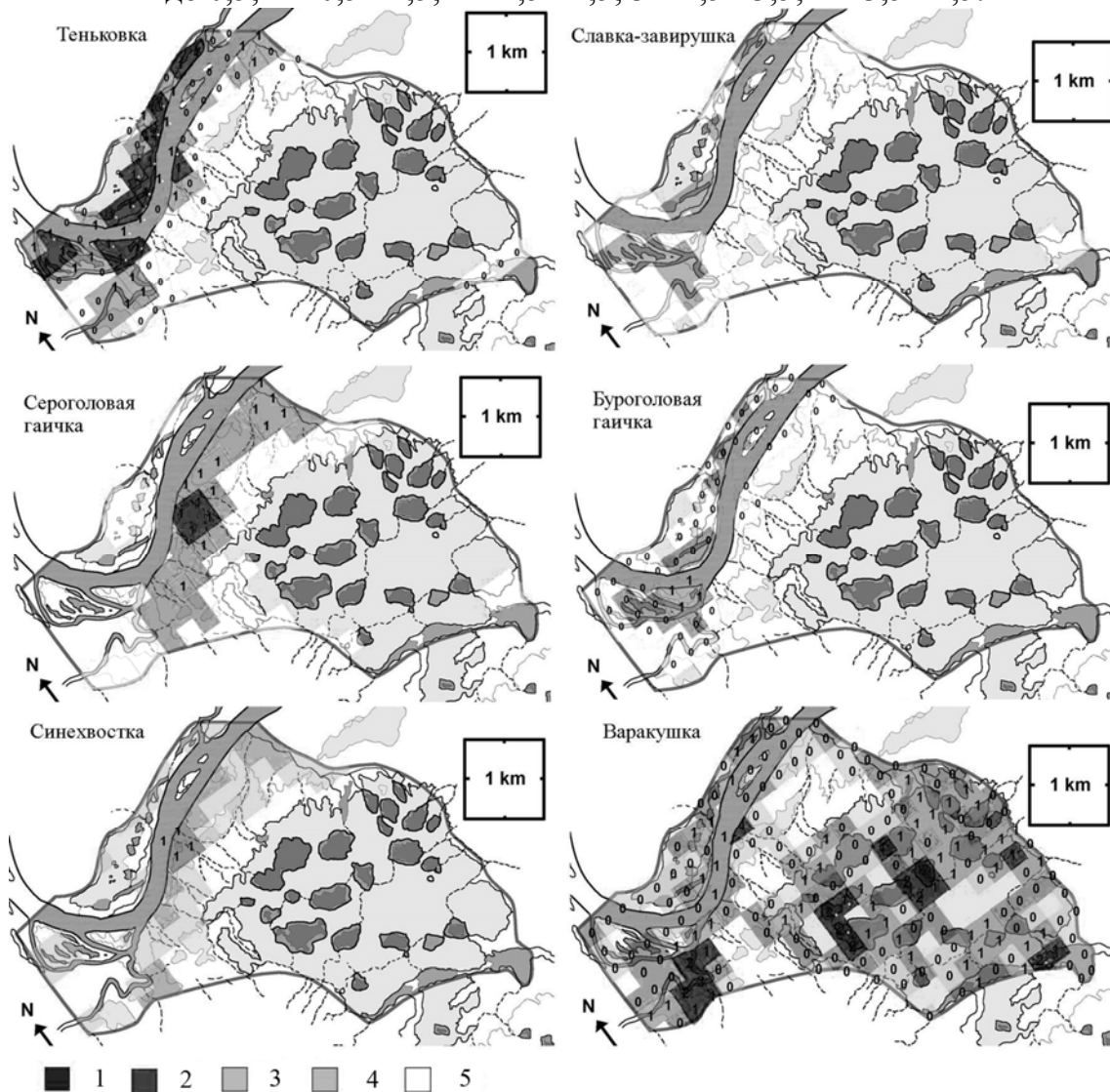
Продолжение 1 приложения 22. Пространственное распределение воробьиных птиц на площадке «Войкар» в течение 19-летнего периода (1990-2008).

Обозначения: 1 – постоянно заселяемые квадраты ( $\geq 18$  раз за 19 лет), 2 – регулярно заселяемые (15-17 раз), 3 – часто заселяемые (10-14 раз), 4 – слабо заселяемые (5-9 раз), 5 – редко, или случайно заселяемые (1-4 раза). Цифрами обозначены квадраты со средним числом поющих самцов: 0 – до 0,5; 1 – 0,51-1,5; 2 – 1,51-2,5; 3 – 2,51-3,5; 4 – 3,51-4,5.



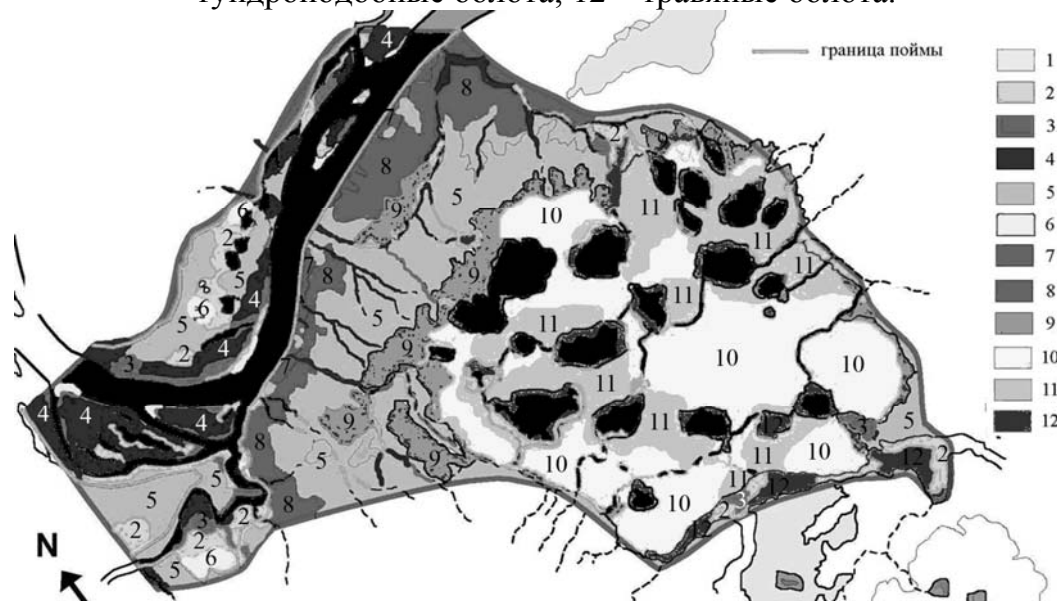
Продолжение 2 приложения 22. Пространственное распределение воробьиных птиц на площадке «Войкар» в течение 19-летнего периода (1990-2008).

Обозначения: 1 – постоянно заселяемые квадраты ( $\geq 18$  раз за 19 лет), 2 – регулярно заселяемые (15-17 раз), 3 – часто заселяемые (10-14 раз), 4 – слабо заселяемые (5-9 раз), 5 – редко, или случайно заселяемые (1-4 раза). Цифрами обозначены квадраты со средним числом поющих самцов: 0 – до 0,5; 1 – 0,51-1,5; 2 – 1,51-2,5; 3 – 2,51-3,5; 4 – 3,51-4,5.



Приложение 23. Картограмма основных биотопов на площадке «Войкар».

- Условные обозначения: 1 – галечниковые косы; 2 – заросли ивняков и мелколесья; 3 – разреженные пойменные древостои с кустарником; 4 – смешанные леса с преобладанием ели (темнохвойный лес); 5 – облесенные моховые болота; 6 – ерниковые редколесья; 7 – склоны террасы с зарослями ольхи; 8 – парковые редколесья на террасе; 9 – плоскобугристые болота с редколесьем (край «тундры»); 10 – плоскобугристые тундроподобные болота; 11 – крупнобугристые тундроподобные болота; 12 – травяные болота.



Приложение 24. Значения критерия Фишера (F) и уровень значимости ( $p$ ) при сравнении соотношения деталей местности в пределах предпочтений и области обитания видов на площадке «Войкар»

Белая трясогузка *Motacilla alba*

Детали местности	F	$p$
Речные косы	0,1	$\geq 0,10$
Кусты и мелколесье	-0,9	$\geq 0,10$
Темнохвойный лес на береговом валу	-1,2	$\geq 0,10$
Заболоченное редколесье в пойме	-1,3	0,10
Ерниковое редколесье в пойме	0,52	$\geq 0,10$
Заболоченные ивняки в пойме	-0,1	$\geq 0,10$
Склон ольховый	2,0	0,02
Парковые редколесья на террасе	1,02	$\geq 0,10$
Облесенное моховое болото на террасе	1,02	$\geq 0,10$
Темнохвойный лес по ручьям на террасе	0,07	$\geq 0,10$
Кустарники и мелколесье по ручьям на террасе	0,07	$\geq 0,10$

Продолжение 1 приложения 24.

Желтая трясогузка *Motacilla flava*

Детали местности	F	p
Краевые участки тундроподобного болота	-2,56	0,004
Участки тундроподобного болота, удаленные от края	4,09	0,001
Крупнобугристое болото	0,67	≥0,10
Плоскобугристое болото	-0,22	≥0,10
Берега озер	1,27	≥0,10

Луговой конек *Anthus pratensis*

Краевые участки тундроподобного болота	-4,32	0,001
Участки тундроподобного болота, удаленные от края	4,13	0,001
Крупнобугристое болото	1,28	0,13
Плоскобугристое болото	0,09	≥0,10
Берега озер	1,61	0,054

Пятнистый конек *Anthus hodgsoni*

Пойма	-0,6	≥0,10
Склон ольховый	1,60	0,055
Терраса в целом	2,87	0,001
Парковые редколесья на террасе	1,30	0,097
Облесенные моховые болота на террасе	1,50	0,067
Граница террасы и облесенного болота на плакоре	3,40	0,001
Облесенное болото на плакоре	2,07	0,019
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	2,50	0,005
Кустарники и мелколесье по ручьям	-1,00	≥0,10
Край тундры	-2,40	0,007

Весничка *Phylloscopus trochilus*

Детали местности	F	p
Пойма в целом	2,3	0,01
Склон террасы	2,0	0,023
Терраса в целом	0,1	≥0,10
Облесенное болото на плакоре	-4,4	0,001
Край тундры	-4,2	0,001
Тундра	-6,3	0,001
Берег реки	2,9	0,001
Косы	-1,4	0,081
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	-3,3	0,001
Темнохвойный лес на береговом валу	-0,4	≥0,10
Заболоченное редколесье в пойме	1,3	0,098
Ерниковое редколесье в пойме	0,9	≥0,10
Ивняки на болоте	1,1	≥0,10
Парковые редколесья на террасе	2,4	0,007
Облесенное моховое болото	0,8	≥0,10
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	1,6	0,055
Кустарники и мелколесье по ручью	0,5	≥0,10

Продолжение 2 приложения 24

Детали местности	F	p
Ручьи на плакоре в целом	1,0	≥0,10
Редколесье по краю тундры	1,4	0,081
Мелколесье на болоте по краю тундры	1,3	0,097
Колки на краю тундры	1,8	0,036
Ивняки на краю тундры	0,7	≥0,10
Открытые болота на краю тундры	0	≥0,10
Крупнобугристая тундра	-0,5	≥0,10
Плоскобугристая тундра	-0,3	≥0,10
Берега озер с мелколесьем в тундре	0,3	≥0,10
Берега озер в целом	0,9	≥0,10

Таловка *Phylloscopus borealis*

Пойма в целом	-0,02	≥0,10
Берег	2,88	0,001
Терраса в целом	0,85	≥0,10
Облесенное болото на плакоре	-4,88	0,001
Речные косы	0,11	≥0,10
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	3,43	0,001
Темнохвойный лес на береговом валу	2,24	0,012
Заболоченное редколесье в пойме	-5,37	0,001
Ерниковое редколесье в пойме	-0,98	≥0,10
Ивняки на болотах в пойме	0,27	≥0,10
Склон ольховый	1,00	≥0,10
Парковые редколесья на террасе	-0,90	≥0,10
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	0,93	≥0,10
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	0,09	≥0,10

Теньковка *Phylloscopus collybita*

Речные косы	0,0	≥0,10
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	1,7	0,045
Темнохвойный лес на береговом валу	3,1	0,001
Заболоченное редколесье в пойме	0,9	≥0,10
Ерниковое редколесье в пойме	-1,6	0,055
Ивняки на болотах в пойме	-0,4	≥0,10
Склон ольховый	-0,5	≥0,10
Парковое редколесье на террасе	-1,2	≥0,10
Облесенное моховое болото на плакоре	-1,4	0,081
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	-0,3	≥0,10
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	-1,9	0,028

Продолжение 3 приложения 24.  
Славка-завирушка *Sylvia curruca*

Детали местности	F	p
Речные косы	-0,13	≥0,10
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	1,53	0,063
Темнохвойный лес на береговом валу	2,46	0,006
Заболоченное редколесье в пойме	1,01	≥0,10
Ерниковое редколесье в пойме	-1,77	0,038
Ивняки на болотах в пойме	0,73	≥0,10
Склон ольховый	-1,98	0,024
Парковое редколесье на террасе	-1,01	≥0,10
Облесенное моховое болото на плакоре	0,07	≥0,10
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	-1,71	0,044
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	-0,98	≥0,10

Сероголовая гаичка *Parus cinctus*

Терраса в целом	2,69	0,002
Парковые редколесья на террасе	1,74	0,041
Облесенное моховое болото	1,08	≥0,10
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	2,66	0,003
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	-1,68	0,046

Буроголовая гаичка *Parus montanus*

Речные косы	-0,05	≥0,10
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	-1,05	≥0,10
Темнохвойный лес на береговом валу	-0,45	≥0,10
Заболоченное редколесье в пойме	-0,77	≥0,10
Ерниковое редколесье в пойме	-1,73	0,042
Ивняки на болотах в пойме	-0,57	≥0,10

Синехвостка *Tarsiger cyanurus*

Высокий берег	2,21	0,013
Склон ольховый	3,61	0,001
Терраса в целом	4,02	0,001
Облесенное болото в целом	-3,39	0,001
Парковые редколесья на террасе	0,20	≥0,10
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	0,74	≥0,10
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	-1,11	≥0,10

Варакушка *Luscinia svecica*

Пойма в целом	-2,0	0,023
Склон ольховый	0,4	≥0,10
Тундра в целом	2,4	0,007
Речные косы	-2,5	0,005
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	-0,3	≥0,10
Темнохвойный лес на береговом валу	-0,3	≥0,10
Заболоченное редколесье в пойме	0,4	≥0,10
Ерниковое редколесье в пойме	0,6	≥0,10



Продолжение 4 приложения 24.

Детали местности	F	p
Ивняки на болотах в пойме	1,9	0,028
Редколесье по краю тундры	-2,3	0,01
Мелколесье на болоте по краю тундры	-0,4	$\geq 0,10$
Колки на краю тундры	-0,2	$\geq 0,10$
Ивняки на краю тундры	-0,7	$\geq 0,10$
Чистые болота на краю тундры	-0,3	$\geq 0,10$
Крупнобугристые болота	0,1	$\geq 0,10$
Плоскобугристые болота	-2,0	0,023
Берега озер с мелколесьем в тундре	2,0	0,023

Белобровик *Turdus iliacus*

Пойма в целом	4,63	0,001
Терраса в целом	1,22	$\geq 0,10$
Облесенное болото на плакоре в целом	-3,47	0,001
Край тундры в целом	-5,82	0,001
Речные косы	0,04	$\geq 0,10$
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	1,40	0,081
Темнохвойный лес на береговом валу	2,44	0,006
Заболоченное редколесье в пойме	0,27	$\geq 0,10$
Ерниковое редколесье в пойме	-0,62	$\geq 0,10$
Ивняки на болотах в пойме	0,89	$\geq 0,10$
Склон ольховый	-0,62	$\geq 0,10$
Парковые редколесья на террасе	4,28	0,001
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	2,22	0,013
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	-2,54	0,004
Редколесье по краю тундры	-2,90	0,001
Мелколесье на болоте по краю тундры	-0,16	$\geq 0,10$
Колки на краю тундры	2,18	0,014
Ивняки на краю тундры	1,78	0,038
Чистые болота на краю тундры	0,62	$\geq 0,10$
Крупнобугристые болота	-1,64	0,050
Плоскобугристые болота	-0,02	$\geq 0,10$
Берега озер с мелколесьем в тундре	-1,47	0,071

Рябинник *Turdus pilaris*

Речные косы	1,23	$\geq 0,10$
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	1,20	$\geq 0,10$
Темнохвойный лес на береговом валу	2,15	0,016
Заболоченное редколесье в пойме	-0,88	$\geq 0,10$
Ерниковое редколесье в пойме	-2,85	0,001
Ивняки на болотах в пойме	0,35	$\geq 0,10$

## Продолжение 5 приложения 24

Чечетка *Acanthis flammea*

Детали местности	F	p
Пойма в целом	-0,67	≥0,10
Терраса в целом	3,58	0,001
Облесенные болота в целом	-0,83	≥0,10
Край тундры в целом	-5,68	0,001
Парковые редколесья на террасе	2,08	0,019

Вьюрок *Fringilla montifringilla*

Речные косы	0,80	≥0,10
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	3,51	0,001
Темнохвойный лес на береговом валу	1,58	0,057
Заболоченное редколесье в пойме	-6,54	0,001
Ерниковое редколесье в пойме	-1,36	0,088
Ивняки на болотах в пойме	0,03	≥0,10
Склон ольховый	1,00	≥0,10
Парковые редколесья на террасе	0,99	≥0,10
Облесенное моховое болото	-0,59	≥0,10
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	1,51	0,066
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	0,88	≥0,10

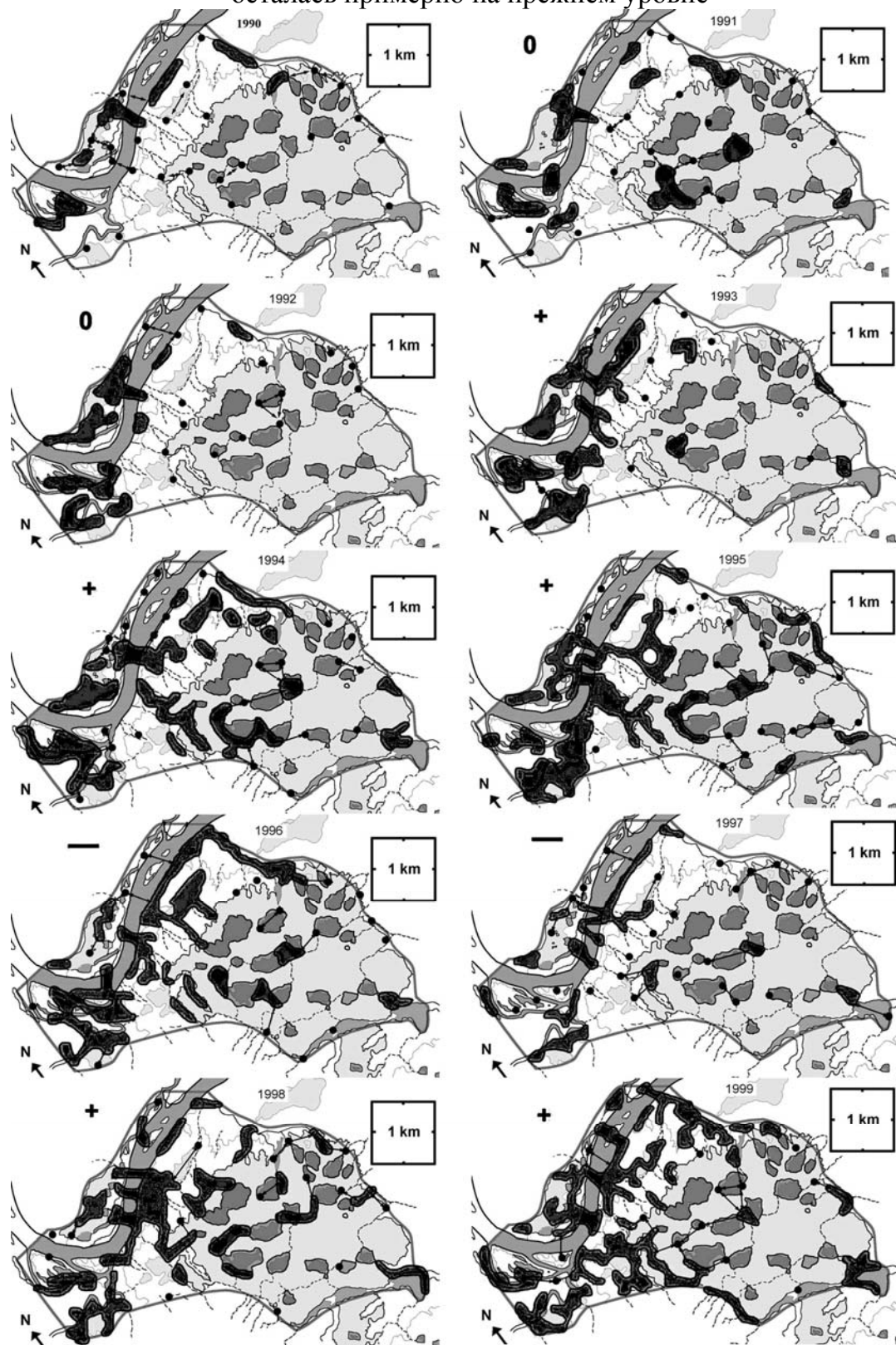
Камышовая овсянка *Emberiza schoeniclus*

Пойма в целом	2,11	0,017
Тундра в целом	-1,19	≥0,10
Речные косы	-0,15	≥0,10
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	1,04	≥0,10
Темнохвойный лес на береговом валу	0,05	≥0,10
Заболоченное редколесье в пойме	0,94	≥0,10
Ерниковое редколесье в пойме	0,85	≥0,10
Ивняки на болотах в пойме	3,59	0,001
Редколесье по краю тундры	-2,58	0,004
Мелколесье на болотах по краю тундры	-0,98	≥0,10
Колки на краю тундры	0,77	≥0,10
Ивняки на краю тундры	0,32	≥0,10
Чистые болота на краю тундры	0,21	≥0,10
Крупнобугристые болота	1,25	≥0,10
Плоскобугристые болота	0,31	≥0,10
Берега озер с мелколесьем в тундре	2,60	0,003

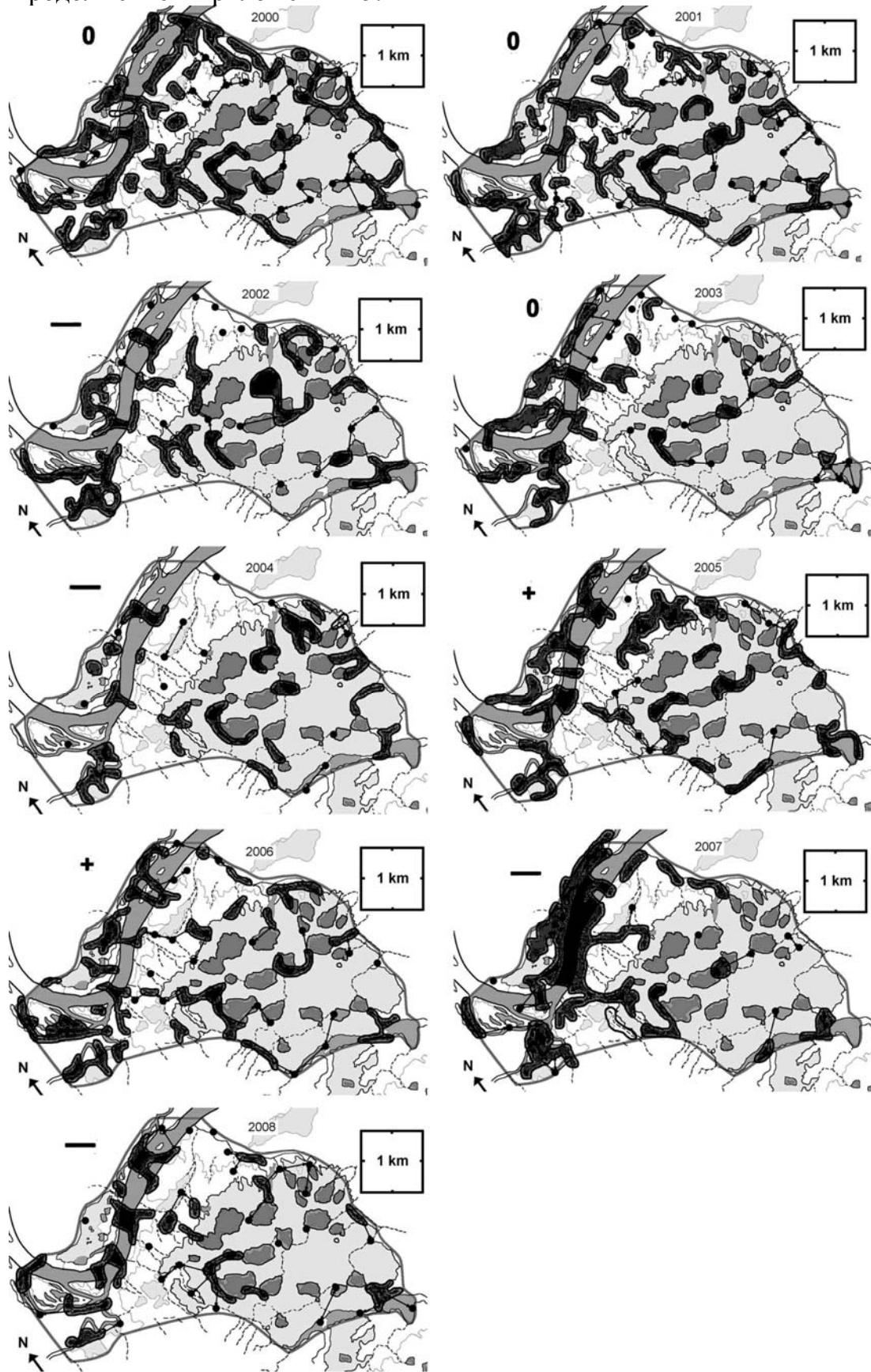
Продолжение 6 приложения 24  
 Овсянка-крошка *Emberiza pusilla*

Детали местности	F	p
Пойма в целом	0,3	≥0,10
Тундра в целом	1,1	≥0,10
Облесенное болото на плакоре (в целом)	-3,3	0,001
Край тундры	-8,7	0,001
Берег реки	0	≥0,10
Речные косы	-3,4	0,001
Кустарниковые заросли и мелколесье в пойме	-1,8	0,036
Темнохвойный лес на береговом валу	-1,5	0,067
Заболоченное редколесье в пойме	0,4	≥0,10
Ерниковое редколесье в пойме	1,7	0,045
Ивняки на болотах в пойме	1,0	≥0,10
Парковые редколесья на террасе	2,3	0,01
Облесенное моховое болото на плакоре	2,3	0,01
Темнохвойный лес по ручьям на плакоре	1,8	0,036
Кустарники и мелколесье по ручьям на плакоре	0,6	≥0,10
Ручьи на плакоре (в целом)	1,1	≥0,10

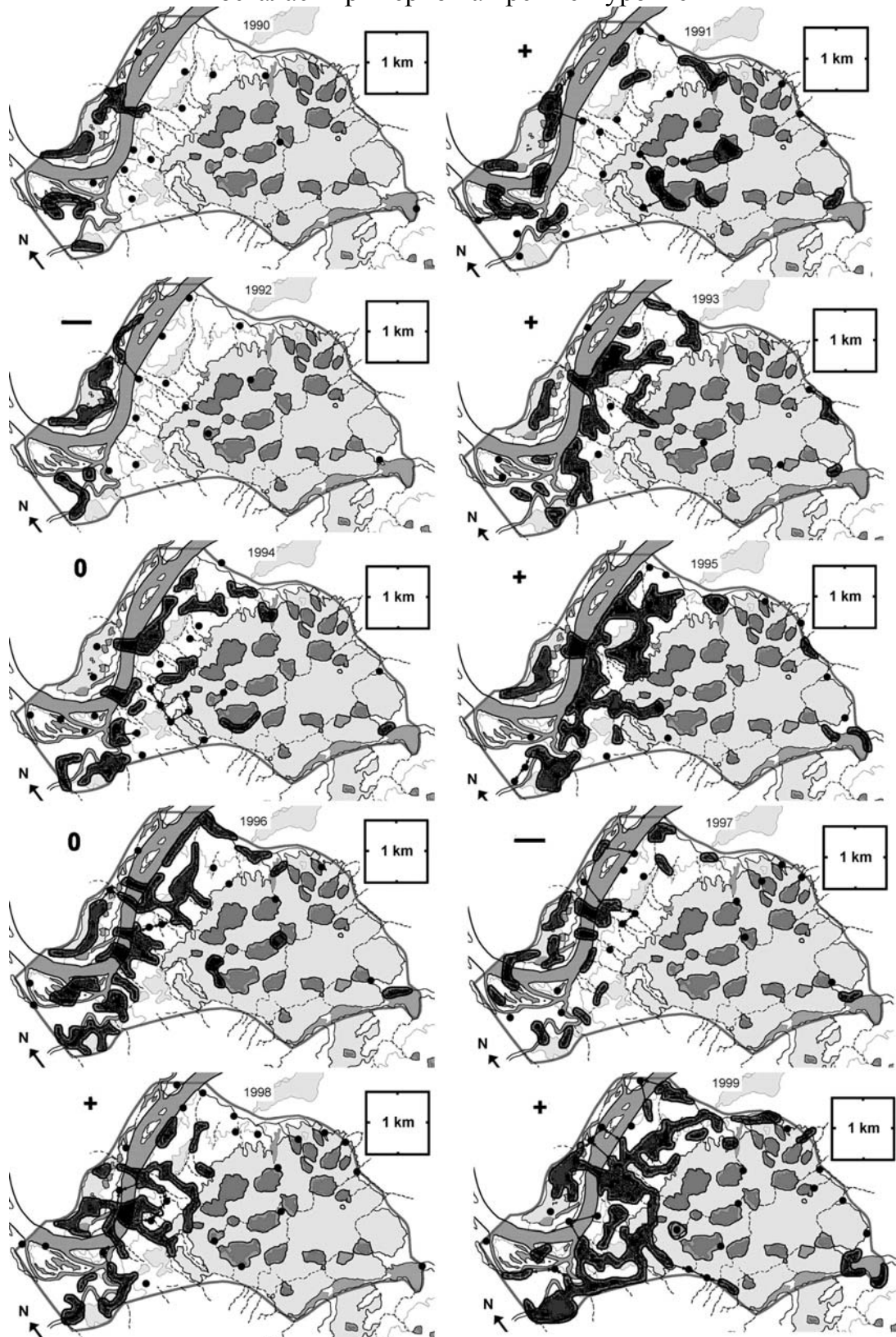
Приложение 25. Расположение агрегаций пеночки-веснички в разные годы на площадке «Войкар». Знаками обозначено: + численность увеличилась относительно прошлого года; – численность уменьшилась; 0 – численность осталась примерно на прежнем уровне



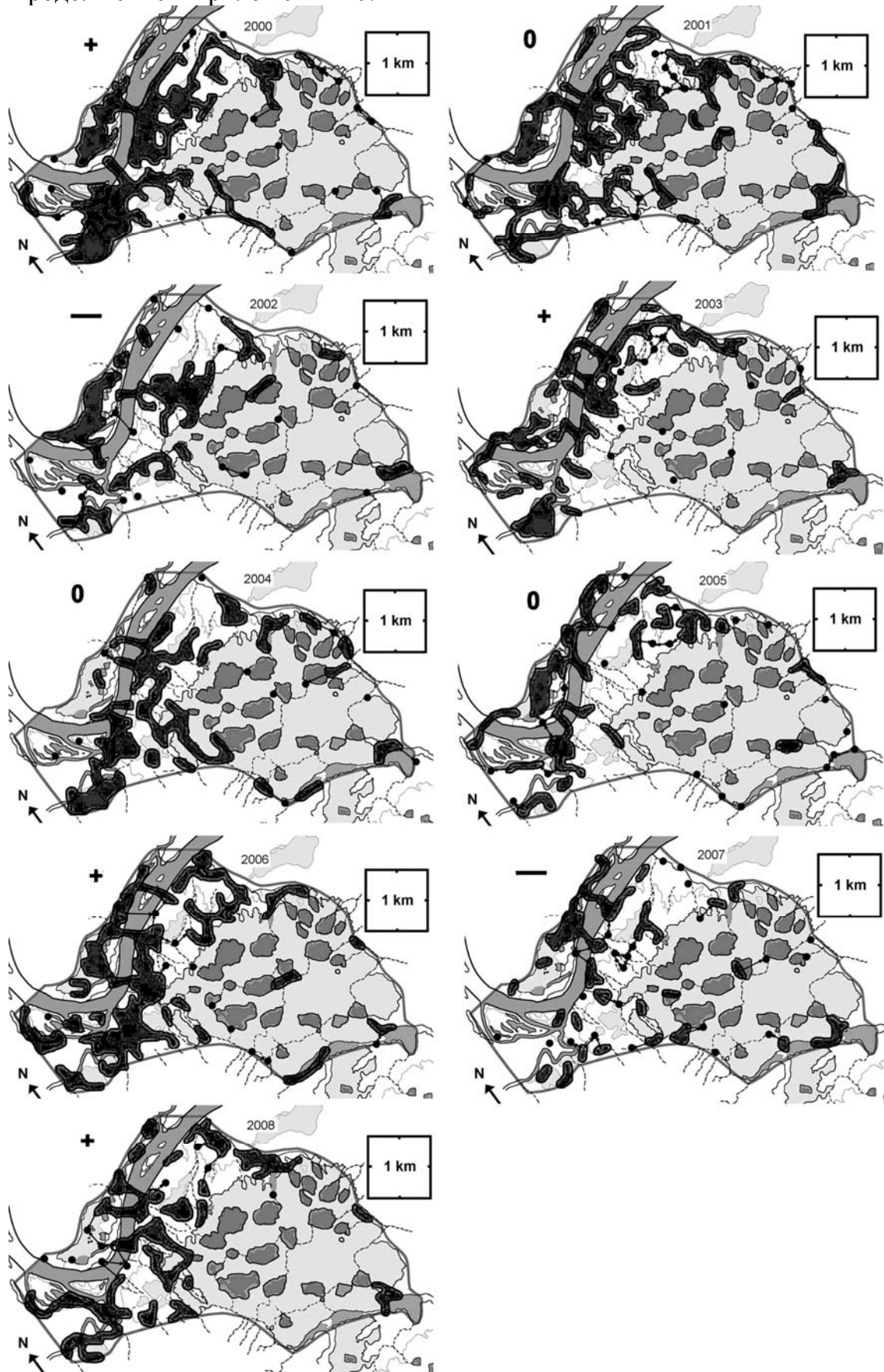
Продолжение 1 приложения 25.



Приложение 26. Расположение агрегаций овсянки-крошки в разные годы на площадке «Войкар». Знаками обозначено: + численность увеличилась относительно прошлого года; – численность уменьшилась; 0 – численность осталась примерно на прежнем уровне



Продолжение 1 приложения 26.



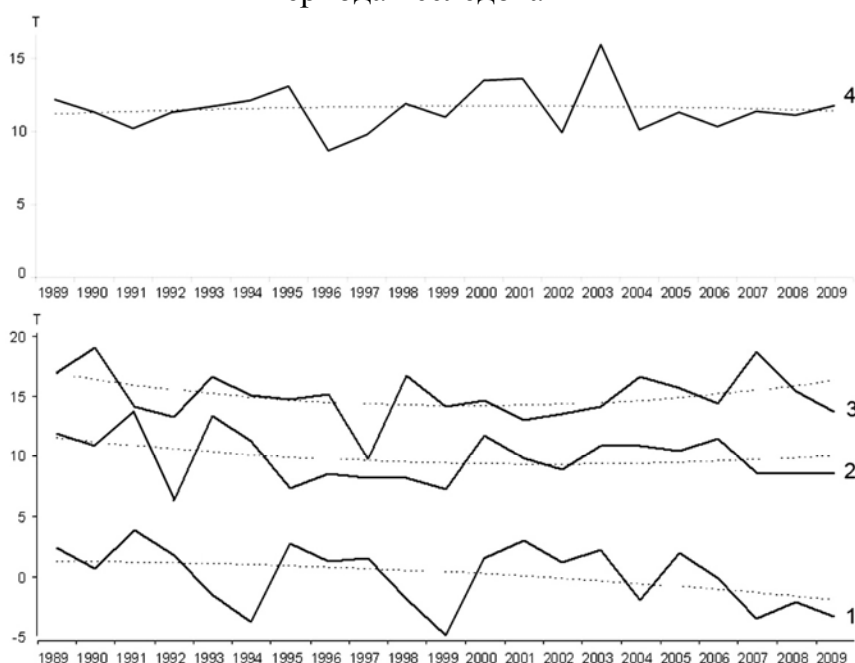


Приложение 27. Значения U (критерий Фишера) при сравнении смоделированных и реальных кривых динамики численности на участках с различной регулярностью заселения (PЗ) облесенной части площадки «Войкар»

Примечание: \* достоверно значимые отличия при  $p \leq 0,05$ ; \*\* при  $p \leq 0,01$

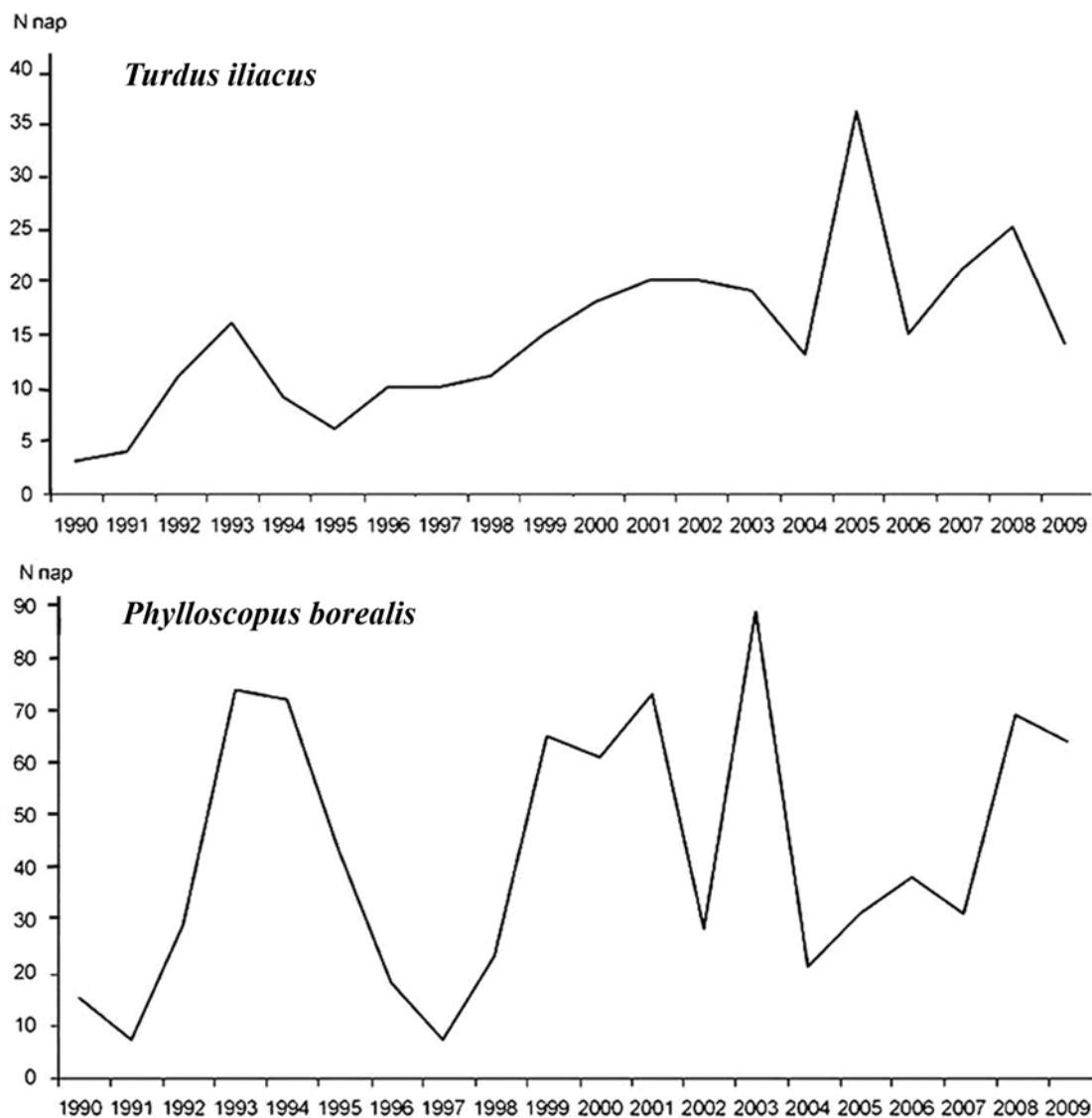
Год	Весничка		Овсянка-крошка	
	PЗ = 15-20 раз из 20	PЗ = 12-14 раз из 20	PЗ ≥ 12 раз из 20	остальная территория
1990	0,15	-0,58	0,10	0,74
1991	0,59	-1,44	0,00	0,43
1992	0,74	-1,50	0,83	0,13
1993	1,76	1,02	0,15	-0,26
1994	0,74	-1,76	-0,71	-0,02
1995	0	0,32	0,93	2,12*
1996	1,47	0	1,81	2,31*
1997	1,57	1,67	2,22*	-0,70
1998	0,06	1,41	1,25	0,02
1999	-2,11*	-1,83	2,88**	-4,13**
2000	-0,55	-0,37	-2,99**	-0,84
2001	-1,81	0,22	0,53	-0,06
2002	-0,49	-0,06	0,30	-1,07
2003	-0,53	1,80	-1,00	-1,38
2004	2,23*	0,97	1,81	0,37
2005	0,41	-3,80**	1,62	1,06
2006	-0,87	-1,36	0,00	5,17**
2007	1,37	-2,08*	1,75	-0,94
2008	1,79	-1,93	-0,39	-0,50
2009	0,55	-1,55	3,34**	1,32

Приложение 28. Динамика среднемесячных температур воздуха мая (1), июня (2), июля (3) и августа (4) по метеостанции Салехард в течение периода исследований





Приложение 29. Динамика численности белобровика *Turdus iliacus* и таловки *Phylloscopus borealis* на площадке «Войкар»



Приложение 30. Сроки прилета птиц в Нижнем Приобье

Вид	Войкар				Лабытнанги			
	lim	M	±SD	n	lim	M	±SD	n
Май								
Зимняк <i>Buteo lagopus</i>	--	--	--	--	21.04-20.05	6	7,1	21
Восточная клуша <i>Larus heuglini</i>	--	--	--	--	25.04-16.05	7	6,0	21
Сизая чайка <i>L. canus</i>	30.04-21.05	10	4,9	21	27.04-22.05	9	7,7	16
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	--	--	--	--	28.04-26.05	10	8,3	11
Гоголь <i>Vicerephala clangula</i>	2.05-28.05	12	5,8	21	--	--	--	--
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	5.05-22.05	12	4,4	21	3.05-23.05	12	6,4	21
Рябинник <i>Turdus pilaris</i>	4.05-31.05	13	5,6	21	1.05-28.05	16	8,9	14
Белобровик <i>T. iliacus</i>	4.05-31.05	13	5,8	21	6.05-6.06	20	8,4	19
Камышовая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	5.05-3.06	14	6,7	18	3.05-28.05	18	8,5	17

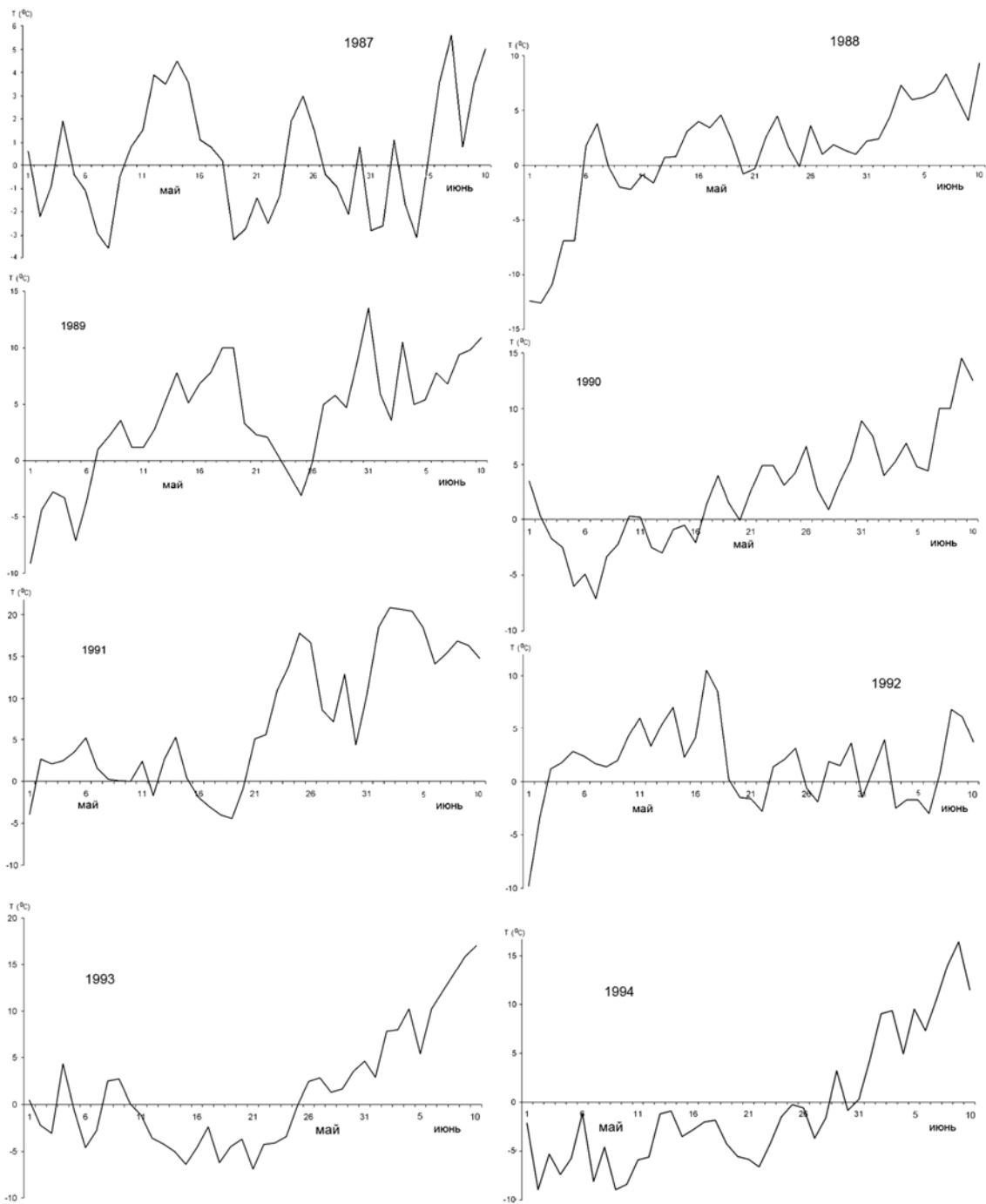
Продолжение 1 приложения 30

Вид	Войкар				Лабытнанги			
	lim	M	±SD	n	lim	M	±SD	n
Май								
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	6.05-3.06	14	6,1	21	3.05-30.05	18	7,6	20
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	6.05-21.05	14	4,1	20	--	--	--	--
Свиристель <i>Bombicilla garrulus</i>	1.05-27.05	15	7,0	16	--	--	--	--
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	5.05-27.05	15	6,0	21	4.05-24.05	13	5,3	9
Свиистунок <i>A. crecca</i>	5.05-31.05	17	7,2	16	--	--	--	--
Свиязь <i>A. penelope</i>	6.05-31.05	17	6,8	21	--	--	--	--
Вьюрок <i>Fringilla montifringilla</i>	6.05-3.06	17	6,4	21	3.05-30.05	17	8,3	19
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i>	11.05-25.05	17	3,9	21	--	--	--	--
Луток <i>Mergus albellus</i>	5.05-31.05	18	7,6	17	--	--	--	--
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	7.05-3.06	18	7,2	21	--	--	--	--
Фифи <i>Tringa glareola</i>	10.05-31.05	19	5,3	21	17.05-4.06	25	4,4	20
Малый веретенник <i>Limosa lapponica</i>	9.05-31.05	20	6,2	17	--	--	--	--
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	9.05-17.06	20	11,5	15	--	--	--	--
Горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	11.05-2.06	20	6,8	11	5.05-24.05	19	6,7	9
Рюм <i>Eremophila alpestris</i>	--	--	--	--	10.05-30.05	20	5,5	15
Темнозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>	6.05-31.05	21	6,3	16	--	--	--	--
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i>	14.05-3.06	21	6,1	12	--	--	--	--
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>	--	--	--	--	10.05-2.06	24	6,7	13
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	8.05-14.06	22	9,1	17	--	--	--	--
Золотистая ржанка <i>Phyialis apricaria</i>	12.05-31.05	22	5,4	13	16.05-1.06	25	5,8	8
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	13.05-31.05	22	4,9	21	25.05-8.06	1.06	5,2	10
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i>	13.05-5.06	22	5,4	21	--	--	--	--
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	15.05-3.06	22	5,4	16	--	--	--	--
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	16.05-1.06	22	4,5	16	--	--	--	--
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	12.05-4.06	23	5,5	21	--	--	--	--
Гагары <i>Gavia arctica</i> и <i>G. stellata</i>	12.05-6.06	23	6,2	21	--	--	--	--
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	7.05-3.06	24	6,7	17	10.05-27.05	18	5,8	11
Малая чайка <i>L. minutus</i>	15.05-1.06	24	4,8	16	17.05-31.05	25	4,1	11
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	15.05-1.06	24	4,6	21	18.05-5.06	25	4,8	20
Овсянка-крошка <i>Emberiza pusilla</i>	16.05-3.06	25	4,3	21	17.05-10.06	27	6,7	17

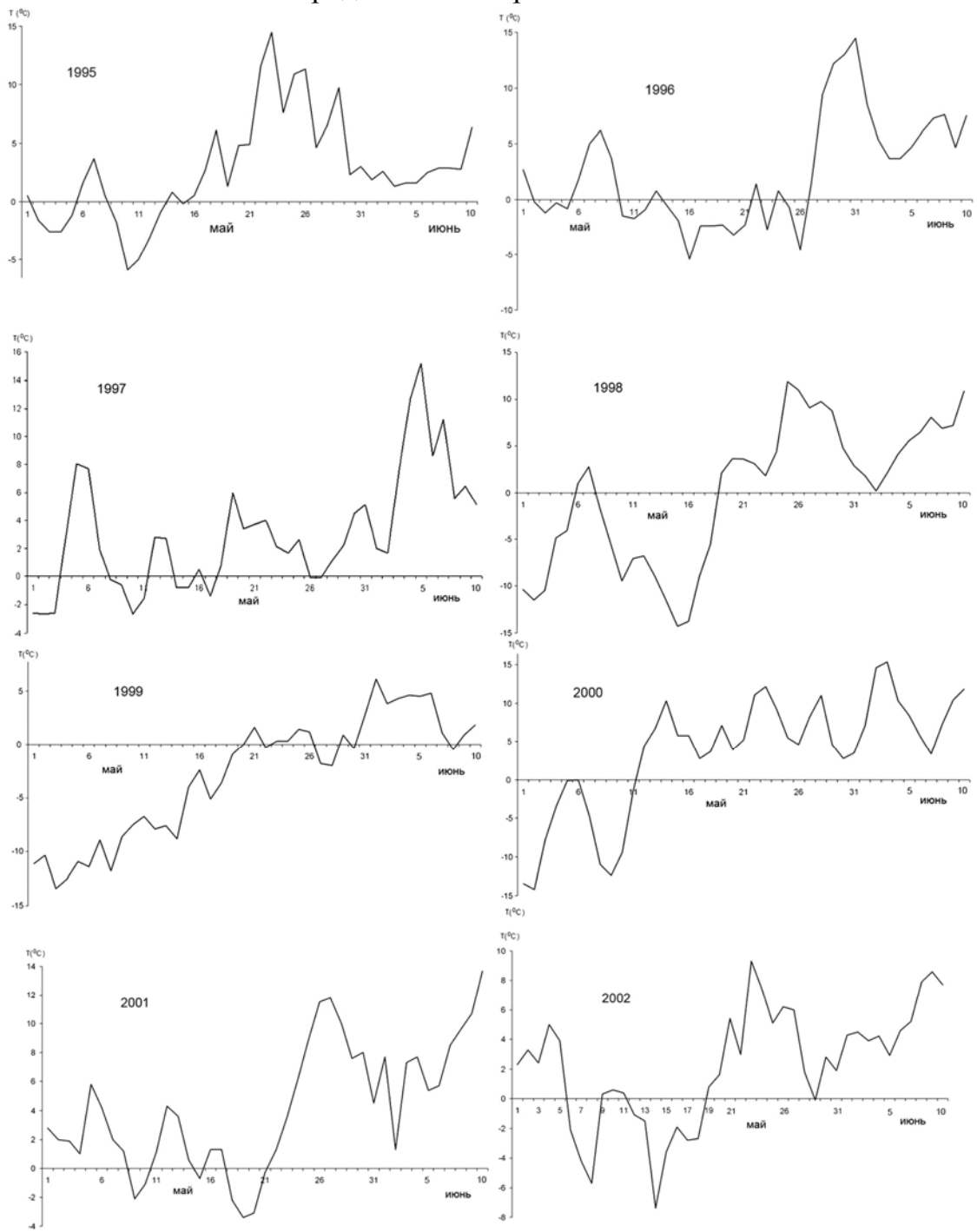
Продолжение 2 приложения 30

Вид	Войкар				Лабытнанги			
	lim	M	±SD	n	lim	M	±SD	n
Май								
Подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	--	--	--	--	19.05-31.05	25	4,5	8
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	17.05-1.06	25	4,1	21	22.05-7.06	28	5,1	17
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	17.05-7.06	26	6,3	21	--	--	--	--
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	18.05-3.06	27	4,3	17	18.05-3.06	29	5,4	9
Мородунка <i>Xenus cinereus</i>	21.05-7.06	27	4,7	21	22.05-10.06	2.06	5,9	12
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	21.05-6.06	28	3,7	22	--	--	--	--
Синьга <i>Melanitta nigra</i>	22.05-5.06	28	3,9	21	--	--	--	--
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	21.05-4.06	29	3,9	16	--	--	--	--
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	20.05-6.06	29	4,8	21	--	--	--	--
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	--	--	--	--	15.05-3.06	29	6,4	8
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	--	--	--	--	24.05-9.06	30	6,5	8
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i>	--	--	--	--	23.05-8.06	31	5,4	15
Июнь								
Чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	--	--	--	--	15.05-18.06	4	8,7	13
Азиатский бекас <i>Gallinago stenura</i>	23.05-17.06	1	5,1	22	28.05-19.06	6	7,2	12
Таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	1.06-16.06	7	3,9	22	2.06-15.06	9	4,2	11
Барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	30.05-17.06	8	4,7	12	3.06-19.06	13	4,6	9
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i>	2.06-19.06	9	6,0	11	--	--	--	--

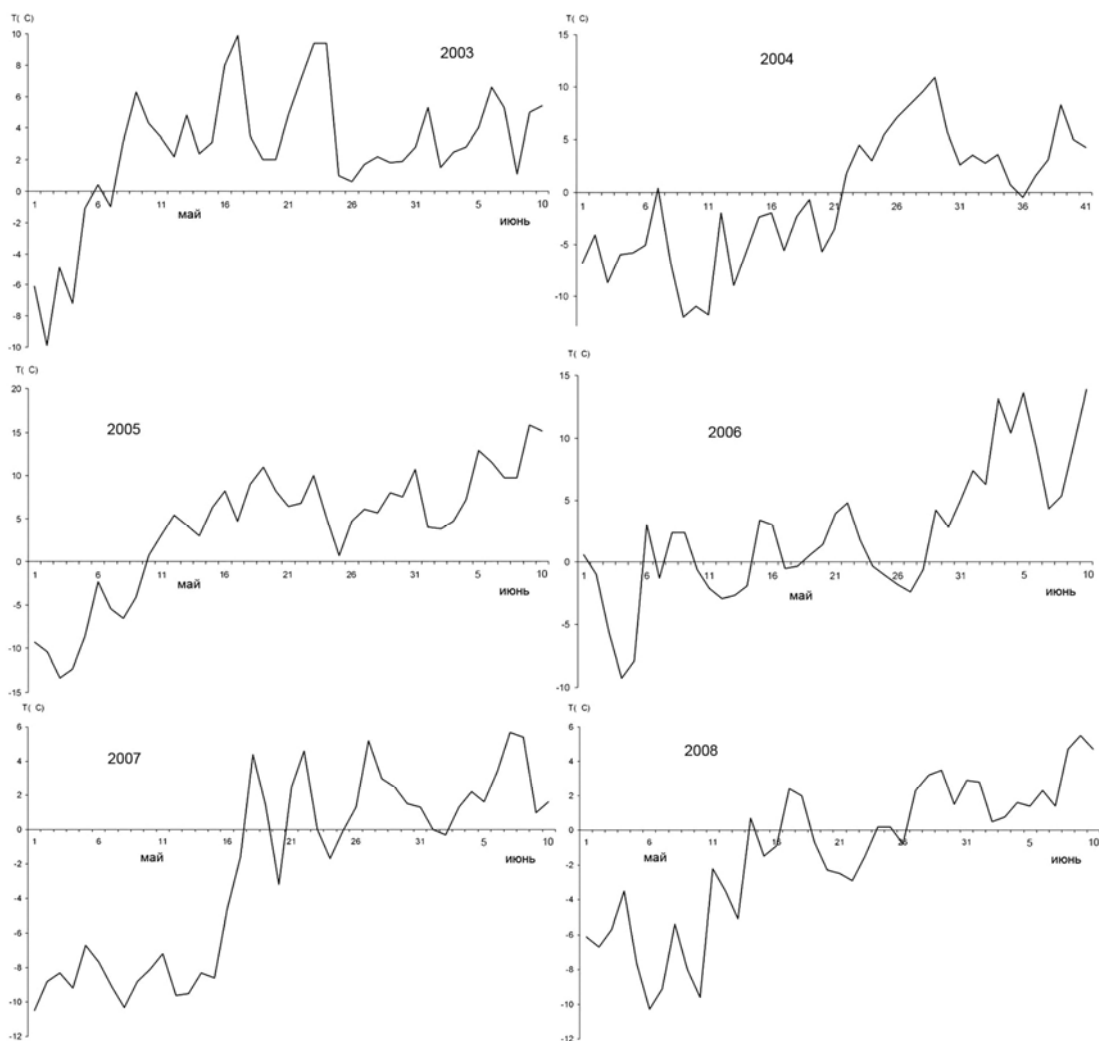
Приложение 31. Кривые хода среднесуточных температур воздуха в весеннее время (май – начало июня) по метеостанции «Салехард» в 1987-2008 гг.



Продолжение 1 приложения 31.



Продолжение 2 приложения 31.



Приложение 32. Реальные (Р) и ожидаемые (О) даты прилета птиц на стационаре «Войкар» (май) и значения  $\chi^2$

Сизая чайка			Белая трясогузка			Рябинник			Белобровик		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
1987	10	10	1987	11	10	1987	13	10	1987	12	10
1988	15	13	1988	14	13	1988	12	13	1988	15	13
1989	11	8	1989	12	8	1989	15	8	1989	12	8
1990	15	15	1990	10	15	1990	15	15	1990	9	15
1991	9	5	1991	8	11	1991	12	11	1991	10	11
1992	9	11	1992	10	11	1992	14	11	1992	11	11
1993	10	9	1993	12	9	1993	15	9	1993	18	9
1994	8	14	1994	16	14	1994	15	14	1994	17	14
1995	5	7	1995	7	7	1995	6	7	1995	6	7
1996	6	6	1996	7	7	1996	8	7	1996	8	7
1997	5	5	1997	9	12	1997	13	12	1997	11	12
1998	19	19	1998	21	19	1998	21	19	1998	21	19
1999	21	21	1999	22	21	1999	31	21	1999	31	21
2000	12	12	2000	13	12	2000	7	12	2000	13	12
2001	0	1	2001	5	5	2001	4	4	2001	4	4
2002	3	4	2002	6	5	2002	9	4	2002	8	4

Продолжение 1 приложения 32.

Сизая чайка			Белая трясогузка			Рябинник			Белобровик		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
2003	7	8	2003	9	9	2003	10	9	2003	10	9
2005	10	10	2005	10	10	2005	12	10	2005	14	10
2006	10	9	2006	15	15	2006	15	15	2006	16	15
2007	6	18	2007	15	18	2007	16	18	2007	18	18
2008	13	14	2008	14	14	2008	17	14	2008	17	14
$\chi^2$ и р	17,8	0,60	$\chi^2$ и р	7,8	0,99	$\chi^2$ и р	27,1	0,13	$\chi^2$ и р	26,7	0,14
Луговой конек			Большой улит			Вьюрок			Средний кроншнеп		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
1987	14	11	1987	--	--	1987	17	12	1987	13	14
1988	14	13	1988	14	13	1988	19	16	1988	17	18
1989	14	9	1989	12	8	1989	14	14	1989	17	16
1990	10	15	1990	10	15	1990	15	15	1990	17	18
1991	10	11	1991	8	11	1991	12	11	1991	14	14
1992	14	13	1992	10	11	1992	14	14	1992	13	14
1993	19	25	1993	12	9	1993	25	26	1993	25	25
1994	17	24	1994	16	14	1994	17	25	1994	19	25
1995	6	7	1995	7	7	1995	6	7	1995	14	18
1996	8	7	1996	7	7	1996	21	8	1996	22	22
1997	9	12	1997	9	12	1997	10	13	1997	12	12
1998	21	20	1998	21	19	1998	21	20	1998	21	20
1999	34	21	1999	22	21	1999	34	32	1999	25	25
2000	12	12	2000	13	12	2000	13	14	2000	14	14
2001	11	6	2001	5	5	2001	10	12	2001	11	12
2002	8	10	2002	6	5	2002	11	10	2002	17	21
2003	8	9	2003	9	9	2003	12	13	2003	15	16
2005	12	11	2005	10	10	2005	16	16	2005	14	15
2006	14	15	2006	15	15	2006	21	17	2006	15	16
2007	18	18	2007	15	18	2007	21	22	2007	17	18
2008	19	17	2008	14	14	2008	27	27	2008	21	18
$\chi^2$ и р	23,2	0,28	$\chi^2$ и р	20,4	0,37	$\chi^2$ и р	29,0	0,09	$\chi^2$ и р	4,3	0,99
Обыкновенный бекас			Фифи			Желтая трясогузка			Геньковка		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
1987	18	14	1987	14	14	1987	25	25	1987	18	25
1988	19	18	1988	22	18	1988	16	18	1988	26	18
1989	17	16	1989	15	16	1989	19	17	1989	19	17
1990	16	18	1990	14	18	1990	25	23	1990	21	23
1991	10	14	1991	10	14	1991	22	22	1991	13	22
1992	10	14	1992	12	10	1992	14	14	1992	24	14
1993	26	25	1993	25	25	1993	27	30	1993	27	30
1994	28	25	1994	25	25	1994	30	29	1994	26	29
1995	7	7	1995	16	18	1995	20	18	1995	16	18
1996	22	27	1996	22	22	1996	27	28	1996	26	28
1997	11	12	1997	21	19	1997	21	19	1997	16	19
1998	25	25	1998	24	20	1998	24	25	1998	25	25
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
1999	34	31	1999	31	31	1999	31	31	1999	36	31
2000	13	14	2000	17	14	2000	18	16	2000	14	16
2001	7	12	2001	12	12	2001	23	23	2001	23	23
2002	19	21	2002	19	21	2002	21	21	2002	26	21
2003	17	16	2003	17	16	2003	13	16	2003	20	16
2005	17	15	2005	17	15	2005	17	16	2005	15	16
2006	21	20	2006	21	21	2006	21	21	2006	22	21
2007	24	22	2007	21	22	2007	24	22	2007	23	22

Продолжение 2 приложения 32.

Обыкновенный бекас			Фифи			Желтая трясогузка			Теньковка		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
2008	28	27	2008	27	28	2008	28	28	2008	27	28
$\chi^2$ и р	13,4	0,86	$\chi^2$ и р	5,9	0,99	$\chi^2$ и р	2,53	0,99	$\chi^2$ и р	21,6	0,36
Перевозчик			Весничка			Овсянка-крошка			Варакушка		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
1987	25	25	1987	21	25	1987	28	27	1987	24	25
1988	28	23	1988	28	23	1988	26	23	1988	26	23
1989	18	19	1989	15	17	1989	16	17	1989	28	27
1990	23	26	1990	23	22	1990	20	23	1990	30	25
1991	23	23	1991	22	22	1991	22	22	1991	25	23
1992	16	14	1992	32	17	1992	32	17	1992	19	17
1993	27	30	1993	28	30	1993	29	30	1993	29	30
1994	29	32	1994	26	29	1994	29	29	1994	30	32
1995	17	21	1995	17	18	1995	20	22	1995	20	22
1996	28	28	1996	27	27	1996	28	28	1996	29	28
1997	24	22	1997	28	19	1997	21	22	1997	24	25
1998	26	25	1998	24	25	1998	25	25	1998	24	25
1999	35	32	1999	32	32	1999	34	32	1999	32	32
2000	23	19	2000	24	19	2000	20	19	2000	22	22
2001	12	12	2001	23	24	2001	26	24	2001	24	23
2002	21	21	2002	21	21	2002	23	23	2002	25	23
2003	16	16	2003	19	17	2003	21	17	2003	17	17
2005	17	16	2005	17	18	2005	23	18	2005	17	18
2006	23	22	2006	22	22	2006	22	22	2006	25	22
2007	23	22	2007	22	22	2007	24	22	2007	24	27
2008	31	35	2008	28	28	2008	27	28	2008	28	29
$\chi^2$ и р	5,1	0,99	$\chi^2$ и р	21,7	0,36	$\chi^2$ и р	17,3	0,64	$\chi^2$ и р	3,4	0,999
Мородунка			Обыкновенная кукушка			Азиатский бекас			Таловка		
Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О	Год	Р	О
1987	37	36	1987	37	36	1987	38	37	1987	42	42
1988	38	34	1988	33	34	1988	34	34	1988	41	34
1989	27	28	1989	27	28	1989	30	30	1989	38	34
1990	30	26	1990	30	26	1990	30	30	1990	37	38
1991	24	25	1991	25	25	1991	32	33	1991	35	32
1992	29	30	1992	32	30	1992	32	39	1992	46	44
1993	28	33	1993	30	33	1993	29	33	1993	34	37
1994	29	33	1994	29	33	1994	34	33	1994	37	38
1995	21	26	1995	25	26	1995	37	42	1995	42	42
1996	29	29	1996	28	29	1996	31	29	1996	37	42
1997	25	25	1997	28	25	1997	29	31	1997	37	36
1998	26	28	1998	25	28	1998	26	38	1998	41	41
1999	35	35	1999	32	35	1999	48	43	1999	47	43
2000	26	23	2000	26	23	2000	31	28	2000	33	33
2001	23	23	2001	23	23	2001	27	26	2001	32	34
2002	24	26	2002	22	26	2002	30	33	2002	38	39
2003	21	23	2003	28	23	2003	23	24	2003	36	36
2004	--	--	2004	25	26	2004	39	39	2004	40	39
2005	21	23	2005	21	23	2005	36	31	2005	35	36
2006	29	31	2006	29	31	2006	33	34	2006	34	34
2007	24	27	2007	29	27	2007	28	38	2007	39	38
2008	27	29	2008	28	29	2008	34	39	2008	42	43
$\chi^2$ и р	5,1	0,99	$\chi^2$ и р	5,2	0,99	$\chi^2$ и р	12,6	0,90	$\chi^2$ и р	3,8	0,999

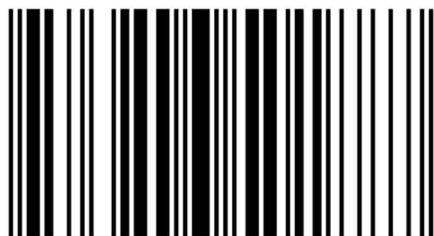


В современной экологии население организмов рассматривается и как комплекс видов, и как моновидовая группировка особей на какой-либо территории. При этом для понимания принципов организации населения как динамического объекта необходимы долговременные стационарные исследования, дефицит которых ощущается особенно остро. Книга представляет собой взгляд на видовой состав, пространственную структуру и численность населения птиц в его непрерывной динамике. Она основана на результатах 30-ти летнего стационарного изучения орнитокомплексов на севере Западной Сибири и Урала. В ней показаны принципы дифференциации видового состава на местности, характер и масштабы долгосрочных изменений орнитофауны, формы сосуществования близких видов, проанализирована динамика численности и пространственного распределения воробьиных птиц. Особое внимание уделено пространственной структуре плотных поселений. Прослежена динамика сроков появления птиц весной. Книга предназначена для исследователей, изучающих сообщества животных, закономерности их пространственного распределения, механизмы пространственных и временных изменений, для преподавателей экологии и орнитологии в высших учебных заведениях.



### **Михаил Головатин**

Головатин Михаил Григорьевич - Доктор Биологических наук. Старший научный сотрудник, Заведующий лабораторией экологии птиц и наземных беспозвоночных Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, Екатеринбург.



978-3-8465-0188-7