

Подход к диагностике экологического состояния популяций гнездящихся лесных птиц (Passeriformes, Piciformes)

С. Е. ЧЕРЕНКОВ

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: cherenkov.s@yandex.ru*

Статья поступила 18.11.2016

Принята к печати 14.12.2016

АННОТАЦИЯ

Исследования лесных птиц проводили в течение 13 лет в период гнездования на пяти пробных площадях в Европейской России, на Кавказе и в горах Южной Сибири. На каждой пробной площадке птиц картировали на протяжении двух и более гнездовых сезонов. Для каждого вида птиц оценивали гнездовую плотность и составляли растровые карты пространственного размещения (КПР) с масштабом растровой сетки 50 × 50 м. Попарно сравнивая между собой КПР одного вида птицы, полученные на одной пробной площадке в разные годы, оценивали степень пространственной консервативности (СПК) локальной популяции методом ранговой корреляции Gamma, характеризующим связь популяции со средой обитания.

По пятилетним рядам наблюдений на одной пробной площадке для 18 видов птиц оценены площади местообитаний (Y) и средние показатели СПК (X). На линейной регрессионной модели $Y = 117 - 103,5 \cdot X$ ($R = 0,84$; $p < 0,01$) показано, что в условиях, когда популяции занимают практически все местообитание, площадь, занятая гнездовыми территориями видов, находится в обратной линейной зависимости от СПК видов. Модель позволяет рассчитывать площадь местообитаний птиц по достоверным показателям СПК.

Определив на каждой пробной площадке, для каждого вида птицы, СПК и площадь местообитания, а также, оценив среднюю площадь гнездовой территории, рассчитывали максимально возможную гнездовую плотность. Соотношение наблюдаемой и максимальной плотности позволило оценить степень насыщенности местообитаний и состояние популяций в различных условиях обитания.

Ключевые слова: гнездящиеся лесные птицы (Passeriformes, Piciformes), площадь местообитания, емкость местообитания, пространственная структура популяции, оценка экологического состояния.

Гнездовая плотность – один из важнейших интегральных показателей, характеризующих состояние популяции [Одум, 1975; Дольник и др., 1982; Паевский, 2008]. Исследование закономерностей ее динамики во времени и пространстве представляет собой одну из центральных проблем популяционной биологии [Шилов, 1977; Максимов, 1984]. Сре-

да обитания играет важную роль в пространственном распределении гнездящихся птиц [Шенброт, 1986; Rosenzweig, 1991]. Качество местообитаний и состояние популяции традиционно оценивают через показатели гнездовой плотности. Местообитания с численно равными показателями плотности рассматривают как близкие по пригодности для попу-

ляции, а популяции с аналогичными показателями плотности – как близкие по приспособленности. Такой подход позволил описать специфику пространственного распределения видов на больших площадях и выявить связи с факторами и условиями среды обитания [Равкин, 1978; Wiens, 1981; Бурский, 1987, 2007; Johnson, 2007; Вартапетов и др., 2016; и др.]. Однако подобный подход не учитывает, что близкие по значению показатели гнездовой плотности могут оказаться следствием принципиально различных причин: рост плотности может ограничиваться только площадью местообитаний, или популяция может находиться под сильным отрицательным давлением среды, включая антропогенный пресс, при наличии большой не реализованной площади местообитаний. Крайне сложно оценить состояние популяции по показателю плотности, не зная верхнего предела – максимальной плотности (емкости среды) или суммарного влияния факторов, ограничивающих рост популяции. От этих показателей зависит объективность оценки состояния популяции, а также выбор стратегии по ее сохранению и дальнейшему изучению.

В статье представлен подход к оценке площади и емкости местообитаний, базирующийся на анализе пространственной структуры популяций гнездящихся птиц. Сравнение показателей максимальной и реальной плотности позволило оценить степень насыщенности местообитаний и состояние популяций в различных условиях обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общие понятия и термины. Картирование птиц проводили на фиксированных маршрутах. По результатам картирования на каждом маршруте, с учетом полосы обнаружения, определяли гнездовую плотность каждого вида.

Пространственную структуру популяций исследовали на пробных площадях – в 50-метровых полосах, прилегающих слева и справа к учетному маршруту. Пробная площадь представляет собой фрагмент среды обитания и состоит из пригодных и непригодных для размещения гнездовых территорий вида площадей: пригодная для размеще-

ния гнездовых территорий – составляет площадь местообитания вида. Предельная или максимальная гнездовая плотность, соответствующая емкости местообитания, достигается при полном его насыщении территориальными самцами, когда суммарная площадь гнездовых территорий равна площади местообитания.

Географическое положение и геоботанические характеристики маршрутов. Материал по пространственному размещению и гнездовой плотности птиц собран на пяти фиксированных маршрутах (табл. 1).

Малинки. Московская обл., Наро-Фоминский р-н, окрестности биостанции ИПЭЭ РАН “Малинки”. Лесной массив, по которому проходит маршрут, представляет собой набор вариантов естественного возобновления елово-широколиственных лесов на вырубках, заброшенных пашнях и лугах. Основные, образующие полог, древесные породы – ель (*Picea abies*), береза (*Betula pubescens*, *B. pendula*) и осина (*Populus tremula*). Возраст древостоя первого яруса 30–110 лет, высота – 15–33 м.

Озерейка. Краснодарский край, Новороссийский р-н, окрестности пос. Южная Озерейка. Весь маршрут проходит по массиву широколиственного леса. Основная древесная порода – граб кавказский (*Carpinus caucasica*), на небольших площадях доминирует дуб черешчатый (*Quercus robur*). Локально встречаются бук восточный (*Fagus orientalis*) и ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*). Средний возраст лесов около 60–70 лет, только буки и отдельные дубы существенно старше. Высота первого яруса 17–25 м.

ПТВЗ. Московская обл., Серпуховской р-н, окрестности пос. Лужки, территория Приокско-Террасного биосферного заповедника. Доминирующая порода первого яруса – сосна (*Pinus silvestris*). Незначительную долю в нем занимает береза, единично встречаются липа (*Tilia cordata*), осина и ель. Возраст сосновых лесов колеблется в пределах 60–80 лет. Средняя высота первого яруса – 23 м.

КГПЗ. Костромская обл., Кологривский р-н, территория государственного природного заповедника “Кологривский лес”. Доминирующая порода первого яруса – ель. Средняя высота елей 25 м, максимальная – 42 м, сред-

Условные названия маршрутов, их характеристика и сроки проведения учетов картирования

Название маршрута	Координаты маршрутов		Протяженность маршрута, км	Год	Период наблюдений (число, месяц)	Количество учетов
	начало	конец				
Малинки	55°26'52" с. ш.,	55°28'17" с. ш.,	2,7	1990	14.04–10.07	15
	37°09'38" в. д.	37°09'02" в. д.		1991	7.04–9.07	19
				1992	3.04–8.07	16
				1994	10.04–16.07	17
				1998	7.04–8.07	23
Озерейка	44°42'02" с. ш.,	44°41'05" с. ш.,	1,6	2000	4.04–13.06	12
	37°40'04" в. д.	37°39'55" в. д.		2001	7.04–10.06	10
ПТВЗ	54°51'41" с. ш.,	54°51'43" с. ш.,	2,8	2002	6.04–8.07	11
	37°34'44" в. д.	37°37'28" в. д.		2003	5.04–5.07	15
КППЗ	58°48'09" с. ш.,	58°46'58" с. ш.,	2,1	2009	13.05–30.06	9
	43°58'46" в. д.	43°58'43" в. д.		2010	25.04–29.06	14
Осиновка	51°35'10" с. ш.,	51°33'25" с. ш.,	3,2	2013	8.05–10.07	10
	105°23'41" в. д.	105°23'46" в. д.		2014	16.05–14.07	11

ний возраст около 130 лет, максимальный – 280 лет. Существенную долю в древостое занимает липа, участие породы в составе первого яруса в среднем – 20–30 %. Мелколиственные породы – береза и осина – единичны.

Осиновка. Республика Бурятия, Кабанский р-н, территория Байкальского государственного природного биосферного заповедника. В древостое первого яруса, как правило, преобладает пихта сибирская (*Abies sibirica*), реже сосна сибирская (*Pinus sibirica*) и в единичных случаях – ель сибирская (*Picea obovata*). Высота древостоя первого яруса ~24 м. Максимальный возраст сосны сибирской 450 лет.

Методика картирования птиц. Картирование птиц на фиксированных маршрутах позволяет охватить больший градиент среды (рельефа, растительности), чем учет на площадках. Для регистрации птиц выбрана общепринятая методика [Tomialojc, 1980; Приедниекс и др., 1986]. Птиц регулярно картировали на протяжении всего гнездового сезона (с начала массовой демонстрации самцами территориального поведения, до массового спада песенной активности или массового вылета птенцов из гнезд). Картирование проводили только с фиксированных точек (пикетов), расположенных на учетном маршруте через 50 м. На каждом пикете на-

носили на карту встречи всех птиц, обнаруженных в радиусе 100 м в течение 5 мин. Для каждой зарегистрированной птицы отмечали ее положение на местности, вид, пол, возраст и характер пребывания (поющая, кормящаяся, со строительным материалом или кормом и др.). С каждого пикета обязательно фиксировали всех одновременно поющих самцов одного вида.

При картировании использовали штатив с горизонтально установленным планшетом. На нем крепили ленту из миллиметровой бумаги с нанесенными номерами точек (пикетов). Ленту перемещали на планшете по мере прохождения маршрута. На каждом пикете планшет устанавливали и ориентировали.

Учет начинали в первый час после восхода солнца. За одно утро проводили учет только на одной половине маршрута (не более 1,6 км), а в ближайший погожий день – на второй. Два неполных учета объединяли в один полный. Интервалы между полными учетами обычно составляли от четырех до шести дней. При сильном ветре, в снегопад и дождь учеты не проводили.

Оценка гнездовой плотности. Гнездовая плотность оценивалась как суммарное количество гнездовых территорий, выявленных на оптимальной полосе обнаружения вида на всем протяжении учетного маршрута за весь гнездовой сезон в пересчете на 1 км². По дан-

ным картирования, на каждом маршруте, для всех видов птиц составляли гистограммы частоты встреч особей на разных от учетчика дистанциях: 0–25, 26–50, 51–75 и 76–100 м. По ним определяли оптимальную полосу обнаружения каждого вида. Далее, по данной полосе и длине маршрута рассчитывали площадь, на которой вид фиксировали без существенных потерь. В границах этой площади выделяли гнездовые территории вида [Tomialojc, 1980; Приедниекс и др., 1986]. Гнездовую территорию – участок, охраняемый и маркируемый при помощи песни или других сигналов самцом – хозяином территории, частично вошедшую в полосу обнаружения, оценивали в долях от средней гнездовой территории вида. Так, две территории, наполовину вошедшие в полосу обнаружения, расценивали как одну целую. Участки, не содержащие лесной растительности (зеркала озер, луга и т. п.), при расчете гнездовой плотности исключали. Первичные данные о количестве регистраций и гнездовой плотности всех видов птиц на маршрутах Малинки, Озерейка, ПТВЗ, КГПЗ опубликованы ранее [Черенков, 2013].

Оценка средней площади гнездовой территории вида. Все регистрации одной или нескольких гнездовых территорий объединяли на карте контурами и определяли площадь и количество зарегистрированных на ней территориальных самцов, после чего вычисляли среднюю площадь гнездовой территории вида. Такой подход не учитывает перекрытие территорий и их реальная площадь может оказаться больше, однако в контексте данной работы этот факт не имеет принципиального значения.

Составление карт пространственного размещения (КПР). Все регистрации вида на пробной площади в каждый гнездовой сезон (год) отображали на растровых КПР с квадратом растровой сетки 50 × 50 м. В каждом квадрате отмечали суммарное число регистраций вида. В квадратах, где вид не отмечен, ставили “0”. Все квадраты, не имеющие древесной растительности, исключали из выборки.

На растровой карте отображали размещение птиц только в пределах 100-метровой полосы (50 м слева и справа от маршрута). В этих пределах наиболее полно регистриро-

вали все анализируемые виды птиц. Длина полосы зависела от протяженности маршрута (см. табл. 1).

Оценка степени пространственной консервативности. Показатель пространственной консервативности (СПК) характеризует связь вида с условиями среды в пределах конкретной пробной площади. Для оценки сходства две КПР, отображающие размещение вида в период гнездования на одной пробной площади в разные годы, сравнивали между собой. Чем больше сходства между КПР разных лет, тем более детерминировано положение вида в пространстве и тем сильнее его связь со средой обитания.

Для сравнения, КПР представляли в виде парных выборок, отображающих число встреч вида на одной пробной площади в определенном квадрате (50 × 50 м) в разные годы. Сходство между выборками оценивали непараметрическим методом ранговой корреляции Gamma. Он наименее чувствителен к большому числу нулей в выборках и рекомендован для случаев, когда большая часть наблюдений попадает в относительно немногочисленные категории [Кендалл, 1975]. Достоверная корреляция ($p < 0,05$), оценивающая степень сходства пространственного размещения вида на одной пробной площади в разные годы, рассматривалась как показатель СПК. Чем более консервативен вид, тем ближе оценка СПК (коэффициент корреляции) к максимальному значению “1”. Достоверных отрицательных значений корреляции не получено.

Для пробной площади Малинки, где картирование птиц проводили в течение пяти гнездовых сезонов, КПР сравнивали между собой попарно, в разных комбинациях (табл. 2). Таким образом получена серия оценок СПК для каждого вида птиц и измерена степень варьирования показателя.

На других пробных площадях оценки СПК получены только для двух гнездовых сезонов.

Значение выбора масштаба КПР при оценке СПК показано ранее [Черенков, 2004]. Масштаб растровой сетки 50 × 50 м предпочтительнее масштаба 25 × 25 м для малочисленных видов, а также видов с низкой песенной активностью и большой площадью гнездовой территории. Для многочисленных

Сходство пространственного размещения птиц в различные гнездовые сезоны на пробной площади Малинки

Номер	Вид	Степень пространственной консервативности (коэффициент корреляции Самта, $p < 0,05$)													
		1990-1991	1990-1992	1990-1994	1990-1998	1991-1992	1991-1994	1991-1998	1991-1994	1992-1994	1992-1998	1994-1998	1994-1998	Среднее арифметическое СПК	Коэффициент вариации, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
1	Зарянка (<i>Eritrasmus rubecula</i> Linnaeus, 1758)	0,24	0,25	0,17	0,23	0,28	0,2	0,15	*	0,2	*	0,21	20,0		
2	Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i> C. L. Brehm, 1831)	0,2	0,23	0,19	0,15	0,19	*	0,26	0,24	0,17	0,26	0,21	18,7		
3	Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758)	0,33	0,23	0,2	0,28	0,34	0,22	0,25	0,28	*	0,24	0,26	18,3		
4	Пеночка-трещотка (<i>Phylloscopus sibilatrix</i> Bechstein, 1793)	0,23	0,35	0,21	*	*	0,24	0,34	0,3	0,28	0,47	0,30	27,9		
5	Пухляк (<i>Rarus montanus</i> Baldenstein, 1827)	*	*	0,29	*	0,26	*	0,35	0,33	*	*	0,31	13,1		
6	Большой пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> Linnaeus, 1758)	0,41	*	0,38	0,39	0,32	0,34	0,28	0,36	0,33	*	0,35	12,0		
7	Желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i> Linnaeus, 1758)	0,31	0,43	0,6	0,35	0,45	0,36	0,46	0,4	0,27	0,32	0,40	24,2		
8	Черный дрозд (<i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758)	0,67	0,7	0,44	0,38	0,3	0,27	0,38	0,29	*	*	0,43	39,2		
9	Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i> Vieillot, 1817)	0,5	0,52	0,54	0,37	0,27	*	0,63	0,53	0,5	0,22	0,45	30,0		
10	Лесная завирушка (<i>Prinella modularis</i> Linnaeus, 1758)	*	*	0,33	*	0,66	0,6	0,42	0,54	0,45	0,45	0,49	23,0		
11	Мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i> Pallas, 1764)	0,49	0,65	0,52	0,56	*	0,6	*	0,53	0,42	*	0,53	13,9		
12	Большая синица (<i>Rarus major</i> Linnaeus, 1758)	0,62	0,51	0,45	0,4	0,36	0,6	0,52	0,6	*	0,73	0,53	22,1		
13	Зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i> Sundevall, 1837)	**	**	**	**	**	0,51	0,59	**	**	0,52	0,54	8,1		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
14	Славка-черноголовка (<i>Sylvia atricapilla</i> Linnaeus, 1758)	0,48	0,63	0,49	0,62	0,67	0,62	0,57	0,59	0,69	0,64	0,60	11,6
15	Белобровик (<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766)	0,75	0,72	*	*	*	0,43	*	0,55	*	*	0,61	24,5
16	Малая мухоловка (<i>Ficedula (parva) parva</i> Bechstein, 1794)	0,85	*	*	0,57	0,8	0,68	0,43	0,57	0,41	*	0,62	27,7
17	Крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i> Linnaeus, 1758)	0,77	0,6	0,64	0,69	0,56	0,79	0,75	0,47	0,59	0,61	0,64	15,8
18	Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> Linnaeus, 1758)	0,81	0,76	0,63	0,66	0,89	0,86	0,7	0,86	0,65	0,48	0,73	17,8

* Недостоверные оценки; ** вид отсутствовал.

видов такие различия в масштабах растровой сетки не имеют принципиального значения.

Оценка площади местообитаний локальных популяций. На протяжении пяти гнездовых сезонов на пробной площади Малинки проведено 90 полных учетов с картированием. Для каждого гнездового сезона и каждого вида птиц, составлены КТР. Их суммирование позволило в существенной мере уточнить площадь, пригодную для вида, а по характеру приращения данных – тестировать полноту суммарной оценки площади местообитаний [Черенков, 2013].

Все расчеты выполнены с применением пакета программ Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Переходя к анализу полученных результатов, необходимо отметить ряд важных особенностей, характерных для всех анализируемых видов. Средняя ожидаемая продолжительность жизни мелких воробьиных птиц колеблется в пределах от 0,9 до 1,6 лет. Ежегодная гибель молодых особей составляет около 80 %, а взрослых (старше года) – около 50 %. Соотношение взрослых птиц и первогодков к началу гнездового периода приблизительно равно [Паевский, 1985]. Для воробьиных средний процент возврата окольцованных птиц в район рождения (участок обитания особи с радиусом 0,5 км) составляет около 6 %, а в район гнездования (территория вокруг участка обитания радиусом 5 км) – около 30 % [Соколов, 1991]. Таким образом, высокий уровень пространственной стабильности популяций в гнездовой период не может поддерживаться только за счет возврата птиц на прежние гнездовые территории, так как доля этих особей в популяции незначительна.

Исходя из классических представлений, пространственная структура популяции обнаруживается в закономерном размещении особей по отношению друг к другу, к ресурсам и условиям среды и отражает свойственный виду тип использования территории [Шилов, 1977]. Опираясь на подходы, широко используемые как в экологии, при описании нишевого пространства популяций [Одум, 1975; Пианка, 1981], так и в теории

информации [Вентцель, 1999], при определении меры неопределенности состояния физических систем (энтропии), можно выделить следующие правила пространственной организации. Специфика пространственного размещения вида (популяции) зависит:

1. От площади пригодных для вида мест обитаний. Чем больше в пределах пробной площади представлены местообитания, тем больше неопределенность (случайность) в размещении вида. Она определена с вероятностью равной единице, когда одно условие достоверно, а другие невозможны (в нашем случае, когда вид встречается только в одном определенном квадрате растровой карты).

2. От качества местообитаний или от чувствительности вида к градиенту, т. е. частоте или вероятности встречи особей вида в каждом наборе условий. Пространственное распределение вида тем более неопределенно, чем ниже его чувствительность к условиям среды. Она минимальна, когда встреча вида в каждом наборе условий равновероятна.

В целом, чем больше неопределенности в пространственном размещении популяции, тем потенциально больше и однородней, с позиции вида, площадь местообитаний. Таким образом, определив СПК, можно оце-

нить потенциально пригодную для вида площадь местообитаний.

Оценки СПК выявляют тенденцию в отношении популяции к среде обитания: высокими показателями консервативности характеризуются стенотопные популяции, низкими – эвритопные.

Опираясь на показатель СПК важно представлять характер его изменчивости у различных видов в пределах одной пробной площади. Получив серию оценок данного показателя для 18 видов птиц на пробной площади Малинки можно оценить его изменчивость (рис. 1). Разброс достоверных показателей СПК, оцененный по критерию Колмогорова – Смирнова, соответствовал или приближался к случайному (нормальному) распределению у 14 видов птиц. Такое соответствие говорит в пользу того, что эти виды воспринимали среду обитания как относительно стабильную на протяжении всего периода наблюдений, и изменения пространственной структуры локальных популяций носило случайный характер. У четырех видов (черного дрозда, белобровика, пеночки-теньковки и зеленой пеночки) колебания показателей СПК отличались от случайных. Возможно, для них колебания средовых параметров привели к

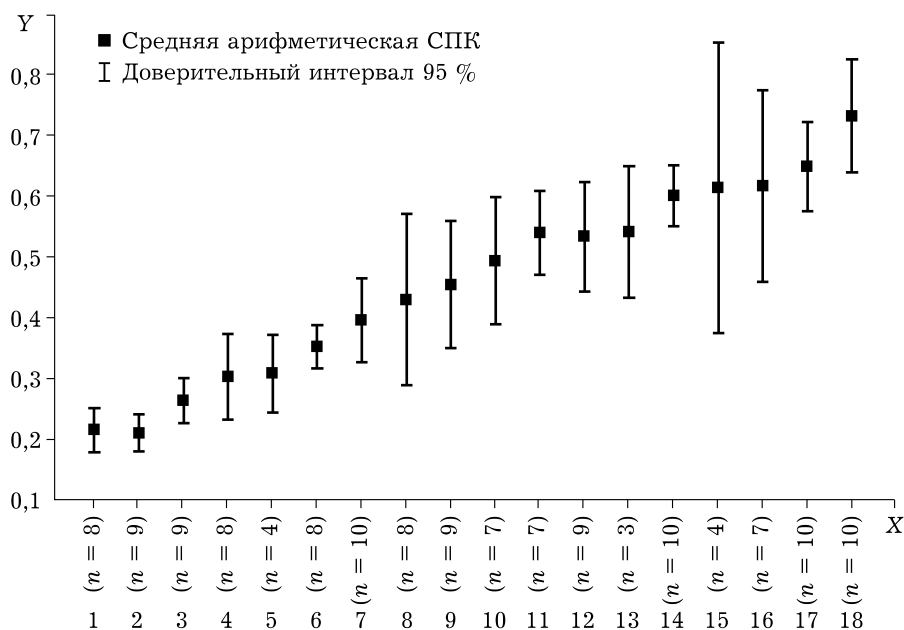


Рис. 1. Изменчивость показателя СПК в пределах доверительного интервала 95% для птиц пробной площади Малинки, 1990–1998 гг. Ось Y – коэффициент корреляции Gamma, $p < 0,05$; ось X – цифровые обозначения видов птиц соответственно табл. 2, в скобках указана величина выборки

Рост качества регрессионной модели $Y = a - b \cdot X$

Число гнездовых сезонов (годы)	R-коэффициент корреляции	F-критерий	Вероятность (p)
1 (90)	0,71	16,8	0,001
2 (90+91)	0,81	30,5	0,000
3 (90+91+92)	0,81	31,6	0,000
4 (90+91+92+94)	0,82	33,6	0,000
5 (90+91+92+94+98)	0,84	38,9	0,000

П р и м е ч а н и е. Регрессионная модель $Y = a - b \cdot X$, где X – степень пространственной консервативности, Y – площадь, занятая видом (%), при имитации насыщения видами местообитаний на маршруте Малинки. Пояснения в тексте.

принципиальным изменениям в местообитаниях, и/или менялся качественный состав популяций и, соответственно, менялись требования к среде обитания. Не исключено, что эти трансформации могут оказаться только следствием малочисленности выборок. В целом, для большинства анализируемых видов можно констатировать специфический и относительно устойчивый во времени характер изменчивости показателя СПК.

Зависимость средних многолетних показателей СПК от площади местообитаний продемонстрируем на материале, собранном в течение пяти гнездовых сезонов на маршруте Малинки для 18 видов птиц. По результатам картирования, для каждого вида птиц составлено пять КПП. Каждая карта отражает пространственное размещение вида на площади 27,5 га (110 квадратов со стороной 50 м) в один гнездовой сезон. Последовательно суммируя КПП одного вида, подсчитаем число квадратов, на которых встречен вид и оценим площадь (%), занятую видом в первый сезон, затем в первый и второй сезоны и т. д. Такая процедура позволяет имитировать процесс насыщения видами местообитаний. После каждой итерации посредством линейной регрессионной модели оценим связь между показателями: средней многолетней СПК видов и занятой видами площадью (табл. 3). Из таблицы видно, что чем полнее виды “насыщают” местообитания, тем сильнее связь между СПК и площадью, занятой видом. Лучшая по качеству модель представлена на рис. 2.

Таблица 3 и рис. 2 демонстрируют устойчивую достоверную зависимость между характером пространственного распределения популяции и площадью ее местообитания. Полученная картина хорошо согласуется с

результатами исследований пространственной структуры воробьиных птиц на площадке в хвойном лесу в южной Финляндии [Haila, Nicholls et al., 1996] и, дополняя их, позволяет объяснить “предсказуемость местоположения территорий различных видов на пробной площади из года в год”.

Применение указанного подхода существенно расширяет возможности анализа данных картирования для видов с выраженным территориальным поведением в относительно стабильных условиях среды. Располагая картами пространственного распределения видов на определенной площади за два или более репродуктивных периода, можно оценить для каждой локальной популяции среднюю гнездовую плотность – A ; среднюю площадь гнездовой территории – B ; степень про-

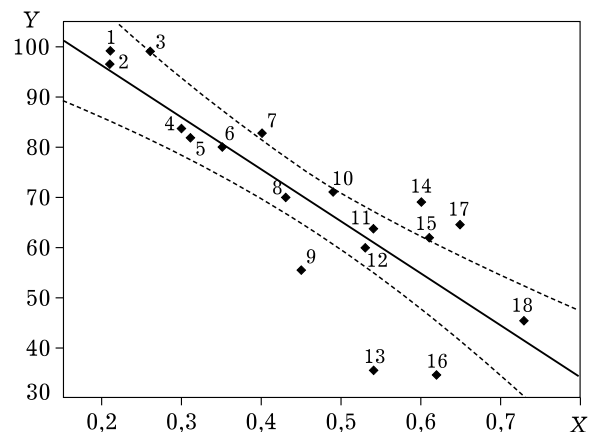


Рис. 2. Зависимость степени пространственной консервативности вида, ось X (коэффициент корреляции Γ ; средняя многолетняя оценка) от площади занятой гнездовыми территориями вида, ось Y (%): $Y = 117 - 103,5X$. Данные за 5 лет, маршрут Малинки. Штриховой линией обозначены пределы 95%-го доверительного интервала. Цифровое обозначение видов птиц соответствует табл. 2

странственной консервативности – С. Зная эти показатели, можно вычислить: площадь, занятую гнездовыми территориями популяции – $D = A \cdot B$; площадь местообитаний, пригодных для популяции (по модели, см. рис. 2) – $E = 117-103,5 \cdot C$; долю площади (%), занятой популяцией, от общей площади местообитаний, или насыщенность местообитаний – $F = D \cdot 100/E$; максимальную плотность популяции – $G = E/B$.

Продемонстрируем диагностические возможности подхода. Наибольший интерес представляют виды с различными экологическими требованиями к среде обитания, отмеченные на разных пробных площадях, для которых удалось получить достоверные оценки СПК (табл. 4; рис. 3, а–в).

Важно отметить, что показатели СПК (см. табл. 2) получены для популяций с различной насыщенностью местообитаний, однако это обстоятельство существенно не повлияло на качество регрессионной модели, которая описывает зависимость СПК от площади местообитания вида. Это подтверждает доминирующее влияние площади местообитания на показатель СПК и высокие прогностические качества этого показателя для оценки состояния птиц.

Оценивая состояние популяций, важно понимать, что показатели А, В, С (см. табл. 4), во многом приближенные [Морозов, 1997]. Для сглаживания погрешностей в оценках, разделим анализируемое пространство на 10 подобластей, характеризующих определенное состояние популяции (рис. 4).

Суммарное отрицательное давление среды на популяции в каждом местообитании будем оценивать по Ю. Одуму [1975], через разницу между максимальной и реальной плотностью вида (см. табл. 4). Под отрицательным давлением среды понимают любые факторы (абиотические, биотические, антропогенные), отрицательно влияющие на численность и демографический состав популяции на всех этапах жизни: гнездования, кочевки, пролета и зимовки.

Рассмотрим основные характеристики популяций в различных подобластях, представленных на рис. 4.

В подобластях I, II, III гнездовая плотность популяций близка к насыщению. Рост плотности в каждой из них ограничен пло-

щадью местообитаний. Отрицательное давление среды на популяцию отсутствует или компенсировано репродуктивными возможностями вида или незначительно. На примере крапивника видно, что гнездовая плотность популяций на четырех пробных площадях (см. рис. 3, а) обусловлена только площадью местообитаний.

Важно отметить, что степень насыщенности не представляет собой прямой показатель качества местообитаний. Насыщенными могут оказаться как оптимальные, так и субоптимальные местообитания. Например, популяции зяблика в условиях пробных площадей Малинки и КГПЗ близки к насыщению (см. рис. 3, б), но принципиально отличаются по среднему размеру гнездовой территории и, как следствие, по гнездовой плотности (см. табл. 4), что косвенно указывает на качественные различия местообитаний двух популяций. Различия площадей гнездовых территорий зяблика в разных типах местообитаний показаны ранее [Черников, 2010].

В подобластях I, IV, VII популяции характеризуются высокой пластичностью (низкой чувствительностью) по отношению к градиенту среды на пробной площади. Все или почти все условия среды на пробной площади пригодны для размещения гнездовых территорий. Площадь, на которой оценено пространственное размещение, практически равна площади местообитания популяции. Гнездовая плотность зависит от силы отрицательного давления на популяцию, возрастающую от I подобласти к VII. Наиболее полно описанным характеристикам соответствует зяблик (см. рис. 3, б; табл. 4), что отражает экологическую специфику этого наиболее массового, эвритопного вида на большей площади ареала, в лесах Европы [Равкин Е. С., Равкин Ю. С., 2005].

В подобластях III, VI, IX популяции характеризуются низкой пластичностью (высокой чувствительностью) по отношению к градиенту среды на пробной площади. От 50 до 80 % пробной площади непригодно для гнездования, так как популяции (см. рис. 3, в) ограничены редко встречающимся набором условий (факторов) среды. Отрицательное давление минимально в III подобласти и возрастает к IX. Из представленного набора ви-

Характеристики, отражающие состояние локальных популяций в различных условиях среды

A	B	C	D	E	F	G	
Средняя гнездовая плотность (гнездовых территорий на 100 га)	Средняя площадь гнездовой территории, га	Степень про-странственной консервативности популяции (коэффициент корреляции Gamma)	Площадь, занятая популяцией (га, %)	Площадь местообитаний, пригодных для популяции (га, %)	Насыщенность местообитаний, %	Максимально возможная гнездовая плотность (гнездовых территорий на 100 га)	Название пробной площади/маршрута
1	2	3	4	5	6	7	8
Крапивник, <i>Troglodytes troglodytes</i> Linnaeus, 1758							
12,2	3,8	0,65	46,4	49,7	93,2	13,1	Малинки
6,5	3,1	0,87	20,2	27	74,8	8,7	Озереяка
3,8	3,5	0,95	13,3	18,7	71,2	5,3	ПТБЗ
19,3	4	0,33	77,2	82,8	93,2	20,7	КГПЗ
Зяблик, <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758							
195,5	0,5	0,26	97,8	90,1	108,5	180,2	Малинки
139,8	0,5	0,44	69,9	71,5	97,8	142,9	Озереяка
66,1	0,8	0,22	52,9	94,2	56,1	117,8	ПТБЗ
94,7	0,9	0,23	85,2	93,2	91,5	103,6	КГПЗ
Славка-черноголовка, <i>Sylvia atricapilla</i> Linnaeus, 1758							
20,8	1,5	0,6	31,2	54,9	56,8	36,6	Малинки
8,9	1,7	0,7	15,1	44,6	34	26,2	Озереяка
7,1	1,2	0,87	8,5	27	31,6	22,5	ПТБЗ
13,4	1,7	0,51	22,8	64,2	35,5	37,8	КГПЗ
Пеночка-теньковка, <i>Phylloscopus collybita</i> Vieillot, 1817							
10	1,2	0,45	12	70,4	17	58,7	Малинки
25	1,8	0,78	45	36,3	124,1	20,2	Озереяка
7,8	2,7	0,61	21,1	53,9	39,1	20	ПТБЗ
5,4	3	0,75	16,2	39,4	41,1	13,1	КГПЗ
Пеночка-трещотка, <i>Phylloscopus sibilatrix</i> Bechstein, 1793							
34,8	1,3	0,3	45,2	86	52,6	66,1	Малинки
18,5	1,8	0,6	33,3	54,9	60,7	30,5	Озереяка
18,1	1,1	0,57	19,9	58	34,3	52,7	ПТБЗ
Зарянка, <i>Erithacus rubecula</i> Linnaeus, 1758							
89,9	1,2	0,21	107,9	95,3	113,2	79,4	Малинки
32,3	0,5	0,79	16,2	35,2	45,8	70,5	Озереяка
22,4	1,3	0,5	29,1	65,3	44,6	50,2	ПТБЗ
Обыкновенный поползень, <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758							
19,4	2	0,63	38,8	51,8	74,9	25,9	Озереяка
7,1	2	0,36	14,2	79,7	17,8	39,9	ПТБЗ
25,4	2,8	0,2	71,1	96,3	73,9	34,4	Осиновка
Желтоголовый королек, <i>Regulus regulus</i> Linnaeus, 1758							
43,9	1,5	0,4	65,9	75,6	87,1	50,4	Малинки
24,3	1,5	0,62	36,5	52,8	69	35,2	ПТБЗ
6	2	0,76	12	38,3	31,3	19,2	Осиновка
Московка, <i>Parus ater</i> Linnaeus, 1758							
22,6	2	0,51	45,2	64,2	70,4	32,1	Озереяка
6,4	2	0,44	12,8	71,5	17,9	35,7	ПТБЗ
7,7	2	0,46	15,4	69,4	22,2	34,7	КГПЗ
30,2	2,3	0,11	69,5	105,6	65,8	45,9	Осиновка

1	2	3	4	5	6	7	8
Малая мухоловка, <i>Ficedula (parva) parva</i> Bechstein, 1794							
7,1	2,3	0,62	16,3	52,8	30,9	23	Малинки
4,8	1,5	0,94	7,2	19,7	36,5	13,1	Озерейка
2,8	2	0,78	5,6	36,3	15,4	18,1	КГПЗ
Обыкновенная пищуха, <i>Certhia familiaris</i> Linnaeus, 1758							
11,2	2	0,46	22,4	69,4	32,3	34,7	ПТВЗ
15,3	2	0,65	30,6	49,7	61,5	24,9	Осиновка
Певчий дрозд, <i>Turdus philomelos</i> C. L. Brehm, 1831							
76,2	1,2	0,21	91,4	95,3	96	79,4	Малинки
12,9	3	0,41	38,7	74,6	51,9	24,9	Озерейка
Черный дрозд, <i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758							
16,9	3,3	0,43	55,8	72,5	76,9	22	Малинки
35,5	3	0,31	106,5	84,9	125,4	28,3	Озерейка

дов, малая мухоловка наиболее ограничена площадью местообитаний и давлением отрицательных факторов (см. рис. 3, в; табл. 4).

Чем больше сходства в соотношении местообитаний птиц на пробной площади и в районе исследований, тем выше репрезентативность полученных оценок, характеризующих состояние популяций. Если доля пригодных для вида местообитаний мала только в границах пробной площади, а не по всему району, то полученные оценки отражают только локальное состояние вида, и не пригодны для экстраполяции на большие площади. Покажем на примере веснички (см. рис. 2), что широко распространенный и местами многочисленный вид может характеризоваться высокими показателями СПК. В Московской обл. пеночка-весничка гнездится в молодых лиственных лесах и по осветленным, краевым участкам спелого леса (опушкам) и не заходит в глубь лесных массивов [Птушенко, Иноземцев, 1968]. Пробная площадь Малинки располагалась в сомкнутых спелых и приспевающих лесах с преобладанием ели, где осветленные участки редки, что и явилось причиной высокой СПК вида. В подобных случаях возможно привлечение к анализу дополнительных КПП и их совместный анализ, с уже имеющимися картами, для уточнения состояния вида.

Природа и специфика влияния факторов, оказывающих отрицательное давление на популяции, разнообразна и требует отдельных исследований. Предложенный подход позволяет выявить такие популяции (под-

области IV, V, VI и VII, VIII, IX) и, при необходимости, сосредоточить усилия на их изучении и/или охране.

Обращает на себя внимание, что виды семейства славковых (Sylviidae), за исключением пеночки-теньковки (Озерейка), во всех представленных местообитаниях устойчиво характеризуются средними и низкими показателями насыщенности (см. рис. 3, б, в; табл. 4), что можно расценивать как негативную тенденцию.

При сравнении полученных оценок, характеризующих состояние популяций, с независимыми исследованиями, принципиальных противоречий не выявлено. По многолетним данным отловов птиц (с 1971 по 2000 г.) в стационарные ловушки и паутинные сети во время осенней миграции в шести странах Европы [Sokolov, 2007] выявлен долговременный достоверный устойчивый рост численности пищухи, черного дрозда, крапивника и желтоголового короля. По нашим оценкам эти виды, за исключением пищухи, также можно охарактеризовать как весьма благополучные, занимающие подобласти I, II, III на большой площади ареала (см. рис. 3, а, б; табл. 4). Высокие показатели гнездовой плотности и успешности гнездования для певчего дрозда в Малинках показаны ранее [Черенков, 1996]. В. А. Паевский [2008] указывал на “отсутствие признаков неблагополучия в прибалтийской популяции певчего дрозда” несмотря на существенную долю ежегодно добываемых во время зимовки в Западной Европе птиц.

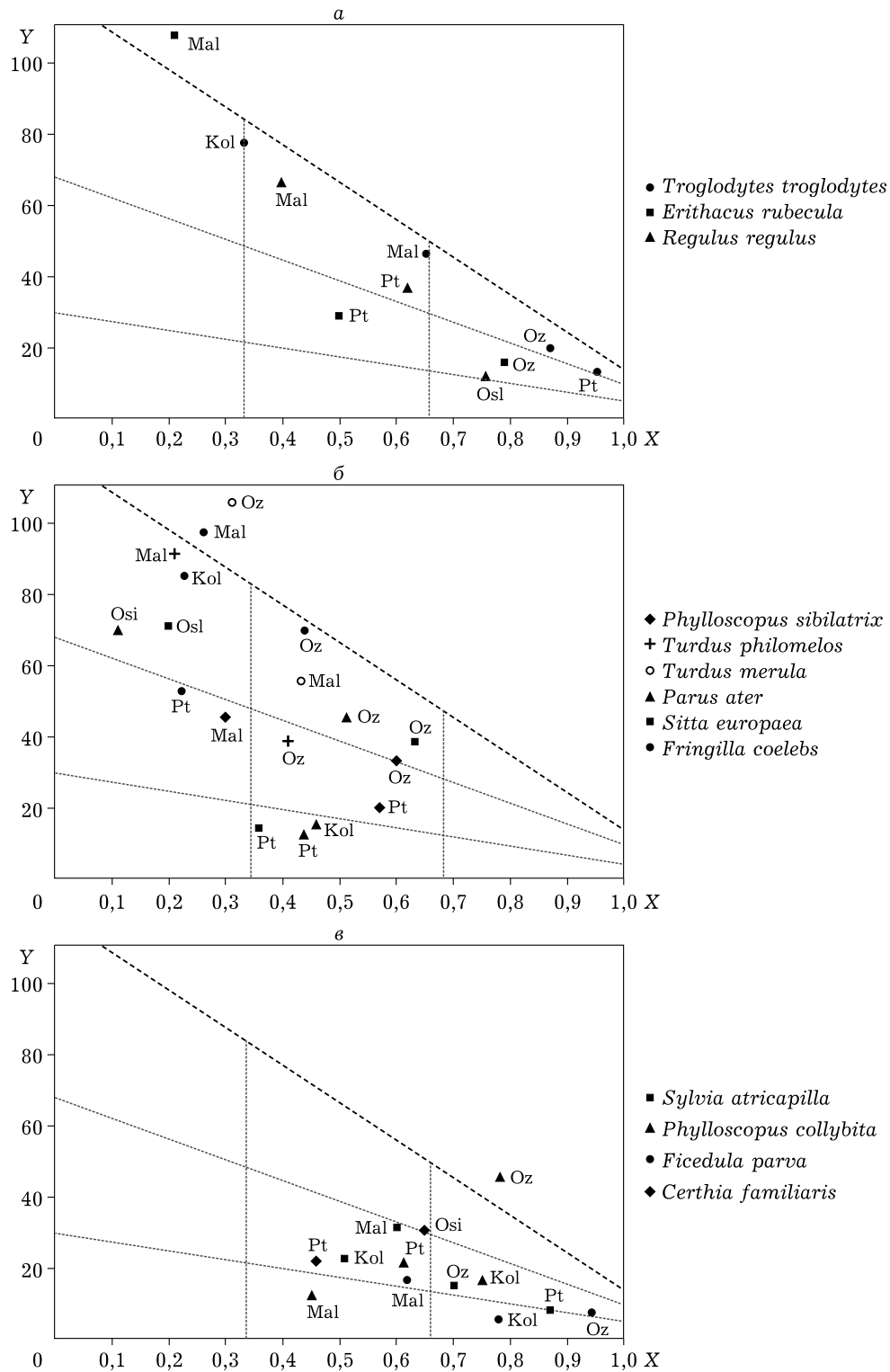


Рис. 3. Диапазон чувствительности видов к градиенту среды: а – широкий; б – низкий и средний; в – средний и высокий; площадь, занятая гнездовыми территориями локальных популяций, % (ось Y); показатель степени пространственной консервативности популяции (ось X). Пробные площади: Малинки – Mal; Озерейка – Oz; ПТВЗ – Pt; КПЗ – Kol; Осинка – Osi. Штриховая линия – максимальная площадь местообитания, которую может занять популяция при соответствующем значении СПК, модель $Y = 117 - 103,5 \cdot X$

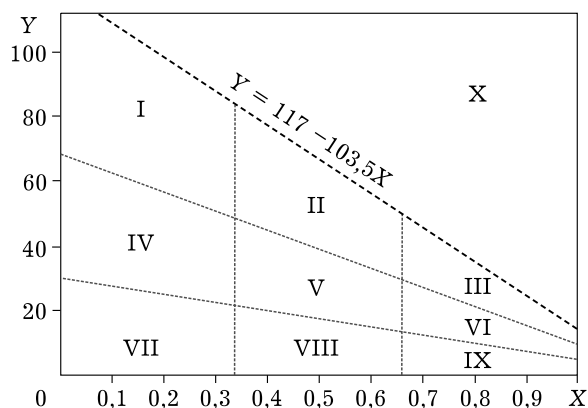


Рис. 4. Подобласти, характеризующие состояние популяций: степень пространственной консервативности популяции (ось X); площадь (%), занятая гнездовыми территориями популяции (ось Y)

Присутствие популяции в подобласти X, при существенном завышении показателя площади местообитания, по сравнению с предсказанным моделью (см. рис. 2), может указывать на возможность ошибки, допущенной при определении гнездовой плотности, средней площади гнездовой территории или СПК. Как например, для пеночки-теньковки и черного дрозда на пробной площади Озерейка (см. табл. 4).

Помимо оценки состояния популяций, представленный подход позволяет прогнозировать возможность моделирования пространственного размещения видов через независимо измеренные факторы и условия среды обитания. Популяции, занимающие подобласти II, III обладают средней и высокой чувствительностью к среде обитания и близки к насыщению, что позволяет прогнозировать высокое качество моделей, описывающих связь пространственного распределения видов через параметры среды. Для популяций из подобластей V, VI, VIII, IX качество моделей окажется низким из-за снижения насыщенности местообитаний видами птиц. Моделирование через параметры среды популяций находящихся в подобластях I, IV, VII, невозможно по причине низкой чувствительности видов к среде обитания при любом уровне насыщенности местообитаний.

Слабая сторона предложенного подхода состоит в том, что не всегда удастся получить статистически значимые оценки СПК, особенно для малочисленных видов сообщества. Частично эта проблема может сниматься

за счет увеличения размера пробных площадей. Определенные трудности связаны с оценкой площади гнездовых территорий.

Предложенный подход может адаптироваться для оценки состояния любых территориальных видов, обитающих в относительно стабильных условиях среды.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Байкальского государственного природного биосферного заповедника и заповедника "Кологривский лес".

Автор выражает глубокую признательность за поддержку и помощь в работе сотрудникам и охране Приокско-Тerrasного и Байкальского заповедников, а также заповедника "Кологривский лес"; сотрудникам ИПЭЭ РАН Ю. Г. Пузаченко и А. В. Тиуну, а также моим друзьям Е. Ю. Бакун, В. Г. Борщевскому, М. В. Глазову, А. С. Голубцову, И. Ю. Губенко, Т. В. Гудим, В. Ю. Семашко, Е. В. Семашко, А. Е. Черенкову.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурский О. В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 108–142.
- Бурский О. В. Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц Центральной Сибири: дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 382 с.
- Вартапетов Л. Г., Ларионов А. Г., Егоров Н. Н. Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 1. С. 13–23.
- Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М., 1999. 576 с.
- Дольник В. Р., Паевский В. А., Гаврилов В. М. и др. Популяционная экология зяблика / под ред. В. Р. Дольника. Л., 1982. 302 с.
- Кендалл М. Дж. Ранговые корреляции. М., 1975. 216 с.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.
- Морозов Н. С. Субъективный фактор при сборе и первичной обработке данных в экологических исследованиях // Успехи совр. биологии. 1997. Т. 117, вып. 2. С. 196–217.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
- Паевский В. А. Демография птиц. Л., 1985. 285 с.
- Паевский В. А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб., 2008. 235 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 340 с.
- Приедниекс Я., Куресоо А., Курлавицис П. Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике. Рига: Зинатне, 1986. 66 с.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. 461 с.

- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978, 288 с.
- Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия у птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 230. 232 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
- Соколов Л. В. Глобальное потепление климата и динамика численности пролетных популяций птиц в Европе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: мат.-лы Рос. науч. совещ. Москва, ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, 21–22 февраля 2007 г. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 8–24.
- Черенков С. Е. Размещение гнезд и успешность гнездования певчего дрозда (*Turdus philomelos*) в условиях высокой мозаичности леса // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 6. С. 917–925.
- Черенков С. Е. Пределы изменчивости пространственного размещения лесных птиц и причины ее определяющие // Успехи совр. биологии. 2004. Т. 124, № 1. С. 57–65.
- Черенков С. Е. Частотное распределение минимальных дистанций между поющими самцами в различных популяциях зяблика (*Fringilla coelebs* L.) как показатель качества местообитания вида // Экология. 2010. № 4. С. 1–6 [Cherenkov S. E. Frequency distribution of minimum distances between singing males in different chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) populations as an indicator of habitat quality // Rus. Journ. Ecol. 2011. Vol. 42, N 1. P. 38–43].
- Черенков С. Е. Подход к оценке состояния популяций на основе анализа пространственной структуры и гнездовой плотности на примере сообществ лесных птиц (Passeriformes, Piciformes) Восточной Европы // Фауна и экология птиц: Тр. программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. 2013. Т. 9. С. 4–33.
- Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1986. Т. 14. С. 5–70.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 262 с.
- Haila Y., Nicholls A. O., Hanski I. K., Raivio S. Stochasticity in bird habitat selection: year-to-year changes in territory locations in a boreal forest bird assemblage // Oikos. 1996. Vol. 76, N 3. P. 536–552.
- Johnson M. D. Measuring habitat quality: a review // Condor. 2007. Vol. 109. P. 489–504.
- Rosenzweig M. L. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism // Am. Nat. (Suppl.) 1991. Vol. 137. P. 5–28.
- Tomialojc L. The combined version of the mapping method // Bird census work and nature conservation. Gottingen, 1980. P. 92–106.
- Wiens J. A., Rotenberry J. T. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments // Ecol. Monographs. 1981. Vol. 51, N 1. P. 21–41.

An Approach to Evaluation of Ecological Status of Populations of Forest-Nesting Birds (Passeriformes and Piciformes)

S. E. CHERENKOV

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33
E-mail: cherenkov.s@yandex.ru*

A 13-year study of forest-nesting birds (orders Passeriformes and Piciformes) was conducted at five constant census areas in European Russia, the Caucasus and mountains of Southern Siberia.

Nesting individuals were mapped at each census area during two or more nesting periods. Nesting densities for each species were estimated. The raster maps of spatial allocation (MSA) at the scale 50 × 50 m of the raster grid were obtained for each species. The degree of spatial conservatism (DSC) for each local population was inferred from the pairwise comparisons of the specific MSAs obtained in the same area in different years with the use of the Gamma rank correlation method. This index characterizes connection between the population and the habitat.

Based on 5-year observations in the particular census area, the areas of habitats were estimated and mean DSC values were obtained for each of 18 model species. Using the model $Y = 117 - 103.5X$ (Y area of habitat, X DSC; $R = 0.84$, $p < 0.01$) it was demonstrated that (axis Y) and the mean estimates of DSC (axis X) were calculated by the five-year rows on one experimental plot for 18 bird species. With the help of the model ($Y = 117 - 103.5X$; $R = 0.84$ $p < 0.01$), it is shown: under conditions of almost complete saturation, when population uses almost entire area of available habitats and maximum carrying capacity of habitat is almost achieved, the total area occupied by the individual nesting home ranges of the particular species is in an inverse linear relation from DSC estimates. Based on this model, it is possible to calculate the maximum carrying capacity of habitat for each species from its DSC value.

Maximum nesting density for each species in the particular census area was calculated based on its DSC values and mean size of its nesting home range. The ratio between observed and maximum nesting densities allowed to estimate the degree of saturation of carrying capacity of habitat and the population status of the particular species under different environmental conditions.

Key words: forest-nesting birds, area of habitat, carrying capacity of habitat, spatial structure of population, estimation of ecological status, Passeriformes, Piciformes.