

Формирование и анализ долговременных рядов наблюдений за населением птиц на ключевых участках как метод изучения биоразнообразия

А. А. АНАНИН

ФГБУ «Заповедное Подлеморье»
671623, Республика Бурятия, пос. Усть-Баргузин

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
E-mail: a_ananin@mail.ru

Статья поступила 10.01.2020

После доработки 24.01.2020

Принята к печати 10.02.2020

АННОТАЦИЯ

Выполнены исследования 35-летней динамики численности видов птиц и 80-летних наблюдений за их прилетом на западном макросклоне Баргузинского хребта. Выявлено устойчивое снижение суммарного обилия фоновых видов птиц после 1997–1998 гг. Обнаружены сдвиги и циклические изменения в сроках прилета птиц. Из 65 видов птиц 26 видов (40,0 %) стали прилетать статистически достоверно раньше, 7 видов (10,8 %) – позднее, а для 32 видов (49,2 %) сроки статистически значимо не изменились. Установлены связи сроков первых регистраций мигрирующих видов птиц с их локальным обилием и распределением по местообитаниям. Раскрыты некоторые механизмы формирования локального населения птиц, в том числе с использованием перераспределения плотности гнездования видов между речными долинами и местообитаниями на высотном профиле.

Ключевые слова: птицы, фенология, учеты численности, долговременный мониторинг, Баргузинский хребет, Байкал.

Исследование биоразнообразия в регионах и на отдельных ключевых участках позволяет раскрывать пути и способы формирования и сохранения отдельных групп организмов, выявлять ответы биоты на долговременные климатические изменения и влияния антропогенных факторов. При этом очень значимо выполнение таких работ на долговременной основе, на одних и тех же территориях, по единым методикам на протяжении длительного многолетнего периода. В качестве

основы для организации долговременных стационарных наблюдений в первую очередь могут служить территории государственных природных заповедников, на которых исключено или минимизировано прямое влияние деятельности людей. Одной из таких достаточно изученных модельных групп среди животных являются птицы. Длительные стационарные наблюдения за обилием вида позволяют выявить особенности его реагирования на те или иные изменения условий среды,

которые складываются в конкретный год. Организация и выполнение долговременных орнитологических наблюдений в заповедниках России сосредоточены на регистрации фенологических явлений в жизненном цикле модельных видов, регулярной оценке обилия и распределения птиц в пространстве на постоянных ключевых участках в гнездовой, миграционный и зимний периоды, выявлении особенностей репродуктивного периода, что создает основу для мониторинговых исследований биоразнообразия этой модельной группы животных. В настоящее время публикуется большое количество статей в высокорейтинговых журналах, посвященных влиянию климата на биосферу, в том числе и на птиц [Соколов, 2010; Соколов и др., 2017]. Популяции птиц считаются хорошими индикаторами изменения окружающей среды [Gregory et al., 2005; Stephens et al., 2016], включая фенологию их жизненного цикла. Многолетние исследования сроков миграции и развития животных, динамики численности, расширения ареалов их обитания стали приоритетными научными направлениями.

В задачи работы входило выявление тенденций долговременных изменений обилия гнездящихся птиц на модельной территории Баргузинского хребта, трансформации сроков их весеннего прилета за 80-летний период, а также раскрытие связей локальной плотности видов птиц со сроками их прилета.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Долговременные исследования птиц организованы и выполнены в Северо-Восточном Прибайкалье, на территории Баргузинского государственного природного биосферного заповедника им. К. А. Забелина (54°01'–54°56' с. ш., 109°28'–110°22' в. д.). Баргузинский государственный заповедник основан в 1916 г. на территории, относящейся к фоновому району региона оз. Байкал, и с декабря 1996 г. входит в состав Участка Всемирного природного наследия ЮНЕСКО. Он интересен, прежде всего, как территория-эталон дикой природы в Прибайкалье, никогда не подвергавшаяся воздействию человека. Располагаясь в ненарушенных природных системах, территория заповедника может рассматриваться как эталонная для выявле-

ния ответов биоты на глобальные изменения среды и климата.

Количественные учеты птиц на постоянных маршрутах в долинах трех рек – Большая, Давша и Езовка, разбитых на 11 участков, выполнены в горно-лесном, подгольцовом и гольцовом поясах западного макросклона Баргузинского хребта (460–1700 м над ур. м.) в 1984–2018 гг. [Ананин, 2010]. Река Большая имеет протяженную широкую долину с относительно небольшим уклоном, учетами охвачен участок на удалении до 45 км от побережья оз. Байкал (460–630 м над ур. м.). Долина р. Давша (впадает в оз. Байкал) в своей нижней части имеет значительные участки лугов наледного происхождения с лиственными и смешанными перелесками, верхний участок включает подгольцовый и гольцовый участки (470–1700 м над ур. м.). Долина р. Езовка (впадает в оз. Байкал), характеризующаяся наименьшей теплообеспеченностью, включает заболоченный прибрежно-равнинный участок и горно-лесной пояс (460–1150 м над ур. м.). Перечень учетных участков приведен в примечаниях к табл. 2. Общая протяженность пеших маршрутных учетов – 19 290 км, в том числе в гнездовой период – 8160 км. Обилие птиц рассчитано по методу Ю. С. Равкина [1967].

Долговременные климатические изменения в регионе отслежены по результатам измерений на метеостанции “Баргузинский заповедник” Иркутского УГМС в пос. Давша [Ананина, Ананин, 2017], а различия в теплообеспеченности на выделенных участках – нашими круглогодичными наблюдениями за температурами воздуха с использованием автоматических регистраторов-термохронов (тип DS 1921G) [Ananina, Ananin, 2019].

Сроки прилета птиц оценены за период с 1938 по 2018 г. на основе собственных наблюдений (1984–2018 гг.) и с использованием материалов “Летописей природы” Баргузинского заповедника (1936–1983 гг.). Для оценки статистических параметров (наличие корреляционной связи численности с факторами) использовались непараметрические методы. Для оценки силы связи применен ранговый коэффициент корреляции Кендалла (r_{τ}), оценка долговременных тенденций изменения параметров выполнялась путем построения тренда методом линейной аппроксимации [Коросов, 2007]. Значения коэффициента аппроксимации

R^2 (долю, которую тренд занимает в общей динамике) от 12 до 51 %, по мнению А. В. Коросова [2007], могут рассматриваться как статистически значимые параметры и позволяют проводить сравнительный анализ. Статистические расчеты реализованы с применением пакетов программ Statistica 10.0 и Exel 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За последние 60 лет на ключевом участке зарегистрированы значительные по масштабам изменения климата (рис. 1) [Ананина, Ананин, 2017]. Они выразились в потеплении весенних и летних месяцев и, как следствие, в увеличении среднегодовой температуры воздуха, что совпадает с общей логикой глобального потепления. Линейный тренд

среднегодовой температуры воздуха – положительный ($r_t = 0,421$ при $p < 0,05$). Температурный режим зимних (за исключением февраля) и осенних (за исключением сентября) месяцев существенно не трансформировался [Ананина, Ананин, 2017]. Среднегодовое количество осадков до 2013 г. значимо не менялось, а в 2014–2018 гг. осадков как зимой, так и в теплый период выпадало значительно меньше нормы. В совокупности климатические изменения привели к усилению аридности климата и в некоторой степени – к росту его континентальности.

Общее число видов птиц, зарегистрированных на территории Баргузинского заповедника, – 290, для 144 из них здесь доказано гнездование, еще 11 видов – вероятно гнездящиеся. С повышением высоты местно-

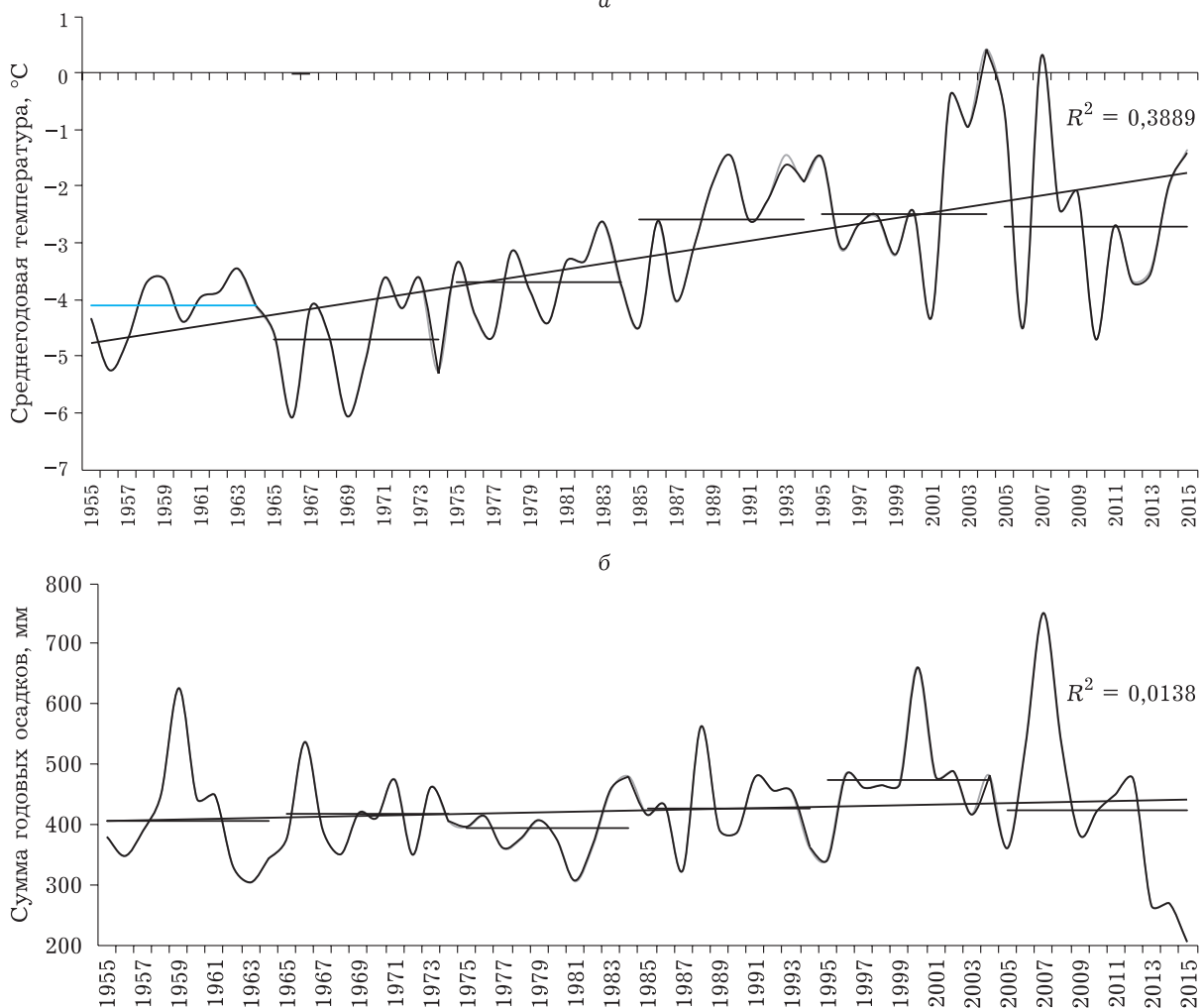


Рис. 1. Временные ряды среднегодовой температуры воздуха (а), суммы годовых осадков (б) и их линейные тренды (с разбивкой по десятилетиям) на северо-восточном побережье Байкала (ГМС “Баргузинский заповедник”, пос. Давша, 1955–2015 гг.)

сти число зарегистрированных на учетных маршрутах видов постепенно убывает от 103 на прибайкальских террасах (прибрежно-равнинный участок) до 43 в гольцовом поясе.

Рассмотрено долговременное изменение обилия населения птиц на ключевом участке Баргузинского хребта. Выявлено устойчивое снижение суммарного обилия птиц в период после 1997–1998 гг. (рис. 2).

На территории Баргузинского заповедника установлены долговременные (1938–2018 гг.) сдвиги дат весеннего прилета птиц: из 65 включенных в анализ видов птиц 26 видов (40,0 %) стали прилетать статистически достоверно ($p < 0,05$) раньше, 7 видов (10,8 %) – позднее, а для 32 видов (49,2 %) сроки статистически значимо не изменились (табл. 1). Не обнаружена сопряженность изменений сроков весеннего прилета с местами зимовок и протяженностью миграционного пути.

Для многих перелетных и зимующих видов выявлено повышение гнездовой плотности в годы с более ранними сроками прохождения весенних фенофаз (табл. 2) [Ананин, 2011].

Высказана гипотеза о наличии связи гнездовой плотности птиц-мигрантов со сроками их прилета на ключевой участок [Ананин, 2010]. Для проверки этого предположения проанализированы связи межгодовой изменчивости плотности некоторых видов птиц в местообитаниях ключевого участка Баргузинского хребта со сроками их прилета на побережье оз. Байкал в 1984–2018 гг. В качестве моделей для оценки такого влияния выбрано 16 фоновых видов: 14 видов дальних мигрантов –

черныш (*Tringa ochropus* (L. 1758)), перевозчик (*Actitis hypoleucos* (L. 1758)), большая горлица (*Streptopelia orientalis* Latham, 1790), кукушка (*Cuculus canorus* (L. 1758)), глухая кукушка (*Cuculus optatus* (Gould, 1845)), горная трясогузка (*Motacilla cinerea* (Tunstall, 1771)), сибирский жулан (*Lanius cristatus* (L. 1758)), сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pall., 1776)), восточная малая мухоловка (*Ficedula albicilla* (Pall., 1811)), синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pall., 1773)), юрок (*Fringilla montifringilla* (L. 1758)) и 2 вида ближних мигрантов – краснозобый дрозд (*Turdus ruficollis* (Pall., 1776)) и белошапочная овсянка (*Emberiza leucocephalos* (Gmelin, 1771)).

Статистически значимые уровни связи гнездовой плотности вида со сроками прилета в одном местообитании зарегистрированы для видов, имеющих максимальный уровень обилия только на одном участке из всего спектра учетных маршрутов ключевого участка: для черныша, сибирского жулана, сибирской завирушки, краснозобого дрозда, белошапочной овсянки и юрка (табл. 3).

Перевозчик, большая горлица, горная трясогузка и восточная малая мухоловка имеют максимальное обилие на нескольких выделах ключевого участка, охватывающих несколько местообитаний, у них выявлено по несколько территорий со статистически достоверными связями обилия со сроками прилета.

Повышение гнездовой плотности разных видов может регистрироваться как при более раннем (глухая кукушка, сибирский жулан, краснозобый дрозд, юрок), так и при относи-

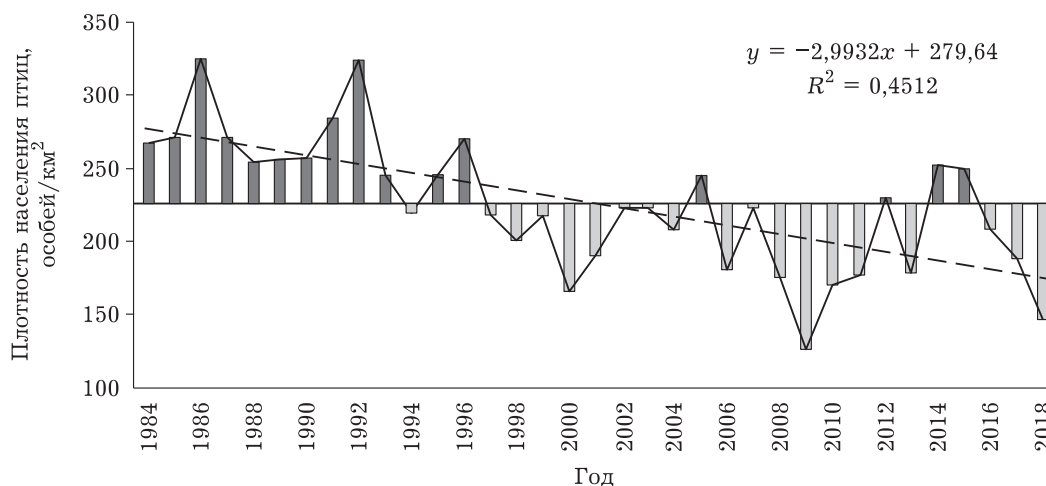


Рис. 2. Динамика плотности летнего населения птиц ключевого участка Баргузинского хребта (1984–2018 гг., I половина лета, особей/км²); штриховая линия – линейный тренд

Т а б л и ц а 1

Изменение сроков прилета птиц в Баргузинский заповедник в 1938–2018 гг.

Отряд	Число видов			
	Всего	Прилетающих раньше	Прилетающих позже	Прилетающих в те же сроки
<i>Anseriformes</i>	8	3 (37,5 %)	1 (12,5 %)	4 (50,0 %)
<i>Falconiformes</i>	8	2 (25,0 %)	2 (25,0 %)	4 (50,0 %)
<i>Gruiformes</i>	1			1
<i>Charadriiformes</i>	8	2 (25,0 %)		6 (75,0 %)
<i>Columbiformes</i>	1	1		
<i>Cuculiformes</i>	2	2		
<i>Bucerotiformes</i>	1			1
<i>Passeriformes</i>	36	15 (41,7 %)	4 (11,1 %)	17 (47,2 %)
Итого	65	25 (38,5 %)	7 (10,8 %)	33 (50,7 %)
Ближние мигранты	15	4 (26,7 %)	4 (26,7 %)	7 (46,6 %)
Дальние мигранты	50	21 (42,0 %)	3 (6,0 %)	26 (54,0 %)

П р и м е ч а н и е. В скобках – процент от общего числа видов.

Т а б л и ц а 2

Корреляционные связи (r_T) гнездового обилия птиц со сроками начала весенних субсезонов

Вид	Фенофазы весны			
	Снежная	Пестрая	Голая	Зеленая
<i>Parus ater</i>		ГЛ-Д (+)*	НР-Б (+)**, НГ-Б (+)*	
<i>Parus montanus</i>	НГ-Д (-)*			ВГ-Д (-)*
<i>Sitta europaea</i>			ПР-Б (+)*	
<i>Tetrastes bonasia</i>			ГЛ-Д (-)*	ВГ-Е (+)**
<i>Dendrocopos major</i>	ГЛ-Д (-)*, ПР-Д (-)*, НГ-Д (-)*			
<i>Phylloscopus proregulus</i>			ПР-Б (-)*, ПР-Е (-)*, НГ-Д (-)*	
<i>Tarsiger cyanurus</i>	КУ (-)*, ПР-Е (-)*, НГ-Е (-)*		НГ-Б (+)*, ПР-Е (-)**	КУ (-)*, ВР-Б (-)*, НГ-Е (-)*
<i>Anthus hodgsoni</i>	НГ-Б (+)*	ПР-Б (+)**, НР-Б (+)*	ПР-Б (+)*	
<i>Spinus spinus</i>	ГЛ-Д (+)*, ПГ-Д (+)**			
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	ПР-Б (-)*			НГ-Е (+)*
<i>Phylloscopus inornatus</i>	КУ (-)*, НГ-Е (-)*, ПР-Д (-)*			ПР-Б (-)*
<i>Motacilla cinerea</i>		НР-Б (+)**, ПР-Д (-)*		

П р и м е ч а н и е. (+) – корреляция положительная; (-) – корреляция отрицательная. Наименования выделов: КУ – ключевой участок; ПР – прибрежно-равнинный участок; НР – нижняя часть равнинно-моренного участка; ВР – верхняя часть равнинно-моренного участка; НГ – нижняя часть горно-лесного пояса; ВГ – верхняя часть горно-лесного участка; ГЛ – горно-лесной участок; ПГ – подгольцово-гольцовый участок; Д – участок в долине р. Давша; Е – участок в долине р. Езовка; Б – участок в долине р. Большая. Жирным шрифтом выделены зимующие виды птиц. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Т а б л и ц а 3
Оценка связи плотности некоторых видов птиц в местообитаниях ключевого участка Баргузинского хребта со сроками их прилета на побережье оз. Байкал в 1984–2018 гг.

Вид	Местообитание												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Tringa ochropus</i>				0,22*									
<i>Actitis hypoleucos</i>						-0,23*	0,41***		-0,23*				
<i>Streptopelia orientalis</i>				0,23*									0,22*
<i>Cuculus canorus</i>		-0,29**		-0,33**				0,23*					
<i>Cuculus optatus</i>							-0,27**						
<i>Motacilla cinerea</i>								0,24*		0,25**	0,37**	0,41***	0,25**
<i>Lanius cristatus</i>						-0,29**							
<i>Prunella montanella</i>			0,26**										
<i>Ficedula albicilla</i>					-0,29**		0,26**					-0,46***	
<i>Tarsiger cyanurus</i>	0,17*									0,18*			
<i>Turdus ruficollis</i>											-0,22*		
<i>Fringilla montifringilla</i>								-0,29**					
<i>Emberiza leucosephalos</i>						0,16*							

Примечание. 1 – прибрежно-равнинный участок в долине р. Давша; 2 – нижняя часть горно-лесного участка долины р. Давша; 3 – верхняя часть горно-лесного участка долины р. Давша; 4 – лесной пояс долины р. Давша; 5 – подольцово-гольцовый участок долины р. Давша; 6 – прибрежно-равнинный участок долины р. Большая; 7 – нижняя часть равнинно-моренного участка долины р. Большая; 8 – верхняя часть равнинно-моренного участка долины р. Большая; 9 – нижняя часть горно-лесного участка долины р. Большая; 10 – нижняя часть горно-лесного участка долины р. Езовка; 11 – верхняя часть горно-лесного участка долины р. Езовка; 12 – лесной пояс долины р. Езовка; 13 – весь ключевой участок. Ранговый коэффициент корреляции тау Кендалла (τ), * $p < 0,10$, ** $p < 0,05$, *** $p < 0,01$; остальные значения статистически недостоверны, в таблице не приведены.

тельно запоздалом прилете (черныш, большая горлица, горная трясогузка, сибирская завирушка, синехвостка, белшапочная овсянка).

Для некоторых видов при раннем прилете наблюдается повышение обилия на одних участках и его снижение в других высотных выделах (перевозчик, кукушка, восточная малая мухоловка).

Выбор оптимальных условий для вида в конкретном году может происходить путем перераспределения между участками в пределах одного высотного пояса (между речными долинами с отличающимися условиями теплообеспеченности), а также за счет вертикальных перемещений между участками на вертикальном экологическом профиле, между различными высотными выделами, о чем могут свидетельствовать выявленные разнонаправленные изменения гнездового обилия видов в различных местообитаниях.

Эта гипотеза рассмотрена на модельной группе, включающей 35 видов птиц, путем анализа долговременной динамики их обилия на 7 участках за 1984–2018 гг. В нее включены 9 зимующих видов, 4 вида ближних мигрантов и 22 вида дальних мигрантов, зимующих в основном в Юго-Восточной и Южной Азии. Анализ корреляции долговременных изменений гнездового обилия этих видов выполнен для прибрежно-равнинного (460–520 м над ур. м), нижней части равнинно-моренного (520–560 м над ур. м), верхней части равнинно-моренного (560–580 м над ур. м) и нижней части горно-лесного (580–630 м над ур. м) участков долины р. Большая, а также прибрежно-равнинного (470–515 м над ур. м), нижней части горно-лесного (515–720 м над ур. м) и верхней части горно-лесного (720–1280 м над ур. м) участков долины р. Давша. Каждый из участков имел характерный для него набор местообитаний с различающейся структурой растительности.

Перераспределение популяционной плотности вида между речными долинами установлено для двух видов птиц – дальних мигрантов (черныш и восточная малая мухоловка). Это подтверждает выявленная статистически значимая негативная связь многолетней динамики обилия черныша в нижней части горно-лесного пояса в долине р. Давша с изменениями численности вида в нижней части горно-лесного пояса ($r_t = -0,312$; $p < 0,05$) и прилегаю-

щей к нему верхней части равнинно-моренного участка ($r_t = -0,302$; $p < 0,05$) в долине р. Большая. Динамика численности восточной малой мухоловки имеет негативную связь между прибрежно-равнинными участками рек Большая и Давша ($r_t = -0,308$; $p < 0,05$).

Высотное перераспределение, определяемое как наличие отрицательной корреляции многолетней динамики гнездовой численности вида между участками, расположенными на разных уровнях вертикального экологического профиля, выявлено для 4 видов дальних мигрантов – перевозчика, большой горлицы, пятнистого конька (*Anthus hodgsoni* (Richmond, 1907)) и зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides* (Sundevall, 1837)), а также для долговременных изменений летней численности одного зимующего вида – белокрылого клеста (*Loxia leucoptera* (Gmelin, 1789)). Кроме имеющихся положительных корреляций у белокрылого клеста наблюдается статистически значимая отрицательная корреляция ($r_t = -0,277$; $p < 0,05$) между флуктуациями обилия вида в гнездовой период на прибрежно-равнинном участке в долине р. Большая и в верхней части горно-лесного пояса в долине р. Давша.

Изменения гнездового обилия перевозчика имеют противоположную направленность ($r_t = -0,378$; $p < 0,05$) между прибрежным и наиболее удаленным от побережья оз. Байкал участками в долине р. Большая. Статистически значимая негативная связь ($r_t = -0,392$; $p < 0,05$) выявлена между флуктуациями гнездового обилия большой горлицы на прибрежно-равнинном участке долины р. Большая и в нижней части горно-лесного пояса долины р. Давша, в то время как между прибрежно-равнинными участками долин рек Большая и Давша установлена положительная корреляция ($r_t = +0,276$; $p < 0,05$), указывающая на отсутствие перераспределения между речными долинами в пределах одного высотного уровня. Сходные негативные связи выявлены для динамики численности пятнистого конька ($r_t = -0,303$; $p < 0,05$, между прибрежно-равнинным участком долины р. Большая и верхней частью горно-лесного участка долины р. Давша) и зеленой пеночки ($r_t = -0,307$; $p < 0,05$, между нижней частью равнинно-моренного участка и нижней частью горно-лесного пояса в долине р. Большая).

Положительные статистически значимые связи раскрыты для многолетних изменений гнездового обилия видов в различных частях ключевого участка в группе ближних мигрантов – крапивника (*Troglodytes troglodytes* (L., 1758)), чижа (*Spinus spinus* (L., 1758)), серого снегиря (*Pyrrhula cineracea* Cabanis, 1872), белошапочной овсянки, для фоновых зимующих видов птиц – поползня (*Sitta europaea* (L., 1758)), москочки (*Parus ater* (L., 1758)), пухляка (*Parus montanus* Conrad von Baldenstein, 1827), кукушки (*Perisoreus infaustus* (L., 1758)), рябчика (*Tetrastes bonasia* (L., 1758)), большого пестрого дятла (*Dendrocopos major* (L., 1758)), оползника (*Aegithalos caudatus* (L., 1758)) и пищухи (*Certhia familiaris* (L., 1758)).

Отсутствие междолинного и высотного перераспределения на западном макросклоне Баргузинского хребта установлено для большинства фоновых видов птиц из группы дальних мигрантов – кукушка, глухая кукушка, горная трясогузка, таежная мухоловка (*Ficedula mugimaki* (Temminck, 1835)), сибирский жулан, синий соловей (*Luscinia cyane* (Pall., 1776)), соловей-красношейка (*Luscinia calliope* (Pall., 1776)), синехвостка, корольковая пеночка (*Phylloscopus proregulus* (Pall., 1811)), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth, 1842)), бурая пеночка (*Phylloscopus fuscatus* (Blyth, 1842)), певчий сверчок (*Locustella certhiola* (Pall., 1811)), юрок, седоголовая овсянка (*Ocyris spodocephalus* (Pall., 1776)), желтобровая овсянка (*Ocyris chrysophrys* Pall., 1776) и чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pall., 1770)). Для них найдены только положительные корреляции между флуктуациями гнездовой численности в разных местообитаниях ключевого участка.

ОБСУЖДЕНИЕ

Считается, что определенные изменения климата могут обуславливать долговременные изменения численности птиц [Соколов, 2010; Соколов и др., 2017], которые оказывают воздействие на кормообеспеченность, гнездопригодность территории, а через них – на эффективность размножения и смертность в популяциях. Однако для выявления влияния климата на долговременную динамику численности птиц необходимо проводить длительный мониторинг за состоянием птиц в одном и том же районе.

Долговременное снижение численности населения птиц на ключевом участке западного макросклона Баргузинского хребта совпадает по времени с прохождением аридной (засушливой) фазы выпадения осадков длительного климатического цикла в регионе [Носкова и др., 2019], сопровождавшейся развитием засухи на обширных территориях Прибайкалья и Забайкалья. Гумидная (влажная) фаза этого климатического цикла отмечена в 1983–1998 гг. Периоды высокой и низкой численности в популяциях фоновых видов птиц региона, вероятно, вызваны этим климатическим циклом, и в дальнейшем следует ожидать подъем численности птиц на участке наблюдений.

Фенология весеннего прилета мигрирующих птиц интенсивно изучалась во многих регионах мира [Vähätalo et al., 2004; Jonzén et al., 2006; Rainio et al., 2006; Pulido, 2007; Knudsen et al., 2011; Lehikoinen et al., 2019]. Выявленные трансформации сезонных сроков регистрации фенологических фаз в жизненных циклах отдельных видов птиц могут быть реальными ответами на длительные климатические изменения, что подтверждается и нашими исследованиями [Ананин, 2002; Ананин, Sokolov, 2009].

Первые даты прилета, как известно, чувствительны к изменению численности популяции [Mills, 2005; Miller-Rushing et al., 2008; Lindén, 2011; Lehikoinen et al., 2019]. Наши более ранние исследования, включавшие наблюдения за прилетом птиц до 2007 г. [Ананин, Sokolov, 2009], выявили, что из 54 видов птиц 28 видов (51,8 %) стали прилетать раньше, 15 видов (27,8 %) – в среднем позднее, а для 11 видов (20,4 %) сроки достоверно не изменились. Уменьшение числа видов с более ранним и более поздним прилетом, вероятно, связано с замедлением регионального потепления в последнее десятилетие [Ананина, Ананин, 2017; Носкова и др., 2019] и соответствующим сдвигом регистрации дат прилета на те сроки, которые отмечались в период до значительного повышения весенних температур в регионе. В результате динамика сроков прилета приобрела для большого числа видов характер неперидических флуктуаций либо вернулась к значениям периода до начала 1980-х годов.

Разнонаправленные изменения сроков прилета в Северо-Восточное Прибайкалье отме-

чаются как в группе ближних мигрантов, так и у видов птиц, совершающих дальние перелеты. В некоторых исследованиях высказывалось мнение о том, что ближние мигранты сдвинули свои сроки прилета в большей степени, чем дальние мигранты [Rubolini et al., 2007; Usui et al., 2017], тогда как другие исследования не обнаружили такой закономерности [Jonzén et al., 2006; Knudsen et al., 2011]. Наши данные подтверждают гипотезу о том, что среди дальних мигрантов доля видов, которые начали прилетать раньше, выше, чем среди ближних мигрантов, но, в то же время, примерно у половины видов из каждой группы сдвиги сроков прилета статистически незначимы (см. табл. 1).

Анализ результатов проверки гипотезы о связях сроков прилета видов птиц с их гнездовым обилием на отдельных выделах показал, что статистически значимые корреляции выявлены в оптимальных для вида местообитаниях ключевого участка Баргузинского хребта. Такие территории виды регулярно используют для гнездования с высокой локальной плотностью. Обилие в субоптимальных местообитаниях с меньшим локальным обилием и его более высокой межгодовой изменчивостью обычно статистически не связано со сроками первой регистрации вида на весенней миграции.

Факторами, оказывающими модифицирующее воздействие на формирование населения птиц, могут быть условия текущей весны, сроки, при которых местообитания приобретают такие свойства, как гнездопригодность и кормообеспеченность. В этом случае готовность местообитаний к началу гнездования вида определяется, в том числе, и сроками наступления фенологических явлений в природном комплексе. При этом индексы теплообеспеченности могут рассматриваться в качестве индикатора фенологической готовности местообитания к гнездованию и его кормообеспеченности [Ананин, 2010]. Таким образом, предложенная гипотеза подтверждена в оптимальных для видов местообитаниях ключевого участка Баргузинского хребта.

Птицы, возвращающиеся с зимовок, совершают в предгнездовой период поисковые перемещения, выявляя территории, наиболее благоприятные для гнездования в конкретный год. При этом их действия соответствуют ге-

неральной линии эволюции птиц – выработке средств ухода от неблагоприятных условий среды, а не приспособления к ним. Мигрирующие виды птиц в значительно большей степени связаны с ходом весенних фенологических процессов и параметрами теплообеспеченности района гнездования к началу гнездования в год наблюдений.

Зимующие виды птиц имеют низкие связи гнездового обилия со сроками наступления весенних субсезонов. Эти сроки наступления весенних фенологических явлений лишь в незначительной степени влияют на формирование местного населения. Процессы формирования локального населения для зимующих видов реализуются преимущественно в ходе позднелетних и осенних перемещений и кочевок и определяются в первую очередь обеспеченностью кормами в зимний период [Ананин, 2019].

Выбор оптимальных условий для вида в текущем году обуславливается пригодностью территории для устройства гнезда и ее возможностями для обеспечения кормами как взрослых птиц, так и птенцов в период выкармливания. При этом может наблюдаться как синхронность изменений гнездового обилия птиц, так и перераспределение локальной плотности между участками в пределах одного высотного пояса (между речными долинами) или между участками на вертикальном экологическом профиле в виде асинхронных изменений локального обилия в различных местообитаниях. Гипотеза о наличии междолинного и высотного перераспределения как одного их основных способов выбора гнездовых местообитаний удостоверена только для пяти видов дальних мигрантов и одного зимующего вида, а для большинства других видов птиц не подтверждена.

Перераспределения видов птиц между местообитаниями индицируются параметром теплообеспеченности (суммы активных температур весной и в начале лета). При этом выявленное асинхронное изменение обилия перевозчика между участками в долине р. Большой, расположенными в пределах одного высотного уровня на различном удалении от побережья оз. Байкал, подтверждено повышением теплообеспеченности местообитаний при удалении от озера, обнаруженными с применением термохрон [Ананина,

Ananin, 2019]. В годы с холодной весной эти кулики заселяют преимущественно удаленные от Байкала участки, а в теплые – выбирают местообитания, более близкие к побережью. Перераспределение локального обилия между речными долинами в пределах одного высотного уровня зарегистрировано для дальних мигрантов – черныша и восточной малой мухоловки.

Асинхронные изменения численности между местообитаниями разных высотных выделов выявлены в локальных популяциях большой горлицы, пятнистого конька и зеленой пеночки. Высотное перераспределение в летний период у белокрылых клестов связано с несинхронностью кормообеспеченности (наличие и величина урожая лиственницы Чекановского – *Larix czekanowskii* Szaf.) на побережье оз. Байкал и в верхней части горно-лесного пояса западного макросклона Баргузинского хребта осенью и зимой предшествующего года. В других случаях такие перераспределения также коррелируют с кормообеспеченностью и готовностью местообитаний к постройке гнезд (их гнездопригодностью) в текущем году, которые связаны с отличиями в суммах активных температур на этих участках. Асинхронные изменения локального обилия не выявлены у ближних мигрантов и большинства зимующих видов птиц, у которых распределение по местообитаниям происходит пропорционально численности локальных популяций. Для этой группы видов птиц характерен достаточно длительный период между появлением в местах гнездования и началом гнезδοстроения.

Чаще всего изменения обилия в локальных популяциях видов в разных высотных поясах и между долинами рек с различающимися условиями происходят синхронно. Они определяются популяционными изменениями численности видов и количеством особей, завершивших миграционные перемещения и обосновавшихся на гнездование в регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа 35-летних рядов динамики численности птиц и 80-летних наблюдений за сроками их весеннего прилета на ключевом участке выявлены закономерности долговременных изменений локального обилия фоновых видов на высотном про-

филе и в долинах трех рек с отличающимися условиями. Обнаружено устойчивое снижение суммарного обилия фоновых видов птиц в период после 1997–1998 гг., связанное с прохождением аридной (засушливой) фазы выпадения осадков долговременного климатического цикла в Прибайкалье и Забайкалье.

Установлены сдвиги и циклические изменения в сроках прилета птиц. Из 65 видов птиц 26 видов (40,0 %) стали прилетать статистически достоверно раньше, 7 видов (10,8 %) – позднее, а для 32 видов (49,2 %) сроки статистически значимо не изменились.

Выявлены связи сроков прилета мигрирующих видов птиц с изменениями их локального обилия и распределением по местообитаниям. Раскрыты некоторые механизмы формирования локального населения птиц, в том числе с использованием перераспределения плотности гнездования видов между речными долинами и участками, расположенными в разных высотных выделах. Междолинное перераспределение зарегистрировано у черныша и восточной малой мухоловки, а высотное – у пятнистого конька, зеленой пеночки, большой горлицы, перевозчика и белокрылого клеста.

На основе выявленных закономерностей возможно построение качественных и количественных прогнозов ответов на долговременные климатические изменения – изменения обилия и распределения локальных популяций птиц в горных условиях.

Птицы, возвращающиеся с зимовок, совершают в предгнездовой период поисковые перемещения, выявляя территории, наиболее благоприятные для гнездования в текущем году. Мигрирующие виды птиц по сравнению с зимующими в значительно большей степени связаны со сроками протекания весенних фенологических процессов и параметрами теплообеспеченности района гнездования в год наблюдений. Для многих перелетных видов характерно повышение гнездовой плотности в годы с более ранними сроками прохождения весенних фенофаз.

Зимующие виды имеют низкие связи гнездового обилия со сроками наступления весенних субсезонов, которые лишь в незначительной степени влияют на формирование местного населения.

В результате следует сделать вывод, что в таком разнообразном с точки зрения вмеща-

ющих биотопов ландшафте, как западный макросклон Баргузинского хребта, реакция птиц на несоответствие условий проявляется в выработке средств ухода от неблагоприятных условий среды, а не приспособления к ним, что предположительно является генеральной линией эволюции птиц как отдельной ветви эволюции животных.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ “Заповедное Подлесье”, а также при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.2 (AAAA-A17-117011810035-6).

ЛИТЕРАТУРА

- 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: Новое знание, 2002. С. 107–112.
- Ананин А. А. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2010. 295 с.
- Ананин А. А. Влияние фенологических сроков весны на формирование гнездового населения птиц в ландшафтно-зональных условиях гор Северо-Восточного Прибайкалья // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2011. № 4 (16). С. 66–79.
- Ананин А. А. Долговременные изменения зимнего населения птиц в Северо-Восточном Прибайкалье // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2019. № 1 (53). С. 7–14.
- Ананина Т. Л., Ананин А. А. Характеристика климата Баргузинского заповедника (Северное Прибайкалье) за период 1955–2015 гг. и его влияние на насекомых // Природа Байкальской Сибири: тр. заповедников и национальных парков Байкальской Сибири. Вып. 2. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2017. С. 117–126.
- Коросов А. В. Специальные методы биометрии: учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.
- Носкова Е. В., Вахнина И. Л., Курганович К. А. Характеристика условий увлажненности территории бессточных озер Торейской равнины с использованием метеорологических данных // Вестн. Забайкал. гос. ун-та. 2019. Т. 25, № 3. С. 22–30.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66–75.
- Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Изд-во Тесса, 2010. 343 с.
- Соколов Л. В., Марковец М. Ю., Шаповал А. П. Влияние климата на долговременную динамику численности птиц в Балтийском регионе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов: материалы Всерос. науч. конф., ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017 г. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. С. 25–33.
- Ananin A. A., Sokolov L. V. Long-term arrival trends of 54 avian species to Barguzinsky Nature Reserve in the northeastern Baikal area // Avian. Ecol. Behav. 2009. Vol. 15. P. 33–48.
- Ananina T. L., Ananin A. A. Some results of monitoring the temperature regime in the altitude zone of the Barguzin ridge (Northern Baikal region) // Materials of the Int. Conf. "Process Management and Scientific Developments" (Birmingham, United Kingdom, November 14, 2019). Birmingham, United Kingdom, 2019. P. 113–121.
- Gregory R. D., van Strien A., Voříšek P., Gmelig-Meyling A. W., Noble D. G., Foppen R. P. B., Gibbons D. W. Developing indicators for European birds // Philos. Trans. R. 2005. Soc. B. Vol. 360. P. 269–288.
- Jonzén N., Lindén A., Ergon T., Knudsen E., Vik J. O., Rubolini D., Piacentini D., Brinch C., Spina F., Karlsson L., Stenvander M., Andersson A., Waldenström J., Lehikoinen A., Edvardsen E., Solvang R., Stenseth N. C. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds // Science. 2006. Vol. 312 (5782). P. 1959–1961.
- Knudsen E., Lindén A., Both C., Jonzén N., Pulido F., Saino N., Sutherland W. J., Bach L. A., Coppack T., Ergon T., Gienapp P., Gill J. A., Gordo O., Hedenström A., Lehikoinen E., Marra P. P., Møller A. P., Nilsson A. L., Péron G., Ranta E., Rubolini D., Sparks T. H., Spina F., Studds C. E., Saether S. A., Tryjanowski P., Stenseth N. C. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change // Biol. Rev. 2011. Vol. 86, N 4. P. 928–946.
- Lehikoinen A., Lindén A., Karlsson M., Andersson A., Crewe T. L., Dunn E. H., Gregory G., Karlsson L., Kristiansen V., Mackenzie S., Newman S., Roer J. E., Sharpe C., Sokolov L. V., Steinholtz Å., Stenvander M., Tirri I.-S., Tjørnløv R. S. Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration // Ecol. Indicat. 2019. Vol. 101. P. 985–991.
- Lindén A. Using first arrival dates to infer bird migration phenology // Bor. Environ. Res. 2011. Vol. 16 (Suppl. B). P. 49–60.
- Mills A. M. Changes in the timing of spring and autumn migration in North American migrant passerines during a period of global warming // Ibis. 2005. Vol. 147. N 2. P. 259–269.
- Miller-Rushing A. J., Lloyd-Evans T. L., Primack R. B., Satzinger P. Bird migration times, climate change and changes in population sizes // Global Change Biol. 2008. Vol. 14, N 9. P. 1959–1972.
- Pulido F. Phenotypic changes in spring arrival: evolution, phenotypic plasticity, effect of weather and condition // Climate Res. 2007. Vol. 35, N 1-2. P. 5–23.
- Rainio K., Laaksonen T., Ahola M., Vähätalo A. V., Lehikoinen E. Climatic responses in spring migration of boreal and arctic birds in relation to wintering area and taxonomy // J. Avian Biol. 2006. Vol. 37, N 5. P. 507–515.
- Rubolini D., Møller A. P., Rainio K., Lehikoinen E. Intra-specific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species // Clim. Res. 2007. Vol. 35. N 1-2. P. 135–146.

- Stephens P. A., Mason L. R., Green R. E., Gregory R. D., Sauer J. R., Alison J., Aunins A., Brotons L., Butchart S. H. M., Campedelli T., Chodkiewicz T., Chylarecki P., Crowe O., Elts J., Escandell V., Foppen R. P. B., Heldbjerg H., Herrando S., Husby M., Jiguet F. Consistent response of bird populations to climate change on two continents // *Science*. 2016. Vol. 352 (6281). P. 84–87.
- Usui T., Butchart S. H. M., Phillimore A. B. Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: a phylogenetic meta-analysis // *J. Anim. Ecol.* 2017. Vol. 86, N 2. P. 250–261.
- Vähätalo A. V., Rainio K., Lehikoinen A., Lehikoinen E. Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation // *J. Avian Biol.* 2004. Vol. 35. P. 210–216.

Formation and analysis of long-term series of bird population observations at key sites as a method of studying biodiversity

A. A. ANANIN

Federal State Establishment “United Administration of Barguzinsky State Nature Biosphere Reserve and Zabaikalsky National Park” (FSE “Zapovednoe Podlemorye”), sett. Ust-Barguzin 671623, Republic of Buryatia, pos. Ust-Barguzin

*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhyanova str., 6
E-mail: a_ananin@mail.ru*

Studies of 35-year dynamics of the number of bird species of and 80-year observations of their arrival on the western macro-slope of the Barguzin Ridge have been carried out. A steady decrease in the total abundance of background species of birds after 1997–1998 was revealed. Shifts and cyclic changes in the time of arrival of birds were found. The 26 species (40.0 %) from the 65 species arrived statistically significantly earlier, 7 species (10.8 %) arrived later, and 32 species (49.2 %) had no statistically significant timing. Links have been established between the timing of the first registrations of migratory bird species and their local abundance and habitat distribution. Some mechanisms for forming the local bird's population have been disclosed, including using redistribution of species breeding density between river valleys and habitats on a high profile.

Key words: birds, phenology, counts of numbers, long-term monitoring, Barguzin ridge, Baikal.