

На правах рукописи

Рахимбердиев Эльдар Нурланович

**Пространственно-экологические закономерности
распределения куликов (подотряд Charadrii) в гнездовой
период на юго-восточном Таймыре**

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2007

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Научный руководитель:

доктор биологических наук
Симкин Геннадий Николаевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Остапенко Владимир Алексеевич
(Московская государственная академия
ветеринарной медицины и биотехнологии
им. К. И. Сеченова)

доктор биологических наук
Томкович Павел Станиславович
(Зоологический музей МГУ им. М. В.
Ломоносова)

Ведущая организация:

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН

Защита состоится 29 октября 2007 г. в 17 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Автореферат диссертации разослан 28 сентября 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Л. И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Кулики (подотряд Charadrii) преобладают среди птиц в наземных сообществах Арктики как по числу видов, так и по плотности населения (Järvinen, Väisänen, 1978; Чернов, 1980). Закономерности пространственного распределения куликов тундровой зоны за последние десятилетия были предметом изучения многих исследователей (Стишов, 1988; Кокорев, 1989, и др.). Основной акцент этих исследований - оценка численности обычных видов в предпочитаемых местообитаниях различных регионов. Количественной оценки закономерностей распределения гнезд для разных пространственных масштабов и его зависимости от погодных условий и других экологических факторов практически не проводили. Поэтому характер использования местообитаний во многих случаях трудно связать с экологическими потребностями конкретного вида, а значит, невозможно и оценить связь изменения местообитаний с динамикой численности и успехом размножения куликов. Между тем, такие оценки важны не только в контексте происходящей на Севере интенсификации хозяйственной деятельности, но и в связи с глобальным изменением климата, которое, согласно прогнозам, будет наиболее выраженным в Арктике и приведет к существенным изменениям местообитаний на обширных территориях тундровой зоны (Walker, 1997).

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы изучение зависимости распределения массовых видов куликов юго-восточного Таймыра в гнездовой период от пространственно-экологической дифференциации окружающей среды.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Изучить кормовые ресурсы различных типов местообитаний куликов, их внутри- и межсезонную динамику.
2. Охарактеризовать особенности гнездового распределения массовых видов куликов на различных уровнях пространственной дифференциации окружающей среды.
3. Оценить влияние на гнездовое распределение куликов их плотности, кормовых ресурсов, типа и характеристик местообитаний, картины снеготаяния, погодных условий и других экологических факторов.
4. Проанализировать зависимость распределения выводков куликов от параметров окружающей среды.

Научная новизна работы. Впервые предпринятые на Таймырском полуострове многолетние стационарные исследования экологии куликов позволили охарактеризовать закономерности пространственного распределения гнезд в локальных поселениях и видовую специфику использования местообитаний. Влияние пищевых ресурсов и абиотических факторов

окружающей среды на распределение куликов было оценено для различных пространственных масштабов. Впервые для количественной характеристики экологических факторов в местообитаниях тундровых куликов были использованы данные дистанционного зондирования (космические снимки).

Практическое значение работы. Результаты анализа данных по изменчивости гнездовой плотности куликов в различных местообитаниях и факторах, влияющих на их распределение, важны для понимания возможных последствий антропогенных воздействий, для выбора видов-индикаторов и проведения экологической экспертизы. Полученные результаты могут быть использованы при проектировании охраняемых природных территорий и для составления прогноза влияния изменения климата на популяции куликов. Материалы работы могут быть включены в курсы лекций по экологии птиц для студентов биологических специальностей вузов.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на VI и VII совещаниях по вопросам изучения и охраны куликов (Екатеринбург, 2004 г.; Мичуринск, 2007), на конференции «Орнитологические исследования в Северной Евразии» (Ставрополь, 2006). Работа обсуждалась на семинарах лабораторий орнитологии и экологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 12 научных работ.

Объём и структура работы. Диссертация изложена на 155 стр. машинописного текста и состоит из введения, четырех глав, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 144 работы, из них 99 на иностранных языках. Работа содержит 13 таблиц и 31 рисунок.

Благодарности. Я благодарен моему научному руководителю Г. Н. Симкину за ценные советы и поддержку, а также М. Ю. Соловьеву, организовавшему мою работу на Таймыре и помогавшему как при сборе, так и при анализе данных. Работа в экспедиции стала возможна благодаря организационной поддержке сотрудников заповедника «Таймырский» Ю. М. Карбаинова и С. Э. Панкевича. Неоценимую помощь в полевой работе оказал В. В. Головнюк, а также другие участники экспедиций. В определении растений и беспозвоночных мне помогли В. Р. Филин, Е. А. Игнатова, Т. Р. Андреева, А. Мосейко и А. Шмаков. Я глубоко признателен А. Б. Поповкиной, любезно согласившейся рецензировать первый вариант рукописи; Л. И. Барсовой, К. Б. Герасимову и другим сотрудникам кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ за плодотворное обсуждение работы и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Обоснована актуальность исследования, сформулированы его цель и задачи.

Глава 1. Обзор литературы

В данном разделе приведен обзор исследований местообитаний птиц. Описана теория выбора местообитания на иерархически организованных пространственных масштабах (Johnson, 1980). Рассмотрены теоретические проблемы изучения экологии куликов тундры. Приведены накопленные различными исследователями данные о влиянии климата на сроки размножения, обилие и пространственное распределение куликов в Арктике.

Для каждого изученного нами вида куликов приведены сведения о рационе взрослых птиц на разных этапах гнездования, а также рационе птенцов. Обсуждаются различные гипотезы о связи сроков гнездования и обилия куликов с обилием почвенных и поверхностно-активных беспозвоночных.

Приведен обзор работ, посвященных использованию местообитаний куликами на отдельных пространственных масштабах. Показана недостаточная изученность микроместообитаний и вопроса о соотношении разных пространственных масштабов. Обсуждается противоречивость мнений разных авторов о требованиях, предъявляемых куликами к выводковым местообитаниям. Рассматриваются существующие представления о зависимости гнездового распределения тундровых куликов от картины снеготаяния. Продемонстрирована недостаточная изученность этой зависимости.

Глава 2. Район и методы исследований

2.1. Краткая характеристика района исследований. Сбор полевого материала проводили в 1994–2003 гг. на юго-востоке Таймыра – в нижнем течении р. Хатанги (72°51' с.ш., 106°04' в.д.), в пределах подзоны типичной тундры. Полевые работы проводили с начала июня до начала августа.

В районе работы представлены следующие основные местообитания куликов (рис. 1): на плакорах развиты кочковатые зональные тундры, на речной террасе – плоскобугристое болото, с фациями бугор и мочажина, и осоково-пушицевая моховая тундра. Пойму реки занимает полигональное болото, с правильной тетрагональной сетью валиков, между которыми находятся обводненные полигоны.

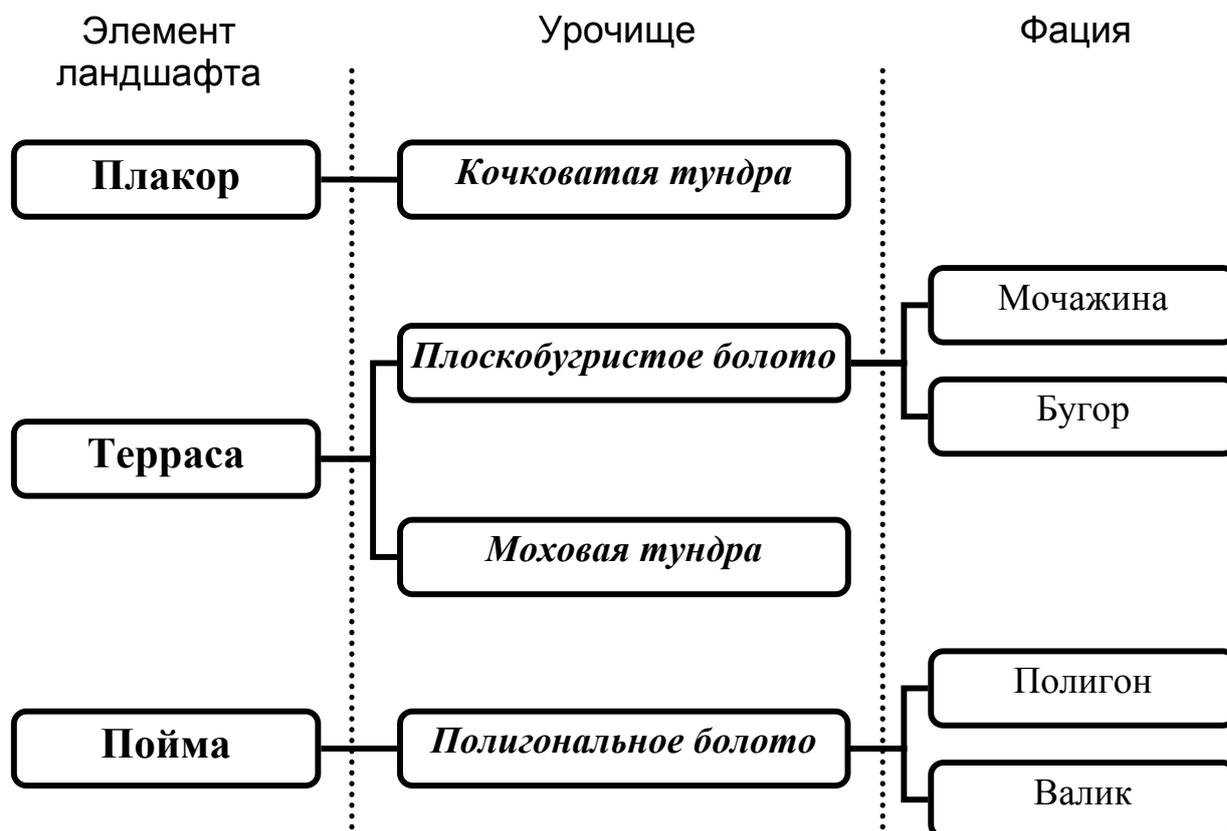


Рис. 1. Основные местообитания района исследований

2.2. Погодные условия в период проведения исследований. Во все годы в период проведения исследований ежедневно в 9 ч. измеряли текущую температуру воздуха ртутным термометром, расположенным в приборочной части террасы на высоте 15 см над землей, а также фиксировали минимальную и максимальную температуры в предыдущие сутки. С 2001 г. использование автоматических регистраторов температуры РТВ-2 позволило производить замеры каждый час и рассчитывать среднесуточный показатель. Полученные нами среднесуточные температуры оказались значимо скоррелированы ($P < 0,001$, корреляция Пирсона*) со среднесуточными температурами, измеренными на метеостанции с. Хатанга в 150 км к юго-западу от района исследований ($71^{\circ}57'$ с.ш., $102^{\circ}27'$ в.д.), и в дальнейшем для получения сравнимых между сезонами результатов мы использовали данные метеостанции.

В период проведения исследований отмечали все случаи и тип осадков, а для их количественной оценки также использовали данные метеостанции.

* Далее отсутствие ссылки на статистический тест или анализ означает использование того же метода, для которого приведен предыдущий уровень значимости.

2.3. Гнездовые местообитания куликов

Сбор данных по гнездам. Поиск гнезд проводили различными методами на трех постоянных учетных площадках: на плакоре (0,5 км²; с 1998 по 2003 гг.), на террасе (1,26 км²; с 1994 по 2003 гг.) и в пойме (0,35 км²; с 1998 по 2003 гг.). На всех площадках, с шагом в 100 м были расставлены вешки, разбивающие площадку на квадраты площадью 1 га. Судьбу найденных гнезд прослеживали до вылупления птенцов или гибели кладки. Взрослых птиц отлавливали на гнёздах, и метили цветными кольцами для индивидуального распознавания. Дату откладки первого яйца определяли, либо при находке гнёзда в период откладки яиц, либо из расчётов по датам вылупления. Для каждого найденного гнезда описывали окружающее и ближайшие соседние местообитания. Координаты гнезд определяли с точностью до 3 м по отношению к вешкам, установленным на площадках; начиная с 2000 г. для этой цели использовали GPS.

Всего было найдено 1498 гнезд куликов 18 видов. Анализ пространственного распределения гнезд проводили для 6 наиболее массовых видов: чернозобика (*Calidris alpina*, 192 гнезда на площадках), дутыша (*C. melanotos*, 350 гнезд), кулика-воробья (*C. minuta*, 110 гнезд), плосконого плавунчика (*Phalaropus fulicarius*, 263 гнезда), турухтана (*Philomachus pugnax*, 170 гнезд) и бурокрылой ржанки (*Pluvialis fulva*, 81 гнездо).

Для оценки закономерностей распределения гнезд массовых видов куликов в пределах площадки террасы мы воспользовались методом ближайшего соседа (Clark, Evans, 1954), проведя расчеты в программе CrimeStat III (Levine, 2004). Для проверки корреляций индекса ближайшего соседа с различными абиотическими параметрами сезона использовали коэффициент корреляции Спирмена.

Характеристика укрытости гнезд. Укрытость растительностью оценивали в 1995 – 1997 гг. для гнезд и точек со случайными координатами следующим методом: определяли суммарное число касаний растениями вертикально поставленной линейки в пятисантиметровых интервалах; делали по 6 замеров (с шагом в 5 см) к северу и к югу от гнезда или случайной точки. Кроме этого в каждой из 12 точек фиксировали максимальную высоту растительности.

Описание растительности в ближайшей окрестности гнезд. В 2001 и 2002 гг. для характеристики условий в ближайших окрестностях гнезд было сделано 43 описания растительности вокруг гнезд дутыша (наиболее массового вида) и 43 описания случайных точек. Для этого использовали методику квадратных учётных площадок (Лавренко, Корчагина, 1964), с рамкой размером 1×1 м и ячейками 20×20 см. Гнездо или случайная точка были расположены в центре учетной площадки. В каждой ячейке оценивали проективное покрытие каждого типа растительности с точностью до 5%.

Характеристика состояния снежного покрова в окрестностях гнезд.

Состояние снежного покрова оценивали на площадке террасы визуально и методом картирования. Всего за 10-летний период визуальную оценку среднего по площадке проективного покрытия снега (относительная площадь снегового покрытия в процентах, ПП) проводили 61 раз на разных этапах снеготаяния. Ежегодно определяли дату 50% схода снега на площадке. Характер распределения снежного покрова на площадке был оценен в начале, середине и конце снеготаяния путем подробного картирования: у каждой из 126 вешек площадки наблюдатель визуально оценивал ПП снега для каждого из 4 расположенных вокруг вешки квадратов со стороной 50 м.

Были рассчитаны суммы максимальных и минимальных температур воздуха, а также суммарное количество осадков за периоды разной продолжительности, начинавшиеся за 1, 2, ..., 10 дней до даты 50% схода снега и заканчивавшиеся в момент оценки ПП в соответствующий год. Достоверные корреляции ПП снега на площадке и погодных характеристик за предшествующий период были получены только для максимальных суточных температур, поэтому для дальнейшего анализа использовали только суммы максимальных температур. Наиболее значимой оказалась регрессия ПП снега на площадке от суммы температур за период, начинающийся за 6 дней до даты 50% схода снега и заканчивающийся датой оценки ПП ($R^2 = 0,85$, $P < 0,00001$). Полученная зависимость позволила рассчитать значения ПП снега в целом на площадке для любого дня любого сезона.

Используя данные подробного картирования ПП снега на площадке в начале, середине и конце снеготаяния, для каждого квадрата со стороной 50 м провели линейные регрессии ПП снега в пределах квадрата от значения ПП на площадке в целом в день картирования. Полученные для каждого квадрата площадки регрессионные уравнения позволили оценить ПП снега в любой день любого сезона исследований для каждого из 346 квадратов со стороной 50 м.

Для каждого гнезда с известной датой откладки первого яйца мы рассчитали ПП снега для окрестностей в радиусе 25, 75 и 125 м.

Поскольку точно неизвестно, в какой момент, предшествующий откладке первого яйца, птица принимает решение о местоположении гнезда, ПП снега для окрестностей гнезд (25, 75 и 125 м) каждого из 6 видов куликов было рассчитано как для даты начала кладки, так и для каждого из 10 предшествовавших дней.

2.4. Выводковые местообитания куликов. Распределение выводков куликов оценивали на основании встреч индивидуально распознаваемых беспокоившихся взрослых птиц, а в 2001 и 2002 гг. проводили учет выводков дутыша на постоянных учетных маршрутах протяженностью 21,6 км. При последующей обработке мы разделили маршруты на 3 участка: «терраса»,

старичное понижение притеррасной поймы – «край поймы» и удаленная от террасы «центральная пойма». При обработке с использованием ГИС район исследований был разбит на квадраты со стороной 100 метров, часть которых, целиком приходившаяся на воду озер и рек, была исключена из дальнейшей обработки. Для квадратов, находившихся в пределах 100 м от учетного маршрута, определили число встреченных выводков дутьша. Для каждого квадрата на основе космического снимка Landstat 7 были рассчитаны значения индексов влажности и вегетационного индекса (NDVI).

2.5. Оценка кормовых ресурсов местообитаний куликов. Для оценки кормовых ресурсов в 2001–2003 гг. во всех основных гнездовых и выводковых местообитаниях куликов проводили сборы беспозвоночных. Для поверхностно-активных беспозвоночных использовали почвенные ловушки, а для почвенных беспозвоночных – эклекторные ловушки оригинальной конструкции. Обход почвенных ловушек и взятие проб проводили еженедельно на протяжении всего сезона.

В эклекторные ловушки закладывали участки дернины, размером 10×10 см и толщиной 5 см и высушивали в течение 2 недель. Последующий контрольный разбор проб показал приемлемое качество данного метода для оценки обилия личинок жуков и комаров-долгоножек (сем. Tipulidae), а также дождевых червей (Lumbriculidae).

Беспозвоночных из каждой пробы определили до отряда, и, по возможности, до семейства, длину каждого экземпляра измеряли с точностью до 0,5 мм. Всего измерено 23 654 экземпляра беспозвоночных в 2 185 пробах. Длина объектов использована для расчета сухой массы, по формулам и коэффициентам Л. Роджерса с соавторами (Rogers et al, 1977), с поправками Х. Шеккермана (Schekkerman, 1997). Для личинок типулид использовали формулу и коэффициенты А. Бенке с соавторами (Benke et al., 1999).

Динамику изменения сухой массы беспозвоночных в каждом местообитании мы оценивали отдельно для 3 групп: почвенных беспозвоночных (включая личинок типулид), поверхностно-активных беспозвоночных без имаго типулид, и отдельно имаго типулид.

2.6. Статистическая обработка данных. Предварительную подготовку данных для статистического анализа осуществляли в СУБД Access и SQL Server Management Studio. Статистические тесты и графики были выполнены в пакетах Systat for Windows 7.01 (SPSS Inc., 1997), Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001) и CrimeStat III (Levine, 2004). Достоверными считали отличия при $P < 0,05$. Подготовка и анализ пространственных данных проводили в ГИС Mapinfo Professional (MapInfo Corp, 1996).

Глава 3. Результаты

3.1. Кормовые ресурсы местообитаний куликов. Пауки, жужелицы, клопы и имаго типулид составляли большую часть оцененной почвенным ловушками массы поверхностно-активных беспозвоночных на всех стадиях гнездования куликов (95,4% массы при усреднении по всем пробам). В оцененной эклекторными ловушками массе почвенных беспозвоночных в среднем примерно одинаково представлены личинки типулид, дождевые черви и мелкие олигохеты (*Enchytraeidae*).

Масса поверхностно-активных беспозвоночных (без имаго типулид) сходно менялась в разных местообитаниях, как на протяжении гнездового периода, так и от сезона к сезону. В начале гнездования кормовые ресурсы были обильными во всех доступных куликам местообитаниях. На этапе насиживания самыми кормными были плакорные тундры и полигональное болото. Мочажины плоскобугристого болота на террасе занимали промежуточное положение, а моховая тундра террасы была наименее кормна. В период вождения выводков масса поверхностно-активных беспозвоночных была минимальна во всех местообитаниях, хотя и увеличивалась при выпадении осадков. На этом этапе плакоры – наиболее благоприятные местообитания для питания поверхностно-активными беспозвоночными.

Имаго типулид, основной корм птенцов, присутствовали в значительном числе только в конце периода насиживания и начале вождения выводков куликами. Пик численности данной группы не продолжителен, и в более позднем 2003 г. его сроки в большей мере совпали с периодом вождения выводков, чем в другие годы. Масса типулид значительно изменялась от года к году, и всегда была максимальной в полигональном болоте. Значительные запасы данного ресурса отмечены в плоскобугристом болоте, в то время как в моховой тундре террасы и плакорных тундрах типулиды встречались в минимальном количестве.

Почвенные беспозвоночные наиболее обильны в пойменном полигональном болоте с момента окончания половодья и до окончания вождения выводков. Эта группа также достаточно представлена в мочажинах плоскобугристого болота, тогда как в моховой тундре запасы данного ресурса минимальны на всех стадиях гнездования. Масса личинок типулид крайне низка в плакорной тундре, где, однако, значимые запасы олигохет были доступны на протяжении всего сезона.

В местообитаниях с умеренным в среднем уровнем увлажненности (мочажинах плоскобугристого болота и плакорных тундрах) на всем протяжении сезона отмечена положительная корреляция ($R = 0,85$, $P = 0,032$, и $R = 0,84$, $P = 0,037$, соответственно) оцененной массы поверхностно-активных беспозвоночных с обилием осадков в период сбора. Масса почвенных

беспозвоночных и имаго типулид была положительно связана с влажностью местообитания.

3.2. Распределение гнезд куликов по основным элементам ландшафта.

Характер распределения массовых видов куликов по основным элементам ландшафта был видоспецифичным (рис. 2).

Для пяти из шести исследованных видов можно выделить по два элемента ландшафта, используемых примерно в равной степени: террасу и плакор для чернозобика и бурокрылой ржанки и террасу и пойму для дутыша, плосконого плавунчика и турухтана. Кулик-воробей использовал в основном террасу, гнездясь в пойме и на плакоре в незначительном числе и не ежегодно.

Плотности гнезд дутыша на террасе и в пойме достоверно коррелировали. Изменения плотности гнезд чернозобика, бурокрылой ржанки, плосконого плавунчика и турухтана в предпочитаемых местообитаниях не были связаны достоверной корреляцией. После окончания половодья дутыши, турухтаны и плосконосые плавунчики (гидрофильные виды) предпочитали гнездиться в пойме, а не на террасе. Влияния других абиотических факторов на гнездовую численность и распределение куликов не выявлено. В 2003 г. – году необычно высокого обилия типулид – нетипично высокую численность гнездящихся чернозобиков наблюдали на террасе, а дутышей и турухтанов – в пойме, т.е. в тех предпочитаемых соответствующими видами местообитаниях, где обилие типулид в среднем выше, чем в других.

3.3. Распределение гнезд куликов в пределах элемента ландшафта.

Характер распределения гнезд куликов оценивали на террасе – основном элементе ландшафта, предпочитаемом гнездящимися птицами и обладающим наибольшим спектром местообитаний.

3.3.1. Сроки гнездования куликов на террасе. Для пяти из шести исследованных видов куликов (кроме кулика-воробья) установлена достоверная связь дат откладки первого яйца и средней температуры воздуха в первой половине июня. Для рано гнездящихся видов (чернозобика и кулика-воробья) установлена значимая ($P < 0,05$) отрицательная корреляция дат начала гнездования с датами 50% и 100% схода снега на площадке.

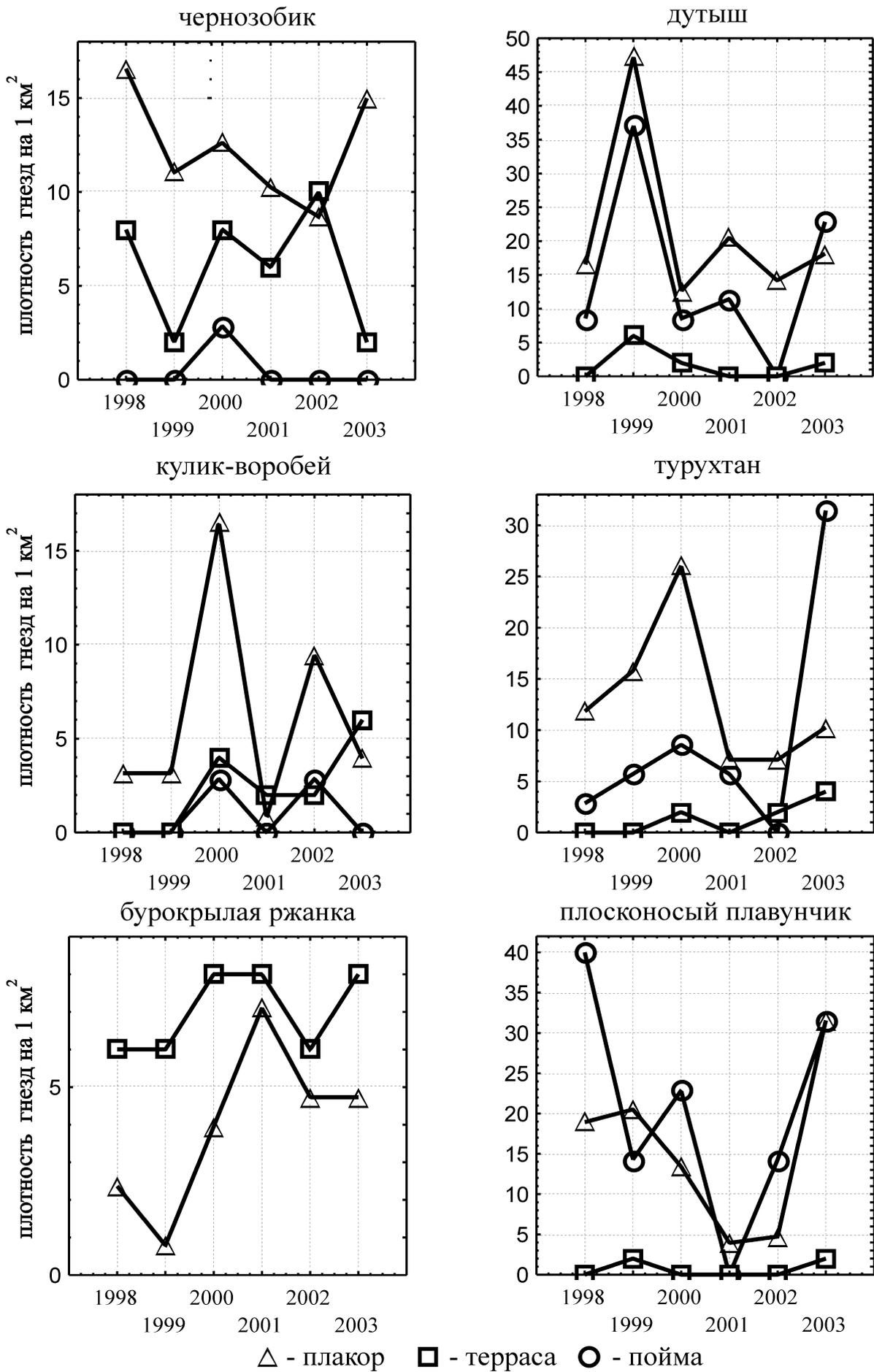


Рис. 2. Плотность гнезд массовых видов куликов в основных элементах ландшафта

3.3.2. Распределение гнезд на плоскости террасы. Ни для одного из массовых видов куликов не установлена постоянная (на протяжении нескольких сезонов) агрегированность гнезд. Тенденция к образованию групп наблюдается только у плосконосого плавунчика (достоверно агрегированное распределение в 4 сезона из 10), что связано с гнездованием в непосредственной близости от залитых водой участков. Распределение гнезд остальных видов было равномерным или случайным. Равномерное распределение в наибольшей степени характерно для гнезд турухтана (достоверное отличие от случайного в 7 сезонов из 10) и моногамных видов с четко выраженной территориальностью: чернозобика (5 сезонов из 10) и бурокрылой ржанки (4 сезона из 9). Распределение кулика-воробья и дутыша изменялось в широком диапазоне от значимо агрегированного (1 сезон у каждого вида) до значимо равномерного (4 сезона у кулика-воробья и 3 у дутыша).

Характер распределения гнезд у всех видов не был связан с условиями сезона и зависел от плотности гнезд только у турухтана ($R = -0,73$, $P = 0,018$, коэффициент корреляции Спирмена). При повышении плотности гнезда данного вида распределены более агрегировано, а при снижении – равномерно. Вероятно, данная зависимость связана с использованием одной мочажины плоскобугристого болота несколькими особями для гнездования.

3.3.3. Распределение гнезд по урочищам террасы. Плотность гнезд чернозобика в моховой тундре была в 3 раза выше, чем в плоскобугристом болоте (средние значения за 10 сезонов – 29,9 и 9,0 гнёзд/км², соответственно). Межсезонные изменения плотности в этих местообитаниях были незначительны и не коррелировали. Плотность гнезд дутыша в моховой тундре также была выше, чем в плоскобугристом болоте (46,7 и 19,1 гнёзд/км², соответственно), и не коррелировала с последней. При этом плотность гнезд в моховой тундре имела сходный характер межсезонной динамики с плотностью гнезд в соседней с тундрой пойме ($R = 0,81$, $P = 0,05$), а в плоскобугристом болоте коррелировала с количеством осадков в начале июня ($R = 0,72$, $P = 0,03$). У кулика-воробья средние плотности гнезд в моховой тундре и плоскобугристом болоте значимо не отличались (9,3 и 8,3 гнёзд/км², соответственно) и имели сходный характер межсезонной динамики ($R = 0,75$, $P = 0,01$). Плотность гнезд турухтана была выше в плоскобугристом болоте, чем в моховой тундре (14,8 и 9,9 гнёзд/км², соответственно). Доля турухтанов, гнездившихся в плоскобугристом болоте, достоверно отрицательно коррелировала с количеством осадков в начале июня ($R = -0,74$, $P = 0,02$). Плосконосый плавунчик гнезвился в плоскобугристом болоте с достоверно более высокой плотностью, чем в моховой тундре (22,1 и 13,4 гнёзд/км², соответственно). Характер динамики плотности гнездования в этих урочищах

сходен ($R = 0,73$, $P = 0,017$). Бурокрылая ржанка гнездилась на террасе с невысокой и сходной для двух урочищ плотностью (4,1 и 5,5 гнёзд/км² в моховой тундре и плоскобугристом болоте, соответственно); достоверной корреляции изменений незначительной в целом гнездовой плотности установлено не было.

Таким образом, гнездовое распределение четырех из шести массовых видов куликов (чернозобика, дутьша, турухтана и плосконосого плавунчика) в пределах элемента ландшафта (террасы) зависело от местообитания. Распределение гнезд чернозобика и плосконосого плавунчика не зависело от условий сезона, а у дутьша и турухтана оно зависело от количества осадков в начале июня.

3.3.4. Зависимость распределения гнезд куликов от картины снеготаяния.

Расчет локального состояния снежного покрова показал, что в начале гнездования всех видов куликов на площадке террасы уже в значительном числе присутствовали проталины (они занимали не менее 50% площади площадки за 5 дней до даты начала откладки яиц у всех видов). Таким образом, дефицит свободной от снега территории, как таковой, не был лимитирующим фактором для начала гнездования.

Зависимость выбора участка для гнезда от картины снеготаяния выявлена только у двух видов – бурокрылой ржанки и кулика-воробья. Бурокрылые ржанки при выборе места для постройки гнезда предпочитали участки с малоизменчивым значением ПП (проективного покрытия) снега (в среднем $39,0 \pm 5,2\%$ за 6 дней до начала кладки) вне зависимости от среднего значения ПП в целом по площадке в данный момент. У кулика-воробья среднее ПП снега в районе гнезда за 1 день до начала кладки составило $27,0 \pm 3,9\%$ и достоверно отличалось от среднего по всей площадке в этот момент ($19,0 \pm 3,2\%$), т.е. кулики-воробьи выбирали более заснеженные участки, чем в среднем по площадке. Эти зависимости проявлялись в наибольшей степени в окрестностях гнезд радиусом 25 метров.

Зависимость ПП снега в окрестностях гнезд изученных видов от типа урочища (плоскобугристого болота или моховой тундры) отсутствовала.

3.3.5. Зависимость успеха гнездования от местообитания в пределах террасы. Успех гнездования 6 массовых видов куликов значимо не отличался в моховой тундре и плоскобугристом болоте, составляя в среднем 47,9 и 42,1%, соответственно. Таким образом, выбор определенного местообитания не давал явных преимуществ в выживании кладки.

3.3.6. Распределение гнезд куликов в пределах плоскобугристого болота.

Плоскобугристое болото – единственное широкораспространенное местообитание террасы, представленное чередованием достаточно четко очерченных элементов ранга фации – бугров и мочажин. Расстояния от гнезд до

границы бугра и мочажины достоверно различались у разных видов, кроме пар дутыш – чернозобик и турухтан – плосконосый плавунчик. Ближе всего к центральной части бугра гнездились бурокрылые ржанки, затем следовали кулики-воробьи и чернозобики, на границе бугра и мочажины гнездились дутыши, в мочажинах были расположены гнезда турухтанов и плосконосых плавунчиков.

Для гнезд кулика-воробья и бурокрылой ржанки получены достоверные корреляции средней температуры воздуха в предгнездовой период с расстоянием до мочажины ($R = 0,93$, $P = 0,003$ и $R = 0,79$, $P = 0,01$, соответственно). Гнезда турухтана при большом количестве весенних осадков располагались в мочажине ближе к краю бугра ($R = -0,61$, $P = 0,06$).

Таким образом, при изучении выбора места гнездования в плоскобугристом болоте были обнаружены видовые предпочтения на градиенте условий от вершины бугра до центра мочажины. Абиотические условия сезона значимо влияли на распределение видов, предпочитающих для гнездования участки, расположенные вблизи крайних значений градиента – на вершинах бугров и в центрах мочажин.

3.3.7. Укрытость гнезд куликов. Основные межвидовые различия в укрытости гнезд связаны с суммарной густотой всех типов растений в их окрестностях. Дисперсионный анализ в варианте анализа повторяющихся последовательностей показал, что наибольшие различия связаны с густотой растительности до 5 см над поверхностью. Укрытость гнезд возрастала в ряду: бурокрылая ржанка, кулик-воробей, чернозобик, дутыш, плосконосый плавунчик, турухтан.

Укрытость гнезд бурокрылой ржанки достоверно не отличалась от укрытости случайных точек, тогда как густота растительности в окрестностях гнезд остальных пяти видов была достоверно больше, чем в окрестностях случайных точек. Укрытость гнезд всех 6 исследованных видов в моховой тундре и плоскобугристом болоте не различалась, в то время как случайные точки в первом местообитании окружены более густой растительностью, чем во втором ($P = 0,009$, критерий Стьюдента).

Для гнезд турухтана характерно сгущение растительности на расстоянии 5–15 см, а для кулика-воробья, чернозобика, дутыша и плосконосого плавунчика – 10–15 см.

3.3.8. Характеристика условий в ближайшей окрестности гнезд на основании описаний растительности. Ординацию геоботанических описаний у гнезд дутыша и случайных точек провели методом главных компонент с целью выделения направлений максимальной дисперсии выборки, предположительно связанных с градиентами экологических факторов. Первые две главные компоненты существенно отличались от остальных по долям объяснимой

дисперсии (24% и 18%), и были интерпретированы как градиенты влажности и актуального плодородия или «богатства» почвы, соответственно.

В системе координат, заданной этими факторами, гнезда дутышей оказались в области средних значений фактора влажности, в то время как случайные точки распределились по этому градиенту более равномерно. Для гнезд дутыша было характерно достоверно более высокое значение второго фактора ординации, актуального плодородия почвы, чем для случайных точек ($P = 0,001$), причем эта зависимость проявилась как в плоскобугристом болоте, так и в моховой тундре. В плоскобугристом болоте высокие значения второго фактора ординации характерны для переходной зоны от бугра к мочажине, часто используемой дутышами для гнездования. Для моховой тундры было установлено наличие физиономически не выделяющихся участков, на которых плодородие почвы было высоким как у гнезд, так и у связанных с ними случайных точек, и значимо не различалось между ними.

3.4. Выводковые местообитания куликов. В районе исследований выводки всех массовых видов куликов, кроме бурокрылой ржанки, вскоре после вылупления птенцов уходили в пойму. Количественный анализ пространственных и временных параметров этих перемещений, проведенный для самого массового вида – дутыша, показал, что сразу после вылупления все выводки покидали террасу и концентрировались в притеррасной пойме, характеризующейся наибольшей влажностью. Только в этом местообитании, в отличие от террасы и центральной поймы, места встреч выводков достоверно отличались от неиспользуемых точек большей влажностью, рассчитанной на основе космического снимка.

При том, что при расчёте для всего района исследований индекс влажности отрицательно коррелировал с индексом развития зеленой растительности ($R = -0,92$, $P < 0,001$, корреляция Пирсона), в притеррасной пойме достоверной была только зависимость распределения выводков от влажности ($P = 0,002$). В контексте проведенного исследования кормовых ресурсов местообитаний куликов миграция в полигональное болото и выбор в нем наиболее влажных участков можно объяснить максимальной кормностью этого урочища в период вождения выводков.

Глава 4. Обсуждение

4.1. Влияние кормовых ресурсов местообитаний на распределение куликов. Кормовые ресурсы куликов различаются между местообитаниями, и изменяются в широких пределах как на протяжении одного сезона, так и между годами. Гнездовое распределение куликов ежегодно формируется в течение относительно короткого периода в начале лета, и поэтому не зависит однозначным образом от текущей кормности местообитаний. Тем не менее, наблюдаемые межвидовые различия в использовании местообитаний, по

крайней мере частично, можно связать с различиями в стратегиях использования кормовых ресурсов. Например, бурокрылые ржанки, не использующие зондирование при кормодобывании, охотно гнездятся на плакорах, где высоко обилие поверхностно-активных беспозвоночных, а плавунчики, дутыши и турухтаны при своевременном завершении половодья предпочитают гнездиться в пойме с ее высоким обилием типулид. Для территориальных консервативных видов в целом характерна меньшая зависимость гнездового распределения от кормности местообитаний, чем для кочующих, однако, в отдельные сезоны с высоким обилием беспозвоночных может несколько меняться и распределение территориального чернозобика. Наиболее однозначным образом кормность влияет на распределение выводков, что связано с их способностью широко перемещаться и отсутствием в этот период лета ограничений на перемещения, связанных со снежным покровом или половодьем. Слабая степень влияния кормности местообитаний в конкретный сезон на гнездовое распределение куликов косвенно подтверждает ранее высказанное предположение об избыточности кормовых ресурсов куликов в Арктике (Рябицев, 1993). Это подтверждается и отсутствием межвидовой территориальности у видов со сходным рационом в гнездовой период.

4.2. Зависимость распределения куликов от гнездовой плотности.

Большая часть исследованных видов использовала для гнездования с достаточно высокой плотностью по два разных элемента ландшафта, причем не было обнаружено однозначной зависимости характера использования местообитаний от общей плотности гнездования, при которой по мере заполнения одного (оптимального) местообитания начиналось бы заполнение второго. В некоторой степени такой плотностно-зависимый механизм был установлен только для явно неоптимальных местообитаний, где кулики гнездились не ежегодно и всегда – с низкой плотностью. Например, при высокой плотности кулика-воробья в основных местообитаниях его единичное гнездование отмечали и в пойме, а дутыша и турухтана – на плакоре. Однако мы не склонны считать эти примеры гнездования в «субоптимальных» местообитаниях следствием достижения предельной плотности в оптимальных (в соответствии с моделью «идеального свободного» распределения (Fretwell, Lucas, 1970)), а скорее полагаем эти редкие случаи следствием повышенной дисперсии птиц при общем возрастании плотности. Отсутствие ясной связи характера использования местообитаний с плотностью, вероятно, связано с невыполнением одного из основных допущений модели «идеального свободного» распределения – снижения пригодности местообитания по мере повышения плотности птиц. Снижения пригодности местообитания и не

должно происходить, если плотность птиц не достигает максимального значения, при котором ее начинают ограничивать ресурсы.

Анализ пространственного распределения гнезд относительно друг друга выявил отсутствие устойчивой видовой специфичности этого параметра, поскольку даже у моногамных территориальных видов не во все годы наблюдали равномерное распределение гнезд. Для массовых видов куликов в районе исследований не было характерно и агрегированное распределение гнезд, которое по некоторым предположениям (Грабовский, 1987) может быть эволюционно устойчивой самостоятельной структурой популяции. Полученные результаты позволяют предположить зависимость пространственного распределения гнезд куликов в первую очередь от локальных условий местообитания.

4.3. Влияние осадков и влажности местообитаний на распределение куликов. В зависимости от положения в рельефе местообитания в разной степени накапливают выпадающую в виде осадков воду. Влажность местообитания в наибольшей степени влияет на обилие личинок и имаго двукрылых и, соответственно, определяет его кормность для куликов. По крайней мере, это относится к типичным тундрам, к которым принадлежит район исследований, поскольку в более северных арктических тундрах кормность интразональных пойменных элементов ландшафта снижается, а обилие типулид на плакорах возрастает (Ланцов, Чернов, 1987). Для дутыша и турухтана, относительно южных видов, характерно предпочтение именно влажных элементов ландшафта – поймы и террасы. Для чернозобика, гнездящегося также и существенно дальше на север, в районе исследований характерно гнездование и на плакорах. Возможно, это связано с тем, что в среднем по гнездовому ареалу данной популяции кормность плакорных местообитаний существенно выше, чем в районе исследования, а в гнездовом ареале дутыша и турухтана кормность плакорных местообитаний незначительна. Гнездовое распределение кулика-воробья и бурокрылой ржанки слабо зависит от влажности, т.к. их основным кормом являются поверхностно-активные беспозвоночные, плотность которых на сухом плакоре примерно равна плотности в пойме на всех стадиях гнездования. Плосконосый плавунчик зависит от переувлажненных местообитаний, поскольку использует для кормежки водоемы. Таким образом, влажность местообитаний особенно важна для видов, кормящихся личинками двукрылых и видов, непосредственно связанных в питании с водоемами. Стоит отметить, что использование переувлажненных местообитаний связано с определенными рисками и ограничениями – например, затопления гнезд в половодье и невозможности размножения до его окончания. Это, вероятно, является причиной низкой

плотности в пойме таких рано гнездящихся видов, как чернозобик и кулик-воробей.

Влияние весеннего количества осадков на распределение турухтана показано для двух пространственных масштабов. Во влажные годы увеличивается доля самок, гнездящихся в плоскобугристом болоте (и, соответственно, уменьшается в моховой тундре). На более детальном масштабе в годы с высоким количеством осадков происходит смещение гнезд турухтанов к краям мочажины от ее переувлажненного центра. Низкое количество весенних осадков приводит к уменьшению плотности гнезд дутыша в плоскобугристом болоте, причем, в отличие от турухтана, это уменьшение не сопровождается возрастанием плотности в соседних местообитаниях, т.е. не происходит перераспределения гнезд. Возможно, в данном случае межвидовые различия в реакции на изменение влажности связаны с особенностями социальной организации видов. Для дутыша характерно гнездование самок на территории самца и последовательная полигиния, поэтому возможности перераспределения в соседние местообитания, где уже есть территориальные самцы, могут быть ограничены. В отличие от дутыша, самки турухтанов не ограничены в выборе места гнездования территориями концентрирующихся на токах самцов.

4.4. Влияние снежного покрова на распределение куликов. У южной границы подзоны типичных тундр на юго-восточном Таймыре у всех массовых видов куликов откладка яиц начиналась, когда менее 30% территории площадки оставалось под снегом. Такая ситуация, вероятно, определяется достаточно южным положением района исследований, т.к. в арктических тундрах количество снега на момент постройки гнезда может быть значительным (Green et al., 1977; Томкович и др., 1994; Summers, Underhill, 1995).

Выбор куликом-воробьем для гнездования более заснеженных, по сравнению с широким окружением, участков может быть связан с тем, что в районе исследований этот вид близок к южному пределу своего распространения как массового вида. Известно, что севернее кулик-воробей гнездится с более высокой плотностью и при большем проективном покрытии снега (Томкович и др., 1994), выбор же заснеженных участков на юге, вероятно, связан со стремлением загнездиться в окружении, физиономически близком к преобладающему в оптимальных частях ареала.

Состояние снежного покрова, а точнее, сроки снеготаяния влияют и на фенологию гнездования куликов. Более значимая зависимость сроков гнездования от даты 50% схода снега, чем от весенних температур показана для чернозобика и кулика-воробья. Эти виды также гнездятся существенно дальше на север, поэтому механизм определения даты начала гнездования у них,

предположительно, связан именно со сроками снеготаяния. Для других видов данный фактор является менее значимым, чем весенняя температура.

4.5. Влияние температуры воздуха на распределение куликов. Обилие гнездящихся плосконосых плавунчиков в пойме, но не в других элементах ландшафта, значимо коррелировало со средней температурой воздуха в предгнездовой период. Возрастание плотности гнездования плавунчиков в пойме при холодной весне, возможно, связано с гнездованием особей, обычно пролетающих в более северные части ареала.

Влияние температуры на выбор гнездовых микроместообитаний в плоскобугристом болоте показано для бурокрылой ржанки и кулика-воробья. Эти виды гнездятся на выпуклых буграх болота, и в холодные годы располагают гнезда ближе к межбугровым понижениям, мочажинам, чем в теплые. Эта зависимость может быть связана со стремлением использовать в холодных условиях наименее открытые и, соответственно, более защищенные от ветра местообитания.

ВЫВОДЫ

1. Для шести массовых видов куликов юго-восточного Таймыра на всех уровнях пространственной дифференциации среды установлены видоспецифичные предпочтения гнездовых местообитаний, в значительной мере определяемые средними значениями кормности и слабо зависящие от условий конкретного сезона.
2. Несмотря на наличие устойчивых предпочтений, возможно изменение распределения гнезд в зависимости от динамики весенней температуры, обилия осадков, сроков половодья, картины снеготаяния и пиковых значений кормности.
3. Подстройка под условия сезона у куликов происходит путем изменения сроков начала гнездования, перераспределения между местообитаниями или путем других изменений гнездовой плотности.
4. Характер распределения гнезд массовых видов куликов по основным местообитаниям не зависит от плотности гнездования.
5. Факторы окружающей среды существенно и видоспецифично влияют на распределение гнезд номадных видов, тогда как у консервативных видов это влияние минимально.
6. Распределение выводков отличается от гнездового распределения и обусловлено перемещением куликов с птенцами в более кормные местообитания.

Список публикаций по теме диссертации:

1. Головнюк В. В., Соловьёв М. Ю., Свиридова Т. В., Рахимбердиев Э. Н. 2004. Динамика численности куликов на юго-восточном Таймыре в 1994–2003 гг. – Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана: Материалы VI совещания по вопросам изучения и охраны куликов, 4–7 февраля 2004 г., г. Екатеринбург. – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета: 65–72.
2. Головнюк В. В., Соловьёв М. Ю., Рахимбердиев Э. Н. 2004. Интересные гнездовые находки птиц на юго-востоке Таймыра. – Орнитология, 31: 214–216.
3. Рахимбердиев Э. Н., Соловьёв М. Ю., Головнюк В. В. 2004. Использование местообитаний дутышем и обилие беспозвоночных на юго-восточном Таймыре. – Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана: Тезисы VI совещания по вопросам изучения и охраны куликов, 5–7 февраля 2004 г. – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета: 45–46.
4. Головнюк В. В., Соловьёв М. Ю., Гатилов А. А., Рахимбердиев Э. Н. 2005. Материалы по фауне птиц устьевой части р. Верхней Таймыры (центральный Таймыр). – Орнитология, 32: 119–122.
5. Soloviev M.Y., Golovnyuk V.V., Rakhimberdiev E.N., Sviridova T.V. 2005. Breeding numbers and nest success of waders in a changing environment on the Taimyr Peninsula, Siberia. – Wader Study Group Bulletin. 108: 29.
6. Головнюк В. В., Рахимбердиев Э. Н. 2006. Фауна и население птиц типичных тундр центрального и юго-восточного Таймыра. – Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ: 143–144.
7. Головнюк В. В., Соловьёв М. Ю., Гатилов А. А., Рахимбердиев Э. Н. 2006. Распространение розовой чайки на полуострове Таймыр. В сб.: Бутурлинский сборник: Материалы II Международных Бутурлинских чтений. – Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения»: 118–120.
8. Рахимбердиев Э. Н., Соловьёв М. Ю. 2006. Использование местообитаний песочниками и обилие беспозвоночных на юго-восточном Таймыре. – Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ: 426–427.
9. Головнюк В. В., Соловьёв М. Ю., Рахимбердиев Э. Н. 2007. Состав, размещение и численность куликов в устье р. Верхняя Таймыра (Центральный Таймыр). – Достижения в изучении куликов Северной Евразии: тезисы докладов VII Международного совещания по вопросам изучения куликов, г. Мичуринск, 5 – 8 февраля 2007 г. Мичуринск: МГПИ: 21–22.

10. Головнюк В. В., Рахимбердиев Э. Н., Соловьёв М. Ю., Свиридова Т. В. 2007. О влиянии продолжительности исследований на выявление состава локальной авифауны в тундровой зоне. – Проблемы региональной экологии, 5: 69–71.
11. Соловьёв М. Ю., Головнюк В. В., Рахимбердиев Э. Н., Свиридова Т. В. 2007. Фенология, динамика численности и продуктивность размножения тундровых куликов на Таймыре. – Достижения в изучении куликов Северной Евразии: тезисы докладов VII Международного совещания по вопросам изучения куликов, г. Мичуринск, 5 – 8 февраля 2007 г. Мичуринск: МГПИ: 76–77.
12. Рахимбердиев Э. Н., Соловьёв М. Ю., Головнюк В. В. 2007. Влияние снежного покрова на распределение гнезд куликов на юго-восточном Таймыре. – Достижения в изучении куликов Северной Евразии: тезисы докладов VII Международного совещания по вопросам изучения куликов, г. Мичуринск, 5 – 8 февраля 2007 г. Мичуринск: МГПИ: 67–68.