



УДК: 598.33:061.62 (571.5)

Пространственная структура лугово-болотных видов куликов в гнездовой период: избирательность микростаций и её причины (на примере устья р. Иркут)

Ю. И. Мельников

Байкальский музей ИИЦ СО РАН, п. Листвянка
E-mail: yutel48@mail.ru

Аннотация. На основе многолетних (1983–1987 гг.) работ в устье притока Ангары р. Иркут доказано существование среди куликов хорошо выраженной избирательности определенных микростаций. Показано, что при изучении особенностей пространственной структуры этих видов в обязательном порядке должен учитываться уровень. Наиболее точно видовые предпочтения куликов могут быть выявлены в период низкого уровня воды. Вероятнее всего, сегрегация куликов по микростациям в гнездовой период в первую очередь обусловлена необходимостью снижения межвидовой конкуренции. Сегрегация повышает общую плотность населения птиц в однообразном местообитании и позволяет более равномерно распределяться по территории, а также оптимально использовать наиболее благоприятные участки гнездовых стадий.

Ключевые слова: лугово-болотные кулики, микростации, сегрегация, использование территории.

Введение

Среди куликов Восточной Сибири уверенно выделяются наиболее многочисленные, широко распространенные и хорошо отличающиеся по характеру использования местообитаний лугово-болотные виды [2; 15]. Общий облик их местообитаний в разных регионах достаточно однообразен, тем не менее, во время детальных полевых исследований нередко обнаруживается хорошо выраженная сегрегация разных видов куликов по отдельным микростациям [3; 2; 9; 12; 13; 20; 25; 27]. Причины ее до конца неизвестны, хотя имеются сведения, указывающие на существенное изменение видовой и пространственной структуры этой группы при различном уровне обводненности территории [10; 11]. В данной работе анализируются особенности размещения гнезд обычных и многочисленных видов лугово-болотных куликов Восточной Сибири в пределах одного биотопа (заболоченный луг) в условиях резко меняющейся обводненности территории – от сильного подтопления до почти полного обсыхания.

Материалы и методы

Материалы, ставшие основой работы, собраны в 1983–1987 гг. в устье р. Иркут, находящемся в пределах г. Иркутска. Детальная характеристика этой территории приведена в не-

скольких публикациях ранее [10; 12; 13; 17; 21]. Тем не менее, мы считаем необходимым подчеркнуть здесь наиболее характерные особенности этого района Прибайкалья.

Для участка характерны очень интенсивные антропогенные воздействия, включая наиболее разрушительные методы освоения территории: распашка лугов в годы низких уровней воды, выжигание растительности, выпас скота и интенсивная рекреация, связанная с использованием озер и карьеров для отдыха населения [12; 13]. Основным местообитанием куликов здесь является выположенный низкотравный заболоченный луг с зарастающими озерами и карьерами, образовавшимися в результате выемки грунта при строительстве городских коммуникаций. Площадь территории, наиболее интенсивно используемой прибрежными птицами для гнездования, составляет 6,0 км². Плотность их населения соответствует лучшим местообитаниям Восточной Сибири [10; 12; 13].

Высокая плотность гнездования птиц привлекает сюда большое количество хищников. Близость города и сопутствующих поселений, расположенных на надпойменных террасах р. Иркут, обуславливает присутствие большого количества бродячих собак *Canis familiaris* и черной вороны *Corvus corone*, гнездящейся здесь на опорах высоковольтной линии. Кроме того, серая крыса *Rattus norvegicus* в годы

вспышек численности выселяется в летний период из человеческих построек в природные экосистемы, где разоряет гнезда и убивает насиживающих самок мелких видов птиц.

Ежегодные работы по изучению гнездовой экологии лугово-болотных куликов начинались со второй половины апреля и заканчивались в первой декаде июля. Они включали поиск и описание гнезд всех видов птиц. Найденные гнезда отмечались на местности пронумерованными колышками и наносились на карто-схему. Одновременно оценивались уровень обводнения территории и соотношение различных микростадий – основных мест гнездования куликов. Это позволило выявлять особенности использования территории разными видами птиц, а детальное описание микростадий, гнезд и их окрестностей, наряду с картированием, обеспечили объем данных, необходимый для статистического анализа собранных материалов.

За период работ найдены, описаны и зарисованы 675 гнезд шести обычных и массовых видов куликов (табл. 1). В процессе работы нами выделены следующие микростадии: сухие наиболее высокие участки луга с небольшими мочажинами и озерами; влажные низкотравные мелкопочковатые участки луга с мочажинами; влажные высокотравные мелкопочковатые участки луга с мочажинами; подтопленные кочкарники; обсыхающие озера и болотца с открытыми грязями; открытые мелководья с отдельными кочками.

Обработка материала проводилась с использованием стандартных статистических методов [6; 18; 19; 22]. Сравнение особенностей распределения разных видов куликов по микростадиям в условиях резко меняющегося уровня воды проведено с использованием критерия λ (лямбда) Колмогорова – Смирнова [19].

Дополнительно для выявления наиболее тонких особенностей распределения куликов использован индекс Мориситы – Хорна. Он может применяться во всех случаях, когда речь идет о классификации разнообразия изучаемых объектов [18]. Данный индекс позволяет сравнивать выборки, резко отличающиеся по объему, что в нашей работе является определяющим фактором, поскольку численность изучаемых видов различается очень сильно (табл. 1). Кроме того, показатель очень чувствителен к численности изучаемых объектов в отдельных классах общего распределения. Это позволяет более детально выявлять отличия в распределении куликов по микростадиям в разные по условиям годы.

На основе данного индекса с использованием экстенсивной количественной классификации и построением дендрограмм методом ближнего соседа [19] были выделены группы куликов, отличающиеся по особенностям использования разных микростадий в условиях резко меняющейся обводненности одной и той же территории. Обработка данных и построение диаграмм выполнены в программах Excel 2003 и Excel 2007.

Таблица 1

Объем собранных материалов по основным видам лугово-болотных куликов в устье р. Иркут (1983–1987 гг.)

№ п/п	Вид	Кол-во гнезд
1	Чибис <i>Vanellus vanellus</i> L.	177
2	Поручейник <i>Tringa stagnatilis</i> Bechstein	221
3	Лесной дупель <i>Gallinago megala</i> Swinhoe	30
4	Обыкновенный бекас <i>Gallinago gallinago</i> L.	110
5	Турухтан <i>Philomachus pugnax</i> L.	43
6	Азиатский бекасовидный веретенник <i>Limnodromus semipalmatus</i> Blyth	94
Всего		675

Результаты

Общая характеристика микростадий заболоченного луга в устье р. Иркут. Детальный анализ особенностей формирования и распределения различных микростадий показывает, что их разнообразие и размеры полностью обусловлены тремя факторами: мезо- и микрорельефом, уровнем обводненности территории и ха-

рактером почв [7; 14]. Сочетание этих факторов определяет видовой состав, степень развития и проективное покрытие растительности, создающей на фоне существующего мезо- и микрорельефа специфический облик микростадий.

Вне всякого сомнения, все основные качественные различия между микростадиями куликов обусловлены их положением в рельефе.

Наиболее высокие и сухие участки луга отличаются низкой и разреженной растительностью – преимущественно из осок безжилковой *Carex enervis*, носатой *C. rostrata*, дернистой *C. caespitosa* и вздутоносой *C. rhynchophysa* с довольно высоким обилием лютика северного *Ranunculus borealis* и хвоща лугового *Equisetum arvense*. На более увлажненных участках отмечаются манник трехцветковый *Glyceria triflora*, вейник пурпуровый *Calamagrostis purpurea*, бекмания восточная *Beckmannia syzigachne* и щучка дернистая *Deschampsia caespitosa*, а также хвощ топяной *E. fluviatile*. Видовой состав и проективное покрытие растительности заметно увеличиваются только в небольших понижениях и ложбинах стока. Они, как правило, заняты мелкими временными водоемами, которые и привлекают сюда куликов на гнездовье. Береговую кромку и пониженные участки вокруг таких водоемов занимают вышеуказанные виды осок, хвощ топяной и хвостник обыкновенный *Hippuris vulgaris*.

Наиболее низкие участки луга заняты озерами и карьерами. В зависимости от микро-рельефа территории и глубины вогнутых форм рельефа на них формируются травяные болота с небольшими плесами или крупные и достаточно глубокие (до 3,5 м) озера. Береговая кромка озер и карьеров поросла крупными макрофитами: рогозом широколистным *Typha latifolia*, рогозом узколистным *T. angustifolia* и в небольшом количестве тростником южным *Phragmites australis*. Местами они формируют большие по площади (до нескольких десятков гектаров) практически непроходимые крепи. Все остальные микростанции являются переходными вариантами между двумя вышеуказанными основными типами.

Плавающая и погруженная водная растительность представлены пузырчаткой обыкновенной *Utricularia vulgaris*, рдестом пронзеннолистным *Potamogeton perfoliatus* и урутью колосистой *Myriophyllum spicatum*. На более мелких участках отдельными куртинами отмечаются горцы перечный *Polygonum hydropiper*, земноводный *P. amphibium* и щавелелистный *P. lapathifolium*. Все заболоченные участки с мелкими кочками полностью зарастают топяным хвощом, который обычен в подтопленных кочкарниках. Однако здесь он произрастает в составе смешанных ассоциаций со щучкой дернистой, манником трехцветковым, вейником пурпуровым и бекманией восточной. На свежих недавно обнажившихся участках грязей в массе появляются густые заросли хвостника обыкновенного. На открытых плесах озер

встречаются небольшие куртины кубышки желтой *Nuphar lutea* и кувшинки четырехугольной *Nimphaea tetragona*. По всем мелководным участкам озер и карьеров встречаются небольшие куртины стрелолиста плавающего *Sagittaria natans*, ежеголовника злакового *Sparganium gramineum*, сусака зонтичного *Butomus umbellatus* и шелковника волосистостлистного *Batrachium trichophyllum*.

По мере падения уровня воды увеличивается площадь сухого луга с плохо развитой растительностью, а мелкие заболоченные участки и небольшие озера полностью обсыхают, формируя на короткое время небольшие участки открытых грязей и подтопленных кочкарников. Основная часть водоемов значительно мелеет и вокруг них формируются открытые участки топких грязей. По мере их зарастания здесь долгое время сохраняются открытые низкотравные участки с осокой на небольших кочках, между которыми сохраняются узкие грязевые дорожки. Это наиболее предпочитаемые для кормежки станции куликов. Кроме того, здесь в массе гнездятся некоторые их виды.

Во время высокого уровня воды весь луг представляет собой болото с отдельными сухими островами и мелководными озерами с очень изрезанной береговой линией. По мере его снижения здесь формируются подтопленные кочкарники и обсыхающие озера с открытыми грязями. В целом все выделенные микростанции представляют собой сукцессионный ряд озерного ложа, развивающийся по мере уменьшения обводненности территории (от высокой к более низкой) [9].

Особенности распределения куликов по микростанциям заболоченного луга в устье р. Иркут. Результаты анализа распределения куликов по микростанциям заболоченного луга с использованием критерия χ^2 [6; 19] показали, что для большинства видов, имеющих достаточный объем выборки, оно является неравномерным. Отличие их распределения по микростанциям от равномерного, в большинстве случаев, достоверно на высоком уровне (χ^2_5 ; 0,05 = 7,14–114,9). Распределение не отличается от равномерного только у относительно малочисленных видов: лесного дупеля и турухтана при всех уровнях воды и азиатского бекасовидного веретенника при высоком и низком ее уровнях (рис. 1). Это указывает на существование выраженного предпочтения большинством видов куликов только определенных микростанций в пределах одного наиболее часто используемого для гнездования местообитания (заболоченный луг), т.е. явной избирательности микростанций.

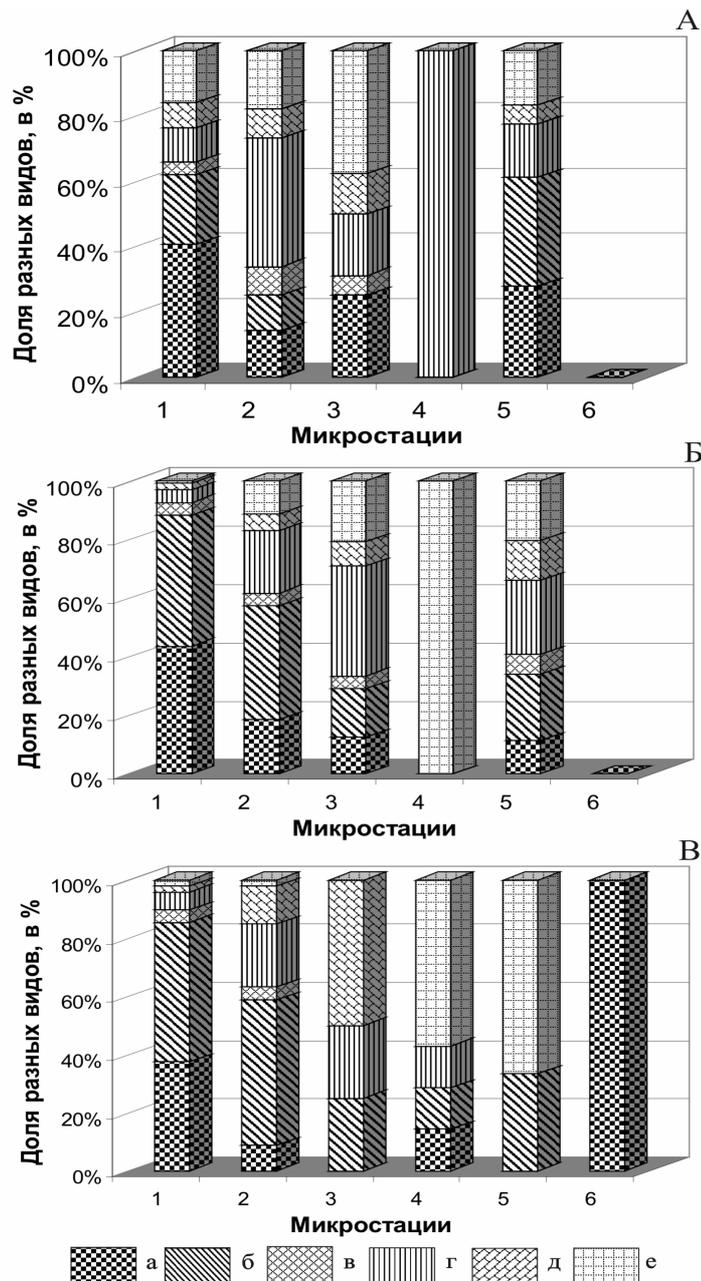


Рис. 1. Распределение лугово-болотных куликов по микростанциям заболоченного луга при различных уровнях воды в устье р. Иркут (1983–1987 гг.). Уровень воды: А – высокий; Б – средний; В – низкий. Виды куликов: а – чибис; б – поручейник; в – лесной дупель; г – обыкновенный бекас; д – турухтан; е – азиатский бекасовидный веретенник. Микростанции: 1 – сухие наиболее высокие участки луга с небольшими мочажинами и озерками; 2 – влажные низкотравные мелкокочковатые участки луга с мочажинами; 3 – влажные высокотравные мелкокочковатые участки луга с мочажинами; 4 – подтопленные кочкарники; 5 – обсыхающие озерки и болотца с открытыми грязями; 6 – открытые мелководья с отдельными кочками

Такое предпочтение хорошо выявляется даже при поверхностном анализе имеющихся материалов. В то же время неравномерность распределения ничего не говорит о действительном предпочтении видом тех или иных микростанций. Для того, чтобы определить, какие из них выбирает тот или иной вид, а какие избегает (относительно всего населения изучаемой группы птиц), необходимо сравнить

долю этого вида в выборках, полученных в каждой из микростанций, с его долей в общем числе гнезд изучаемых видов. Данный показатель называется относительной биотопической приуроченностью вида к какому-либо местообитанию (в данном случае к микростанции) [19].

В то же время во многих случаях даже достоверные различия в относительной биотопической приуроченности вида к конкретной

микростации ничего не говорят о её степени. Весьма часто, особенно при больших объемах выборки, даже очень небольшие различия оказываются достоверными. Поэтому дополнительно необходимо определять и степень (уровень) такой относительной приуроченности [19]. В таблице 2 звездочками отмечены достоверные различия степени относительной биотопической приуроченности (или избегания) определенных микростаций. Хорошо видно, что имеются виды, распределенные по различным микростациям достаточно равномерно, поскольку данный показатель в некоторых микростациях имеет невысокий уровень. В то же время для многих видов отмечены средняя или высокая степень относительной биотопической приуроченности (или избегания) определенных микростаций (табл. 2). Степень биотопической приуроченности, равная +1, свидетельствует, что все без исключения особи вида гнездятся в данной микростации, а при показателе -1 – совершенно избегают его.

Судя по имеющимся данным (см. табл. 2), большое значение при распределении птиц по микростациям имеет обводнение последних. Оно меняется при колебаниях уровня воды и нередко даже большие по площади микростации полностью исчезают (обсыхают и теряют свое значение для птиц как гнездовые станции) по мере снижения обводненности территории. Сухие наиболее высокие участки луга с небольшими мочажинами и озерами явно предпочитает только чибис. При этом он селится в непосредственной близости от мочажин и озерков, избегая влажных участков с хорошо развитой растительностью (см. табл. 2). Такие же особенности в распределении данного вида отмечены и другими авторами [3; 20]. Они, очевидно, связаны с тем, что вид гнездится очень рано весной, когда побережья временных водоемов еще не имеют высокой растительности. Все остальные виды избегают эту микростацию (при высоком уровне достоверности $P < 0,05$) или гнездятся здесь только в отдельных случаях.

Влажные низкотравные мелкопочковатые участки луга с мочажинами использует исключительно обыкновенный бекас, а в годы высокого обводнения территории и лесной дупель (см. табл. 2). Такие же участки, но с хорошо развитой растительностью, занимают преимущественно обыкновенный бекас (за исключением лет с высокой обводненностью) и турухтан, а также азиатский бекасовидный веретенник в сезоны с высокими и средними уровнями воды.

Подтопленных кочкарников избегают все виды, за исключением обыкновенного бекаса

при высокой обводненности территории, когда основная часть его гнезд расположена именно в этой микростации. В то же время при снижении уровня воды здесь находятся практически все гнезда азиатского бекасовидного веретенника. Обсыхающие озерки и болотца с открытыми грязями явно предпочитает поручейник в годы высокого обводнения территории. При среднем уровне воды эту микростацию для устройства гнезд чаще других видов используют лесной дупель, обыкновенный бекас, турухтан и азиатский бекасовидный веретенник. В годы низких уровней воды у последнего вида здесь находится основная часть гнезд. Открытые мелководья с отдельными кочками занимают для гнездования только отдельными парами чибиса (см. табл. 2).

Для всех видов куликов в общем отсутствуют явные предпочтения или избегания определенных микростаций. Однако при низком уровне воды хорошо просматривается избегание влажных высокотравных мелкопочковатых участков луга с мочажинами, а также подтопленных кочкарников при высоком уровне воды (см. табл. 2). Но это скорее исключение, чем правило. Такое использование микростаций, несомненно, обусловлено избирательностью их отдельными видами. В любой год имеется вид, предпочитающий определенную микростацию, что выравнивает распределение куликов по территории и оптимизирует использование ресурсов гнездовых станций. Кроме того, за счет этих процессов общая плотность их населения по всему местообитанию – заболоченному лугу, становится более равномерной, хотя на отдельных наиболее оптимальных участках микростаций и в таких условиях формируются локальные агрегации птиц.

Существование у отдельных видов куликов избирательности определенных микростаций подтверждается, кроме всех вышеперечисленных особенностей формирования пространственной структуры, и характером их распределения по территории (табл. 3), т. е. особенностями использования отдельных микростаций. Несомненно, при высоком уровне воды распределение птиц по территории более равномерно. В это время достоверно отличается распределение по микростациям у лесного дупеля и поручейника, а также у обыкновенного бекаса от чибиса и поручейника. Распределение по микростациям таких очень своеобразных видов, как турухтан и азиатский бекасовидный веретенник, при высоком уровне воды не отличается от других видов куликов (см. табл. 3).

Таблица 2

Степень относительной приуроченности лугово-болотных куликов к отдельным микростациям при различных уровнях воды (устье р. Иркут, 1983–1987 гг.)

Вид	Уровень воды	Сухие наиболее высокие участки луга с большими мочажинами и озерами	Влажные низкотравные мелкокочковатые участки луга с мочажинами	Влажные высоко-травные мелкокочковатые участки луга с мочажинами	Подтопленные кочкарники	Обсыхающие озера и болота с открытыми гря-зями	Открытые мелководья с отдельными кочками	N
Чибис	Высокий	0,38***	-0,43***	-0,07	-1	-0,02	-1	48
	Средний	0,49***	-0,26***	-0,38***	-1	-0,43***	-1	105
	Низкий	0,62***	-0,54**	-1	-0,2	-1	0,66*	24
Поручейник	Высокий	0,24	-0,29*	-1	-1	0,39***	-1	28
	Средний	0,2***	0,06	-0,39***	-1	-0,25***	-1	142
	Низкий	0,07	0,1	-0,29***	-0,53***	-0,15*	-1	51
Лесной дупель	Высокий	-0,25	0,43*	0,09	-1	-1	-1	9
	Средний	-0,01	-0,02	-0,02	-1	0,26***	-1	17
	Низкий	0,17	0,2	-1	-1	-1	-1	4
Обыкновенный бекас	Высокий	-0,51***	0,47***	-0,1	0,64***	-0,17	-1	38
	Средний	-0,67***	0,33***	0,48***	-1	0,31***	-1	57
	Низкий	-0,48*	0,5**	0,33***	0,05	-1	-1	15
Турухтан	Высокий	-0,05	0,05	0,23*	-1	-0,22	-1	14
	Средний	-0,48*	0,09	0,26**	-1	0,54***	-1	20
	Низкий	-0,7*	0,5*	0,78***	-1	-1	-1	9
Азиатский бекасовидный веретенник	Высокий	-0,13	-0,02	0,39***	-1	-0,06	-1	31
	Средний	-0,95***	-0,1	0,25***	0,85***	0,26***	-1	51
	Низкий	-0,78**	-0,76*	-1	0,77***	0,84***	-1	12
Всего	Высокий	0,06	-0,06	0,2***	-0,58***	0,01	-1	168
	Средний	-0,02	0,0	-0,03	0,09***	0,04*	-1	392
	Низкий	-0,02	0,09	-0,32***	0,18***	-0,16**	0,71***	115

Примечание: * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЛУГОВО-БОЛОТНЫХ ВИДОВ КУЛИКОВ

Таблица 3

Сравнение особенностей микростационального распределения куликов при разных уровнях воды
(критерий λ Колмогорова-Смирнова) (устье р. Иркут, 1983–1987 гг.)

Вид	Уровень воды	Чибиc	Поручейник	Лесной дупель	Обыкновенный бекас	Турухтан	Азиатский бекасовидный веретенник
Чибиc	Высокий	0	0,46	0,86	2,0	0,71	1,12
	Средний	0	1,26	1,01	3,36	1,95	3,85
	Низкий	0	1,21	0,46	1,67	1,64	2,12
Поручейник	Высокий	n.s.	0	2,32	1,45	0,44	0,71
	Средний	n.s.	0	0,53	2,5	1,32	3,48
	Низкий	n.s.	0	0,19	0,86	0,94	2,35
Лесной дупель	Высокий	n.s.	***	0	0,36	0,24	0,47
	Средний	n.s.	n.s.	0	1,05	0,64	1,54
	Низкий	n.s.	n.s.	0	0,53	0,65	1,44
Обыкновенный бекас	Высокий	***	*	n.s.	0	0,7	0,73
	Средний	***	***	n.s.	0	0,41	1,95
	Низкий	**	n.s.	n.s.	0	0,21	1,98
Турухтан	Высокий	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0	0,24
	Средний	***	*	n.s.	n.s.	0	1,02
	Низкий	**	n.s.	n.s.	n.s.	0	1,89
Азиатский бекасовидный веретенник	Высокий	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0
	Средний	***	***	*	***	n.s.	0
	Низкий	***	***	*	***	**	0

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$; n.s. – различия не достоверны

Однако уже при среднем уровне воды, когда наблюдается максимальное разнообразие микростадий, а их количество и площадь возрастают, предпочтение только определенных из них у куликов явно увеличивается. В связи с возросшим их разнообразием птицы имеют возможность выбирать среди гнездовых микростадий более соответствующие видовым требованиям. В это время достоверные отличия в распределении по микростадиям выявлены у обыкновенного бекаса, чибиса и поручейника. Два последних вида достоверно отличаются по типу распределения, т. е. характеру используемых микростадий, от турухтана. Однако наибольшие различия выявлены у азиатского бекасовидного веретенника, тип распределения которого отличается от всех прочих видов куликов, за исключением турухтана.

Дальнейшее падение уровня воды и резкое обсыхание заболоченного луга значительно сокращает количество и площадь микростадий, используемых куликами для гнездования, хотя площадь кормовых стадий резко увеличивается. В это время хорошо выявляются различия в распределении обыкновенного бекаса и чибиса, а также турухтана и чибиса. Тип распределения азиатского бекасовидного веретенника в этот период резко и достоверно отличается от всех остальных видов изученных куликов.

Обсуждение

Анализ материалов по микростадиальному распределению лугово-болотных куликов в пределах однотипного местообитания подчеркивает определяющую роль степени обводненности территории в формировании их *пространственной структуры*. Для разных видов характерна достаточно хорошо выраженная избирательность определенных микростадий. Однако использование одних и тех же микростадий при различных уровнях воды существенно отличается. Причины этих различий до конца не выяснены.

Хорошо известно, что распределение всех видов околотовных и водоплавающих птиц связано с обводнением конкретной территории. Тип пространственной структуры определенно меняется в зависимости от ее степени. С изменением уровня воды от высокого к низкому (это типичный вариант в наиболее коротких 11-летних климатических циклах) у куликов наблюдается смещение основной части наиболее предпочитаемых микростадий к наиболее пониженным участкам. Как правило, это более

крупные озера и их системы. В связи с этим в многолетнем аспекте мезо- и микрорельеф территории, наряду с уровнем воды и почвами, играет ведущую роль в динамике пространственной структуры практически всех видов птиц водно-болотных экосистем.

Эти же факторы определяют видовой состав, степень развития и проективное покрытие растительности, а, следовательно, и физиономический облик той или иной местности. Поэтому выделенные микростадии по своей сути представляют сукцессионный ряд озерного ложа, развивающийся по мере падения уровня воды. Такие сукцессии имеют обратимый, т. е. циклический характер, поскольку повторяются через определенный период в каждом новом цикле обводнения территории [16].

Вместе с тем, общий тип распределения каждого вида куликов по микростадиям при различных уровнях воды, рассчитанный на основе критерия λ (лямбда) Колмогорова – Смирнова, оставался практически неизменным. Достоверные различия выявлены только у азиатского бекасовидного веретенника между высоким – средним и высоким – низким уровнями воды (табл. 4). В то же время явные изменения в распределении куликов хорошо выявляются на основе визуальных наблюдений в ходе полевых обследований контролируемой территории (см. табл. 4). Очевидно, данный критерий, несмотря на его широкое применение, недостаточно чуток для проведения подобных анализов.

Степень взаимозависимости между разными признаками, измеряемыми с использованием статистических частот, может быть выяснена на основе скорректированного коэффициента сопряженности Павлика [6]. Специальные расчеты показывают, что сопряженность между характером распределения разных видов куликов по микростадиям и различными уровнями воды достаточно велика и, в большинстве случаев, достоверна (табл. 3, 5). Однако эта взаимозависимость часто имеет нелинейный характер. Невысокая, но достоверная линейная регрессия между типом распределения и уровнями воды выявлена у трех видов куликов: лесного дупеля, турухтана и азиатского бекасовидного веретенника (см. табл. 5). Для них характерна закономерная смена местообитаний по мере падения уровня воды, наиболее четко выраженная у последнего вида, что было показано нами и в предыдущих исследованиях [9; 16].

Таблица 4

Особенности распределения лугово-болотных куликов по микростациям при различных уровнях воды (устье р. Иркут, 1983–1987 гг.) (критерий λ Колмогорова – Смирнова)

Вид	Уровень воды		
	Высокий-средний	Высокий-низкий	Средний-низкий
Чибис	0,64	0,42	0,33
Поручейник	0,7	0,66	0,39
Лесной дупель	0,43	0,28	0,42
Обыкновенный бекас	0,67	0,26	0,75
Турухтан	0,66	0,74	0,75
Азиатский бекасовидный веретенник	2,07***	2,17***	1,01

Примечание: *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001

Таблица 5

Степень взаимозависимости между характером распределения лугово-болотных куликов по микростациям и уровнями воды (от высокого к низкому) (устье р. Иркут, 1983–1987 гг.)

Вид	Показатели			
	Корректированный коэффициент сопряженности	Общая вариация	Линейная регрессия, в %	Уровень значимости регрессии
Чибис	40,2	21,34*	1,07	P > 0,05
Поручейник	36,3	16,93	0,44	P > 0,05
Лесной дупель	79,0	12,86	4,16*	P < 0,05
Обыкновенный бекас	49,4	16,96	1,35	P > 0,05
Турухтан	70,5	15,31	4,47*	P < 0,05
Азиатский бекасовидный веретенник	52,7	48,48***	19,9***	P < 0,001

Примечание: *P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001

Причины отсутствия хорошо выраженной линейной связи между данными признаками следует искать в сложном микрорельефе территории, определяющем основные типы микростаций. Наиболее существенные изменения в распределении выявляются у видов, занимающих участки с повышенной увлажненностью. В первую очередь это кулики, гнездящиеся по береговой кромке водоемов. По мере обсыхания территории они вынуждены концентрироваться в прибрежной зоне озер. В то же время птицы, просто предпочитающие влажные микростации, могут использовать любые их типы, отличающиеся повышенной увлажненностью, более равномерно распределяясь по территории.

Дополнительно их распределение корректируется типом растительности: открыто- и закрытогнездящиеся кулики, т.е. виды, гнездящиеся в микростациях с очень низкой и с высокой растительностью. Распределение таких видов всегда более равномерно, а количество используемых микростаций выше. Их связь с уровнем обводнения территории носит слож-

ный характер и дополнительно корректируется площадью, количеством и распределением микростаций с повышенной увлажненностью. В связи с этим связь распределения куликов с изменениями уровня воды у большинства видов не имеет четкого линейного характера.

Для доказательства данного положения мы использовали индекс Мориситы – Хорна, преимущества которого при решении таких вопросов рассмотрены нами выше. В периоды высокого уровня воды, когда распределение птиц более равномерно, а различия между микростациями сглаживаются (они все отличаются высокой увлажненностью), хорошо выделяются три пары видов, образующих при очень высоком сходстве три кластера: чибис – поручейник, лесной дупель – обыкновенный бекас и турухтан – азиатский бекасовидный веретенник (рис. 2, А). Сходство первой и последней пар куликов выше, хотя и вторая пара видов очень близка к ним по характеру используемых микростаций.

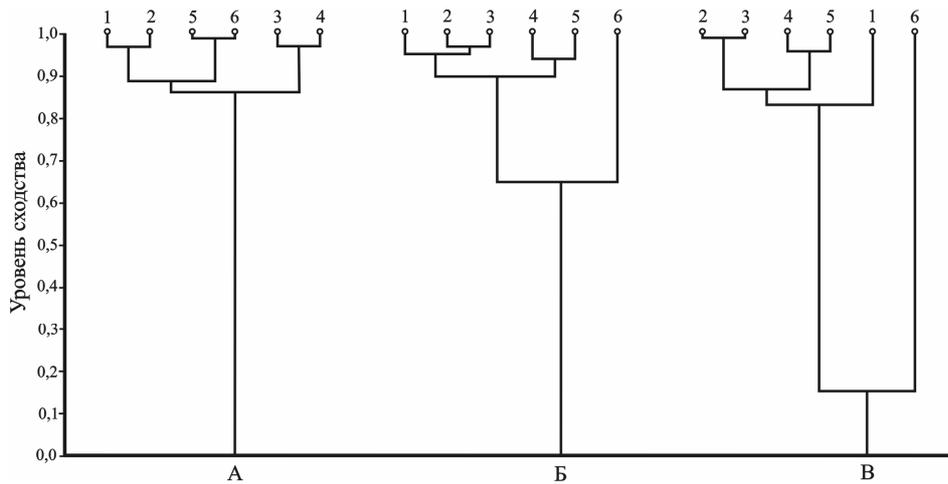


Рис. 2. Уровень сходства в распределении по микростациям лугово-болотных куликов при различных уровнях воды в устье р. Иркут (1983–1987 гг.). Уровень воды: А – высокий; Б – средний; В – низкий. Виды куликов: 1 – чибис; 2 – поручейник; 3 – лесной дупель; 4 – обыкновенный бекас; 5 – турухтан; 6 – азиатский бекасовидный веретенник

Периоды среднего уровня воды характеризуются наибольшим разнообразием и площадью микростаций лугово-болотных куликов. Надо отметить, что в разных районах наблюдений их состав полностью определяется структурной сложностью мезо- и микрорельефа территории [8; 9; 16]. В данных условиях самостоятельный кластер формируют три вида куликов, использующих для гнездования более сухие или относительно слабо увлажненные участки: чибис – поручейник – лесной дупель (рис. 2, Б), что уже отмечалось нами ранее [8; 13]. Другой кластер объединяет обыкновенного бекаса и турухтана, использующих более влажные и закрытые микростации, отличающиеся значительно более развитой растительностью. Иногда они устраивают гнезда и на относительно открытых участках, но обязательно в густом пучке растительной ветоши. Из всех видов резко выделяется азиатский бекасовидный веретенник, использующий наиболее увлажненные микростации, распределение которого имеет достоверную и выраженную линейную связь с уровнем обводнения территории (см. табл. 5, рис. 2, Б). В периоды маловодья, когда наиболее четко проявляются основные видовые требования куликов к уровню увлажнения территории, самостоятельный кластер при максимальном уровне сходства формируют поручейник и лесной дупель (рис. 2, В), использующие относительно слабо увлажненные микростации с низкой и разреженной растительностью. При этом поручейник нередко гнездится на открытых местах в пучках растительной ветоши. Близка к ним хорошо и дос-

товерно отличающаяся группа, объединяющая обыкновенного бекаса и турухтана. Они используют для гнездования небольшие и неглубокие водоемы, а иногда и лужи весенних разливов, с развитой растительностью, хорошо укрывающей гнезда. К этим двум группам при достаточно высоком уровне сходства присоединяется чибис, использующий сухие и низкотравные участки, расположенные в непосредственной близости от небольших озер и луж. Крайне низким уровнем сходства с этими видами отличается азиатский бекасовидный веретенник (рис. 2, В), гнездящийся при низком уровне обводненности территории по урезу воды обсыхающих озер, в районах формирования пятен седиментации, обширных мелководий и грязевых отмелей [8–10; 13; 16].

Судя по этим данным, наиболее точно видовые предпочтения куликов в распределении по микростациям отражает только низкий уровень воды. Основная причина сегрегации куликов по микростациям очевидно связана с необходимостью снижения конкуренции между видами за гнездовые территории. Это позволяет значительно повышать общую плотность населения куликов в достаточно однообразном местообитании, более равномерно распределяясь по территории и используя с максимальной возможной плотностью наиболее благоприятные участки.

В то же время для окончательного решения данного вопроса, несомненно, необходимо привлекать материалы по питанию птиц. В ряде работ показано, что у куликов в большей степени различаются спектры питания птен-

цов, а не взрослых птиц [1; 24; 26]. Кроме того, нами ранее доказано, что окраска пуховых птенцов у куликов очень точно подогнана к общему тону окрестностей гнезда, что является пассивной защитой от наземных и пернатых хищников [8]. Сегрегация разных видов куликов по микростациям, с одной стороны, снижает пищевую конкуренцию между ними (прежде всего у птенцов сразу после вылупления), а с другой – облегчает поиск и совместное использование участков высокого локального изобилия пищи.

Как известно, для куликов большое значение имеет не общее высокое изобилие пищи, а существование локальных пятен с высокой концентрацией кормовых объектов. Это правило верно как для гнездящихся, так и пролетных птиц [4; 8; 16; 24]. Высокая неравномерность в распределении основных кормов данных видов показана на многих примерах. Даже в местообитаниях, отличающихся в условиях нестабильного гидрологического режима крайне низкой продуктивностью, нередко встречаются участки с повышенным их обилием [5; 9; 16; 23; 24].

Хорошо известно, что трофические отношения куликов в период роста птенцов оказывают большое влияние на формирование видовой структуры их населения [24]. Очевидно, этот же фактор является ответственным за сегрегацию куликов по микростациям однородного местообитания. Поэтому включение его в общую характеристику микростаций позволит значительно глубже понять механизмы адаптации куликов к обитанию в прибрежных экосистемах. Разумеется, это сильно усложняет работу, однако открывает большие перспективы для полноценного анализа собранных материалов и решения многих вопросов, связанных с выяснением механизмов адаптаций птиц этой группы к обитанию в нестабильных экосистемах.

Выводы

1. Распределение лугово-болотных куликов по микростациям однородного местообитания неравномерно, что свидетельствует о существовании среди них хорошо выраженной избирательности местообитаний.

2. Изучение экологии куликов, в частности, выяснение видовых предпочтений определенных микростаций, в обязательном порядке должно учитывать влияние уровня воды, для чего организуются специальные наблюдения.

3. Наиболее точная характеристика видовой сегрегации по местообитаниям для данной

группы птиц может быть получена в периоды низкого уровня воды, когда наиболее четко, в связи с ограниченной площадью специфических микростаций, проявляются основные предпочтения разных видов.

4. Основная причина сегрегации куликов по микростациям однородного местообитания очевидно связана с необходимостью снижения конкуренции за территорию между видами в гнездовой период.

5. Сегрегация по микростациям позволяет значительно повышать общую плотность населения куликов в достаточно однообразном местообитании, более равномерно распределяться по территории и использовать наиболее благоприятные участки с максимально возможной плотностью.

Литература

1. Андреева Т. Р. Пищевые связи куликов плакорных тундр Южного Ямала / Т. Р. Андреева // Птицы в сообществах тундровой зоны. – М. : Наука, 1989. – С. 129–152.
2. Бадмаева Е. Н. Кулики степных озер Юго-Западного Забайкалья / Е. Н. Бадмаева // Сибирская орнитология (Вестн. Бурят. ун-та. Спец. сер.). – Улан-Удэ : Изд-во БурГУ, 2006. – Вып. 4. – С. 18–33.
3. Большой кроншнеп, большой веретенник и чибис в сельскохозяйственных ландшафтах севера Московской области (Талдомский район) / Т. В. Свиридова [и др.] // Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий. – М. : Изд-во РГК, 2002. – С. 49–57.
4. Влияние обилия корма на распределение пролетных куликов на озере Эльтон / А. Ю. Околенов [и др.] // Достижения в изучении куликов Северной Евразии. – Мичуринск : Изд-во МГПИ, 2008. – С. 108–121.
5. Дубешко Л. Н. Продукционные возможности энтомоценозов дельты р. Селенги / Л. Н. Дубешко // Эколого-географическая характеристика зооценозов Прибайкалья. – Иркутск : Изд-во ИГПИ, 1995. – С. 38–50.
6. Закс Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М. : Статистика, 1976. – 598 с.
7. Мельников Ю. И. Естественная динамика населения птиц водно-болотных биоценозов и возможности ее прогнозирования / Ю. И. Мельников // VIII всесоюз. зоогеограф. конф. : тез. докл. – М. : Наука, 1984. – С. 95–96.
8. Мельников Ю. И. Окраска пуховых птенцов и микробиотопическое распределение куликов в гнездовой период / Ю. И. Мельников // Кулики в СССР: Распространение, биология и охрана. – М. : Наука, 1988. – С. 93–97.
9. Мельников Ю. И. Экология азиатского бекасовидного веретенника на границе ареала в Восточной Сибири / Ю. И. Мельников // Экология. – 1991. – № 3. – С. 52–58.

10. Мельников Ю. И. Динамика видового состава и плотности населения куликов устья р. Иркут в конце XX столетия / Ю. И. Мельников // Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана. – Екатеринбург : Изд-во УралГУ, 2004. – С. 132–137.
11. Мельников Ю. И. Экстремальные засухи и их влияние на динамику гнездовых ареалов куликов Прибайкалья / Ю. И. Мельников // Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана. – Екатеринбург : Изд-во УралГУ, 2004. – С. 138–144.
12. Мельников Ю. И. Водно-болотные экосистемы Верхнего Приангарья: качество местообитаний и антропогенное воздействие / Ю. И. Мельников // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2006. – № 2 (48). – С. 93–99.
13. Мельников Ю. И. Успешность размножения куликов в условиях интенсивного антропогенного воздействия / Ю. И. Мельников // Достижения в изучении куликов Северной Евразии. – Мичуринск : Изд-во МГПИ, 2008. – С. 94–103.
14. Мельников Ю. И. Экология водоплавающих птиц в дельте р. Селенги: динамика обводненности территории и распределение по биотопам / Ю. И. Мельников // Байкал. зоол. журн. – 2009. – № 2. – С. 49–60.
15. Мельников Ю. И. Фауна куликов Восточной Сибири: общие тенденции изменения на протяжении XX столетия / Ю. И. Мельников // Кулики Северной Евразии: экология, миграции и охрана. – Ростов н/Д. : Изд-во ЮНЦ РАН, 2009. – С. 101–103.
16. Мельников Ю. И. Структура ареала и экология азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) / Ю. И. Мельников. – Иркутск : НЦРВХ СО РАМН, 2010. – 284 с.
17. Мельников Ю. И. Сезонная динамика населения птиц озерно-болотных биогеоценозов устья реки Иркут / Ю. И. Мельников, Н. И. Мельникова, В. В. Пронкевич // Фауна и население наземных позвоночных Сибири. – Красноярск : Изд-во КГУ, 1997. – С. 15–31.
18. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М. : Мир, 1992. – 182 с.
19. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
20. Поляков В. Е. Некоторые закономерности размещения гнезд куликов в лесостепной зоне Зауралья / В. Е. Поляков // Достижения в изучении куликов Северной Евразии. – Мичуринск : Изд-во МГПИ, 2008. – С. 127–130.
21. Птицы озерно-болотных биогеоценозов устья р. Иркут и их охрана / Ю. И. Мельников [и др.] // Редкие наземные позвоночные Сибири. – Новосибирск : Наука, 1988. – С. 152–156.
22. Рунион Р. Справочник по непараметрической статистике: современный подход / Р. Рунион. – М. : Финансы и статистика, 1982. – 198 с.
23. Соколовская Е. А. К вопросу о мезофауне почвенных беспозвоночных животных дельты р. Селенги / Е. А. Соколовская // Вторая конф. молодых ученых. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 1984. – Ч. 2. – С. 37.
24. Чернов Ю. И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц / Ю. И. Чернов, Е. И. Хлебосолов // Птицы в сообществах тундровой зоны. – М. : Наука, 1989. – С. 39–51.
25. Beintema A. J. Man-made Polders in the Netherlands: a Traditional Habitat for Shorebirds / A. J. Beintema // Colonial Waterbirds, 1986. – Vol. 9, N 2. – P. 196–202.
26. Feeding ecology of charadriiform chicks in agricultural grassland / A. J. Beintema [et al.] // Ardea, 1991. – Vol. 79. – P. 31–44.
27. Grassland-breeding waders: identifying key habitat requirements for management / J. Smart [et al.] // J. Appl. Ecol., 2006. – Vol. 43. – P. 454–463.

Spatial structure of meadow and marsh wader species during the nested period: microhabitats selectivity and its causes (by the example of Irkut River mouth (East Siberia)).

Yu. I. Mel'nikov

Baikal Museum ISC SB RAS, Listvyanka

Abstract. On the basis of long-term works in Irkut river mouth (1983-87) existence of well expressed selectivity certain microhabitats among waders is proved. It is shown, that at studying features of spatial structure of these species, and also uses for nesting various microhabitats, during works the water level should be taken into account. Most precisely specific preferences of these species can be revealed during a low water level. Most likely, the principal cause segregation of waders during the nested period on microhabitats is connected to necessity of decrease of an interspecific competition. Segregation raises the general population density of birds in a monotonous habitat and it allows to be distributed in regular more intervals on territory, and also optimally to use favourable sites nest habitats.

Key words: meadow-marsh wader species, microhabitats, segregation on habitats, land use.

Мельников Юрий Иванович
Байкальский музей Иркутского научного центра
СО РАН,
664520, Иркутская область, пос. Листвянка,
ул. Академическая, 1,
кандидат биологических наук,
руководитель дендрологического парка
тел. (3952)25-05-51
E-mail: yumel48@mail.ru

Mel'nikov Yuriy Ivanovitch
Baikal Museum ISC SB RAS
1 Akademicheskaya St., Listvyanka settl.,
Irkutsk region, 664520
Ph. D. of Biology,
Head of Dendrological Park
phone: (3952)25-05-51
E-mail: yumel48@mail.ru