

ТРУДЫ • СТАТЬИ • МОНОГРАФИИ

ПОВЕДЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНЫХ

ПОВЕДЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНЫХ



ПОВЕДЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ и ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Труды, статьи, монографии

Под общей редакцией В.М. Константинова

Том 1

Рязань
НП «Голос губернии»
2009

ББК 28.6 + 88.22
П 421

П 421 Поведение, экология и эволюция животных: труды, статьи, монографии / Под общ. ред. В.М. Константинова. Т. 1. Рязань: НП «Голос губернии», 2009. — 296 с.

ISBN 978-5-98436-016-6

Сборник открывает серию публикаций, посвященных различным аспектам поведения, экологии и эволюции животных. Первый раздел содержит последние теоретические статьи доктора биологических наук, профессора Евгения Ивановича Хлебосолова. В них автор обсуждает актуальные проблемы биологической науки и перспективные направления современных эволюционно-экологических исследований. Второй раздел сборника включает монографию кандидата биологических наук Оксаны Александровны Шемякиной, подготовленную на основе кандидатской диссертации, выполненной под руководством Е.И. Хлебосолова. В ней рассмотрены пространственные и трофические связи нескольких модельных видов воробьиных птиц, обитающих в естественной среде и в населенных пунктах.

Сборник предназначен для биологов, экологов, специалистов в области охраны природы, аспирантов и студентов.

Рецензенты:

В.М. Галушин, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета.

Н.В. Чельцов, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии, физиологии и методики преподавания биологии Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина.

ББК 28.6 + 88.22

© Авторы, текст, 2009
© Рязанский государственный университет
имени С.А. Есенина, 2009
© Хохлов В.А., дизайн обложки, 2009
© НП «Голос губернии», 2009

ISBN 978-5-98436-016-6

Предисловие

Настоящий сборник посвящен памяти нашего коллеги и учителя Евгения Ивановича Хлебосолова. На протяжении последних двенадцати лет он работал на кафедре зоологии Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина. Область научных интересов Евгения Ивановича охватывала разные аспекты теории эволюции, эволюционной экологии, поведенческой экологии, экологии сообществ, биогеографии. Он занимался изучением экологических факторов видообразования у птиц, разработкой методов целостного описания экологической ниши, созданием функциональной концепции вида в биологии, разработкой принципов функциональной классификации сообществ птиц.

Первый раздел сборника включает биографию Е.И. Хлебосолова, список опубликованных работ, избранные теоретические статьи последних лет, посвященные актуальным проблемам биологической науки и перспективным направлениям современных эволюционно-экологических исследований. Второй раздел сборника содержит монографию О.А. Шемякиной, в которой рассмотрены пространственные и трофические связи нескольких видов воробьиных птиц, обитающих в естественной среде и в населенных пунктах. В монографии проанализированы закономерности выбора птицами местобитаний, особое внимание уделено описанию микробиотопического распределения, кормового поведения и степени их устойчивости при освоении птицами антропогенных ландшафтов.

Надеемся, что эти работы будут интересны широкому кругу экологов, биологов, специалистов в области охраны природы, аспирантов и студентов. Мы полагаем, что настоящая серия будет продолжена на основе публикации результатов исследований, выполненных в рамках того научного направления, которое развивал Е.И. Хлебосолов. Будем благодарны всем коллегам за замечания и пожелания, высказанные в адрес этой книги. Их можно направлять по адресу: 390000, г. Рязань, ул. Свободы 46, Рязанский государственный университет, лаборатория эволюционной экологии.

Составители

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
-------------------	---

Раздел I

В поисках истины	9
Научные и учебно-методические работы Е.И. Хлебосолова	18

Хлебосолов Е.И. Избранные статьи

Актуальные проблемы теоретической биологии	25
Биологический вид как система	45
Функциональная концепция вида в биологии	51
Теория экологической ниши: история и современное состояние	71
Роль поведения в экологии и эволюции животных	93
Принципы биологической систематики	101
Экологическая характеристика таксонов у птиц	135

Раздел II

Шемякина О.А. Трофические и пространственные связи птиц в естественных и антропогенных местообитаниях (монография)

Введение	151
Глава 1. Район исследований, материалы и методы	155
Глава 2. Биотопическое распределение и численность птиц	165
Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц	175
Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц	209
4.1. Мухоловка-пеструшка	209
4.2. Серая мухоловка	216
4.3. Горихвостка	222
4.4. Зарянка	230
4.5. Пухляк	237
4.6. Хохлатая синица	246
4.7. Лазоревка	254
4.8. Большая синица	260
4.9. Зяблик	267
Глава 5. Роль микробиотопического распределения и кормового поведения птиц в формировании орнитофауны антропогенных ландшафтов	276
Выводы	286
Литература	287

РАЗДЕЛ I

В поисках истины
Научные и учебно-методические
работы Е.И. Хлебосолова
Хлебосолов Е.И. Избранные статьи



**Хлебосолов
Евгений Иванович
(1957–2008)**



В поисках истины

*«И предал я сердце мое тому, чтобы
исследовать и испытать мудростью все,
что делается под небом: это тяжелое
занятие дал Бог сынам человеческим,
чтобы они упражнялись в нем»
(Екклесиаст 1, 13)*

Существуют особая категория людей, жизнь которых подчинена поиску истинного предназначения человека, воплощению высших идеалов и ценностей. Они ставят перед собой сверхзадачи и решают их, показывая возможности человеческого разума, воли, силы духа. К этой категории людей несомненно принадлежит Евгений Иванович Хлебосолов. Наш рассказ — краткое описание пути, пройденного им за 51 год, и его ответов на вопрос, для чего и как следует жить, которые он давал на разных этапах своей жизни.

Евгений Иванович Хлебосолов родился 11 февраля 1957 года в семье пограничника, охранявшего в то время южные рубежи нашей Родины. Вместе с отцом — Иваном Алексеевичем, мамой — Ниной Александровной и сестрой Ольгой, он переезжал с заставы на заставу.

Уже в первые годы жизни в нем проявилась огромная жажда познания, которая тянула его на разные «подвиги». Он регулярно сбегал из детского сада, предпочитая изучать окрестности и лазать по деревьям. Однажды отец увидел Евгения, барахтавшегося в мутных потоках грохочущего Пянджа, и едва успел спасти его, въехав на лошади в реку и вытащив оттуда чудом уцелевшего сына. С того времени он старался брать его везде с собой.

Однажды отец заметил, что Евгений начал курить. Тогда он объяснил сыну, что это очень вредно, а потом сказал, что с этого дня он сам никогда не будет курить. Слова отца, а еще больше его личный

пример, оказали огромное воздействие на Евгения: никогда впоследствии его не тянуло к сигаретам и алкоголю.

Очень рано отец доверил сыну ружье, научил стрелять и охотиться. Евгений был неизменным участником всех «царских охот»: местное начальство ценило его за наблюдательность и меткость стрельбы. В 9 лет он мог самостоятельно выследить и убить кабана, а потом полностью разделать его.

Жизнь на заставах, где не всегда были сверстники-дети, сделала его задумчивым, погруженным в себя и окружающую природу человеком. Вспоминая детство, проведенное на заставах Казахстана, Таджикистана, Литвы и Белоруссии, Евгений Иванович говорил, что это было постоянное пребывание в природе, частью которой он себя ощущал. Наблюдая за поведением зверей и птиц, он научился «сливаться с ними сознанием», «становиться ими», понимая жизнь животных изнутри и предугадывая их действия.

С детства Евгений стал жить по принципу: «делать в жизни главное и с опережением, чтобы все успеть!». На год раньше времени он пошел в школу, которая находилась в пяти километрах от заставы. Туда он ездил каждый день на лошади через лес. Родители боялись отпускать маленького сына одного, но он настоял на своем!

Сам Евгений Иванович делил свое школьное детство на две части: с первого класса по восьмой он учился на «отлично», не прикладывая к этому особых усилий; девятый и десятый класс он получал преимущественно тройки и четверки, хотя занимался самоподготовкой практически весь день после уроков в школе. Это было связано с переездом его семьи в город Гродно, где он впервые понял, что школьную программу знает плохо, и стал учиться по-настоящему. Со свойственным ему упорством Евгений стал «подтягивать» себя практически по всем предметам. Из педагогов ему больше всех запомнился учитель физики, который не только интересно преподавал свой предмет, но и старался воспитывать детей. Его фраза «никогда не читайте книги с желтой полосой» (то есть популярное «чтиво») врезалась в память на всю жизнь. Любимым предметом в школе была литература, а биологию он не понимал и не любил.

Свое будущее Евгений всегда связывал с небом. На протяжении всех школьных лет он мечтал стать летчиком-испытателем и готовился к этому. Вместе с тем он не мог представить свою жизнь без природы, охоты и путешествий. Решающим оказался для него совет отца, предложившего поступать на факультет охотоведения Кировского сельскохозяйственного института. Попасть туда в те годы было очень трудно: конкурс достигал 17 человек на место, многие поступали после армии и нескольких неудачных попыток. С трудом вы-

держав вступительные экзамены, в 16 лет Евгений стал студентом. По словам однокурсников, он был самым юным, но одновременно одним из самых авторитетных студентов.

Учеба состояла из лекций, лабораторных занятий и большой практики, проходившей ежегодно в разных районах Советского Союза. За годы учебы Евгений побывал на озере Балхаш и в Приморье, в горах Средней Азии и на острове Врангеля. В лесах Кировской области с друзьями-однокурсниками он охотился на боровую дичь и медведя.

Вспоминая студенческие годы, Евгений Иванович отмечал, что его жизнь была полна романтики, путешествий, поиска своего места в жизни. Слушая лекции по специальности, он всегда сопоставлял слова преподавателя с тем, что знал из личного опыта: с чем-то соглашался, а с чем-то нет. Однажды к ним пришел новый преподаватель и сказал: «Ребята, я должен готовить из вас будущих охотоведов и читать вводную лекцию по программе, но сегодня я хочу рассказать вам о том, как здорово заниматься наукой!» После этой лекции Евгений вышел ошеломленный и озадаченный. На следующую практику он поехал уже не охотиться, а изучать зверей и птиц. Сделать это было не просто: декан факультета неоднократно выставлял за дверь назойливого студента, просившегося поехать не на учебную практику, а в научную экспедицию, но потом все же разрешил.

Материал для своей дипломной работы, посвященной белому гусю, Евгений приехал собирать на остров Врангеля. Красота природы и увлекательная научная работа настолько впечатлили его, что он не хотел возвращаться в Киров. Его буквально выпроводили с острова, уговорив уехать «на время, только за дипломом». Теперь он точно знал, что станет ученым и будет работать только на севере. Но для этого нужно было сначала закончить институт и отслужить полтора года в армии.

Сразу после государственных экзаменов, еще не получив диплома, Евгений побежал в военкомат, где к этому времени уже закончился весенний призыв. Ему удалось убедить военкома, что он не должен терять в жизни время и хочет срочно отправиться служить. Военком спросил молодого человека, что он любит кроме науки, на что получил ответ — путешествовать. Тогда военком отправил его в Пермь, в часть, занимавшуюся сопровождением военных грузов. Жизнь по уставу, постоянная ответственность за вверенный ему грузовой состав и солдат, практически круглосуточное несение обязанностей сделали из Евгения еще более дисциплинированного и ответственного человека.

Сразу после окончания службы в армии, получив, наконец, диплом по специальности «Биология», Евгений Иванович отправился

в Магадан. Здесь он планировал устроиться на работу в Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Академии Наук СССР, чтобы заниматься изучением белого медведя на острове Врангеля. Но в соответствующей лаборатории свободных мест не оказалось. Ему предложили временно устроиться в лабораторию орнитологии, где он работал десять последующих лет. Именно птицы оказались наиболее удобным модельным объектом для изучения проблем, волновавших молодого ученого.

Коллектив лаборатории, где Евгений Иванович был сначала лаборантом, а потом научным сотрудником, состоял преимущественно из выпускников Ленинградского университета. Суровые неписанные правила гласили: (1) хочешь заниматься наукой — сам подходи к старшим коллегам, все спрашивай и всему учись; (2) чтобы собрать достаточный материал, ты должен каждый год по 6 месяцев проводить «в поле»; (3) если ты лаборант, то должен сначала 8 часов отработать с руководителем на общее дело, а потом можешь работать «на себя»; (4) если ты не пишешь хотя бы одну хорошую статью в год, тебе не место в лаборатории; (5) ты должен знать по своей проблеме все, что сделано в отечественной и мировой науке до тебя.

Первым научным руководителем Евгения Ивановича был заведующий лабораторией орнитологии Института биологических проблем Севера Александр Васильевич Андреев. С ним Евгений Иванович делал первые шаги в науке, впитывая необходимые знания и опыт, но не всегда соглашаясь с его научными взглядами. Вторым научным руководителем Евгения Ивановича в годы его московской аспирантуры стал Юрий Иванович Чернов, возглавлявший лабораторию синэкологии в Институте экологии, морфологии и эволюции животных Академии Наук СССР. Этих ученых, а также многих других своих коллег — настоящих тружеников науки, Евгений Иванович вспоминал с глубокой благодарностью.

Многие годы напряженной работы потребовались Евгению Ивановичу, чтобы из охотоведа превратиться в ученого-биолога. Это были годы упорного труда и непрерывного научного поиска! За это время Евгений Иванович объездил с экспедициями не только всю северо-восточную часть России, но и весь юг СССР. Чтобы успеть сделать в жизни главное, а это была наука, — он не жалел себя! Иногда ему удавалось побывать «в поле» трижды за год: весной он изучал птиц в горах Казахстана или в пустынях Средней Азии, летом работал в Якутии или Магаданской области, а осенью опять отправлялся за птицами на юг.

Постоянными спутниками молодого ученого в те годы были брезентовая палатка и таежная избушка, гнус, практически круглосуточ-

ное наблюдение за птицами, жизнь на износ, многочисленные трудности и лишения, а подчас смертельные опасности. Однажды, когда Евгений Иванович вместе с Сергеем Дровецким несколько месяцев работал в низовьях Колымы, их жилище посетил медведь. Он раскидал по поляне остатки продуктов, смешав крупу, макароны, сахар и чай. Это был конец полевого сезона, но долгожданный вертолет так и не прилетел: о них тогда забыли! Нужно было выбираться самим. Взяв ружье с несколькими оставшимися патронами, один на двоих спальник, а главное — ценнейший научный материал, они пошли к ближайшему человеческому жилью. Груз был настолько тяжелым, что колено Евгения Ивановича не выдержало. Ученым удалось тогда выйти к людям, но последствия травмы были очень серьезными: несмотря на помощь врачей и занятия горнолыжным спортом, ноги так и не пришли в норму. Однако воспоминания Евгения Ивановича об этом случае и о многих других были самыми светлыми. Любовь к северу и к экспедициям, уважение к товарищам он пронес через всю жизнь. Спустя годы, уже тяжело больной, он собирал оставшиеся силы и ехал со студентами в страну полярного дня — тундру, без которой просто не мог жить!

Занятие наукой невозможно без знания иностранного языка. Учить английский он начал «с нуля», но скоро добился значительных результатов: стал свободно читать научные статьи, вел обширную переписку с учеными разных стран, занимавшимися близкими проблемами и помогавшими ему собрать необходимую литературу, принимал зарубежных ученых и сам ездил за границу. Он побывал во многих странах мира, но всегда возвращался назад, потому что любил свою страну.

Особенно запомнилась ему поездка в Великобританию, куда он отправился для участия в трехмесячном проекте по изучению питания птиц. В это время он успел выступить на научной конференции, проходившей в Оксфорде. Евгений Иванович вспоминал, с каким волнением он делал доклад на английском языке о результатах своих исследований, после которого зал стоя приветствовал молодого ученого. Тогда ему предложили бесплатную годовую стажировку в Оксфорде, правда без стипендии. Это была уникальная возможность поработать в одной из богатейших библиотек и познакомиться с ведущими учеными мира! Первую половину дня он обычно занимался чтением и конспектированием научных статей и книг, вторая половина дня проходила в лингафонном кабинете, где Евгений Иванович осваивал курс за курсом, совершенствуя свой английский. Деньги, полученные по проекту, скоро кончились. Чтобы выжить, он испробовал все возможные средства — подавал бесчисленные

заявки на гранты, ездил читать лекции в разные университеты, пытался устроиться полтером в кафе. Дойдя до полного физического истощения и имея обратный билет на самолет, он, не колеблясь, решил остаться и завершить начатое дело. Тогда бездомного и голодного ученого приютила православная община Оксфорда, состоявшая из российских эмигрантов и англичан. Они собрали ему денежные средства и выделили небольшую комнату. На родину Евгений Иванович вернулся через год с глубоким знанием результатов зарубежных исследований и превратившись из атеиста в верующего человека.

Итогом многолетней научной работы стали многочисленные статьи и книги, опубликованные в ведущих научных изданиях. Евгений Иванович сравнительно рано написал сначала кандидатскую, а затем докторскую диссертацию. Он защищался в Москве в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. В отличие от кандидатской диссертации защита докторской проходила с большим трудом. Ей предшествовали три года докторантуры в Московском педагогическом государственном университете под руководством Владимира Михайловича Константинова.

В своей работе Евгений Иванович обосновал новое научное направление и предложил концепцию одномерной иерархической ниши. Она отличалась от сложившихся в науке представлений и вызвала жаркую научную дискуссию на защите. Оценивая биологическую суть новой теоретической модели и ее научную значимость, официальный оппонент Анатолий Александрович Захаров, отмечал, что благодаря работе Евгения Ивановича в биологии появилась и нашла фактическое подтверждение точка зрения, согласно которой ниши не занимаются и не делятся, они создаются видами и вписываются в биологическое пространство, осваиваемое видом и сообществом.

По окончании многочасовой защиты Юрий Иванович Чернов пожелал своему ученику заняться созданием новой научной школы, а значит подготовкой молодых ученых, способных развивать это направление в биологии.

Окончание работы над докторской диссертацией и выпуск монографии, посвященной описанию экологических факторов видообразования у птиц, ставили перед Евгением Ивановичем вопрос о необходимости продолжения научной работы. Последующие годы он посвятил популяризации разработанных им теоретических положений и подготовке молодой смены. За это время Евгений Иванович написал много научных статей и книг, в которых на новых примерах доказывал справедливость сформулированной им концепции одно-

мерной иерархической ниши и созданной на ее основе функциональной концепции вида. Но чтобы жить дальше, талантливому ученому необходимо было обрести новый смысл жизни.

Сразу после окончания докторантуры Евгений Иванович приехал в Рязанский государственный педагогический университет. Здесь ему предстояло освоить новую для него профессию педагога. Евгений Иванович со страхом думал о преподавательской работе, считая себя, академического ученого, боявшегося выйти на трибуну с научным докладом, совершенно непригодным для педагогической деятельности. Чтение лекции он сравнивал с выходом на подиум, а профессию учителя (по степени отдачи жизненных сил) ставил на второе место после профессии каменотеса.

Напутствуя его в Рязань, Юрий Иванович Чернов говорил, что работа в вузе очень развивает ученого, позволяет ему отшлифовать научную мысль, сделать теоретические разработки доступными для понимания слушателей. Спустя много лет Евгений Иванович согласился со словами своего научного руководителя.

Рязанский университет (в лице ректора — Анатолия Петровича Лиферова и заведующей кафедры зоологии — Светланы Ивановны Ананьевой) встретил его очень приветливо. Здесь были созданы все необходимые условия для плодотворной научной и учебной работы. Евгений Иванович получил возможность руководить аспирантурой по специальности «Зоология» и воспитать плеяду учеников, способных развивать новое научное направление. Спустя годы, в мае 2008 года, получив только что вышедший экземпляр коллективной монографии «Птицы Рязанской Мещеры», он сказал: «Задание Юрия Ивановича Чернова я выполнил — научная школа существует!» Это был для него главный итог 12-летней работы в Рязанском государственном университете.

Поиски истины на этом этапе жизни привели Евгения Ивановича в православный храм. Будучи ученым, ему было необходимо самому исследовать Божественное откровение, сопоставить его с существующими научными и философскими представлениями и убедиться в его справедливости. С огромным интересом он погрузился в новую для себя область человеческого знания, из которой вынес веру в существование абсолютной истины и горячее желание воплотить ее в своей жизни. Итогом размышлений и сравнительного изучения науки, философии и религии стали работы «Метафизические основания христианства» и «Логика природы», в которых он стремился донести до современного читателя сделанные им выводы.

Для всех людей, хоть раз встречавшихся с Евгением Ивановичем (как бы они к нему не относились), было несомненно одно: он —

личность. Действительно, это был сильный, волевой, мужественный и ответственный человек. Его мысли и поступки не укладывались в стандартные схемы, казались порой абсурдными, а его упрямство и бескомпромисность часто раздражали людей. Но для него важно было успеть сделать в жизни главное: то, ради чего он появился на земле! Именно на достижение этой цели были направлены все его силы, знания, богатейший жизненный опыт. В молодости смысл жизни он видел в учебе и подготовке к избранной профессии, затем — в науке, а в последние годы — в познании и практическом осуществлении евангельских заповедей.

Главными чертами личности Евгения Ивановича были скромность и нестяжательность. Деньги и связанные с ними материальные блага он никогда не считал важными для себя. Ему всегда хватало того, что он имел. Все появлявшиеся в его распоряжении средства пускались «на развитие». Для него было естественно полученную по грантам и хозяйственным договорам зарплату использовать на публикацию научных трудов кафедры или покупку необходимого оборудования. Жалобы на низкую зарплату он всегда пресекал фразой: «Мы должны получать намного меньше, чем работаем — может быть это нам «зачтется» в будущем».

Поразительными были его трудолюбие и работоспособность! Для него не существовало таких понятий как «свободное время» или «отпуск». Своих аспирантов и студентов он учил заниматься наукой не менее 18 часов в сутки — иначе ученым не стать! Работая в университете и имея уже большие проблемы со здоровьем, Евгений Иванович ежегодно ездил в экспедиции, чтобы учить других и собирать данные для научных статей и книг. Он ежедневно занимался самообразованием, читая не менее 70 страниц научного или философского текста с выписками и комментариями из него, прослушивая радиопередачи на английском языке с анализом и заучиванием новых слов.

Евгений Иванович всегда боялся стать ученым, ограниченным только областью своей научной деятельности, с которым не о чем больше поговорить. Он сожалел, что не научился летать на самолете, но успел освоить множество других профессий — водолаза-подводника, водителя грузовых и легковых автомобилей, моториста маломерных судов. Вместе со своими студентами он совершал прыжки с парашютом. Евгений Иванович с удовольствием читал отечественную и зарубежную поэзию и прозу, слушал музыку — классическую и современную, интересовался политикой и экономикой. Для него не существовало любимых композиторов, исполнителей, писателей. Ему нравились конкретные произведения разных авторов, раскры-

вавших его мысли и чувства. Со временем его «пристрастия» менялись, отражая глубокие внутренние перемены.

Любовь к путешествиям и научные интересы заставили его объездить практически весь Советский Союз и многие страны мира. Он побывал в Индии, Чехии, Болгарии, на Кубе, в Кении, Израиле, Великобритании, Австрии, Германии, Норвегии, Финляндии. Впечатления от поездок были для него жизненно необходимы. Однако в последние годы, не имея возможности по состоянию здоровья, как прежде, много путешествовать, Евгений Иванович не огорчился. Он считал себя избавленным от лишней суеты и говорил: «Я имею уникальную возможность размышлять и общаться с выдающимися людьми — Бахом и Рахманиновым, Гончаровым и Экзюпери, Дарвиным и Коплстоном». И действительно, он глубоко изучал их произведения и спорил с ними, выписывая в свой дневник «ошибки Канта» или «интересные мысли Мамардашвили». Для него не существовало общепризнанных авторитетов, раз и навсегда устоявшихся истин. Он рассматривал все человеческое знание — науку, искусство, философию, религию в развитии, как последовательное приближение к истине.

Характерной чертой личности Евгения Ивановича было внимательное и доброжелательное отношение к людям. Он искренне радовался общению с друзьями, коллегами, аспирантами и студентами, создавая за чашкой чая непринужденную беседу о науке, о смысле жизни, о прошлом и будущем. Его слова, обаятельная улыбка, тихий голос, отражали богатый внутренний мир и стремление жить ради высших ценностей. Именно таким мы все его помним!

Научные и учебно-методические работы Е.И. Хлебосолова

1980

Хлебосолов Е.И. О мерах по охране водоплавающих птиц в низовьях Колымы // Тезисы докл. IX Всес. симп. Биол. проблем Севера, Сыктывкар. 1980. С. 215.

1983

Хлебосолов Е.И. О трофической избирательности у некоторых тундровых куликов // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 6. С. 963–965.

Хлебосолов Е.И. Некоторые аспекты послегнездовой экологии дутыша и острохвостого песочника // Биологические проблемы Севера: Тез. Докл. Магадан. 1983. Ч. 2. С. 53–54.

1984

Хлебосолов Е.И. Видовое разнообразие и адаптивная стратегия в жизни птиц тундры на примере куликов // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин. 1984. С. 181–183.

1985

Хлебосолов Е.И. Территориальное поведение и его связь с послегнездовой экологией некоторых тундровых куликов // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. № 7. С. 1024–1035.

1986

Хлебосолов Е.И. Механизмы поддержания устойчивости популяций птиц в тундровых сообществах // Тезисы докл. Всес. конф. «Адаптации организмов к экстремальным условиям». М. 1986. С. 137–138.

Хлебосолов Е.И. О возможных механизмах регуляции численности птиц в кормящихся стаях // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука. 1986. С. 10–16.

Хлебосолов Е.И. Огораживание территории как метод исследования биологии тундровых куликов в постэмбриональный период // Экспериментальные методы в изучении северных птиц и результаты их применения. Владивосток. 1986. С. 108–113.

Хлебосолов Е.И. Пищевые ресурсы тундровых куликов и особенности их поведения в репродуктивный период // Зоологический журнал. 1986. Т. 65. № 7. С. 1032–1040.

Хлебосолов Е.И. Пищевые связи и территориальные отношения тундровых куликов // Автореферат диссертации на соискание степени канд. биол. наук. М., 1986. 17 с.

Хлебосолов Е.И. Социальные механизмы регуляции размера колоний у серебристых чаек // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. Ч. 2. С. 306–308.

1988

Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Механизмы разделения пищевых ресурсов и формирование видовой структуры населения тундровых куликов // Кулики в СССР: распространение, биология и охрана. М.: Наука. 1988. С.147–153.

1989

Хлебосолов Е.И. Механизмы регуляции плотности гнездования и адаптивное значение токовой системы турухтана (*Philomachus pugnax*) // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. № 3. С. 77–88.

Хлебосолов Е.И. О переоценке роли олигохет в питании тундровых куликов // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Сыктывкар. 1989. С.90–91.

Хлебосолов Е.И. Цикличность как механизм снижения отрицательного воздействия хищников на популяцию в простых экосистемах // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Сыктывкар. 1989. С.16–18.

Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Разделение пищевых ресурсов и видовая структура населения птиц // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1986. С. 39–51.

Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука. 1989. С.39–51.

1990

Хлебосолов Е.И. Колониальность — признак вида или характеристика ниши? // Современные проблемы изучения колониального гнездования птиц. Симферополь-Мелитополь. 1990. С.49–51.

Хлебосолов Е.И. Особенности гнездования серебристой чайки (*Larus argentatus*) в Нижнеколымской тундре // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. № 1. С.74–85.

Хлебосолов Е.И. Трофические отношения и социальная организация у птиц. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 124 с.

1993

Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. № 6. С. 717–730.

Хлебосолов Е.И. Экологическая классификация и систематика птиц // Успехи современной биологии. 1993. Т.113. № 2. С. 190–197.

1994

Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение и межвидовая агрессивность птиц на примере каменок (*Oenanthe*, *Turdinae*, *Passeriformes*) // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. № 1. С. 110–121.

1995

Хлебосолов Е.И. Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. № 1. С. 75–96.

Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. Математическая модель описания кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1995. Т.115. №.1. С.97–105.

1996

Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. № 4. С. 447–462.

1997

Хлебосолов Е.И. Роль трофических факторов в формировании видовой структуры населения птиц // Автореферат диссертации на соискание уч. степени докт. биол. наук. М., 1997. 35 с.

Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в северо-западной Карелии // Зоологический журнал. 1997. Т.76. №.9. С.1066–1072.

1998

Хлебосолов Е.И. Организация экосистемного экологического мониторинга в заповедниках // Роль наземной девственной биоты в совр. условиях глобальных изменений окр. среды: биотическая регуляция окружающей среды. Петрозаводск. 1998. С. 298–302.

Лобов И.В., Хлебосолов Е.И. Видовой состав и структура сообществ птиц долины реки Золка Южная // Сб.: Природные ресурсы и экологическое образование на Северном Кавказе. Материалы межрегиональной научно-практической конф. Ставрополь, 1998. С. 91–94.

1999

Хлебосолов Е.И. Биологический вид как система // Фауна и экология животных: Сборник научных докладов Зоологического общества РГПУ / Под ред. Ананьевой С.И.; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань, 1999. С.32–37.

Хлебосолов Е.И. Современная экология и ее роль в развитии эволюционной теории // Экологическая безопасность и устойчивое развитие регионов: Тезисы докладов научно-практической конференции, 15–17 декабря 1999 года / Ряз. гос. пед. ун-т. Рязань, 1999. С.18–19.

Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999. 284 с.

Хлебосолов Е.И., Котюков Ю.В. Роль эволюционно-экологических исследований в развитии современных методов оценки состояния и охраны окружающей среды // Беловежская пуша на рубеже третьего тысячелетия: Материалы науч.-практ. конф., 22–24 дек. 1999 г., п. Каменюки, Брест. обл./ Отв. Ред. А.И.Лучков. – Минск: БГУ, 1999. С.141–142.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Кушель Ю.А., Макарова О.А. Опыт организации системного экологического мониторинга в заповеднике «Пасвик» // Беловежская пуша на рубеже третьего тысячелетия: Материалы науч.-практ. конф, 22–24 дек. 1999 г., п. Каменюки, Брест. обл./ Отв. Ред. А.И.Лучков. - Минск: БГУ, 1999. С.143–144.

2000

Хлебосолов Е.И. Программа по курсу «Биогеография». Рязанский обл. ин-т развития образования. Рязань. 2000, 12 с.

Хлебосолов Е.И. Современное естествознание: пути синтеза науки, философии и религии. Рязань, 2000. 152 с.

Кушель Ю.А, Макарова О.А., Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Геоинформационная основа организации системного экологического мониторинга в заповедниках // ГИС для устойчивого развития территорий: Труды междунар. конф., Т.2. – Апатиты, 2000. – с. 38–40.

Макарова О.А., Хлебосолова О.А., Шохина О.А., Хлебосолов Е.И. Методы экологического образования в заповедниках. Методич. пособие. Раякоски-Рязань, 2000. 53 с.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Кушель Ю.А., Макарова О.А. Методы системного экологического мониторинга. Рязань: Рязанский обл. ин-т развития образования, 2000. 70 с.

Khlebosolov E.I., Makarova O.A., Kashevarov B.N., Heikkila R. Species diversity of plants and animals in the Friendship and Pasvik Nature Reserves // Biodiversity and conservation of boreal nature. Nature Reserve Friendship 10 years anniversary symposium. Kuhmo Arts Centre, Finland. 16–19.10.2000. P. 30.

2001

Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение птиц как ключевой системный признак вида. Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Изд-во «Матбулат йорты», 2001. С. 618.

Хлебосолов Е.И. Роль поведения в экологии и эволюции животных // Фауна, экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2001. С. 100–108.

Хлебосолов Е.И., Лобов И.В., Чаброва Е.А., Чельцов Н.В. Структура экологической ниши и географическое распространение обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe*, *Turdinae*, *Passeriformes*) // Зоологический журнал. Т. 80. № 3. 2001. С. 324–330.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Структура экологической ниши растений // Фауна, экология и эволюция животных: Сборник научных трудов каф. зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань, 2001. С. 97–100.

2002

Хлебосолов Е.И. Системность как принцип устройства мира и метод научного познания // Поведение, экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ / Под ред. Н.В. Чельцова. Рязань, 2002. С. 69–79.

Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-вып. 203. С. 1019–1037.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Методы изучения структуры экологической ниши растений // Поведение, экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. Гос. Пед. Ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. 2002. С. 79–86.

Хлебосолова О.А., Макарова О.А., Хлебосолов Е.И., Кушель Ю.А. / Ряз. обл. ин-т развития образования; Гос. природный заповедник «Пасвик». Рязань, 2002. 120 с.

2003

Хлебосолов Е.И. Функциональная концепция вида в биологии // Экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань, 2003. С. 3–22.

Макарова О.А., Бианки В.В., Хлебосолов Е.И., Катаев Г.Д., Кашулин Н.А. Мурманск-Рязань: НП «Голос Губернии». 2003. 72 с.

Хлебосолов Е.И., Барановский А.В., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Лобов И.В., Чельцов Н.В. Механизмы экологической сегрегации трех совместно обитающих видов пеночек – веснички (*Phylloscopus trochilus*), теньковки (*Ph. collybita*) и трешотки (*Ph. sibilatrix*) // Русский орнитологический журнал. 2003. Экспресс-вып. 215. С. 251–267.

Хлебосолова О.А., Хлебосолов Е.И. Природоведение: учеб. для 5 кл. спец. (коррекционных) общеобразовательных учреждений VIII вида. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2003. 176 с.

Khlebosolov E.I., Khlebosolova O.A. Unidimensional hierarchical model of ecological niche in birds // Die Vogelwarte. 2003. Vol.42. P. 44–45.

2004

Хлебосолов Е.И. Лекции по теории эволюции. М.: УЦ «Перспектива», 2004. 264 с.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Концепция гильдии и ее роль в изучении механизмов формирования и функционирования сообществ // Экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. Гос. Пед. Ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. 2004. с 64–71.

Хлебосолова О.А., Макарова О.А., Хлебосолов Е.И., Кущель Ю.А. Дневник юного исследователя природы: Учеб. пособие для уч-ся шк. и кл. биолого-химического и географического профиля. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 80 с.

2005

Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение как видовая характеристика птиц // Зоологический журнал, 2005. Т.84. №.1. С. 54–62.

Хлебосолов Е.И. Роль поведения в экологии и эволюции животных // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, Экспресс-вып. 277. С. 49–55.

Барановский А.В., Лобов И.В., Темешов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Результаты учетов численности воробьиных птиц в некоторых лесных стациях национального парка «Мещерский» // Экологические и социально-гигиенические аспекты среды обитания человека. Мат. Респ. науч. конф. Рязань: Ряз. гос. пед. ун-т, 2005. С.48–50.

Хлебосолов Е.И., Макарова О.А., Поликарпова Н.В., Хлебосолова О.А. Создание ключевых участков как способ увеличения репрезентативности особо охраняемых природных территорий // Международный контактный форум по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. 4-е совещание. Сыктывкар. 2005. С. 119–121.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Роль природно-климатических факторов в формировании структуры экологической ниши и повышении видового разнообразия животных // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. гос. пед. ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань. 2005. С. 7–13.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Сравнительное изучение экологии птиц в горных экосистемах Кольского п-ова, Урала и Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты. Труды международной конференции / Под ред. Темботовой Ф.А. Нальчик: 2005. Т. 2. С. 145–147.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Загребин И.А. Организация сообществ мелких воробьиных птиц Восточной Чукотки // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14. Экспресс-вып. 301. С. 921–935.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Чемякин Р.Г., Татаринкова И.П. Гнездование малой чайки *Larus minutus* на Айновых островах Баренцева моря // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, Экспресс-вып. 299. С. 831–832.

2006

Хлебосолов Е.И. Актуальные проблемы теоретической биологии // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. гос. ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань. 2006. С. 3–21.

Макарова О.А., Бианки В.В., Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Заповедник «Пасвик». Птицы. 1998–2005 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных пар-

- ках России за 1998–2005 годы (Отв. ред. Д.М. Очагов). Выпуск 3. Ч. 1. М.: ВНИИприроды, 2006. С.297–298.
- Марочкина Е.А., Барановский А.В., Чельцов Н.В., Хлебосолов Е.И., Ананьева С.И., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. Механизмы экологической сегрегации трех совместно обитающих видов мухоловок – мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata* и малой мухоловки *Muscicapa parva* // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-вып. 323. С. 611–630.
- Хлебосолов Е.И., Марочкина Е.А., Барановский А.В., Ананьева С.И., Хлебосолова О.А., Чельцов Н.В., Лобов И.В., Бабкина Н.Г. Принципы функциональной классификации сообществ птиц // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15, Экспресс-вып. 308. С. 75–92.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Современные подходы к изучению механизмов формирования и функционирования экосистем Севера // Материалы международной конференции «Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О.И. Семенова Тян-Шанского)». Часть 2. Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2006. С. 194–196.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Зуев Н.В., Михайлов А.А. Оценка плотности гнездования гаги *Somateria mollissima* на островах Баренцева моря методом маршрутного учета // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-вып. 337. С. 1071–1074.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Макарова О.А., Поликарпова Н.В. Структура населения птиц в горных экосистемах северо-запада Кольского п-ова // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГУ // Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. гос. ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань. 2006. С. 22–30.
- Хлебосолова О.А., Ананьева С.И., Хлебосолов Е.И., Кушель Ю.А., Макарова О.А. Современные тенденции развития эколого-просветительской деятельности в заповедниках и национальных парках России // Материалы междунар. конф. «Современные экологические проблемы Севера» (к 100-летию со дня рождения О.И.Семенова-Тян-Шанского, 10–12.10.2006). Апатиты, 2006. С. 250–251.
- 2007**
- Хлебосолов Е.И. Принципы биологической систематики // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГУ // Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. гос. ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань. 2007. С. 3–36.
- Хлебосолов Е.И. Теория эволюции (Программа курса). Рязань: РГУ, 2007. 12 с.
- Unified methodology of waterfowls counts in the Pasvik-Inary Trilateral Park / ed. E.I. Khlebosolov. Ryazan, 2007. 12 p.
- Барановский А.В., Хлебосолов Е.И., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Чельцов Н.В., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. Механизмы экологической сегрегации четырех совместно обитающих видов дроздов – рябинника (*Turdus pilaris*), белобровика (*T. iliacus*) певчего (*T. philomelos*) и черного (*T. merula*) // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16, Экспресс-вып. 377. С. 1219–1230.
- Хлебосолов Е.И., Макарова О.А., Хлебосолова О.А., Поликарпова Н.В., Зацаринный И.В. Птицы Пасвика. Рязань: Голос губернии, 2007. 176 с.

- Хлебосолов Е.И., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Хлебосолова О.А. Формирование гнездовой колонии серых гусей *Anser anser* на Айновых островах Баренцева моря // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. Экспресс-вып. 347. С. 263–269.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Роль поведения в экологической сегрегации и эволюции животных // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Тов-во КМК, 2007. С. 434–435.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Эволюционирует ли поведение животных при эволюции самих животных? // IV Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Тов-во КМК, 2007. С. 479–480.
- Хлебосолова О.А., Хлебосолов Е.И., Конькова Л.П., Зуев Н.В., Поликарпова Н.В., Макарова О.А., Зацаринный И.В. Создание компьютерных баз данных для проведения мониторинговых биологических исследований // Сборник трудов каф. зоологии и методики обучения биологии РГУ / Под ред. Н.В. Чельцова. Рязань, 2007. С. 138–143.
- Khlebosolov E.I., Makarova O.A., Khlebosolova O.A., Polikarpova N.V., Zatsarinny I.V. The birds of Pasvik. Ryazan: Golos Gubernii, 2007. 176 p.
- Хлебосолов Е.И. Метафизические основания христианства. СПб.: Алетейя, 2007. 178 с.

2008

- Птицы Рязанской Мещёры / под ред Е.И. Хлебосолова. Рязань: НП «Голос губернии», 2008. 208 с.
- Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Зацаринный И.В., Зуев Н.В. Разработка единой методики учета водоплавающих птиц и результаты учетов в 2007 г. на реке Паз // Труды государственного природного заповедника «Пасвик». Вып. 1. Мониторинг биоразнообразия на территории Трехстороннего парка «Пасвик-Инари». Рязань: РИРО, 2008. С. 28–40.

2009

- Хлебосолов Е.И. Логика природы. СПб.: Алетейя, 2009. 292с. (в печати)

Актуальные проблемы теоретической биологии

Второе издание. Первая публикация в 2006 г.*

Биология как наука существует уже многие столетия, и за это время в ней накопилось большое количество экспериментальных данных и теоретических знаний. Вопрос о сущности и принципах теоретической биологии давно и широко обсуждается в биологии и смежных научных дисциплинах. Тем не менее, до сих пор не существует общей теории биологии, т. е. особой дисциплины, которая включала бы в себя некоторый особый слой понятий и принципов, позволяющих объяснить все известные биологические закономерности и предсказывать еще неизвестные. Четверть века назад В. Г. Борзенков и А. С. Северцов в работе «Теоретическая биология: размышления о предмете» (1980) подвели итог исследований в области теоретической биологии. Они предложили рассматривать теорию эволюции в качестве метатеоретического фундамента современной биологии и выделили три основных аспекта жизнедеятельности организмов, анализ отношений между которыми должен составлять единую систему понятий теоретической биологии — физико-химический, исторический и системный. Время показало, что идеи, изложенные в вышеупомянутой работе, не утратили своей актуальности и до сих пор определяют пути развития теоретической биологии. Но в последнее время в естествознании появился целый ряд принципиально новых моментов, которые заставляют нас вновь обратиться к проблеме теоретической биологии и попытаться провести анализ ее состояния на уровне современных данных.

Теория эволюции как метатеоретический фундамент современной биологии

По мнению В. Г. Борзенкова и А. С. Северцова (1980) теория эволюции органического мира в силу своей предельной общности и особенностей логического строения выполняет в биологии важ-

* Хлебосолов Е.И. Актуальные проблемы теоретической биологии // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. гос. ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань. 2006. С. 3–21.

нейшие функции метатеоретического фундамента развития всех других специальных биологических теорий. Она обосновывается, обогащается и конкретизируется в двух противоположных направлениях: по линии перевода ее основных понятий и законов на язык физики и химии и доказательства полной совместимости дарвиновской эволюции с известными физико-химическими законами и по линии органического и глубокого привития к современным эволюционным представлениям идей целостности, системности, организованности живого. Следует согласиться, что исторический подход служит наиболее общим принципом, объединяющим в себе все другие принципы и подходы теоретической биологии, в том числе казуальный и финалистский подходы.

Справедливость положения о том, что теория эволюции выполняет по отношению ко всем другим более частным теориям биологии метатеоретические функции, становится все более очевидной в результате развития представлений о единстве эволюции мира на всех уровнях организации материи и более глубокого понимания принципов организованности и системности. При этом важную роль играет то обстоятельство, что современная теория эволюции из чисто биологической постепенно превращается в общую теорию развития мира, в которой эволюция рассматривается как единый процесс развития от появления материи до возникновения органической материи, живых существ и человека. Эволюционная теория Ч. Дарвина направлена на решение сравнительно частных задач — изучение механизмов появления новых видов и повышения уровня организации живых существ. Она не касается проблем происхождения Вселенной, движущих сил ее развития, конечной цели прогрессивной эволюции и целого ряда других фундаментальных эволюционных вопросов. Дарвинизм, пройдя длительный путь развития, постепенно приближается к своему логическому завершению. Результаты исследований в разных областях биологии подтверждают все основные положения теории Дарвина и позволяют понять механизмы увеличения видового разнообразия и повышения уровня организации живых организмов на Земле.

На первых этапах развития дарвинизма преимущественное значение получило изучение генетических аспектов микроэволюции и видообразования. Это привело к появлению так называемой синтетической теории эволюции, в рамках которой проводились детальные исследования механизмов наследственной изменчивости и ее роли в появлении и развитии новых признаков. В настоящее время особенно важную роль в развитии эволюционной теории играет экология. Результаты многочисленных исследований в области

поведенческой экологии, популяционной экологии и экологии сообществ помогли лучше осознать логическую структуру эволюционной теории Дарвина и раскрыть основные причины и закономерности видообразования. Благодаря глубокому изучению механизмов регуляции численности, межвидовой и внутривидовой конкуренции, творческой роли естественного отбора, экологической сегрегации и расхождения по экологическим нишам, стало возможным понять и объяснить процесс эволюционных преобразований организмов, начиная с появления отдельных мутаций в популяции исходного вида и заканчивая формированием нового вида. Еще потребуются определенное время для того, чтобы создать современную целостную теорию видообразования, однако на принципиальном уровне основные проблемы дарвинизма уже решены, и вскоре эта теория займет свое достойное место в истории развития биологии.

Одновременно перед биологией и наукой в целом встают новые, все более сложные задачи, которые невозможно решить в рамках прежней эволюционной теории и которые вынуждают существенно пересматривать не только биологические, но и общенаучные представления о закономерностях развития неорганического и органического мира. На смену теории Дарвина приходит новая эволюционная теория, которая теперь уже не является чисто биологической, а включает анализ эволюционного развития Земли и Космоса, начиная от возникновения Вселенной и до появления в ней человека (Хлебосолов, 2004). Именно в рамках этой новой теории эволюции становится возможным решить проблему соотношения физико-химического и биологического в живых организмах, проблему организованности живого и целый ряд других актуальных вопросов, синтез которых позволит в будущем создать единую теорию биологии.

Проблема соотношения физико-химического и биологического в природе и живом организме

Проблема соотношения физико-химического и биологического в живом теле давно обсуждается в биологии. Известно, что в живых организмах физические объекты и законы входят в более высокий уровень — биологический и включаются в них на подчиненной основе. Однако ученые долго и безуспешно пытаются решить вопрос о том, каким же законам подчиняются элементы неорганической природы в биологических системах — физико-химическим или новым биологическим.

Важнейшим моментом развития научных знаний стало понимание того, что все уровни организации неорганической и органической материи представляют собой целостную систему, элементы которой

появляются, существуют и развиваются по единым законам. Поэтому изучение фундаментальных биологических законов следует проводить в неразрывной связи с законами, существующими в физике, химии и других областях естествознания. Теоретическая биология не может ограничиваться изучением только биологических закономерностей, она должна включать в себя и анализ явлений, происходящих на более низком уровне организации материи. В настоящее время становится очевидным, что тесная взаимосвязь органической и неорганической материи существует не только внутри живого тела, но и вся биосфера представляет собой единство живой и неживой материи, подчиняющееся общим законам существования и развития. При этом остается нерешенным вопрос о том, какие законы в этом общем процессе развития играют главенствующую роль — физико-химические или биологические.

Современные данные показывают, что решить эту проблему можно только в том случае, если наука откажется от представлений об имманентном характере развития мира и примет точку зрения о том, что природа появляется, существует и развивается не самостоятельно, а под действием внешней по отношению к ней живой творческой силы. Эта сила создает материальный мир, связывает все элементы природы в единую систему и определяет ее целенаправленное развитие. Эту единую систему нельзя отождествлять с суммой отдельных элементов, так как они требуют для своего возникновения внешнего по отношению к ним источника или принципа, и этот принцип должен от них отличаться и логически предшествовать им. Для создания единой теории биологии необходимо прийти к пониманию принципиального отличия материи как таковой от нематериальных сил, лежащих в основе появления и развития природы, и попытаться найти строгие научные подходы и методы их изучения.

Наиболее близко к решению этой проблемы подошла современная физика, изучающая проблему необратимости природных процессов. Два потомка теории теплоты по прямой линии — наука о превращении энергии из одной формы в другую и теория тепловых машин — совместными усилиями привели к созданию первой «неклассической» науки — термодинамики. Ни один из вкладов в сокровищницу науки, внесенных термодинамикой, не может сравниться по новизне со знаменитым вторым началом термодинамики, один из вариантов которого постулирует: энтропия замкнутой системы, т. е. системы, которая не обменивается с окружением ни энергией, ни веществом, постоянно возрастает. А это означает, что такие системы эволюционируют в сторону увеличения в них беспорядка, хаоса и дезорганизации, пока не достигнут точки термодинамичес-

кого равновесия. С появлением этого закона в физику впервые вошла «стрела времени». В термодинамике и в ее вероятностной интерпретации возникает асимметрия во времени: энтропия возрастает в направлении будущего, но не прошлого (Пригожин, Стенгерс, 1986). Чем выше энтропия системы, тем больший временной промежуток прошла система в своей эволюции. То есть в термодинамике эволюция связывается с дезорганизацией систем.

Однако в этом заключается серьезное противоречие. Во-первых, эволюция неорганической материи в истории Вселенной происходила по пути возрастания ее сложности и упорядоченности от элементарных частиц к атомам, молекулам и сложным химическим элементам. Следовательно, в прошлом «стрела времени» была направлена в противоположную сторону, и в это время происходило не повышение, а, наоборот, снижение энтропии. Это означает, что «стрела времени» может изменять свое направление на разных этапах эволюции мира. Во-вторых, в живой природе эволюция, наоборот, направлена на усложнение организации. То есть в природе существуют одновременно две противоположно направленные «стрелы времени».

Логически решить данную проблему можно лишь в том случае, если предположить, что во Вселенной существует определенная программа развития материального мира, включающая несколько последовательных стадий. В соответствии с этой программой вначале появляется и развивается неорганическая материя. Затем возникает органическая материя. В это время эволюция неорганической материи приостанавливается, начинается ее дезорганизация и распад, и за счет этого происходит повышение организации органической материи, появление все более сложных форм живых организмов и человека. Австрийский физик Э. Шредингер в своей книге «Что такое жизнь с точки зрения физики» (1972) подчеркивал, что характерная особенность биологических систем состоит в обмене энергией и веществом с внешним миром. Средство, при помощи которого организмы поддерживают себя постоянно на достаточно высоком уровне упорядоченности, состоит в непрерывном извлечении упорядоченности из окружающей их среды.

Следовательно, живые и неживые системы тесно связаны между собой и между ними нет непроходимой границы. Живые организмы поддерживают в себе высокий уровень упорядоченности за счет непрерывного извлечения упорядоченности из окружающей среды, то есть из неорганической материи. Поэтому живая природа развивается в направлении усовершенствования и усложнения новых видов растений и животных, а неживая природа «эволюционирует»

в направлении усиления беспорядка, разрушения и дезорганизации. Таким образом, на Земле происходит целенаправленный, глобальный процесс постепенного превращения неживой физической материи, в живую биологическую материю. То есть жизнь организована таким образом, что неорганическая материя подвергается непрерывному разрушению и из ее элементов формируется живое население Земли.

Отсюда можно сделать важный вывод о том, что отличие между живыми и неживыми объектами имеет весьма условный характер. Все материальные элементы Земли, начиная от атомов и молекул и заканчивая клеткой, тканями, органами и целостными организмами едины по своей природе. Все они сами по себе «неживые», и только воздействие внешней жизненной силы оживляет материю. Единое действие этой силы обуславливает единство законов, по которым происходит появление и развитие всех форм материи и которые мы лишь условно можем подразделить на физические, химические или биологические. Исходя из сказанного выше, можно заключить, что решение проблемы соотношения физико-химического и биологического в живом организме и природе в целом лежит в четком осознании принципиального отличия материи как таковой от внешней по отношению к ней нематериальной живой силы, под действием которой материя появляется, развивается и постепенно становится все более «живой». Это ведет к пониманию единства материи на всех уровнях ее организации и трансцендентности источника законов, управляющих развитием материального мира. Для дальнейшего развития биологии и науки в целом следует отказаться от поисков источника жизни в самой материи и приступить к разработке путей и методов научного познания реально существующего внешнего нематериального источника жизни и механизмов его воздействия на развитие материального мира.

Мир как органическое развивающееся целое

Главной характерной особенностью новой теории эволюции является то, что окружающий мир в ней рассматривается в качестве единого развивающегося органического целого. Идея мира как органического целого имеет давнюю историю в философии и религии. В античной философии Платон развивал идею органической целостности в положении «целое больше суммы своих частей». Посидоний выдвинул принцип «универсальной симпатии». Этот принцип, основывавшийся на начале симпатии, влечения, тяготении одних частей мира к другим, и был выражением жизни в мире как единого целого. В христианской метафизике это учение получило новое развитие, раскрыв более глубоко самую основу того, что мир есть и оста-

ется единым целым — мир, как живое целое, жив в Боге (Зеньковский, 1996). В новой философии эту мысль высказывали и убедительно обосновывали И. Ньютон, Г. Лейбниц, Ф. Шеллинг, В. Соловьев, Н. Лосский, С. Франк. Аналогичных взглядов придерживались и многие ученые XVIII–XX вв. в финалистических теологических и телеологических концепциях эволюции.

В настоящее время идея мира как органического целого получила столь серьезное подтверждение в науке, что из области отвлеченного, абстрактного знания переходит в разряд научно-обоснованной гипотезы. Свое фактическое и теоретическое обоснование данная гипотеза получает как со стороны отдельных научных дисциплин, так и из общетеоретических исследований. Данные современной науки убедительно свидетельствуют о том, что эволюция представляет собой единый процесс развития мира от возникновения материи до появления живых организмов и человека.

При анализе различных аспектов биологической эволюции неизбежно возникают вопросы, которые нельзя решить без признания того, что окружающий нас органический мир представляет собой некий огромный развивающийся организм. Почему, например, на Земле до сих пор существуют и не эволюционируют дальше «примитивные» организмы? Если бы эволюция представляла собой простое усложнение и прогрессивное изменение живой материи, то «примитивных» организмов не должно было быть на Земле. При изучении закономерностей прогрессивной эволюции постоянно возникает аналогия между живым организмом и биологическим сообществом. В процессе роста и развития организма животного или растения в нем образуются всевозможные структуры (клетки, ткани, органы), которые сильно отличаются между собой по степени сложности. Однако все они необходимы для существования живого существа и составляют основу его целостности и единства. Характер эволюционного развития органического мира позволяет предположить, что сообщества организмов и биосфера в целом также представляют собой некий живой организм более высокого иерархического ранга, а органическая эволюция есть не что иное, как рост и развитие этого большого организма Земли. Поэтому вопросы о причине, движущих силах и цели эволюции должны ставиться по отношению не к отдельным организмам, а ко всему этому вселенскому организму.

Идея мира как органического целого решительно проникает в биологическую науку. Убежденным сторонником ее был В. Н. Беклемишев (1964, 1994). Для него живой покров Земли — индивид высшего порядка. Структурными единицами его являются отдельные

организмы. По мнению Беклемишева, если в составе многоклеточного организма мы усматриваем систему иерархически соподчиненных единиц, то и он сам, взятый в целом, входит в качестве структурного элемента в биоценоз. Но и биоценозы представляют собою систему иерархически соподчиненных и связанных друг с другом сообществ. Каждое из них, взятое в целом, является структурным элементом сообщества более высокого ранга. Восходя по этой линии охватывающих друг друга сообществ, мы достигнем совокупности всех организмов на поверхности Земли, которая составляет ее живой покров. Беклемишеву живой покров Земли, или Гомерида, как он называл его, представлялся сложнейшей совокупностью живых особей разных рангов, соподчиненных друг другу. Тем самым он полагал, что весь живой покров Земли в целом также, в известном смысле слова, является живым организмом (Светлов, 1994).

Беклемишев логично обосновывал отсутствие принципиальных отличий в составе, структуре и функционировании живых организмов и биосферы в целом. Он отмечал, что мы знаем жизнь только в виде отдельных живых существ, или организмов. Но если физиологическая замкнутость этих систем по отношению к внешней среде всегда относительна, то меньше всего она является безусловной в отношении других живых существ. Чем больше мы всматриваемся, тем больше находим связей между живыми существами и, наконец, понимаем, что ни одно из них не может жить без других. Каждое живое существо построено из живых и неживых частей, и само входит как органическая часть в состав высшего целого, более сложной живой системы. Жизнь организована в планетарном масштабе. Все живые существа — части одного целого, гигантской совокупности живых существ, живого покрова Земли. Тонкой пленкой одевая поверхность планеты, он живет многие сотни миллионов лет, постепенно создавая внутри себя все более сложные формы, все более сложные взаимоотношения, переживая кризисы, обновляясь и неуклонно развиваясь (Беклемишев, 1964).

В пользу точки зрения о мире как органическом целом свидетельствуют и современные представления о многоуровневой организации жизни. Концепция структурных уровней живой материи включает представления о системности и связанной с ней органической целостности живых организмов. Выделяют несколько иерархических рядов соподчиненных систем, включающих доклеточный, клеточный, многоклеточный, организменный, популяционно-видовой, биоценотический и биосферный уровни жизни. Принцип сложной организованности жизни, несводимой к какой-либо одной форме или системе, становится одним из теоретических фундамен-

тов биологии. Данная концепция предполагает иерархию структурных уровней, в которой каждый предыдущий уровень входит в последующий, образуя единое целое, где низший уровень содержится в самом высоком. Таким образом, понятие уровней организации сливается с понятием органической целостности (Карпенков, 1997).

Важнейшей чертой этого принципа является отказ от признания организма единственно основной первичной формой организации живого и признание того, что в составе живого покрова Земли существует множество подчиненных систем, обладающих различными степенями организованности. Разработанные В. И. Вернадским, А. Тэнсли, В. И. Сукачевым и рядом других ученых представления о структурно-функциональном единстве живых существ в экосистемах способствовали развитию целостного синэкологического подхода к изучению эволюционных процессов (Завадский, 1967; Колчинский, 1983; Чернов, 1983).

Во многих современных исследованиях биосфера и экосистемы наделяются свойством программирования направлений эволюционных преобразований видов. Становится все более очевидным, что сама возможность появления и выживания новых видов есть результат биоценотической обстановки, а, в конечном счете, сдвигов в режиме функционирования биосферы в целом, действующих через обратные связи. Поэтому вполне резонно считать, что причинные цепочки эволюции направлены не столько «снизу вверх» от мутаций к популяциям и видам, сколько «сверху вниз» от биоценоза к видам и популяциям (Яблоков-Хнзарян, 1972; Камшилов, 1979; Жерихин, 1987; Назаров, 1991; Чернов, 1996). То есть более высокие по рангу биологические системы не сводятся к взаимодействию составляющих их элементов, а наоборот, сами задают структуру, свойства и функции элементов. Это неизбежно ведет к предположению о существовании более высокой по своему уровню формы жизни, предопределяющей закономерности существования и развития жизни на Земле. Не исключено, что такой формой жизни и может быть развивающийся, живой организм Земли.

Факт регуляции жизни сверху вниз от более высоких биологических систем к нижестоящим системам в настоящее время можно считать общепринятым. Но в этом заключается и определенное противоречие. Каким образом вышестоящий уровень организации жизни может регулировать особенности нижестоящей по рангу биологической системы, если развитие жизни идет от простых структур к более сложным структурам? Например, как может повлиять экосистема на формирование видовой структуры населения составляющих ее организмов, если она сама состоит из этих организмов, и до

их появления не существовала? Очевидно, это можно объяснить только наличием программы развития надорганизменных систем. Подобно тому, как любое живое существо растет и развивается по определенной программе, заложенной в его генетическом коде, также и более высокая по рангу живая система должна иметь цель и определенную программу своего развития.

В науке неоднократно предпринимались попытки объяснить причины целесообразности эволюционного развития и органической целостности живых организмов и других биологических систем. Большинство из них основывалось на идеях витализма и неовитализма. В начале прошлого века появилось большое количество так называемых «организмических» концепций органической целостности. Наиболее известные из них – концепция органического механицизма, мнемизм и гештальт-психология, холизм, концепция «эмерджентной» эволюции, органический индетерминизм, концепция интегративных уровней. В этих концепциях находили свое выражение такие специфические черты живой природы, как иерархическая организация, целостность, направленное новообразование в процессе эволюции и т. д. (Кремянский, 1969).

Большинство этих концепций находилось под сильным влиянием различных философских идей и откровенно религиозных концепций, поэтому в то время они не породили ни одной сколько-нибудь плодотворной научно-исследовательской программы и были холодно встречены практически работающими биологами. Впоследствии наиболее влиятельным в биологии оказалось движение, которое в центр своих поисков поставило понятие «системной организованности живого». В центре внимания системных исследований стоит вопрос о соотношении целого и частей и о механизмах синтеза частей в единое органическое целое. Можно констатировать, что для многих биологов идея теоретической биологии сейчас в наибольшей степени ассоциируется с идеей «системности» живого, с созданием общей теории биологических систем (Берталанфи, 1969; Борзенков, Северцов, 1980; Кремянский, 1980).

Системность как принцип устройства мира

Весь окружающий нас мир, его предметы, явления и процессы являются совокупностью самых разнообразных по конкретной природе и уровню организации систем. Каждая система в этом мире взаимодействует с другими системами, поэтому системные исследования становятся доминирующими в науке. Системный подход в корне подрывает прежние представления о мире, когда природа рассматривалась как простая совокупность различных процессов

и явлений, а не тесно взаимосвязанных и взаимодействующих систем, различных по уровню своей организации и по сложности (Рузавин, 1997).

Вопрос о соотношении единичного и всеобщего, части и целого в объектах материального мира представляет собой одну из антиномий разума, которая до сих пор с трудом поддается пониманию. Имеются существенные трудности в поисках объединяющего начала и в объяснении механизмов соединения отдельных частей в целостную систему. Кроме того, остро стоит вопрос о первичности целого и части. В истории философии этот вопрос решался неоднозначно в зависимости от мировоззрения того или иного мыслителя. В материализме преобладает точка зрения о том, что части предшествуют целому, целое есть лишь некая сумма частей, оно причинно обусловлено частями и познается через знание частей. С позиций идеализма, наоборот, целое предшествует частям, оно больше суммы частей, является причиной их появления и существования, и части как продукт расчленения целого могут познаваться лишь на основе знания о целом (Блауберг, Юдин, 1973).

Исходя из эмпирической очевидности, кажется, что вначале должны быть части, элементы будущего единства, а потом их объединение во всеобщность. Отсутствие целого можно легко предположить, а отсутствие частей, первоэлементов, предположить трудно. Так, например, кирпич есть, а здания еще нет. Это очевидно и бесспорно. Попробуем перевернуть это выражение: здание уже есть, а кирпича еще нет. Такое предположение выглядит нелепым. Но если мы будем обращать внимание не на внешне кажущееся соотношение части и целого, а на суть самого всеобщего, то придем к логическому выводу о первичности целого, поскольку части не изначальны и самобытны, а зависимы от целого, являются его производными. Они не самостоятельные предметы, а элементы некоей более сложной материальной системы. В предыдущем примере кирпич делает кирпичом, строительным материалом именно будущее здание, его проект, замысел. Целого еще нет, а часть уже есть, правда, не уложенная еще в стены, но ни к чему другому не приспособленная, никаких других функций и другого бытия не имеющая. Кирпич и другие строительные материалы и детали делаются под проект будущего здания, то есть часть функционально задается целым (Чомаев, 2003).

Отсюда следует, что основа целостности содержится не в самих материальных вещах, а в их функциональных свойствах и в их идее, возникающей в уме человека. Поэтому решить правильно проблему соотношения части и целого возможно лишь при условии признания объективного существования и тесного взаимодействия идеаль-

ного и материального планов бытия. Идею следует понимать не как абстрактное понятие, а как действительную причину целостного бытия вещественного мира. Каждый предмет имеет определенный смысл, заключающийся в его функциональном назначении. Создать совершенно бессмысленную вещь принципиально невозможно. Даже если поставить себе цель изобрести ненужный, лишенный всякого смысла предмет, то и в этом случае в основе его будет лежать идея создания бессмысленной вещи.

Анализ свойств материальных предметов не позволяет обнаружить ничего такого, что характеризовало бы их как целое. Все они состоят из отдельных частей и являются агрегатами, способными выполнять определенные функции в окружающем мире. Эти вещи, сохраняя свое разрозненное и единичное существование, объединяются в единство лишь некими внешними связями. Истинно всеобщим является их идеальное понятие, которое наблюдается в единичных эмпирических явлениях, но полагается вне их, а как бы помещается по другую сторону от них в виде абстрактного рассудочного тождества (Ильин, 1994). Понятие не входит в единичные вещи и не содержится в них, а является внешним по отношению к ним образом.

Все созданные человеком предметы являются результатом воплощения человеческой мысли. Возьмем, к примеру, автомобиль. Этим словом обозначается набор деталей, собранных воедино таким образом, чтобы с помощью данного устройства можно было перевозить людей или грузы. Но существует ли реально автомобиль, как некий целостный материальный объект? Очевидно, нет. Можно прикоснуться к любой части автомобиля, сесть на сидение, взяться за руль, но автомобиль как целое с помощью наших органов чувств обнаружить не удастся. Это идеальное понятие. Части, из которых состоит автомобиль, например, двигатель, карбюратор, колеса и прочее, сами являются отдельными материальными объектами, состоящими из более мелких частей. А эти части, в свою очередь, тоже самостоятельные материальные объекты. Для каждой из них справедливо утверждение об идеальной природе их целостного начала. Отсюда становится понятным, что в основе автомобиля как некоего целого лежит идеальная конструкция, в которой идеи низкого иерархического уровня соединяются в идеи более высокого иерархического уровня, образуя целостную систему соподчиненных идей.

Начало целостности заключается не в материальном объекте, в данном случае в автомобиле, а в идее создания автомобиля. Она возникает и существует в сознании человека (или вторично в чертежах и технических данных) и реализуется в процессе производства автомобиля как материального объекта. Идея создания автомобиля,

в свою очередь, обусловлена его функциональным назначением — перевозить людей и грузы. Необходимость выполнения этой функции вызывает появление в голове человека представления о том, какие части и в каком порядке должны быть соединены друг с другом для того, чтобы автомобиль мог эффективно выполнять свою функцию. Воплощение этой «общей» идеи и приводит к появлению «единого» материального объекта — автомобиля.

Идеальная природа всеобщего позволяет понять, каким образом можно посредством разума создать и соединить между собой элементы, сочетание свойств которых приводило бы к появлению совершенно нового свойства материального объекта как целостной системы. Именно идея обуславливает относительную целостность материального объекта при множественности составляющих его частей. Поэтому системой в строгом смысле этого слова нельзя называть материальный объект сам по себе. Понятие системы шире понятия материального объекта. Помимо него в систему входит идея материального объекта, как нечто вполне реальное, не улавливаемое нашими органами чувств, но познаваемое нашим разумом, и творческая сила, его создающая. При этом необходимой причиной и условием существования системы является творческая деятельность разумной личности, задумавшей и воплотившей свой замысел, в данном случае человека.

Таким образом, для того чтобы понять причину целостности материальных объектов и механизмы синтетического перехода свойств частей в свойства целого, необходимо иметь в виду, что в структуру системы входят различные по своей природе факторы: функция, идея, сила, материя. Кроме того, любая система возникает в результате творческой деятельности разумной личности, которая определяет необходимость появления материального объекта, составляет идею объекта и создает ее материальный аналог. В конечном итоге именно в творческой деятельности разумной личности заключена причина целостности материальной системы и «загадочный» синтез свойств элементов целого в новое свойство самого целого как системы.

Вышесказанное верно не только для искусственных, но и для естественных материальных систем, для всего эмпирического мира в целом. Можно предположить, что в отношении природных объектов действуют те же механизмы формирования целостных систем, что и для предметов, созданных человеком. Во всей природе виден смысл, порядок, закономерность, и в каждой природной материальной системе ее элементы подбираются и соединяются вместе таким образом, чтобы она могла выполнять характерную для нее функцию

в вышестоящей системе. Все это дает возможность предполагать, что окружающий нас мир строится на основании замысла или всеобъемлющей идеи, в соответствии с которой материальный мир возникает и развивается до тех пор, пока не достигнет соответствия идеальному замыслу о нем.

Для создания системы помимо идеального замысла необходимо наличие силы, с помощью которой эта идея воплощается в конкретный материальный объект. Человек создает вещи своим трудом. Но в природе мы тоже видим непрерывное движение, созидание и разрушение, рост и развитие. Значит, должна существовать внешняя по отношению к природе сила, способная вызывать движение материи, поддерживать функциональную и структурную целостность природных систем, обуславливать и направлять их развитие.

Антропный принцип

Успехи космологии, физики, биологии и других наук двадцатого столетия, а также обращение науки к представлениям о наличии творческой конечной причины, цели, заданной программы развития мира наиболее ярко выразилось в появлении антропного принципа. Согласно этому принципу, Вселенная должна быть такой, чтобы в ней на определенной стадии эволюции смог появиться наблюдатель.

В рамках космологии была осмыслена эволюция физической Вселенной, которая поставила ученых перед необходимостью признать факт «начала» этой эволюции, дав ему удовлетворительное физическое объяснение. Это подталкивает исследователей искать такую «формулу» эволюции, которая учитывала бы буквально все, в том числе жизнь и существование человека. В современной науке, как и в античной платоновской космологии, появляется задача соотносить начало Космоса, его свойства и свойства человека. Успехи космологии и других наук породили в среде ученых надежду построить единую теорию всего. Обобщения механики, электродинамики и гравитации, сделанные Эйнштейном, дали сильный толчок к поиску такого рода теорий.

Попытки определить место жизни в развивающейся Вселенной сталкиваются с двумя обстоятельствами, требующими если не объяснения, то, по крайней мере, регистрации их как проблем, решение которых надлежит найти в будущем. Речь идет об определении ближайшей точки, в которую толкает мир направленное развитие, и о феномене «тонкой подстройки» Вселенной. Поняв первую из этих проблем, можно будет установить роль жизни в происходящем движении, ее предназначение. Поскольку направленность развития есть данность, изначально присущая материи, то появление в ходе

этого процесса жизни и разума должно имеет какой-то смысл, предназначение (Павленко, 1997).

Что же касается «тонкой подстройки» Вселенной, то она тоже в определенной степени связана с направленным развитием и заслуживает особого внимания. Все началось с вопроса: почему так называемые физические постоянные, например, безразмерные константы четырех фундаментальных взаимодействий, размерные константы типа гравитационной постоянной, постоянной Планка, заряда электрона, массы электрона и протона, скорости света, имеют такие, а не какие-нибудь иные значения. И что случилось бы с миром, если бы эти значения оказались другими?

Имеются очень узкие «рамки» в выборе подходящих значений физических постоянных, допускающие существование знакомой нам Вселенной. Природа с очень высокой степенью точности «подогнала» большое число представляющихся нам независимых параметров, а выход за пределы «рамок» закрывает возможность протекания в системе процессов нарастания сложности и упорядоченности вещества.

Например, увеличение постоянной Планка более чем на 15% лишает протон возможности объединяться с нейтроном, что делает невозможным протекание ядерного синтеза. Небольшая асимметрия между веществом и антивеществом позволила на ранней стадии образоваться барионной Вселенной, без чего она выродилась бы в фотонно-лептонную пустыню. Неустойчивость нуклонов с атомными числами 5 и 8 прервала первичный ядерный синтез на стадии образования ядер гелия, благодаря чему смогла возникнуть водородно-гелиевая Вселенная. Наличие у ядра углерода C^{12} возбужденного уровня с энергией, почти точно равной суммарной энергии трех ядер гелия, открыло возможность для протекания звездного ядерного синтеза, в ходе которого образовались все элементы таблицы Менделеева. Расположение энергетических уровней у ядра кислорода оказался таким, что не позволяет в процессах ядерного синтеза превратиться всем ядрам углерода в кислород, а ведь углерод — это основа органической химии и, следовательно, жизни.

Таким образом, наука столкнулась с большой группой фактов, раздельное рассмотрение которых создает впечатление о необъяснимых случайных совпадениях, граничащих с чудом. Вероятность каждого подобного совпадения очень мала, а уж их совместное существование и вовсе невероятно. Под таким углом зрения сам факт существования направленно развивающейся Вселенной предстает как маловероятный. Но ведь никто не заставляет нас считать подобные факты случайными совпадениями. Вполне обоснованной пред-

ставляется постановка вопроса о существовании пока непознанных закономерностей, способных организовать Вселенную определенным образом.

У наблюдателя неизбежно возникает вопрос: случайна ли обнаруженная им «тонкая подстройка» Вселенной или она предопределена каким-то глобальным процессом организации? За подобным вопросом скрывается серьезный подтекст. Признание «тонкой подстройки» закономерным природным явлением приводит к заключению, что с самого начала во Вселенной потенциально заложено появление «наблюдателя» на определенном этапе ее развития. Такие выводы равносильны признанию существования у природы определенных целей. Если «тонкая подстройка» изначально заложена во Вселенной, то линия ее последующего развития в основном предопределена, а появление наблюдателя на соответствующем этапе неизбежно. Из этого следует, что в родившейся Вселенной потенциально было заложено ее будущее, а процесс развития приобретает целенаправленный характер. Появление жизни и разума не только заранее «запланировано», но и имеет определенное предназначение, которое проявит себя в последующем процессе развития. В содержании антропного принципа присутствуют не только физические или обобщенно-научные концептуальные моменты. В нем заключается и некоторая метафизическая позиция. В своей объективной основе он вводит в науку замысел и цель и предполагает определенный взгляд на Вселенную как единое развивающееся целое (Павленко, 1997).

Заключение

Рассмотренные выше данные свидетельствуют о том, что биология и наука в целом стоят на пороге глобальной научной революции, основной смысл которой состоит в признании дуализма материальной и духовной природы окружающей действительности. Анализ проблем соотношения физико-химического и биологического уровней организации материи, органической целостности мира, закономерностей его прогрессивного развития отчетливо показывает, что их решение возможно только в рамках представлений о том, что материальный мир появляется и развивается не автономно, а под действием внешней по отношению к нему живой и разумной духовной сущности.

Единство физико-химических и биологических законов и уровней организации материи можно понять и объяснить, только на основе признания существования некоего принципа, который не принадлежит самой материи, а является внешним по отношению к ней фактором. Сущность жизни не сводится ни к элементарным физи-

ко-химическим взаимодействиям, ни к их сочетаниям, а материя — это лишь элементарные частицы вещества. Поэтому в живых телах кроме материи должен присутствовать некий нематериальный жизненный импульс, обуславливающий тесную взаимосвязь и взаимодействие различных элементов и систем организма в процессе его жизнедеятельности.

Взаимодействием духовной и материальной субстанции можно объяснить и существование целостных материальных систем, состоящих из множества частей и выполняющих определенные функции в окружающем мире. Органическая целостность любой материальной, в том числе биологической, системы не может возникнуть только исходя из свойств составляющих ее элементов. Внутри системы отсутствует принцип целостности, который обуславливал бы интеграцию частей в единый организм и делал бы целое больше суммы своих частей. Как было показано выше, этот принцип заключается во внешних по отношению к материальным системам факторах — функции, творческой идее, силе.

Без признания дуализма духовной и материальной природы нельзя также решить вопрос о путях эволюционного развития целостных живых систем и появления качественно нового в ходе прогрессивной эволюции при переходах от одного уровня организованности к другому, более высокому. Материя не может вызывать свое собственное изменение и появление новых форм. Выводить причину развития и возникновения новых качеств из имманентных свойств самой материи равносильно признанию чуда. В отношении органической эволюции совершенно неприменимы положения о саморазвитии материи. Для процесса развития необходима экзогенная детерминация. Главные причины развития заключены не в самом эволюционирующем объекте или системе, рассматриваемых в их непосредственном внутреннем содержании, а во внешних для них действующих причинах и условиях. Прогрессивную эволюцию можно объяснить только наличием определенной цели развития материального мира и постоянным направляющим действием живой творческой силы, которая создает качественно новые формы до тех пор, пока мир не достигнет конечной цели своего эволюционного развития.

В философской традиции идея принципиального отличия материальной и духовной природы играет важную роль в объяснении причин и механизмов происхождения Вселенной. Платон говорил о реальном существовании мира идей, который служит прообразом всех материальных вещей и их свойств. Аристотель отчетливо признавал тот факт, что материя сама по себе без постороннего влияния не

может существовать и иметь каких-либо специфических качеств. Для появления и развития разных видов материи необходимы идеальные формы. А поскольку форма есть сущность, начало и цель, и поскольку ей подчиняется пассивная вещественность материи, то форма уже не есть внутреннее свойство самой материи. Декарт с особенной силой подчеркивал дуализм идеальной и материальной природы и сравнивал все материальные объекты, в том числе и живые организмы, с машинами, свойства и качества которых обусловлены деятельностью идеального духовного начала.

В науке аналогичных взглядов придерживались многие представители витализма и «организмического» подхода к проблеме целостности организма и уровней организации живого. Например, Ганс Дриш объявлял органическую форму активной, а материальную субстанцию – пассивной. Иоганн Рейнке широко использовал аналогию между организмом и машиной и пытался доказать, что машины по существу подобны живым телам, что они тоже «организмы». По его мнению, природа машины, как и живого организма, не вытекает из природы атомов и молекул металлов и прочих материалов, машина – тоже органичное целое, свойства и качественная специфика которого несводимы к свойствам простых агрегатов его элементов, взятых порознь. Но машина создается не самостоятельно, а посторонним для вещества машины вмешательством человека, управляющего затем всей ее деятельностью. Отсюда Рейнке делал вывод о том, что и живому организму его целостность должна придаваться вмешательством, исходящим извне, а не из самой материи. Такой подход предполагает понимание живого организма как механической системы, лишенной активности, и только реагирующей на внешние стимулы. Вследствие этого фактор, превращающий такую систему в живое целое, должен быть посторонним для организма и находиться за его пределами (Кремянский, 1969).

Возможно, эти утверждения звучат слишком категорично и несколько упрощают реальную ситуацию, но с учетом последних данных науки их следует признать по существу правильными. Понятие машины, или системы, как принято говорить сейчас, может быть полезным для анализа отношений органической целостности и процесса прогрессивного развития. Результаты современных научных исследований заставляют принять положение о дуализме материальной и духовной природы и определяющем влиянии духовного фактора на появление, существование и развитие материальных, в том числе биологических систем в качестве мировоззренческого принципа, рабочей гипотезы или эмпирического обобщения. Такой подход служит хорошей методологической основой для разработки

научных методов изучения духовной субстанции, механизмов ее воздействия на материальные объекты, более глубокого познания природы самой материи, ее специфических свойств и различных форм взаимодействия материальных объектов в сложных развивающихся системах.

Признание дуализма духовной и материальной природы неизбежно ведет к необходимости признания Божественного творения мира. Однако это не мешает научному познанию духовной природы. Поскольку духовная субстанция, по-видимому, реально существует и оказывает непосредственное влияние на материальную природу, познание ее свойств возможно с помощью строгих научных методов через изучение свойств материальных объектов и их систем. Фактически наука всегда этим занималась. Но на начальных этапах ее развития, когда в центре внимания исследователей находились отдельные объекты и их количественные и качественные характеристики, не было необходимости четко различать инертную по своей природе материю и активное духовное начало, которое действует извне и формирует специфические свойства материальных предметов. Лишь в настоящее время при создании целостной теории эволюции мира возникает насущная потребность в более четком разделении окружающей действительности на материальную субстанцию и духовную сущность, действие которой задает характерные черты материального мира, определяет его прогрессивное развитие, обуславливает его органическую целостность и единство всех уровней организации, делает его живым и разумным.

Литература

- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22-38.
- Беклемишев В. Н. Методология систематики. М.: KMK Scientific Press Ltd, 1994. 250 с.
- Бергаланфи Л. Общая теория систем – обзор проблем и результатов // Системные исследования. М.: Прогресс, 1969. С. 41–50.
- Блауберг И. В., Юдин Э. Г. Становление и сущность системного подхода. М.: Наука, 1973. 270 с.
- Борзенков В. Г., Северцов А. С. Теоретическая биология: размышления о предмете. М.: Знание, 1980. 64 с.
- Жерихин В. В. Биоэкологическая регуляция эволюции // Палеонтологический журнал. 1987. №. 1. С. 3-12.
- Завадский К. М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование // Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. С. 145–295.
- Зеньковский В. В. Основы христианской философии. М: Канон, 1996. 560 с.
- Ильин И. А. Философия Гегеля как учение о конкретности Бога и человека. В 2-х томах. СПб.: Наука, 1994. 542 с.

- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Карпенков С. Х. Концепции современного естествознания. М.: Культура и спорт. ЮНИТИ, 1997. 520 с.
- Колчинский Э. И. Эволюция биосферы // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 479-512.
- Кремянский В. И. Структурные уровни живой материи. М.: Наука, 1969. 295 с.
- Кремянский В. И. Информация и системный подход в биологии. М.: Знание, 1980. 64 с.
- Назаров В. И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Павленко А. Н. Антропный принцип: истоки и следствия в европейской научной рациональности // Философско-религиозные истоки науки. М.: Мартис, 1997. С. 178–218.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М.: Прогресс, 1986. 431 с.
- Рузавин Г. И. Концепции современного естествознания. М.: Культура и спорт. ЮНИТИ, 1997. 287 с.
- Светлов П. Г. Памяти Владимира Николаевича Беклемишева (1890-1962) // Беклемишев В. Н. Методология систематики. М.: KMK Scientific Press Ltd, 1994. С. 6–16. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1963. Т. 44. Вып. 2.
- Хлебосолов Е. И. Лекции по теории эволюции. М.: УЦ Перспектива, 2004. 264 с.
- Чернов Ю. И. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 464–479.
- Чернов Ю. И. Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277–292.
- Чомаев К. И. Антиномия части и целого. Черкесск: Изд-во МГСУ, 2003. 211 с.
- Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М.: Атомиздат, 1972. 88 с.
- Яблоков-Хнзарян С. М. Экосистема и эволюция // Журнал общей биологии, 1972. Т. 33. № 6. С. 725–732.

Биологический вид как система

Второе издание. Первая публикация в 1999 г.*

Современный этап изучения вида характеризуется накоплением фактов, описывающих структуру вида с позиций данных морфологии, физиологии, генетики, биохимии, палеонтологии, экологии и других наук. Отражением этого служит многообразие критериев или основных признаков, с помощью которых определяют вид в ботанике и зоологии. Оформилось несколько концепций и критериев, с помощью которых определяются сущность, границы, объем и содержание понятия вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Mayr, 1982; Северцов, 1987). Несмотря на большое количество данных и теоретических обобщений, накопленных в различных областях биологии, проблема вида и видообразования остается далеко нерешенной. До сих пор неясен вопрос о реальности видов и других таксономических подразделений организмов, не найдены критерии, с помощью которых можно было бы четко и однозначно определять статус вида, а также степень выраженности разрывов в признаках, используемых для выделения разных видов. Это стимулирует поиск новых подходов к познанию сущности и природы вида.

В настоящее время считается малоперспективным поиск каких-либо абсолютных критериев вида и принято описывать вид как систему морфологических, генетических, экологических и других признаков. Однако, как отмечал К.М.Завадский (1968), характеристика сущности вида требует выделения среди этих признаков самых важных, наиболее глубоко определяющих его специфичность и позволяющих понять его особое положение среди других образований живой природы. Многие современные биологи отчетливо осознают, что вопрос о специфичности видовых признаков — один из ключевых в проблеме вида. Сущность вида — это свойство, наличие которого дает нам основание признать его именно видом, то есть сущность вида заключается в его «видовости», в тех признаках, которые

* Хлебосолов Е.И. Биологический вид как система // Фауна и экология животных: Сборник научных докладов зоологического общества РГПУ / Под ред. Ананьевой С.И.; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань, 1999. С.32–37.

отличают вид от невидов (Поздняков, 1994). Специфичность вида в свою очередь тесно связана со свойствами дискретности, интегрированности и целостности вида. Для того, чтобы ответить на вопрос, что такое вид, необходимо понять в чем состоит специфичность вида, чем определяется его дискретность и целостность, а также определить факторы, стабилизирующие и интегрирующие вид (Комаров, 1940; Гиляров, 1954; Скворцов, 1967; Завадский, 1968; Гриценко и др., 1983). Среди многообразных признаков вида очень трудно выбрать те из них, которые однозначно выделяли бы данный вид среди всех других видов живых организмов. Один из путей решения этой проблемы состоит в том, чтобы рассматривать вид как систему и попытаться определить свойства или признаки вида, которые характеризуют не отдельные его стороны, а как нечто единое целое.

Попытки применения системного подхода к изучению структуры вида неоднократно предпринимались в биологии. Н.И.Вавилов (1967) предложил и обосновал понятие вида как развивающейся, динамичной системы, включающей комплекс полиморфных форм, изменяющихся в пространстве и времени. В строгом смысле ранние представления биологов о виде были не системными, а комплексными, так как в них главное внимание обращалось не на свойства вида как специфического целого, а лишь на сложность внутренней структуры вида и на наличие определенных связей между признаками вида. Для того, чтобы в действительности понять вид как систему, причем именно как систему специфическую, отличную от любых других видов, необходимо выяснить, каким образом многообразные признаки вида организуются в единую, целостную структуру, характеризующуюся определенностью по отношению к окружающей среде и другим видам.

Системный подход к проблеме вида должен строиться на известном научно-философском положении о том, что свойство целого есть нечто большее, чем простая сумма свойств его частей. То есть, отдельные признаки вида, являясь элементами вида как системы, в результате синтеза свойств образуют совершенно новое свойство этой более высокой по иерархическому уровню системы — вида. Трудность применения такого подхода заключается в том, что в теории системности пока не обнаружены механизмы такого синтетического перехода свойств частей в свойство целого (Хайлов, 1970; Блауберг, Юдин, 1973; Шмальгаузен, 1982). Проблема соотношения части и целого долгое время сдерживала развитие системных представлений о виде. Новые перспективы в этом направлении открывают представления об иерархическом характере связи между различными экологическими факторами, влияющими на поведение, образ

жизни и формообразование организмов. Разработанные нами представления о ведущей роли кормового поведения в разделении ресурсов, расхождении по экологическим нишам и видовой дифференциации птиц (Хлебосолов, 1993, 1996, 1997), позволяют наметить пути исследования системных свойств вида и предложить концепцию биологического вида как системы.

Рассмотрим вначале общие основания данной концепции. Система представляет собой некоторое целое, состоящее из отдельных взаимосвязанных частей или элементов. Для понимания механизма интеграции свойств элементов системы и перехода их в качественно новое свойство самой системы необходимо принять положение о том, что система не является вполне реальным объектом. Можно допустить реальность частей целого, но само целое является идеальным понятием, в рамках которого и объединяются составляющие его части. Возьмем, к примеру, ручку, которой написана данная статья. То, что мы называем ручкой, состоит из стержня, корпуса, колпачка и других элементов. Можно прикоснуться к отдельным частям ручки, но потрогать саму ручку как таковую нельзя. Понятие ручки, как целостной системы, состоящей из вышеуказанных элементов, существует лишь в нашем сознании. Вместе с тем, идея ручки является причиной и условием ее реального существования. Необходимость письма обуславливает появление идеи ручки, в соответствие с которой в единую систему соединяются в определенном порядке и соотношении различные элементы, обеспечивающие эффективное выполнение задачи письма. Своеобразным реальным выражением идеальной сущности ручки является, с одной стороны, ее функциональное значение, а с другой стороны, те элементы или части, из которых она состоит. Таким образом, функция того или иного целого, или системы определяет идею этого целого, а последняя обуславливает характер взаимосвязи составляющих его частей, или элементов. Свойства элементов целого в соответствие с идеей сочетаются так, чтобы создать новое интегральное свойство этого целого, отвечающее его функциональному назначению.

Исходя из этих общих положений, следует определять сущность биологического вида и проводить анализ различий между видами, не на основе отдельных признаков и свойств вида, а с позиций функциональной роли и идеи вида как целого. На основании этого, затем нетрудно понять все остальные, более частные признаки вида и их взаимосвязь.

В чем же состоит функциональное значение и, соответственно, специфическая идея биологического вида? По мнению большинства исследователей, положение и функция того или иного вида в приро-

де определяются его экологической нишей. Но каким образом происходит взаимодействие организмов со средой обитания и выполнение специфической функции вида? Очевидно за счет особенностей поведения. Поведение является важным каналом межорганизменных и межвидовых взаимодействий и связующим звеном между животным и окружающей средой (Хайнд, 1975; Тинберген, 1978; Панов, 1978, 1983). Анализ различных показателей экологической ниши видов показывает, что трофические факторы играют первостепенное значение в видовой дифференциации организмов, поэтому очевидно, что функциональное значение и идея того или иного вида определяется прежде всего способом использования им пищевых ресурсов, или кормовым поведением. Поведение в интегрированной форме отражает специфичность отношения организмов того или иного вида к различным факторам внешней среды, несет в себе информацию о пищевых, стациальных и других предпочтениях вида, поэтому может всесторонне характеризовать положение вида в системе биоценотических связей. С другой стороны, поведение определяет формирование морфологических, физиологических и других признаков вида. Тем самым с помощью поведения достигается соответствие внешних и внутренних признаков организмов характеру их ниши. Благодаря такой особой роли посредника между организмом и средой обитания, поведение служит одним из наиболее универсальных способов видовой дифференциации животных (Cody, 1973; Hespeneheide, 1975; Eckhardt, 1979; Хлебосолов, 1996, 1997; Чернов, Хлебосолов, в печ.).

Поведение того или иного вида определяет его идеальное содержание, и служит основанием для объединения многообразных признаков вида в единую целостную систему. Поэтому кормовое поведение, или способ использования ресурсов определяет центральную идею вида, и по своему иерархическому статусу выше всех прочих, более частных признаков вида. На основе этого идеального интегрального признака формируются все остальные признаки вида. В реальности этот идеальный признак проявляется в выборе тактики и стратегии кормежки, использовании определенной пищи, обитании в характерной среде, формировании своеобразных морфологических, физиологических и других признаков. Все эти признаки соединяются воедино и отражаются в специфическом акте поведения организма, направленного на поиск и добычу пищи. Особенно этого поведения определяют сущность вида и его принципиальное отличие от всех других видов.

Таким образом, представления об идеальном содержании понятия вид, которое выражается реально, с одной стороны, в выполнении

видом определенной функции в природных сообществах, а с другой стороны, в формировании многообразных частных признаков вида, обеспечивающих успешное выполнение этой специфической функции, позволяет плодотворно использовать системный подход к проблеме вида и перейти от малоперспективных поисков универсальных критериев среди частных признаков вида к изучению интегральных системных признаков, которые выражают целостную сущность вида и позволяют находить однозначные различия между видами как системными единицами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, грант № 98-04-48282.

Литература

- Блауберг И.В. 1973. Становление и сущность системного подхода. М.: Наука. 270 с.
- Вавилов Н.И. 1967 (1930). Линнеевский вид как система// Избранные произведения (в двух томах). Л.: Наука. С.62–87.
- Гиляров М.С. 1954. Вид, популяция и биоценоз// Зоологический журнал. Т.33. Вып. 4. сс.769–778.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. 1983. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ. 192 с.
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л.: Наука. 396 с.
- Комаров В.А. 1940. Учение о виде у растений. М., Л.: Изд-во АН СССР. 212 с.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306с.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и эволюционная структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Поздняков А.А. 1994. Об индивидуальной природе видов// Журнал общей биологии. Т.55. № 4–5. сс.389–397.
- Северцов А.С. 1987. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ. 320с.
- Скворцов А.К. 1967. Становление современного понимания вида// Совещание по объему вида и внутривидовой систематики. Л.: Наука. сс.16–18.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Тинберген Н. 1978. Поведение животных. М.: Мир. 191 с.
- Хайлов К.М. 1970. Системы и систематизация в биологии// Проблемы методологии системных исследований. М.: Мысль.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.
- Хлебосолов Е.И. 1993. Стереотип кормового поведения птиц// Успехи Современной Биологии. Т.113. Вып.6. сс.717–730.
- Хлебосолов Е.И. 1996. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц// Успехи Современной Биологии. Т.116. Вып. 4. сс.447–462.
- Хлебосолов Е.И. 1997. Роль трофических факторов в формировании видовой структуры населения птиц. Автореферат диссертации на соискание уч. степени докт. биол. наук. Москва. 35с.

- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. 1999. Экологическая ниша и видообразование у птиц// Зоол.журн., в печ.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 383 с.
- Cody M.L. 1973. Parallel evolution and bird niches// *Ecological Studies*. Vol.7. pp.307–338.
- Eckhardt R.C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains// *Ecological Monographs*. Vol.49. pp.129–149.
- Hespenheide H.A. 1975. Prey characteristics and predator niche width// *Ecology and evolution of communities*. (M.L.Cody and J.M.Diamond, eds.). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. pp.150–180.
- Mayr E. 1982. *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. 974 p.



Функциональная концепция вида в биологии

Второе издание. Первая публикация в 2003 г.*

В эволюционной теории одним из главных является вопрос о сущности понятия вид и механизмах видообразования. Несмотря на то, что наукой накоплено большое количество данных, с разных сторон характеризующих вид, вопрос о природе и свойствах вида еще далеко не решен. Представители школ традиционной систематики, палеонтологии, морфологии, экологии, исследователи генетики популяций, молекулярной биологии по-разному подходят к решению коренных вопросов структуры вида, микроэволюции и видообразования.

Животные и растительные организмы обладают многими признаками, которые могут широко перекрываться у разных видов. Это мешает обнаружить границы между видами, выявить их дискретность и целостность и ставит вопрос о реальности существования видов в природе. Долгое время в биологии велись поиски универсальных показателей, с помощью которых можно было бы охарактеризовать вид как единое целое и однозначно отличать виды тех или иных организмов друг от друга. До сих пор этого сделать не удавалось. Поэтому поиск абсолютных критериев вида стали считать малоперспективным, и вид продолжают описывать как комплекс морфологических, генетических, экологических и других признаков.

В последнее время в результате детальных исследований поведения и экологии животных были получены данные о том, каким образом многообразные признаки организмов того или иного вида организуются в единую, целостную систему, характеризующуюся определенностью по отношению к окружающей среде и другим видам. В данной работе приводится анализ этологических и экологических исследований, направленных на изучение целостных свойств биологического вида и их роли в развитии современных представлений о сущности вида и механизмах видообразования у животных.

* Хлебосолов Е.И. Функциональная концепция вида в биологии // Экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань, 2003. С. 3–22.

Проблема целостности вида

Стержнем развития современного понимания вида стало постепенное расширение и углубление представлений о его свойствах и структуре. Вначале вид был понят как феномен морфолого-физиологический, то есть как определенный тип структуры и функции; затем как феномен эколого-географический, то есть как некоторое целостное природное образование, занимающее в природе определенное, только ему свойственное место; и, наконец, как феномен генетический, то есть как некоторый единый генный фонд, коллективным носителем которого являются входящие в состав вида и генетически между собой связанные особи (Скворцов, 1967; Завадский, 1968; Майр, 1968, 1974; Мауг, 1982; Гриценко и др., 1983).

Современный этап исследований характеризуется накоплением фактов, описывающих структуру вида с позиций данных морфологии, физиологии, генетики, биохимии, палеонтологии, экологии, этологии и других наук. Отражением этого служит многообразие критериев или основных признаков, с помощью которых определяют вид в ботанике и зоологии (Завадский, 1968; Мауг, 1982; Северцов, 1987). С помощью этих критериев во многих случаях удается обнаружить отличия между видами и решать вопросы практической систематики. Однако все они характеризуют лишь отдельные аспекты вида, и не позволяют понять, что такое вид как некое специфическое целое. Очевидно, что вид как целое определяется не этими отдельными признаками, а некоторым универсальным системным показателем, который объединяет в себе все частные признаки вида и выражает их в целостном виде. Как отмечал К.М. Завадский (1968), характеристика сущности вида требует выделения признаков, наиболее глубоко определяющих его специфичность и позволяющих понять его особое положение среди других образований живой природы.

Попытки применения целостного, системного подхода к изучению структуры вида неоднократно предпринимались в биологии. По мнению В.В. Васнецова (1938), природные популяции представляют собой целостную систему взаимодействия организмов с окружающей средой, различные стороны жизнедеятельности могут определять место животного в сообществе и влиять на формирование его адаптивных признаков. Исходя из этого, Васнецов разработал представления об экологических корреляциях, которые определяются связями, зависящими от единства всей жизнедеятельности вида, от целостности всей системы отношений, обуславливающих его существование. Аналогичные представления о виде разрабатывались С.А. Северцовым (1951) в теории конгруэнций. Из работ Северцова и Васнецова вытекают представления о виде как о жиз-

ненной форме, определяющейся всем комплексом экологически коррелированных приспособлений, которые были исторически приобретены во время адаптивной радиации предков каждого вида во взаимодействии со средой. Н.И. Вавилов (1967 а) в известной работе «Линнеевский вид как система» предложил и обосновал понятие вида как развивающейся, динамичной системы, включающей комплекс полиморфных форм, изменяющихся в пространстве и времени.

В строгом смысле ранние представления биологов о виде были не системными, а комплексными, так как в них главное внимание обращалось не на свойства вида как специфического целого, а лишь на сложность внутренней структуры вида и на наличие определенных связей между признаками вида. Для того чтобы в действительности понять вид как систему, причем, именно, как систему специфическую, отличную от любых других видов, необходимо выяснить, каким образом многообразные признаки вида организуются в единую, целостную структуру, характеризующуюся определенностью по отношению к окружающей среде и другим видам.

Роль экосистемных исследований в изучении целостных свойств вида

Понять сущность вида как целого можно только на основе глубокого анализа экологических факторов видообразования. Как подчеркивал М.С. Гиляров (1954), специфика вида определяется не морфологическими и не физиологическими признаками, а определенным характером отношений между особями, биологическим единством и определенными требованиями к условиям существования. Основой такого эволюционно-экологического подхода служат представления о системной организации жизни, которые активно развиваются и широко применяются в биологии (Шмальгаузен, 1968 а; Берфталани, 1969; Уемов, 1973; Камшилов, 1979; Чернов, 1983, 1984).

Долгое время в эволюционно-экологических исследованиях доминировал популяционный подход, не учитывающий важной роли межвидовых отношений и канализирующего влияния на ход эволюционных процессов экосистемных связей и взаимодействий. Разработанные В.И. Вернадским, А. Тэнсли, В.И. Сукачевым и рядом других ученых представления о структурно-функциональном единстве живых существ в экосистемах способствовали развитию синэкологического подхода к изучению эволюционных процессов (Колчинский, 1983; Чернов, 1983).

Изучение биоценотических отношений организмов постепенно становится одним из главных направлений эволюционно-экологических исследований. Экосистемы наделяются свойством программи-

рования направлений эволюционных преобразований видов. Становится все более очевидным, что сама возможность появления и выживания новых видов есть результат биоценотической обстановки, а в конечном счете сдвигов в режиме функционирования биосферы в целом, действующих через обратные связи (Камшилов, 1961, 1979; Яблоков-Хнзарян, 1972; Жерихин, 1978, 1979, 1987; Чернов, 1996).

Исходя из этих представлений, виды следует рассматривать не как независимые образования природы, а как элементы экосистемы, тесно связанные друг с другом и выполняющие в ней определенные функции (Завадский, 1968; Шмальгаузен, 1968 б; Шварц, 1980). Характерной особенностью современного подхода к изучению проблемы вида и видообразования служит отношение к виду как элементу более высокой по рангу экологической системы, обладающему специфическими функциями, отличающими его от других видов, обуславливающими характер его взаимоотношений с окружающей средой и определяющими его место и роль в экосистеме.

Экологическая ниша и вид

Представления о том, что каждый вид занимает определенное место в природе, были сформулированы в трудах К. Линнея, У. Пейли, Ч. Лайеля и широко использовались Ч. Дарвином при обосновании теории происхождения видов (Галл, 1993). По Дарвину, борьба за существование вынуждает организмы изменяться и совершенствоваться с тем, чтобы, занимая новые места в природе, эффективно и более разнообразно использовать ресурсы и в конечном итоге выжить в этой борьбе. Это служит причиной расхождения признаков и появления новых видов (Дарвин, 1937).

Развитие современных представлений об экологической нише началось после работ Гриннела (Grinnell, 1917), Элтона (Elton, 1927), Гаузе Gause, 1934) и Хатчинсона (Hutchinson, 1957). Исследования этих авторов вызвали большой интерес к проблеме межвидовых отношений организмов в сообществах и привели к разработке формализованных моделей и теоретических положений концепции ниши и конкуренции. Благодаря работам Гексли (Huxley, 1942), Лэка (Lack, 1944, 1947, 1971), Симпсона (1948), Майра (1947, 1968, 1974), связавших воедино представления об экологической нише, конкуренции, теории естественного отбора и приложивших их к анализу видообразования и распространения видов в природе, концепция экологической ниши нашла самое широкое применение в эволюционной теории.

Согласно сложившейся в биологии точке зрения, перемещение организмов в новые экологические ниши служит одним из наиболее важных факторов, влияющих на возникновение и судьбу нового

вида. Целостность, дискретность и интегрированность видов обуславливается, прежде всего, свойством экологической ниши как комплекса биотических и абиотических факторов, определяющих саму возможность существования вида на данной территории и поддерживающих, главным образом через стабилизирующий отбор, систему адаптаций, общих для всех особей данного вида (Майр, 1968; Шварц, 1980; Гриценко и др., 1983).

Экологическая определенность играет ключевую роль в формировании специфических признаков вида. Среда оказывает свое воздействие на формирование не просто как весь комплекс ее компонентов, окружающих животное, а только в той мере и с той стороны, с какой это обуславливается отношением к ней самого животного. Для жизни животного имеет значение не вся окружающая его среда, а только те ее компоненты, к которым у животного имеется определенное отношение, вырабатываемое как адаптация, обуславливающая существование вида. В одном и том же местообитании, при одной и той же окружающей среде животные приобретают различное строение, в зависимости от своего отношения к этой среде. Каждый вид может занимать при данном комплексе внешних условий только свойственную ему и необходимую для него нишу. Поэтому для характеристики сущности вида, выделения признаков, наиболее глубоко определяющих его специфичность и позволяющих понять его особое положение среди других видов, необходимо, в первую очередь, выявить основные параметры экологической ниши и установить механизмы, с помощью которых достигается соответствие формы и строения организмов характеру их ниши (Васнецов, 1938; Кашкаров, 1939; С.А. Северцов, 1941, 1951; Завадский, 1968; Гриценко и др., 1983; А.С. Северцов, 1987; Колчинский, 1989; Межжерин, 1990).

Модель одномерной иерархической ниши

Несмотря на признание важной роли экологических факторов в эволюционных преобразованиях организмов, экологические концепции вида фактически отсутствуют, и до сих пор неясно, что представляет собой вид как категория экологическая (Майр, 1968; Гриценко и др., 1983; А.С. Северцов, 1988). Это обусловлено отсутствием целостных представлений о структуре экологической ниши вида.

В начале прошлого столетия предпринимались попытки разработать подходы к изучению экологической ниши животных как целостной функциональной единицы (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Шульпин, 1940; Познанин, 1941, 1978; Промптов, 1940, 1956; Odum, 1945). Однако этого не удалось сделать в полной мере, так как еще не были изучены отдельные экологические факторы, определяющие меха-

низмы разделения ресурсов и расхождения организмов по экологическим нишам.

В дальнейшем в биологии на протяжении многих лет доминировала так называемая концепция многомерной ниши Хатчинсона, согласно которой ниша определяется как сумма всего многообразия ресурсов, используемых популяцией вида (Hutchinson, 1957; Пианка, 1981, Джиллер, 1988). При этом различные показатели ниши рассматривались как независимые. В рамках концепции ниши Хатчинсона были проведены многочисленные исследования роли отдельных факторов в экологической сегрегации организмов, но не удалось определить целостный характер экологической ниши вида и выявить ведущие экологические факторы видообразования.

Постепенно экологическую нишу все чаще стали определять не как сумму всего разнообразия ресурсов, используемых популяцией вида, а как спектр использования ресурсов по всего лишь одной или нескольким из наиболее важных (или наиболее доступных для измерения) осей ниши. Были обнаружены показатели, по которым в первую очередь происходит разделение ресурсов и расхождение видов по нишам — пища, пространство и время. При этом наиболее существенным оказалось расхождение по местообитаниям, затем по пище и в меньшей степени — по времени (Pianka, 1969; Schoener, 1974; Джиллер, 1988).

В результате более детального изучения трофических отношений животных, прежде всего птиц, наряду с пищей и местообитаниями, в качестве одного из ведущих факторов экологической сегрегации стали рассматривать кормовое поведение. Было установлено, что птицы кормятся характерным для каждого вида способом, и стереотип кормового поведения сохраняется в разных условиях обитания. На основании сравнительного анализа состава пищи, пространственного распределения и кормового поведения пришли к выводу, что эти факторы иерархически взаимосвязаны: особенности кормового поведения в значительной степени предопределяют выбор птицами пищевых объектов и местообитаний (MacArthur, 1958; Root, 1968; Williamson, 1971; Holmes et al., 1979; Robinson, Holmes, 1982). Это позволило предположить, что способ добывания пищи служит первостепенным фактором, определяющим экологическую дифференциацию и расхождение птиц по нишам (Hespenheide, 1975; Eckhardt, 1979; Чернов, Хлебосолов, 1989).

Дальнейшие исследования подтвердили эту точку зрения и привели к созданию модели одномерной иерархической ниши, согласно которой первостепенное значение в разделении ресурсов и расхождении птиц по нишам принадлежит кормовому поведению, как

ключевому системному признаку, объединяющему в себе все другие черты экологической ниши вида (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 1993 а, 1996, 1999 а).

Согласно этой модели кормовое поведение является устойчивым, стереотипным видовым признаком птиц. Особенности кормового поведения определяют выбор птицами того или иного вида характерных микроместообитаний, их биотопическое и географическое распределение, характер используемой пищи, тип социальной организации и т.д. При этом кормовое поведение, как особенный биологический феномен, не следует ставить в один ряд с другими признаками вида. Это системный признак, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, является их интегральным выражением и в целостном виде выражает специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 1999 а, 2001).

Биологический вид как система

Выявление целостных свойств экологической ниши организмов позволяет понять вид как систему и выяснить, каким образом многообразные признаки вида интегрируются в некоторое целое, характеризующееся специфическим отношением к окружающей среде и другим видам.

Системный подход к проблеме вида должен строиться на известном научно-философском положении о том, что свойство целого есть нечто большее, чем простая сумма свойств его частей. То есть, отдельные признаки вида, являясь элементами вида как системы, в результате синтеза свойств образуют совершенно новое свойство этой более высокой по иерархическому уровню системы — вида. Трудность применения такого подхода заключается в том, что в теории системности пока не обнаружены механизмы такого синтетического перехода свойств частей в свойства целого (Хайлов, 1970; Блауберг, Юдин, 1973; Шмальгаузен, 1982).

Проблема соотношения части и целого долгое время сдерживала развитие системных представлений о виде. Новые перспективы в этом направлении открывают представления об иерархическом характере связи между различными экологическими факторами, влияющими на поведение, образ жизни и формирование организмов, сформулированные в концепции одномерной иерархической ниши. Представления о ведущей роли кормового поведения в разделении ресурсов, расхождении по экологическим нишам и видовой дифференциации животных, позволяют наметить пути исследования системных свойств вида и предложить концепцию биологического вида как системы.

Каждый вид занимает в природе определенную экологическую нишу и выполняет свойственную ему функцию, характеризующуюся специфичным способом использования пищевых ресурсов. Трофические факторы весьма многообразны, поэтому способ использования ресурсов может характеризоваться различными показателями — составом используемой пищи, местом и временем кормежки, методами охоты и т.д. Все эти показатели выражаются в специфическом поведении организма, направленного на поиск и добывание пищи. Кормовое поведение в целостной форме отражает специфичность отношения животных того или иного вида к различным трофическим факторам, несет в себе информацию о пищевых, стациальных и других предпочтениях вида, поэтому может всесторонне характеризовать положение вида в системе биоценотических связей. С другой стороны, поведение определяет формирование морфологических, физиологических, генетических и других признаков организмов вида. Кормовое поведение характеризует вид как целое, под его влиянием все прочие адаптивные признаки организма связываются в единую коррелятивную систему, обуславливающую как специфику, так и целостность вида. Тем самым, целостность вида как системы обуславливается выполняемой им функцией в вышестоящей биологической системе — биоценозе. Функция вида, выражающаяся в характерном поведении организмов, определяет набор и характер взаимосвязи морфофизиологических структурных элементов, необходимых для ее выполнения, т.е. служит тем системным началом, благодаря которому вид становится единой биологической системой (Cody, 1973; Hespeneheide, 1975; Eckhardt, 1979; Хлебосолов, 1999 а, б, 2000, 2001, 2002). Исходя из этого, следует определять сущность биологического вида и проводить анализ различий между видами, не на основании отдельных признаков, а с позиций вида как функционального целого. Изучение целостных свойств вида, в свою очередь, позволяет лучше понять особенности и характер взаимосвязи всех других более частных признаков вида.

Функциональная концепция вида

Последовательное развитие модели одномерной иерархической ниши и системного подхода к изучению проблемы вида приводит к формированию функциональной, или этолого-экологической концепции вида. Согласно этой концепции, каждый вид выполняет в природных сообществах специфическую функцию, которая определяется структурой его экологической ниши и характеризуется целостно кормовым поведением. Для успешного выполнения этой функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у организ-

мов того или иного вида формируются своеобразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие адаптивные признаки.

В рамках функциональной концепции биологический вид рассматривается как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой функции в вышестоящей экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении организмов данного вида. Элементами системы вида служат всевозможные, иерархически связанные адаптивные признаки, обеспечивающие эффективное выполнение видом своей функции в природе.

При таком подходе удается решить проблему целостности понятия вид при множественности его отдельных признаков. Каждый вид выполняет в природе специфическую функцию, т.е. обладает своеобразным кормовым поведением и добывает пищу характерным только для него способом. Целостность, дискретность, определенность вида наиболее отчетливо проявляется именно на уровне кормового поведения. По этому признаку разные виды должны четко отличаться друг от друга. Исходя из особенностей поведения, формируются все другие признаки вида. Хотя отдельные признаки организмов могут совпадать или широко перекрываться у разных видов, тем не менее, их набор, соотношение и характер взаимосвязи будут специфическими для каждого вида.

Функциональная концепция вида позволяет эффективно решать проблему вида и видообразования и открывает широкие возможности для изучения целого ряда других трудных вопросов теории эволюции. Рассмотрим некоторые из них.

Целостность и изменчивость вида

При обсуждении вопроса о реальности видов биологи сталкиваются с проблемой соотношения целостности и изменчивости видовых признаков организмов. Возникает дилемма «либо виды без эволюции, либо эволюция без видов» (Завадский, 1968). То есть, если виды неизменны, то они дискретны и поэтому реальны, если же виды исторически изменяются, то они не дискретны и как таковые в природе не существуют (С.А. Северцов, 1987). Это противоречие можно решить в рамках функциональной концепции вида. Кроме того, анализ данной проблемы позволяет лучше понять целостные свойства экологической ниши организмов и важной роли поведения в формировании ее структуры.

Предположение о ведущей роли поведения, тем более только одной его формы – кормового поведения, в расхождении животных по

экологическим нишам и формировании специфических морфологических и других признаков, на первый взгляд, противоречит общепринятым взглядам на экологическую и эволюционную роль поведения в целом. Поведение традиционно рассматривается в качестве одного из наименее устойчивых признаков, помогающих животным быстро приспособиться к резким изменениям условий среды обитания и сохранить эволюционную пластичность (А.Н. Северцов, 1939; Калабухов, 1950; Майр, 1968).

Однако при глубоком анализе фактических данных и теоретических положений эволюционной экологии становится очевидной важнейшая роль поведения, как в поддержании устойчивости видовых признаков, так и в процессе эволюционных преобразований организмов. Например, хорошо известно, что птицы могут легко изменять свое поведение при изменении условий существования (Root, 1967; Davies, 1977; Резанов, 1996, 2000). Но эти изменения обычно кратковременны и не приводят к эволюционно значимым процессам в жизни птиц. Устойчивость кормового поведения птиц в природных сообществах можно объяснить, по-видимому, высоким уровнем консерватизма биоценотической организации (Плотников, 1979; Чернов, 1996). Прочность экосистемных связей не позволяет птицам выходить за рамки адаптивной нормы изменчивости, обусловленной кратковременными флуктуациями окружающей среды, и поддерживает свойственный каждому виду стереотип поведения. Только изменение самой структуры экосистемы и характера биоценотических связей может приводить к эволюционно значимому изменению поведения отдельных видов в сообществе. Тем самым снимается противоречие между эволюционной лабильностью и устойчивостью поведения. За счет лабильности поведения организмы могут быстро приспосабливаться к изменившимся условиям среды. Но затем, если эти условия долгое время остаются неизменными, новая форма поведения стабилизируется, становится эволюционно устойчивой и обуславливает формирование адаптивных морфологических и физиологических признаков вида.

Понимание того, как изменяется эволюционная роль поведения в зависимости от структуры биоценотических связей организмов, позволяет решить проблему соотношения целостности и изменчивости вида. При появлении в природе новой потенциальной экологической ниши ее быстро начнут занимать особи какого-либо вида, вытесняемые из своих типичных условий обитания в результате внутривидовой конкуренции. Поскольку животные могут легко изменять свое поведение, они будут пытаться кормиться таким способом, который является наиболее подходящим в новых условиях обитания.

Тем самым они начнут выполнять новую функцию в природных сообществах и в этом плане их сразу же можно считать новым видом. Эффективность поиска и добывания пищи вначале будет невысока, так как эти особи не обладают соответствующими морфологическими и физиологическими адаптациями. Но постепенно в процессе естественного отбора у них сформируются признаки, соответствующие новому кормовому поведению.

Таким образом, изменение поведения и появление функционально нового вида происходит очень быстро, с эволюционной точки зрения практически мгновенно. Формирование всех других признаков, обеспечивающих эффективное поведение особей данного вида в новых условиях, происходит постепенно в процессе эволюции. Но этот процесс эволюционного преобразования признаков следует рассматривать не как формирование нового вида через ряд промежуточных форм, а как постепенное приведение всевозможных частных признаков прежней формы в соответствие с особенностями кормового поведения функционально уже существующего нового вида. При этом отпадает необходимость решения проблемы переходных форм. В данном случае имеется лишь определенное противоречие между новой функцией и старой формой, которое постепенно преодолевается в процессе эволюции. Функционально новый вид появляется сразу же после занятия новой ниши и изменения поведения, а структурные признаки организмов постепенно преобразуются и приходят в соответствие с выполняемой функцией.

Направленность эволюционных изменений видовых признаков

Один из сложных вопросов эволюционной теории связан с изучением механизмов накопления и направленного изменения признаков у вновь формирующегося вида. Неясно, каким образом незначительные изменения, вызванные отдельными мутациями, могут приводить к появлению нового вида, отличающегося от исходного вида целым комплексом взаимосвязанных признаков. В современной эволюционной теории существует много разных точек зрения на этот вопрос. Большинство из них объясняет появление новых видов с генетических позиций, как результат пространственной изоляции части популяции (аллопатрия) и крупных системных перестроек генотипа (сальтационизм, эффект основателя, дрейф генов) (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Назаров, 1991).

Однако если рассматривать процесс видообразования с экологических позиций, проблема направленного накопления признаков и появление новых форм может быть успешно решена. Предположение о ведущей роли поведения в процессе экологической дифференци-

ции и видообразования позволяет построить логически непротиворечивую схему процесса симпатрического видообразования, протекающего внутри панмиктической популяции, без изоляции и сальтационных перестроек генотипа.

Представим себе, что в результате изменения условий обитания или прогрессивного развития самих организмов, у вида появилась возможность использовать дополнительные ресурсы среды, т.е. появляется новая потенциальная ниша. Занятие видом этой ниши затруднено отсутствием адаптивных признаков, позволяющих эффективно использовать ресурсы привычными для данного вида способами. Однако в результате перенаселения и конкуренции некоторые особи данной популяции лишаются привычных ресурсов и будут пытаться использовать дополнительные ресурсы новой ниши. Эффективность нового способа использования ресурсов будет первоначально невысока, но постоянная необходимость вести себя именно таким образом приведет к появлению вектора отбора, способствующего накоплению и закреплению мутаций, повышающих приспособленность организмов к условиям данной ниши. Эти мутации под действием направленного отбора (направленность отбора задается особенностями поведения организмов в условиях новой ниши, т.е. новой функцией вида в экосистеме) накапливаются до тех пор, пока не сформируется новая адаптивная форма, или новый вид, структурная организация которого будет соответствовать новой экологической нише.

Одним из существенных затруднений при объяснении симпатрического видообразования на основе дизруптивного отбора является возможность нивелирующего действия скрещиваний, вследствие которого происходит не накопление адаптивных различий, а их сглаживание. Это затруднение можно преодолеть, если мы примем во внимание наличие новой потенциальной ниши и, главное, вектора отбора, направленного на повышение приспособленности организмов к данной нише. Особи, у которых в результате мутации появился признак, повышающий эффективность новой формы кормового поведения, имеют значительно больше шансов выжить и оставить потомство, чем особи, не обладающие таким признаком. Однажды возникнув, этот признак в дальнейшем проявится и у потомков данной особи. За счет дифференцированного выживания этот признак будет накапливаться в популяции и постепенно вытеснит бывшую нормальную форму. Развитие нового признака будет происходить независимо от того, образует данная особь пару с особью, имеющей тот же признак, или с особью исходной формы. В потомстве смешанной пары этот новый признак будет вновь проявляться, подхватываться отбором и накапливаться. Принципиально важным в дан-

ном случае является то, что вектором отбора, направляющим часть популяции к освоению новой ниши, служит устойчивое стремление особей изменить поведение и использовать дополнительные ресурсы иным, непривычным для них способом.

Репродуктивная изоляция и вид

В современной синтетической теории эволюции доминирует так называемая концепция биологического вида, и одним из главных критериев вида признается репродуктивная изоляция, или нескрещиваемость с другими видами (Dobzhansky, 1937; Huxley, 1942; Майр, 1947; Hauser, 1987 и др.). Исходя из представленной выше схемы появления и развития видов, нескрещиваемость нельзя признать надежным критерием вида. Формирование нового вида начинается внутри свободно скрещивающейся популяции исходного вида сразу же после появления дополнительных ресурсов среды, изменения функциональной роли и направленного действия отбора. Как было отмечено ранее, ту часть популяции, или тех особей, которые пытаются использовать эти ресурсы и встают на путь освоения новой ниши, с функциональной точки зрения, уже можно рассматривать как новый, становящийся вид. Репродуктивная изоляция возникает как адаптация к снижению репродуктивных потерь при скрещивании особей новой и старой формы. Пониженная приспособленность промежуточных форм служит дополнительным вектором отбора, способствующим более быстрому и эффективному разделению популяции на два вида. Отбор, элиминирующий промежуточных особей, будет способствовать развитию разнообразных изолирующих механизмов, вначале поведенческих, пространственных, а постепенно и физиологических. Однако процесс формирования нового вида и последующее совместное обитание этих двух видов возможно и без репродуктивной изоляции между ними. Полная нескрещиваемость может достигаться на разных стадиях образования вида и в некоторых случаях, она не возникает никогда. Существуют все переходные формы от видов, совершенно неспособных скрещиваться с ближайшими видами, к видам, легко скрещивающимся и дающим плодовитое потомство, способное во многих поколениях сохранять свои особенности. Известно, что не только между хорошими видами, но и между видами разных родов и даже семейств может не существовать барьера нескрещиваемости. Это позволяет рассматривать репродуктивную изоляцию не как причину, а как следствие внутривидовой дифференциации организмов (Завадский, 1968; Шмальгаузен, 1968 б; Гриценко и др., 1983; Paterson, 1985; Северцов, 1987). Дизруптивный отбор может сохранить полезную форму и в ус-

ловиях панмиксии и формировать ее дальше, потом изолировать от менее адаптивных форм и, наконец, вывести на дорогу самостоятельного существования. Формирование вида заканчивается после того, как его поведенческие и морфофизиологические и прочие признаки придут в соответствие с условиями экологической ниши, на пути освоения которой данный вид возникает и развивается.

Целостность высших таксонов

Функциональная концепция вида служит хорошим основанием для решения проблемы целостности и реальности более высоких по рангу систематических групп животных. Согласно общими положениями эволюционной теории, существование таксонов различного систематического уровня объясняется не только родственными отношениями организмов, но и влиянием факторов окружающей среды, в частности разнообразием существующих в природе экологических ниш (Lack, 1947; Симпсон, 1948; Mayr, 1965; Майр, 1971; Юдин, 1974; Галл, 1993). Например, Майр (1971) отмечал, что родовой таксон — филогенетическая единица, и это означает, что включаемые в него виды происходят от общего предка. Кроме того, почти во всех случаях род представляет собой также экологическую единицу, которая состоит из видов, приспособленных к определенному образу жизни. Подобно роду, каждое семейство имеет определенный общий облик, различимый с первого взгляда, и все его виды занимают сходные ниши в характерных для них сообществах.

Анализ трофических связей птиц показал, что их кормовое поведение зависит от характера местообитаний, состава пищи и применяемых методов охоты. Различное сочетание этих факторов определяет степень сходства и различия кормового поведения, характеризует способ использования ресурсов разными видами и создает объективные предпосылки объединения птиц в соподчиненные экологические группировки, совпадающие в целом с их таксономическими подразделениями. Группы птиц, объединяемые в разные по рангу таксономические категории, экологически характеризуются определенным отношением к тому или иному трофическому фактору.

Каждый вид характеризуется определенным, только ему свойственным кормовым поведением. Семейства, по крайней мере, у воробьиных птиц, объединяют виды со сходной стратегией добывания пищи. Хотя все виды того или иного семейства используют специфические способы охоты, они не выходят за пределы общей стратегии добывания пищи, свойственной этому семейству. В отряды входят виды, применяющие разные методы и стратегии добывания корма, но использующие сходный тип пищи в той или иной среде обитания.

Все эти отличия в целостном виде отражаются в кормовом поведении птиц, относящихся к разным систематическим группам (Хлебосолов, 1993 б, 1999).

Таким образом, пищевая специализация является не только важным фактором микроэволюции и видообразования, но и причиной макроэволюционных преобразований организмов. При сравнительном анализе кормового поведения экологически и систематически близких и далеких групп животных можно определить, каким образом характерные особенности добывания корма, состава пищи, среды обитания, морфологических, физиологических и других признаков отражаются в специфичном кормовом поведении организмов и постепенно приводят к формированию той или иной экологической и таксономической группы.

Причины параллелизмов

Одним из нерешенных вопросов эволюционной теории является наличие параллелизма в эволюции организмов. В отличие от параллельной изменчивости близкородственных видов, которую можно объяснить их генотипическим сходством (Вавилов, 1967 б), появление параллельных рядов жизненных форм в систематически далеких группах остается непонятным (Берг, 1977). На наш взгляд, иерархический характер взаимосвязи трофических факторов позволяет объяснить причину появления сходных признаков у систематически далеких видов и экологическую обусловленность конвергенции и параллелизма у животных.

Изучение кормового поведения птиц показывает, что в природе существует сравнительно небольшое число стратегий и методов поиска и добывания пищи, которыми пользуется подавляющее большинство птиц. Разнообразие кормового поведения повышается за счет использования разной пищи в разных местообитаниях. Аналогично тому, как разные социальные системы птиц формируются на основе комбинирования всего лишь нескольких элементарных форм общественного поведения (Хлебосолов, 1990), разнообразие способов питания птиц складывается из сочетания различных типов пищи, местообитаний и стандартных методов ее добывания. Благодаря этому и возникают параллельные ряды внешне сходных форм в группах птиц, питающихся разной пищей, в разных местах, но использующих ограниченный набор стандартных методов ее добычи. Поэтому у систематически далеких видов птиц можно обнаружить аналогичные методы охоты и сходные морфологические адаптации.

Явления параллелизма играют важную роль в понимании эволюционных процессов, но часто заслоняют собой другую, не менее

важную проблему соотношения видов и жизненных форм, таксономической и экологической классификации животных. Параллелизм обуславливает преимущественно внешнее сходство и не затрагивает многих других адаптаций, определяющих специфичность, уникальность и организацию в целом тех или иных групп организмов. Внешнее сходство вряд ли может служить основанием для выделения их в одну жизненную форму. Так, птицы одного отряда даже при определенном внешнем различии, в других отношениях фактически более сходны между собой, чем внешне похожие формы птиц из разных отрядов. Это сходство вызвано тем, что питание определенной пищей обуславливает функциональную близость видов одного отряда и накладывает характерный отпечаток на все признаки птиц данной группы — размер, морфологические и физиологические показатели, энергетический метаболизм, психику и т.д. Поэтому очевидно, что основанием для выделения жизненных форм и экологической характеристики вида должно быть не внешнее сходство, а вся совокупность внешних и внутренних признаков, обусловленных функциональной ролью организмов в экосистеме.

Заключение

В работе приводятся результаты исследований, которые привели к появлению функциональной концепции вида в биологии. Решающую роль в этом сыграло развитие эволюционной экологии, экологии сообществ, поведенческой экологии, а также системного подхода к изучению проблемы вида и видообразования. Долгие годы исследования в биологии были направлены на изучение многообразных признаков и критериев вида. Синтез этих данных привел к выявлению целостных свойств вида. Идея о том, что специфические свойства вида определяются его ролью в функционировании сообществ, существует давно. Однако дать целостную характеристику вида стало возможным лишь после того, как были обнаружены системные свойства поведения животных. Функция вида в экосистеме определяется и описывается именно поведением. Кормовое поведение является ключевым системным признаком, характеризует вид как целое, влияет на формирование и синтезирует в себе все другие признаки вида. Изучение системных свойств поведения лежит в основании функциональной концепции вида и служит одним из наиболее актуальных и перспективных направлений исследований в эволюционной экологии и систематике.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 01-04-48235).

Литература

- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Берфталани Л. Общая теория систем – обзор проблем и результатов// Системные исследования. М.: Наука, 1969. С. 41–50.
- Блауберг И.В., Юдин Э.Г. Становление и сущность системного подхода. М.: Наука, 1973. 270 с.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система//Избранные произведения (в двух томах). Л.: Наука, 1967 а (1930). С. 62–87.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости//Избранные произведения (в двух томах). Л.: Наука, 1967 б (1922). С. 7–61.
- Васнецов В.В. Экологические корреляции//Зоологический журнал. 1938. Т. 17. Вып. 4. С. 561–581.
- Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарльза Дарвина. Санкт-Петербург: Наука, 1993. 141 с.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 192 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозиздат, 1937. 608 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов М.: Наука, 1978.
- Жерихин В.В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании//Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 113–132.
- Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции//Палеонтологический журнал. 1987. №. 1. С. 3–12.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Калабухов Н.И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч. 1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Харьков: Изд-во Харьковского госуниверситета им. А.М. Горького, 1950. 267 с.
- Камшилов М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с.
- Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки?//Зоологический журнал. 1939. Т. 43. Вып. 4. С. 612–630.
- Колчинский Э.И. Эволюция биосферы//Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 479–512.
- Колчинский Э.И. О выделении основных тенденций в эволюции биосферы: историко-научные и методологические аспекты проблемы// Экосистемные исследования: Историко-методологические аспекты. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 5–39.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Иностранная литература, 1947. 404 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 456 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 464 с.
- Межжерин В.А. О возможности новейшего синтеза в эволюционном учении//Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. №. 2. С. 185–195.

- Назаров В.И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Познанин Л.П. Об экологическом значении функции//Журнал общей биологии. 1941. Т. 2. № 3. С. 417–430.
- Познанин Л.П. Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука, 1978. 152 с.
- Промптов А.Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц//Доклады АН СССР. 1940. Т. 27. № 2. С. 171–175.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 311 с.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность//Русский орнитологический журнал. 1996. 5 (1/2). С. 53–63.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц: Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-Школа, 2000. 223 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А.С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ. 1987. 320 с.
- Северцов А.С. Современные концепции вида//Бюллетень МОИП. Отдел. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 3–15.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 172 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Иностранная литература, 1948. 359 с.
- Скворцов А.К. Становление современного понимания вида// Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука, 1967. С. 16–18.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Уемов А.И. 1973. Методы построения и развития общей теории системы//Системные исследования. М.: Наука, С. 12–21.
- Хлебосолов Е.И. Трофические отношения и социальная организация у птиц. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 124 с.
- Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц//Успехи Современной Биологии. 1993 а. Т. 113. Вып. 6. С. 717–730.
- Хлебосолов Е.И. Экологическая классификация и систематика птиц// Успехи современной биологии. 1993 б. Т. 113. Вып. 2. С. 190–197.
- Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц//Успехи Современной Биологии. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 447–462.
- Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999 а. 284 с.
- Хлебосолов Е.И. Биологический вид как система//Фауна и экология животных. Сб. науч. докл. зоол. общ. РГПУ/Под ред. С.И. Ананьевой. Рязань: РИРО, 1999 б. С. 32–37.
- Хлебосолов Е.И. Современное естествознание: пути синтеза науки, философии и религии. Рязань: Рязань: РИРО, 2000. 152 с.
- Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение птиц как ключевой системный признак вида. Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат. Междунар. конф. (XI Орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты, 2001. С. 618.

- Хлебосолов Е.И. Системность как принцип устройства мира и метод научного познания. Поведение, экология и эволюция животных. Сб. науч. тр. каф. зоологии РГПУ/Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: РИРО, 2002. С. 69–79.
- Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни//Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 464–479.
- Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической Среды организмами различных таксонов//Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 154–174.
- Чернов Ю.И. Эволюционная экология – сущность и перспективы// Успехи Современной Биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277–292.
- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц//Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 39–51.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968 а. 224 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968 б. 452 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 1982. 383 с.
- Шульпин Л.М. Орнитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1940. 555 с.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных//Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука. 1974. С. 5–30.
- Яблоков-Хнзарян С.М. Экосистема и эволюция//Журнал общей биологии. 1972. Т. 33. №. 6. С. 725–732.
- Cody M.L. Parallel evolution and bird niches//Ecological Studies. 1973. Vol. 7. P. 307–338.
- Davies N.B. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging//Animal Behaviour. 1977. Vol. 25. P. 1016–1033.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press. 1937. 364 p., 3d Ed. 1951. 403 p.
- Eckhardt R.C. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains//Ecological Monographs. 1979. Vol. 49. P. 129–149.
- Elton C.S. Animal Ecology. London: Sidgwick and Jackson. 1927. 209 p.
- Gause G.F. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins. 1934. 163 p.
- Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher//Auk. 1917. Vol. 34. P. 427–433.
- Hauser C.L. The debate about the biological species concept – a review// Zeitschrift für Zoologischen Systematik und Evolutionforschung. 1987. B. 25. P. 241–257.
- Hespenheide H.A. Prey characteristics and predator niche width// Ecology and evolution of communities. (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 1975. P. 150–180.
- Holmes R.T., Bonney R.E. Jr., Pacala S.W. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach//Ecology. 1979. Vol. 60. P. 512–520.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks//Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427.
- Huxley J. Evolution: The modern synthesis. London: Allen and Unwin. 1942. 646 p.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. The Grinnellian niche of the Wood Thrush//American Naturalist. 1984. Vol. 124. P. 17–47.
- Lack D. Ecological aspects of species-formation in passerine birds//Ibis. 1944. Vol. 86. P. 260–286.

- Lack D. Darwin's finches. Cambridge: Cambridge University Press. 1947. 204 p.
- Lack D. Ecological isolation in birds. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. 1971. 404 p.
- MacArthur R.H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests//Ecology. 1958. Vol. 39. P. 599–619.
- Mayr E. Numerical phenetics and taxonomic theory//Systematic Zoology. 1965. Vol. 14. P. 73–97.
- Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. 1982. 974 p.
- Odum E.P. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds//Willson Bulletin. 1945. Vol. 57. P. 191–201.
- Paterson H.E.H. The recognition concept of species//Species and speciation (Vrba E.S., eds). Transvaal Museum Monograph. № 4. Pretoria: Transvaal Museum. 1985. P. 21–29.
- Pianka E.R. Sympatry of desert lizards (Ctenotus) in western Australia// Ecology. 1969. Vol. 50. P. 1012–1030.
- Robinson S.K., Holmes R.T. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure//Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1918–1931.
- Root R.B. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher// Ecological Monographs. 1967. Vol. 37. P. 317–350.
- Schoener T.W. Resource partitioning in ecological communities//Science. 1974. Vol. 185. P. 27–39.
- Schoener T.W. The ecological niche//Ecological concepts (ed. J.M.Chernet). Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1989. P. 79–113.
- Wiens J.A. The ecology of bird communities. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press. 1989. Vol. 1. 487 p., Vol. 2. 316 p.
- Williamson P. Feeding ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds// Ecological Monographs. 1971. Vol. 41. P. 129–152.



Теория экологической ниши: история и современное состояние

Второе издание. Первая публикация в 2002 г.*

Введение

Концепция экологической ниши объединяет многие направления экологических исследований и служит теоретическим основанием для изучения взаимоотношений организмов в природных сообществах. Кроме того, анализ структуры экологической ниши позволяет выявить специфические поведенческие, экологические и морфологические черты животных организмов, и тем самым способствует лучшему пониманию исторического процесса образования видов.

Исследования, посвященные теории экологической ниши, получили чрезвычайно широкое развитие. Но, несмотря на значительный объем фактических данных и теоретических обобщений, концепция ниши еще недостаточно разработана и вызывает много споров среди экологов. Пока не удастся в полной мере определить сущность понятия экологической ниши и выявить ее основные характеристики (Hutchinson, 1978; Law, Watkinson, 1989; Schoener, 1989).

В концепции ниши одной из главных является проблема целостного описания структуры экологической ниши. Факторы окружающей среды, действующие на вид, весьма многообразны, и трудно вычленишь из сложного комплекса условий обитания именно те из них, которые существенны для характеристики экологической ниши вида. В работах, посвященных описанию структуры экологической ниши, обнаружены многие отдельные факторы, играющие важную роль в экологической сегрегации организмов, однако не выявлены показатели, характеризующие нишу вида как целостную экологическую единицу.

Отсутствие целостных представлений о структуре экологической ниши вида мешает решению целого ряда других вопросов. Например, неясно является ли ниша характеристикой среды или свойством организма. То есть, существуют ли объективно в природе свободные эко-

* Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-вып. 203. С. 1019–1037.

логические ниши, которые могут заниматься разными видами, или же ниша формируется в результате собственной жизнедеятельности организмов того или иного вида. Не удастся также решить вопрос о роли конкуренции в расхождении организмов по экологическим нишам и формировании сообществ.

В настоящее время, благодаря всестороннему изучению биоценологических отношений организмов, а также выявлению важной роли поведения в разделении ресурсов, появляется возможность сформулировать четкие представления о сущности и структуре экологической ниши вида.

Цель данной работы — проанализировать основные этапы развития теории экологической ниши, которые привели к формированию целостных представлений о механизмах экологической сегрегации и расхождении животных по экологическим нишам, а также обсудить актуальные проблемы и перспективы дальнейших исследований в этой области.

Поскольку концепция экологической ниши сформировалась и развивается преимущественно в орнитологии, в центре нашего внимания находились работы, направленные на изучение структуры экологической ниши птиц.

В работе не ставилась задача дать всеобъемлющий обзор исследований по проблеме экологической ниши. Подробно с различными аспектами теории экологической ниши можно познакомиться в сводках отечественных и зарубежных авторов (Schoener, 1974, 1977, 1989; Roughgarden, 1979; Пианка, 1981; Шишкин, 1982; Abrams, 1983; Connell, 1983; Шенброт, 1986; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989; Low, Watkinson, 1989; Wiens, 1989).

Появление и развитие теории экологической ниши

Представления о важной роли экологической ниши в процессе образования новых видов существуют давно. Идеи об «экономии природы», соответствующие современному понятию экологической ниши, наиболее ярко были сформулированы в трудах К.Линнея, У.Пейли и Ч.Лайеля (Галл, 1993).

Точка зрения о том, что каждый вид занимает в природе определенное место, была развита и широко использована Ч.Дарвином при обосновании теории происхождения видов. По Дарвину, борьба за существование вынуждает организмы изменяться и совершенствоваться с тем, чтобы, занимая новые места в природе, эффективно и более разнообразно использовать ресурсы и в конечном итоге выжить в этой борьбе. Это служит главной причиной расхождения признаков и появления новых видов (Дарвин, 1937).

В современном виде концепция ниши появилась в экологии сравнительно недавно. Одним из первых слово «ниша» в экологическом смысле использовал, по-видимому, Р.Джонсон (Johnson, 1910, цит. по Gaffney, 1975), однако он не развил свои представления о нише в качестве самостоятельной концепции. Е.Гриннел (Grinnell, 1917), Ч.Элтон (Elton, 1927), Г.Гаузе (Gause, 1934), Г.Хатчинсон (Hutchinson, 1957) и некоторые другие исследователи впервые предложили и обосновали понятие ниши как положение организмов в сообществе. Благодаря работам Гексли (Huxley, 1942), Лэка (Lack, 1947, 1971), Симпсона (1948), Майра (1947, 1968, 1974), связавших воедино представления об экологической нише, конкуренции, теории естественного отбора и приложивших их к анализу видообразования и распространения видов в природе, концепция экологической ниши стала одной из центральных в изучении экосистем и интерпретации эволюции видов.

*Первые попытки целостного описания
экологической ниши животных*

Еще в начале прошлого столетия предпринимались попытки разработать подходы к изучению экологической ниши животных как целостной функциональной единицы (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Шульпин, 1940; Познанин, 1941; Промптов, 1940, 1956; Odum, 1945). В этом плане наиболее важная роль принадлежит исследованиям Е.Гриннела и Ч.Элтона.

Гриннел, изучая закономерности распределения животных в Калифорнии, попытался выявить наиболее важные факторы среды обитания, определяющие численность и географическое распространение видов. Впервые Гриннел использовал термин «ниша» в статье, посвященной анализу биотопического распространения и ареала калифорнийских кривоклювых пересмешников (*Taxostoma redivivum*) (Grinnell, 1917). В этой работе и в целом ряде других исследований он четко обосновал и развил свои представления об экологической нише животных (Grinnell, 1917, 1924, 1928).

Принято считать, что Гриннеловское понятие ниши в целом эквивалентно понятию местообитание (Dice, 1952; Krebs, 1978; Hurlbert, 1981). Однако при более строгом и внимательном анализе его работ можно видеть, что Гриннел рассматривал нишу не как местообитание или биотоп, а как взаимосвязанную систему адаптаций организмов к существованию в том или ином местообитании. Наибольшее значение он придавал трофическим адаптациям, таким как тип пищи и способ ее добывания. В качестве ведущего адаптивного признака он признавал кормовое поведение, особенности которого

влияют на выбор кормовых субстратов, или микроместообитаний; последние, в свою очередь, определяют биотопическое и, соответственно, географическое распространение видов. Кормовое поведение тесно связано с морфологической структурой организма и типом используемой пищи. По Гриннелу ниша — это в значительной мере свойство вида, который, обладая специфическим поведением, морфологическим строением и физиологией, выбирает подходящие для него местообитания.

Несмотря на то, что Гриннел при изучении экологической ниши уделял основное внимание адаптациям вида к условиям обитания, он ясно понимал роль конкурентных отношений в формировании видовой структуры населения животных. В статье, посвященной экологии рыжеспинной гаички (*Parus rufescens*), Гриннел предположил, что ее распространение может ограничиваться присутствием других видов синиц этого семейства (*Baeolophus*, *Psaltiriparus*, *Chamaea*), лучше приспособленных к местным условиям, и поэтому более конкурентоспособных (Grinnell, 1904). В этой же работе он высказал общие положения о том, что в сходных местообитаниях могут совместно обитать только виды, питающиеся разным кормом или обладающие разным кормовым поведением, так как вид, лучше приспособленный к условиям данного местообитания, неизбежно вытеснит вид, менее приспособленный (см. также, Grinnell, 1928).

Ч.Элтон использовал понятие ниши для характеристики положения и взаимоотношений организмов в сообществе (Elton, 1927). Он отмечал, что ниша организма может быть определена в значительной степени его размером и кормовыми привычками. Выражение «кормовые привычки» Элтон применял одновременно для характеристики методов добывания корма и состава пищи. Иногда он употреблял этот термин только лишь как эквивалент кормового поведения и подчеркивал важную роль последнего в определении ниши вида. Он писал, что многие животные обладают достаточно сложными кормовыми привычками и используют разнообразную пищу, но даже у этих животных наблюдается определенная закономерность в использовании кормовых методов и выборе пищевых объектов. Элтон считал полезным для описания ниши вида включать, помимо кормового поведения, и некоторые другие характеристики, например, место гнездования, взаимоотношения с хищниками (Elton, 1927).

Широко распространена точка зрения о том, что представления Е.Гриннела и Ч.Элтона об экологической нише различны: первый использует понятие ниши для описания местообитаний и привычек животных, а второй для обозначения функциональной роли видов в сообществе (Krebs, 1978; Риклефс, 1979; Джиллер, 1988). Однако

сравнительный анализ двух концепций показывает, что их основные положения сходны. Оба автора определяют место видов в природе, прежде всего, с точки зрения их адаптации к условиям среды обитания и определяют нишу как функциональную единицу внутри биологического сообщества. Они рассматривают трофические факторы, прежде всего кормовое поведение, в качестве важнейшего компонента экологической ниши. В обеих концепциях, в особенности у Гриннела, подчеркивается тесная взаимосвязь между кормовым поведением, структурой кормовых станций, биотопическим и географическим распространением животных (Udvardy, 1959; James et al., 1984; Schoener, 1989).

В первых работах по теории экологической ниши не удалось в полной мере сформулировать целостного представления о нише, так как еще не были изучены отдельные экологические факторы, определяющие механизмы разделения ресурсов и экологической сегрегации животных. Поскольку функциональное единство той или иной системы обеспечивается структурным множеством составляющих ее элементов, объективно нельзя было сформулировать целостного понятия экологической ниши вида без предварительного изучения отдельных ее показателей. Основой для таких исследований послужила концепция многомерной ниши Хатчинсона, согласно которой ниша определяется как сумма всего многообразия ресурсов, используемых популяцией вида (Hutchinson, 1957, 1959, 1978). Эта концепция доминировала в биологии на протяжении нескольких последних десятилетий.

Изучение отдельных аспектов экологической ниши видов

Хатчинсон рассматривал нишу как многомерное пространство, или гиперобъем, в пределах которого условия среды позволяют особи или виду существовать неопределенно долго. Градиент каждого фактора среды можно представить себе как некое измерение пространства. Если данная ниша имеет n значимых измерений, то ее можно описать в терминах n -мерного пространства. Всю совокупность оптимальных условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, Хатчинсон назвал фундаментальной нишей. Фундаментальная ниша представляет собой наибольший абстрактный гиперобъем, когда вид не ограничен конкуренцией с другими видами и в котором физическая среда оптимальна. В противоположность этому фактический диапазон условий существования организма, который всегда меньше фундаментальной ниши или равен ей, называется реализованной нишей (Hutchinson, 1957; Пианка, 1981, Одум, 1986).

Предложенное Хатчинсоном определение ниши оказало большое влияние на развитие экологической теории. Это связано с тем, что, во-первых, нишу Хатчинсона можно описывать с помощью количественных показателей и оперировать с ней математически. Во-вторых, ниша определялась им, исходя из свойств организмов и их взаимоотношений в сообществе. Хатчинсон отчетливо представлял, что характеристики ниши вида могут широко варьировать в зависимости от условий обитания и, прежде всего, от результатов конкуренции с другими видами. Он допускал объективное существование вакантных экологических ниш в природе, которые могут заполняться организмами, преадаптированными к данным условиям существования. Но в то же время подчеркивал, что в процессе эволюции организмов или сообществ конфигурация нишевого пространства может изменяться, и ниши, прежде занимаемые одним видом, могут быть поделены между несколькими более специализированными видами. В-третьих, большое значение для развития концепции экологической ниши имели разработанные Хатчинсоном понятия фундаментальной и реализованной ниши. Фундаментальную нишу иногда называют преконкурентной, или потенциальной нишей, а реализованную нишу — постконкурентной, или фактической нишей. Это вызвало большой интерес к изучению роли конкуренции в разделении ресурсов среды обитания.

Развитие концепции многомерной ниши было связано, прежде всего, с работами Р.МакАртура и его коллег, которые разработали формализованные методы оценки степени перекрытия и ширины ниш и положили начало большому количеству эмпирических и теоретических исследований по экологии сообществ в последующие три десятилетия (MacArthur, MacArthur, 1961; MacArthur, Pianka, 1966; MacArthur, Levins, 1967; MacArthur, Wilson, 1967; MacArthur, 1968, 1970, 1972).

Р.МакАртур и Р. Левинс (MacArthur, Levins, 1967) впервые рассмотрели концепцию лимитирующего сходства организмов с целью выразить количественно тот уровень, до которого может доходить сходство между сосуществующими видами. Они взяли за основу модель конкуренции типа предложенных Лоткой-Вольтера (Lotka, 1925; Volterra, 1926), при условии разделения видов по одномерному спектру ресурсов и нормального распределения функции использования. В дискретном виде формула имеет следующий вид:

$$\lambda_{12} = \sum_h P_1 h \cdot P_2 h / \sum_h P_1 h^2$$

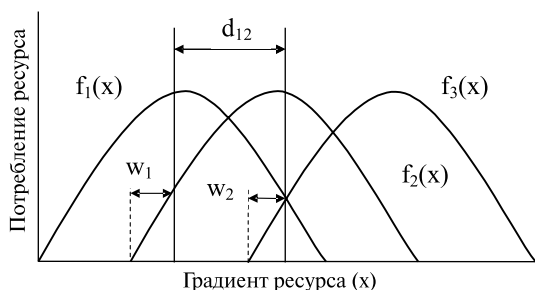


Рис. 1. Теоретические кривые использования ресурсов для трех видов со сходными функциями использования ($f(x)$). d — расстояние между средними значениями; w — стандартное отклонение (Джиллер, 1988).

где λ_{12} — коэффициент конкуренции, отражающий меру конкурентного воздействия вида 2 на вид 1, $P_i h$ — функция использования ресурса h видом i .

При условии предельной плотности насыщения в модели Лотки-Вольтерра можно рассчитать коэффициент конкуренции, обеспечивающий возможность совместного существования, и при обратном пересчете дающий величину лимитирующего сходства двух видов. Каждый вид, входящий в данную систему, использует ресурс определенным способом, описываемым соответствующей функцией использования ($f(x)$), и степень разделения ниши или степень лимитирующего сходства характеризуется отношением d_{ij}/w_{ij} , где d — разность средних значений использования ресурсов для видов i и j , а w_{ij} общая ширина кривой использования (одно стандартное отклонение) (рис. 1). МакАртур и Левинс (MacArthur, Levins, 1967) установили, что лимитирующее отношение d/w для успешной инвазии вида, пытающегося «втиснуть» свою нишу между нишами двух уже имеющихся видов, равно 1,56.

В дальнейшем были разработаны более строгие модели и методы анализа уровня сходства между сосуществующими видами. Они включали большее число конкурирующих видов, отличное от нормального распределение функции использования ресурсов, более чувствительные способы расчета (MacArthur, 1972; Roughgarden, 1974; May, 1981). Исходя из теоретических соображений, имеется известный предел перекрывания ниш, и сосуществование видов, использующих один и тот же ресурс, возможно лишь в том случае, когда среднее различие между ними превышает типичную внутривидовую изменчивость, т.е. $d > w$. Обычно отношение $d/w < 1$ указывает на потенциально сильную конкуренцию за данный ресурс, тогда

как отношение $d/w > 3$ позволяет считать, что между видами нет взаимодействия, то есть, нет перекрывания ниш (May, 1981; Abrams, 1983; Джиллер, 1988).

Ширина, или размер ниши наравне со степенью перекрывания служит важнейшим показателем, определяющим степень специализации или генерализованности организмов, и как результат, — число видов в сообществе и плотность их «упаковки». Р.Левинс (Levins, 1966) одним из первых предложил формализованную модель описания ширины ниши. В дальнейшем были разработаны специальные математические индексы, описывающие ширину ниши, и предложены теории, объясняющие взаимосвязь между шириной ниши и напряженностью конкурентных отношений между видами (Routhgarden, 1974; Hurlbert, 1978; Feinsinger et al., 1981). По мнению ученых, виды, имеющие широкую нишу, перекрываются в большей степени, чем узкоспециализированные виды. При возрастании межвидовой конкуренции степень перекрывания ниш увеличится. Это в свою очередь будет побуждать организмы специализироваться в использовании ресурсов, и ширина их ниш уменьшится (Svardson, 1949; MacArthur, 1972, однако см. Abbott et al., 1977).

В рамках концепции ниши Хатчинсона были проведены многочисленные исследования отдельных факторов экологической сегрегации организмов. В этих исследованиях ставилась задача выявить отличия в использовании ресурсов и тем самым показать существование определенной избирательности, которая может быть обусловлена действием конкуренции. Это полезный метод изучения роли конкуренции в структурировании сообществ, но он оказался малоприменимым для понимания природы и свойств самой ниши. Поэтому в биологии начался поиск способов более целостного описания структуры экологической ниши вида.

Поиски путей целостного описания структуры экологической ниши

Характерной особенностью модели экологической ниши Хатчинсона служит априорное предположение о независимости и равнозначности переменных среды, по которым анализируется расхождение организмов по нишам. Выделяют отдельно трофическую, пространственную, временную и другие компоненты ниши (Одум, 1986). По своей природе эти показатели отличаются друг от друга и вряд ли могут рассматриваться в качестве равнозначных составляющих экологической ниши вида. Поэтому многие исследователи отмечали необходимость дифференцированного подхода к анализу различных показателей ниши (Whittaker et al., 1973; Kulesza, 1975; Schoener,

1989). Постепенно экологическую нишу стали определять не как сумму всего разнообразия ресурсов, используемых популяцией вида, а как спектр использования ресурсов по одной или нескольким из наиболее важных (или наиболее доступных для измерения) осей ниши. Предпринимались попытки оценить значимость отдельных показателей ниши и установить характер взаимосвязи между ними. Было обнаружено, что разделение ресурсов и расхождение видов по нишам происходит, в первую очередь, по местообитаниям, затем по пище и в меньшей степени по времени (Schoener, 1974, 1989).

В результате более детального изучения трофических отношений животных, прежде всего птиц, наряду с пищей и местообитаниями, в качестве одного из главных показателей экологической ниши стали рассматривать кормовое поведение. Установили, что птицы кормятся характерным для каждого вида способом, и стереотип кормового поведения сохраняется в разных условиях обитания. На основании сравнительного анализа состава пищи, пространственного распределения и кормового поведения пришли к выводу, что эти факторы иерархически взаимосвязаны: особенности кормового поведения в значительной степени определяют выбор птицами пищевых объектов и местообитаний (MacArthur, 1958; Root, 1968; Williamson, 1971; Holmes et al., 1979; Robinson, Holmes, 1982). Это позволило предположить, что способ добывания пищи служит ведущим фактором, определяющим экологическую дифференциацию и расхождение птиц по нишам (Hespenheide, 1975; Eckhardt, 1979; Чернов, Хлебосолов, 1989).

Дальнейшие исследования подтвердили эту точку зрения и привели к созданию концепции одномерной иерархической ниши, с помощью которой открывается возможность целостного описания структуры экологической ниши вида. В настоящее время эта концепция разработана достаточно полно только для птиц, однако она имеет большое значение для развития общей теории экологической ниши (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 1996, 1999).

Концепция целостного описания экологической ниши птиц

Концепция одномерной иерархической ниши положила начало новому этапу в развитии теории экологической ниши. Основой для создания этой концепции послужили идеи Гриннела о ведущей роли кормового поведения в разделении ресурсов и иерархической структуре экологической ниши птиц. Результаты многолетних исследований, выполненных в рамках концепции многомерной ниши Хатчинсона, позволили подтвердить и уточнить представления Гриннела и сформулировать современную концепцию одномерной иерархической ниши.

Главной особенностью концепции одномерной иерархической ниши служит то, что она рассматривает нишу как целостную функциональную единицу. В этой концепции экологическая ниша определяется как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой видом функции в экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении птиц. Для успешного выполнения своей функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у птиц формируются разнообразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие адаптивные признаки. Кормовое поведение является устойчивым, стереотипным видовым признаком, определяющим выбор птицами характерных микроместообитаний, их биотопическое и географическое распределение, состав пищи, тип социальной организации и т.д. При этом кормовое поведение, как особенный биологический феномен, не ставится в один ряд с другими признаками вида. Это системный признак, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, является их интегральным выражением и целостно выражает специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 1993, 1996, 1999, 2001, в печ).

Различные показатели экологической ниши вида образуют систему иерархически соподчиненных адаптаций птиц к условиям среды обитания. Особенности кормового поведения птиц влияют на выбор кормовых субстратов и состав используемой пищи; эти факторы определяют характер предпочитаемых местообитаний и географическое распространение видов; пища и структура местообитаний, в свою очередь, оказывают влияние на развитие тех или иных форм социального поведения. Кормовое поведение определяет также формирование морфологических, физиологических, генетических и других признаков птиц (рис. 2). Таким образом, в систему взаимодействия птиц со средой обитания последовательно включаются различные факторы, которые в той или иной степени характеризуют специфичность отношения вида к среде и в соответствии со своим местом в системе соподчиненных показателей участвуют в процессе разделения ресурсов.

Кормовое поведение, структура кормовых станций и состав пищи определяют так называемую трофическую нишу вида. Трофические факторы играют первостепенную роль в экологической сегрегации, расхождении по нишам и видовой дифференциации птиц. Однако образ жизни и взаимоотношения птиц в сообществе зависят не только от трофических, но и других экологических факторов, связанных с размножением, защитой от хищников, воздействием климата и т.д. Вместе с трофической нишей они составляют общую экологичес-

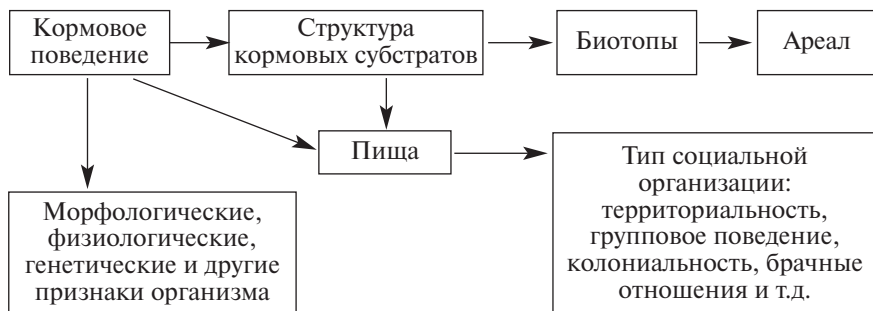


Рис. 2. Графическое изображение структуры одномерной иерархической ниши вида

кую нишу вида. Развитие этих адаптаций носит подчиненный характер и зависит от условий, в которых оказывается вид, благодаря своей трофической специализации.

Выявление целостных свойств кормового поведения позволяет успешно использовать концепцию одномерной иерархической ниши при изучении организации сообществ и экологических факторов видообразования. При этом концепция одномерной иерархической ниши сталкивается с определенными трудностями, обусловленными тем большим значением, которое уделяется кормовому поведению птиц в процессе экологической сегрегации и расхождения видов по экологическим нишам. Они касаются проблемы устойчивости кормового поведения птиц в природе, механизмов формирования видового стереотипа кормового поведения, методов целостного описания кормового поведения птиц. Рассмотрим эти вопросы подробнее.

Устойчивость кормового поведения птиц

Концепция одномерной иерархической ниши необходимо предполагает существование у птиц устойчивого видового стереотипа кормового поведения. Но поведение традиционно рассматривается в качестве одного из наименее устойчивых признаков, помогающих животным быстро приспособиться к резким изменениям условий среды обитания и сохранить эволюционную пластичность (А.Н.Северцов, 1939; Калабухов, 1950; Майр, 1968). Поэтому предположение о ведущей роли поведения, тем более только одной его формы — кормового поведения, в расхождении птиц по экологическим нишам и формировании специфических морфологических признаков на первый взгляд противоречит общепринятым взглядам на экологическую и эволюционную роль поведения в целом.

Вопрос о степени устойчивости кормового поведения птиц далеко неоднозначен и вызывает много споров. В целом ряде исследований был обнаружен высокий уровень стереотипности пищедобывательной активности у птиц одного и того же вида (Промптов, 1956; MacArthur, 1958; Root, 1967; Parnell, 1969; Williamson, 1971; Moreau, 1972; Partridge, 1979; Hutto, 1981; Greenberg, 1984; Brown, Fredrickson, 1986; Хлебосолов, 1993, 1999). В то же время, имеются работы, в которых подчеркивается широкая изменчивость кормового поведения птиц в разных экологических ситуациях (Murton, 1963; Davies, 1977; Rabenold, 1980; Roper, 1986; Wiens, 1989; Резанов, 1996, 2000).

Для решения этой проблемы необходимо различать кратковременную изменчивость кормового поведения птиц, обусловленную ситуационной экологической ситуацией, и эволюционно значимую устойчивость поведения птиц в организованных сообществах. Хорошо известно, что условия существования птиц в природе нестабильны, состав и распределение ресурсов подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям. Птицы должны обладать адаптациями, позволяющими использовать нестабильные пищевые ресурсы. При изменении экологической ситуации они вынуждены изменить поведение и кормиться нехарактерным для них способом. Но такое изменение поведения носит обычно кратковременный характер и в целом не ведет к нарушению видового стереотипа кормового поведения птиц (Root, 1967; Morse, 1971; Davies, Green, 1976; Fitzpatrick, 1980; Tye, 1989).

Устойчивость кормового поведения птиц в природе можно объяснить наличием межвидовой конкуренции и высоким уровнем консерватизма биоценотической организации сообществ (Плотников, 1979; Чернов, 1996). Птицы не могут свободно изменить свое кормовое поведение в ту или иную сторону без снижения эффективности кормежки и повышения конкуренции с близкими видами (Root, 1967; Holmes, Robinson, 1981; Whelan, 1987; Holmes, 1990). Нестабильность условий среды способствует повышению вариативности применяемых кормовых методов, но действие межвидовой конкуренции вынуждает птиц пользоваться привычными для них способами поиска и добывания пищи и повышает устойчивость кормового поведения.

Анализ экологической и эволюционной роли поведения с позиций биоценотической организации сообществ позволяет разрешить противоречие между лабильностью и устойчивостью поведения. Прочность экосистемных связей не дает птицам выходить за рамки адаптивной нормы изменчивости, обусловленной кратковременными флуктуациями окружающей среды, и поддерживает свойствен-

ный каждому виду стереотип поведения. Только изменение самой структуры экосистемы и характера биоценотических связей может приводить к эволюционно значимому изменению поведения птиц в сообществе. За счет лабильности поведения организмы могут быстро приспосабливаться к изменившимся условиям среды. Но затем, если эти условия долгое время остаются неизменными, новая форма поведения стабилизируется, становится эволюционно устойчивой и обуславливает формирование адаптивных морфологических, физиологических и других признаков вида.

*Механизмы формирования видового стереотипа
кормового поведения птиц*

Согласно концепции одномерной иерархической ниши птицы выбирают пищу и местообитания, исходя из особенностей своего кормового поведения. При этом возникает вопрос, определяется ли избирательность пищи и кормовых стаций поведением птиц или, наоборот, обитание в тех или иных условиях оказывает влияние на выбор соответствующих кормовых методов. Очевидно, что в процессе эволюционного развития трофических адаптаций, именно разнообразие пищевых объектов и кормовых стаций в значительной мере предопределило возникновение тех или иных способов добывания пищи. Но по мере того, как вид, специализирующийся в добывании пищи тем или иным способом, приобретает соответствующие морфологические признаки, и его поведение становится инстинктивным, он в самом себе начинает нести информацию о своей нише. При изменении природных условий или в результате расселения птицы выбирают местообитания, уже исходя из особенностей своего поведения. Поэтому в отношении механизмов формирования современных сообществ, следует говорить о том, что именно кормовое поведение птиц предопределяет выбор кормовых стаций и пищевых объектов, а не наоборот. Это позволяет отнести кормовое поведение к наиболее значимому показателю экологической ниши вида, а пищу и местообитания к факторам, зависимым от первого.

Проблема целостного описания кормового поведения птиц

Одна из трудностей, с которой сталкивается концепция одномерной иерархической ниши, связана с проблемой целостного описания кормового поведения птиц. Внешне поведение проявляется в сравнительно простых действиях организма, направленных на поиск и добывание пищи. Но поскольку в нем соединяются воедино многообразные признаки самого организма и факторы среды, внутреннее содержание поведения весьма сложно и требует значительных

усилий для выявления его специфических особенностей у особей того или иного вида. У экологически близких видов птиц, питающихся сходной пищей и обитающих в одной и той же среде, сравнительно легко обнаруживаются специфические отличия в манере кормового поведения, выражающиеся в использовании тех или иных кормовых маневров, разной последовательности их выполнения, продолжительности высматривания добычи, направления и длины прыжков и полетов и т.д. Но даже в этом случае возникают трудности целостного описания кормового поведения птиц, часто приходится разбивать единый процесс локомоции на отдельные элементы и использовать для их описания различные методы (Remsen, Robinson, 1990; Хлебосолов, 1999; Резанов, 2000).

При сравнительном анализе кормового поведения птиц из разных семейств у них помимо специфичной манеры кормежки обнаруживаются отличия в стратегии кормового поведения. Например, мухоловки (*Muscicapidae*) охотятся с помощью подкарауливания, славковые птицы (*Sylviidae*) собирают пищу с травы, листьев и веток деревьев и кустарников, синицы (*Paridae*) извлекают корм из различных укрытий и т.д. Все виды одного семейства используют характерные способы охоты, но не выходят за пределы общей стратегии добывания пищи, свойственной данному семейству. При этом кормовое поведение птиц внутренне становится еще более сложным, и бывает трудным выявить его специфичные черты (Хлебосолов, 1999).

Проводить сравнительный анализ кормового поведения птиц, относящихся к разным отрядам еще труднее, чем птиц из разных семейств. В отряды объединяются виды, применяющие разные методы и стратегии добывания корма, но использующие сходный тип пищи в той или иной среде обитания. При этом в разных отрядах часто возникают параллельные ряды поведенческих и морфологических адаптаций, приводящих к появлению внешне сходных форм. Однако внешнее сходство в поведении и строении птиц еще не говорит об их действительном сходстве. Птицы одного отряда, даже при определенном внешнем различии, в других отношениях фактически более сходны между собой, чем внешне похожие формы птиц из разных отрядов. Питание определенной пищей обуславливает функциональную близость видов одного отряда и накладывает характерный отпечаток на все признаки птиц данной группы - размер, морфологические и физиологические адаптации, энергетический метаболизм, психику и т.д. Поэтому кормовое поведение птиц, относящихся к разным отрядам, при некотором внешнем сходстве принципиально различно. Выявить и описать эти отличия с помощью количественных показателей крайне сложно (Хлебосолов, 1999).

Важная роль поведения в экологической сегрегации и расхождении птиц по нишам обуславливает необходимость разработки строгих математических методов, позволяющих проводить описание, оценку и сравнительный анализ кормового поведения птиц, как по отдельным параметрам, так и в целом.

Экологическая ниша — свойство вида или характеристика среды

Развитие целостных представлений о структуре экологической ниши позволяет решить вопрос о роли организмов и факторов среды в формировании ниши вида.

В рамках концепции одномерной иерархической ниши экологическая ниша определяется как специфическая функция того или иного вида в экосистеме, которая характеризуется способом использования ресурсов, или кормовым поведением организмов. Функция представляет собой определенное взаимодействие организмов того или иного вида с факторами среды. Поскольку во взаимодействие включены одновременно и вид и среда, ни одному из них нельзя приписать исключительной роли в организации этого взаимодействия. Функциональные свойства ниши не сводятся к отдельным свойствам организмов и среды. Это совершенно новые целостные свойства ниши как системы, которые возникают в результате специфического взаимодействия вида со средой. Нишу следует рассматривать не отдельно с позиций организма или с позиций среды, а как некоторую целостную функциональную единицу внутри природного сообщества. Свойства ниши определяются, в конечном итоге, структурой более высокой по сравнению с видами и отдельными факторами среды системой — биоценозом, или экосистемой. Поэтому вопрос, является ли ниша характеристикой среды или свойством организма, теряет свой первоначальный смысл. В этом плане важнее понять, какую роль в формировании ниши вида играют сами организмы, и какую факторы среды.

Функция вида в экосистеме определяется способом использования ресурсов и зависит от состава используемой пищи, структуры местообитаний и возможных методов добывания пищи. Пища и местообитания являются характеристикой среды, и они в значительной мере определяют количество возможных методов добывания пищи. Однако разнообразие кормового поведения определяется не только составом пищи и структурой местообитаний, но и свойствами самих организмов. В процессе эволюции происходит повышение уровня организации животных, связанное с усложнением строения, дифференциацией и интенсификацией функций, развитием нервной системы и т.д. Это позволяет им применять новые способы добыва-

ния пищи и формировать новые ниши при одних и тех же условиях окружающей среды. Таким образом, пища и местообитания образуют некоторую базовую основу разнообразия ниш, а за счет эволюционного развития самих организмов увеличивается число возможных методов добывания пищи и, соответственно, растет число экологических ниш.

Роль концепции одномерной иерархической ниши в изучении межвидовой конкуренции

В биологии широко распространена точка зрения, согласно которой экологическая сегрегация и расхождение видов по нишам происходят в результате межвидовой конкуренции. Поэтому теория экологической ниши тесно связана с теорией конкуренции. В рамках концепции многомерной ниши Хатчинсона предпринимались многочисленные попытки определить влияние конкуренции на взаимоотношения организмов в сообществе. Однако методические трудности изучения конкуренции, сложная структура природных сообществ, возможность неоднозначной трактовки полученных данных, косвенный характер свидетельств существования конкуренции не позволили ученым прийти к однозначному выводу.

Некоторые исследователи рассматривают конкуренцию как один из ведущих факторов, влияющих на формирование сообществ (McIntosh, 1970; MacArthur, 1972; Cody, 1974; Schoener, 1977; Diamond, 1978; Grant, 1986). Другие приходят к мнению об отсутствии конкурентных отношений между организмами или, по крайней мере, о незначительном влиянии конкуренции на структуру сообществ (Connell, 1975; Connor, Simberloff, 1979; Lawton, Strong, 1981; Craig, 1985; Головатин, 1992). Всесторонний анализ литературных данных, используемых для доказательства существования конкуренции, с применением критериев строгости этих доказательств, показал, что большинство данных удовлетворяет лишь одному или нескольким критериям, поэтому все они могут рассматриваться лишь как косвенные и нестрогие свидетельства конкуренции (Wiens, 1989).

Как правило, о наличии или отсутствии конкуренции между видами судят по степени перекрытия экологических ниш у совместно обитающих видов. Поскольку исследования проводились с помощью концепции многомерной ниши Хатчинсона, и оценка параметров ниш сосуществующих видов проводилась лишь по отдельным показателям, очевидно, что достоверность этих данных невелика. Объективное исследование конкуренции возможно лишь в рамках концепции одномерной иерархической ниши, позволяющей целостно описывать структуру экологической ниши и изучать механизмы совместно-

го обитания видов в природе. В концепции одномерной иерархической ниши системным признаком, характеризующим нишу вида как целое, служит кормовое поведение. Поэтому анализ конкурентных отношений организмов в сообществе должен проводиться именно на уровне кормового поведения. Все другие показатели ниши носят соподчиненный характер, степень их специфичности широко варьирует, и перекрывание ниш по этим показателям не может служить надежным критерием напряженности конкурентных отношений.

Большинство данных о существовании конкуренции носит косвенный характер. В рамках концепции одномерной иерархической ниши открывается возможность получить прямые свидетельства наличия или отсутствия межвидовой конкуренции в природе. Выявление целостных свойств ниши позволяет проводить анализ взаимоотношений организмов в сообществе с позиций качества экологических ниш совместно обитающих видов. Поскольку главным показателем экологической ниши вида является кормовое поведение, критерием оценки качества ниши может служить эффективность добывания пищи. Современные методы изучения кормового поведения животных позволяют определить эффективность кормежки с помощью оценки затрат времени и энергии на добывание пищи (Schoener, 1971; Дольник, Дольник, 1987; Бардин и др., 1991; Ильина, Грачева, 1991). Изучение межвидовых отношений птиц с учетом качества ниш показывает, что виды птиц, использующие энергетически дорогостоящие способы добывания пищи, стремятся занять местообитания тех видов, которые обладают более эффективным кормовым поведением. При этом возникают агрессивные межвидовые отношения, препятствующие проникновению птиц в кормовые станции других видов. Они вынуждены вернуться на свою территорию и продолжать кормиться прежним способом. Это служит отчетливым свидетельством существования межвидовой конкуренции у птиц (Хлебосолов, 1994).

Заключение

Теория экологической ниши прошла долгий путь развития от первых попыток определить нишу как целостную функциональную единицу через дифференцированное изучение отдельных ее показателей до создания современной концепции целостного описания экологической ниши вида. Важным шагом на этом пути стало обнаружение целостных свойств кормового поведения, которое является ключевым системным признаком, обуславливающим функциональное единство ниши при структурной множественности составляющих ее элементов. Кормовое поведение характеризует экологическую нишу вида как целое, влияет на формирование и синтезирует

в себе все другие признаки вида. Поэтому изучение системных свойств поведения и разработка методов его описания служит одним из наиболее актуальных и перспективных направлений исследований в теории экологической ниши, поведенческой экологии и экологии сообществ.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ
(проект № 01-04-48235).*

Литература

- Бардин А.В., Ильина Т.А., Литвинова Е.О., Смирнова Т.В. 1991. Питание гнездовых птенцов веснички (*Phylloscopus trochilus*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*) на Куршской косе// Труды Зоологического Института АН СССР (Эколого-популяционные исследования птиц). Т.231. С.3–25.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир. 477 с.
- Галл Я.М. 1993. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. Санкт-Петербург: Наука. 141 с.
- Головатин М.Г. 1992. Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Екатеринбург: УРО РАН. 103 с.
- Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозиздат. 608 с.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М: Мир. 184 с.
- Дольник В.Р., Дольник Т.В. 1987. Затраты времени и энергии на добывание пищи у птиц в природе. 1. Цена различных приемов питания// Экология. №.1. С.27–35.
- Ильина Т.А., Грачева Т.И. 1991. Бюджеты времени и энергии двух видов пеночек — веснички (*Phylloscopus trochilus*) и трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) в гнездовой период// Труды Зоологического Института АН СССР (Эколого-популяционные исследования птиц). Ленинград. Т.231. С.31–42.
- Калабухов Н.И. 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч.1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Харьков: Изд-во Харьковского госуниверситета им. А.М.Горького. 267 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностранная литература. 404 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 464 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т.2. М.: Мир. 376 с.
- Плотников В.В. 1979. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука. 275 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Познанин Л.П. 1941. Об экологическом значении функции// Журнал общей биологии. Т.2. No.3. С.417–430.
- Промитов А.Н. 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц// Доклады Академии Наук СССР. Т.27. №.2. С.171–175.
- Промитов А.Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.Л.: Изд-во АН СССР. 311 с.
- Резанов А.Г. 1996. Кормовое поведение как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность// Русский орнитологический журнал. 5 (1/2). С.53–63.

- Резанов А.Г. 2000. Кормовое поведение птиц: Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-Школа. 223с.
- Риклефс Р. 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностранная литература. 359 с.
- Хлебосолов Е.И. 1993. Стереотип кормового поведения птиц// Успехи Современной Биологии. Т.113. Вып.6. С. 717–730.
- Хлебосолов Е.И. 1994. Кормовое поведение и межвидовая агрессивность птиц на примере каменок (*Oenanthe*, *Turdinae*, *Passeriformes*)// Успехи Современной Биологии. Т.114. Вып.1. С. 110–121.
- Хлебосолов Е.И. 1996. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц// Успехи Современной Биологии. Т.116. Вып. 4. С.447–462.
- Хлебосолов Е.И. 1999. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт. 284 с.
- Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение птиц как ключевой системный признак вида. Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Изд-во «Матбугат йорты». 2001. С. 618.
- Хлебосолов Е.И. Функциональная концепция вида в биологии// Экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГПУ / Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. Гос. Пед. Ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. 2003, в печ.
- Чернов Ю.И. 1996. Эволюционная экология — сущность и перспективы// Успехи Современной Биологии. Т.116. Вып.3. С. 277–292.
- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. 1989. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц// Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука. С. 39–51.
- Шенброт Г.И. 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных// Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: Изд-во ВИНТИ. Т.14. С. 5–70.
- Шишкин В.С. 1982. Роль птиц в наземных экосистемах// Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: Изд-во ВИНТИ. Т. 11. С. 6–96.
- Abbott I., Abbott L.K., Grant P.R. 1977. Comparative ecology of Galapagos ground finches (*Geospiza* Gould). Evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition// Ecological Monographs. Vol. 49. P. 151–184.
- Abrams P.A. 1983. The theory of limiting similarity// Annual Review of Ecology and Systematics. Vol. 14. P. 359–376.
- Brown P.W., Fredrickson L.H. 1986. Food habits of breeding white-winged scoters// Canadian Journal of Zoology. Vol. 64. P.1652–1654.
- Cody M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton: Princeton University Press. 318 p.
- Connell J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments// Ecology and Evolution of Communities (M.L.Cody, J.M.Diamond, eds.), P.460–490. Cambridge (Mass.): Harvard University Press.
- Connell J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments// American Naturalist. Vol.122. P. 661–696.

- Connor E.F., Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?// *Ecology*. Vol.60. P. 1132–1140.
- Craig R.J. 1985. Comparative habitat use by Louisiana and Northern Waterthrushes// *Wilson Bulletin*. Vol.97. P. 347–355.
- Davies N.B. 1977. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging// *Animal Behaviour*. Vol. 25. P. 1016–1033.
- Davies N.B., Green R.E. 1976. The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler// *Animal Behaviour*. Vol. 24. P. 213–229.
- Diamond J.M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition// *American Scientists*. Vol. 66. P. 322–331.
- Dice L.R. 1952. *Natural communities*. Ann Arbor: Michigan University Press. 547 p.
- Eckhardt R.C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains// *Ecological Monographs*. Vol. 49. P. 129–149.
- Elton C.S. 1927. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson. 209 p.
- Feinsinger P., Spears E.E., Poole R.W. 1981. A simple measure of niche breadth// *Ecology*. Vol. 62. P. 27–32.
- Fitzpatrick J.W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers// *Condor*. V. 82. P. 43–57.
- Gaffney P.M. 1975. Roots of the niche concept// *American Naturalist*. Vol. 109. P. 490.
- Gause G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Grant P.R. 1986. Interspecific competition in fluctuating environments// *Community Ecology* (J.Diamond and T.J.Case, eds.). P. 173–191. New York: Harper and Row.
- Greenberg R. 1984. Neophobia in the foraging-site selection of a neotropical migrant birds: an experimental study// *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* Vol. 81. P. 3778–3780.
- Grinnell J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee// *Auk*. Vol. 21. P. 364–382.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher// *Auk*. Vol. 34. P. 427–433.
- Grinnell J. 1924. Geography and evolution// *Ecology*. Vol. 5. P. 225–229.
- Grinnell J. 1928. Presence and absence of animals// *University of California Chronicle*. Vol. 30. P. 429–450. (Reprinted in Grinnell, J. (1943). *Joseph Grinnells Philosophy of Nature*, P. 187–208. Berkeley and Los Angeles: California University Press.
- Hespenheide H.A. 1975. Prey characteristics and predator niche width// *Ecology and evolution of communities* (M.L.Cody and J.M.Diamond, eds.). P. 150–180. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Holmes R.T., Bonney R.E.Jr., Pacala S.W. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach// *Ecology*. Vol. 60. P. 512–520.
- Holmes R.T., Robinson S.K. 1981. The species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest// *Oecologia*. Vol. 48. P. 31–35.
- Hurlbert S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives// *Ecology*. Vol. 32. P. 571–577.
- Hurlbert S.H. 1981. The gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyper-space// *Evolutionary Theory*. Vol. 5. P. 177–184.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks// *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Vol. 22. P. 415–427.
- Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?// *American Naturalist*. Vol. 93. P. 145–159.

- Hutchinson G.E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven: Yale University Press. 260 p.
- Hutto R.L. 1981. Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers// *Auk*. Vol. 98. P. 765–777.
- Huxley J. 1942. *Evolution: The modern synthesis*. London: Allen and Unwin. 646 p.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush// *American Naturalist*. Vol. 124. P.17–47.
- Krebs C.J. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 2nd edition. New York: Harper and Row. 678 p.
- Kulesza G. 1975. Comment on «Niche, habitat and ecotopes»// *American Naturalist*. Vol.109. P.476–479.
- Lack D. 1947. *Darwin's finches*. Cambridge: Cambridge University Press. 204 p.
- Lack D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. 404 p.
- Lawton J.H., Strong D.R.Jr. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects// *American Naturalist*. Vol. 118. P. 317–338.
- Levins R. 1966. The strategy of model building in population biology// *American Scientist*. Vol. 54. P. 421–431.
- Lotka A.J. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins (Reprinted as *Elements of mathematical biology*. New York:Dover). 460 p.
- Low R., Watkinson A.R. 1989. Competition// *Ecological Concepts* (J.M. Cherrett, ed.), P. 243–284. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- MacArthur R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests// *Ecology*. Vol. 39. P. 599–619.
- MacArthur R.H. 1968. The theory of niche. *Population Biology and Evolution* (R.C.Lewontin, ed.). P. 159–176. Syracuse, New York: Syracuse University Press.
- MacArthur R.H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species// *Theoretical Population Biology*. Vol. 1. P. 1–11.
- MacArthur R.H. 1972. *Geographical ecology*. New York: Harper and Row. 269 p.
- MacArthur R.H., Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species// *American Naturalist*. Vol. 101. P. 377–385.
- MacArthur R.H., MacArthur J.W. 1961. On bird species diversity// *Ecology*. Vol. 42. P. 594–598.
- MacArthur R.H., Pianka E.R. 1966. On optimal use a patchy environment// *American Naturalist*. Vol. 100. P. 603–609.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 203 p.
- May R.M. 1981. Models for two interacting populations// *Theoretical Ecology. Principles and Applications* (R.M.May, ed.). P. 78–104. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- McIntosh R.P. 1970. Community, competition, and adaptation// *Quarterly Review of Biology*. Vol. 45. P. 259–280.
- Moreau R.E. 1972. *The Palaearctic-African bird migration systems*. New York: Academic Press. 324 p.
- Morse D.H. 1971. The insectivorous birds as an adaptive strategy// *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 2. P. 177–200.
- Murton R.K. 1963. The feeding ecology of the Wood Pigeon// *British Birds*. Vol. 56. P. 345–375.
- Odum E.P. 1945. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds// *Wilson Bulletin*. Vol. 57. P. 191–201.

- Palmgren P. 1932. Zur Biologie von *Regulus regulus regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys.// *Acta zoologica fennici*. № 14. P. 1–113.
- Parnell J.F. 1969. Habitat relations of the parulidae during spring migration// *Auk*. Vol. 86. P. 505–521.
- Partridge L. 1979. Differences in behaviour between Blue and Coal tits reared under identical conditions// *Animal Behaviour*. Vol. 27. P. 120–125.
- Rabenold K.N. 1980. The Black-throated Green Warbler in Panama: geographic and seasonal comparison// *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation* (A.Keast and E.S.Morton, eds.). P. 297–307. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press.
- Remsen J.V.Jr., Robinson S.K. 1990. A classification scheme for foraging behavior in terrestrial habitats// *Studies in Avian Biology*. No. 3. P. 144–160.
- Robinson S.K., Holmes R.T. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure// *Ecology*. Vol. 63. P. 1918–1931.
- Root R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher// *Ecological Monographs*. Vol. 37. P. 317–350.
- Roper T.J. 1986. Cultural evolution of feeding behaviour in animals// *Science Progress*. Vol. 70. P. 571–583.
- Roughgarden J. 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish// *Theoretical Population Biology*. Vol. 9. P. 388–424.
- Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. New York: Macmillan. 634 p.
- Schoener T.W. 1971. Theory of feeding strategies// *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 2. P. 369–404.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities// *Science*. Vol. 185. P. 27–39.
- Schoener T.W. 1977. Competition and the niche// *Biology of the reptilia* (C.Gans, and D.W.Tinkle, eds.), (Vol. 7: Ecology and Behaviour A), P. 35–136. New York: Academic Press.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche// *Ecological concepts* (J.M.Chernet, ed.). P. 79–113. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Svardson G. 1949. Competition and habitat selection in birds// *Oikos*. Vol. 1. P. 157–174.
- Tye A. 1989. A model of search behaviour for the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* (Aves, Turdinae) and other pause-travel predators// *Ethology*. Vol. 83. P. 1–18.
- Udvardy M.F.D. 1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche// *Ecology*. Vol. 40. P. 725–728.
- Volterra V. 1926. *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*// *Memoria della Regia Accademia Nazionale dei Lincei*, ser 6. Vol. 2. P. 31–113.
- Whelan C.J. 1987. Effects of foliage structure on the foraging behavior of insectivorous birds. Ph.D. Thesis. Dartmouth College. 375 p.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. 1973. Niche, habitat, and ecotope// *American Naturalist*. Vol. 107. P. 321–338.
- Wiens J.A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press. Vol. 1. 487 p., Vol. 2. 316 p.
- Williamson P. 1971. Feeding ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds// *Ecological Monographs*. Vol.41. P. 129–152.

Роль поведения в экологии и эволюции животных

Третье издание. Первая публикация в 2001 г.*

Согласно определению, экология — это наука о взаимоотношениях живых организмов с окружающей средой и друг с другом. До настоящего времени в экологии широко изучались различные стороны жизни организмов и условия их обитания, а взаимоотношения организмов уделялось мало внимания.

В середине нашего столетия возникла новая наука — поведенческая экология. Задачей этой научной дисциплины как раз и стало исследование механизмов взаимодействия животных друг с другом и со средой обитания (см. обзор, Панов, 1983; Krebs, Davies, 1987; Хлебосолов, 1990). По мере развития поведенческо-экологических исследований стало очевидным, что главная роль в регулировании многообразных связей животных в природе принадлежит поведению. Поведение позволяет организмам эффективно приспосабливаться к условиям окружающей среды. Например, при колебании запаса и распределения пищи животные быстро изменяют поведение и выбирают оптимальный режим кормления. Они могут оценивать затраты времени и энергии на поиск и добывание корма и при достижении порогового значения запаса пищи оставлять кормовой участок и переходить на следующий, регулировать интенсивность и дальность кормовых полетов, выбирать оптимальный размер пищевых объектов и т.д. (Charnov, 1976; Cowie, 1977; Goss-Custard, 1977; Krebs, 1978; Kacelnik, 1984).

Поведение играет важнейшую роль и в формировании социальной организации животных. В зависимости от того, в каких экологических условиях обитают те или иные виды животных, они выбирают оптимальные формы социального поведения.

Например, важное значение в регулировании численности животных в природе принадлежит территориальному поведению. Животные, в зависимости от запаса корма, охраняют территории разного размера и формы и тем самым ограничивают плотность населения. В целом ряде работ по поведению птиц было показано, что они

* Хлебосолов Е.И. Роль поведения в экологии и эволюции животных // Фауна, экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2001. С. 100–108.

охраняют территории только при умеренном обилии пищи. При слишком низком или, наоборот, высоком обилии пищевых ресурсов охрана территорий прекращается (Gill, Wolf, 1975; Carpenter, MacMillen, 1976; Kodric-Brown, Brown, 1978).

Помимо территориального поведения важную роль в регуляции численности и пространственного распределения животных играют механизмы группового поведения. В их основе лежит принцип социального доминирования. Поскольку пищевые объекты в природе чаще всего распределены локально и требуют определенных усилий на их поиск, кормление в составе группы оказывается эффективнее, чем в одиночку (Krebs, 1973; Baker et al., 1981; Brown, 1983; Панов, 1983; Хлебосолов, 1986).

Многие авторы рассматривают территориальное и групповое поведение как крайние точки континуума поведения, связанного с пространственным распределением животных (Brown, Orians, 1970; Kaufmann, 1983). Животные чутко реагируют на изменение условий существования и быстро изменяют свое поведение. Например, белые трясогузки на зимовках могут жить стаями или в одиночку на охраняемых кормовых территориях. Н.Дэйвс и А.Хаустон (Davies, Houston, 1983) обнаружили, что в Англии в зимний период белые трясогузки кормятся в стаях на лугах или охраняют индивидуальные кормовые территории по берегам рек. Было установлено, что в зависимости от погодных условий, эффективность кормежки становилась выше попеременно в стаях или на охраняемых территориях, и в соответствие с этим птицы быстро изменяли свое поведение. Владельцы территорий часто оставляли свои участки и присоединялись к стаям, не проявляя заметной агрессии к посторонним птицам. И наоборот, трясогузки, постоянно обитающие в составе группы, при изменении кормовых условий пытались проникнуть на охраняемые территории.

Колониальность является одной из форм социальной организации, обусловленной недостатком пригодных для устройства гнезд мест или высокой степенью хищничества. Для большинства видов птиц колониальное или одиночное гнездование не являются облигатным признаком. Например, поведение короткохвостых поморников (*Stercorarius parasiticus*) в Арктике зависит от того, где и как добывают птицы корм. Особи, которые живут на побережье и летают кормиться в море, как правило, образуют колонии. И наоборот, птицы, обитающие вдали от берега моря и добывающие корм на суше, охраняют индивидуальные территории и ведут одиночный образ жизни (Andersson, Gotmark, 1980). Даже у типичных представителей одиночно гнездящихся птиц при определенных условиях возникает тенден-

ция к колониальному гнездованию. Так, А.Донт и Дж. Шиллеманс (Dhondt, Schillemans, 1983), изучив поведение больших синиц (*Parus major*) в Бельгии, обнаружили, что в репродуктивный период особи, охраняющие индивидуальные территории, но не нашедшие здесь подходящего места для устройства гнезда, могут загнеститься на участке соседней пары, продолжая при этом охранять свою территорию.

Брачные отношения, как и другие социальные системы, непосредственно зависят от условий обитания птиц, прежде всего от запаса и распределения пищевых ресурсов. По мере увеличения обилия пищевых ресурсов, брачные системы животных закономерно изменяются от строгой моногамии к факультативной, облигатной полигамии и промискуитету. Самые незначительные изменения условий существования могут приводить к полной смене брачной системы. Яркой иллюстрацией этого может служить крайне высокое разнообразие репродуктивных систем у лесной завирушки (*Prunella modularis*). В небольших популяциях этого вида одновременно встречаются моногамия, полигамия, полигинандрия и полиандрия (Birkhead, 1981; Davies, 1983). Н.Дэйвс и А.Людберг (Davies, Lundberg, 1984) попытались выяснить, каким образом особенностями брачных отношений этих птиц связаны с запасом и распределением пищи. Исследования проводились на относительно небольшой территории университетского ботанического сада в Кембридже. В популяции лесных завирушек, обитающих на территории сада, встречались все известные у них формы брачных отношений. Авторы установили, что запас пищи влияет на размер охраняемых самцами и самками индивидуальных территорий, и этим в значительной степени определяется тип брачной системы птиц. При проведении искусственной подкормки в популяции уменьшалось количество полиандрических групп и возрастало число моногамных пар.

На первых этапах развития поведенческой экологии исследования были направлены преимущественно на выявление механизмов адаптации животных к условиям существования и анализ оптимальных форм поведения. При этом основное внимание уделялось изучению оптимального кормового поведения и социальной организации животных. Эти формы поведения играют важнейшую роль в приспособлении животных к современным условиям существования. Но их эволюционная значимость невелика. Социальное поведение не является видоспецифичным признаком, выбирается животными в зависимости от конкретных условий существования и при изменении последних может легко изменяться (Хлебосолов, 1990).

Однако вскоре была обнаружена эволюционно значимая форма поведения, определяющая направление микроэволюционных пре-

образований и видообразования животных. Это видоспецифическое кормовое поведение. Известно, что многообразие, характерные особенности и место видов в природе определяются структурой их экологической ниши (Кашкаров, 1933; С.А. Северцов, 1937, 1941; Васнецов, 1938; Шульпин, 1940; Huxley, 1942; Симпсон, 1948; Майр, 1968; Шмальгаузен, 1968, 1969). При этом характер экологической ниши каждого вида обуславливается, в первую очередь, способом использования пищевых ресурсов. Способ использования ресурсов зависит от многих факторов — состава пищи, структуры кормовых станций, методов поиска и добывания пищи и т.д. Все эти факторы органически соединяются в кормовом поведении вида, как интегральном признаке, в котором в целостной форме выражается трофическая специализация вида (Хлебосолов, 1993 б, 1996, 1999).

Поведение является важным каналом межорганизменных и межвидовых взаимодействий и связующим звеном между животным и окружающей средой (Хайнд, 1975; Тинберген, 1978; Панов, 1978). Оно отражает специфичность отношения организмов того или иного вида к различным факторам внешней среды, несет в себе информацию о пищевых, стациальных и других предпочтениях вида, поэтому может всесторонне характеризовать положение вида в системе биоценотических связей. С другой стороны, поведение определяет формирование морфологических, физиологических и других признаков вида. Тем самым с помощью поведения достигается соответствие внешних и внутренних признаков организмов характеру их ниши. Благодаря такой особой роли посредника между организмом и средой обитания, поведение служит одним из наиболее универсальных способов видовой дифференциации животных (Cody, 1973; Hespeneheide, 1975; Eckhardt, 1979; Хлебосолов, 1996, 1999).

Внешне кормовое поведение проявляется в сравнительно простых действиях организма, направленных на поиск и добывание пищи. Но поскольку в поведении соединяются воедино многообразные признаки самого организма и факторы среды обитания, внутреннее содержание поведения весьма сложно и требует значительных усилий для выявления специфических особенностей поведения того или иного вида.

Например, у экологически близких видов птиц, питающихся сходной пищей и обитающих в одной и той же среде, сравнительно легко обнаруживаются специфические отличия в манере кормового поведения, выражающиеся в использовании тех или иных кормовых маневров, разной последовательности их выполнения, продолжительности высматривания добычи, направления и длины прыжков и полетов и т.д. (Хлебосолов, 1993 а, 1995; Резанов, 1995; Хлебосолов,

Захаров, 1997). Если же взять для сравнения более далекие экологические и систематические группы птиц, например разные семейства, то, помимо манеры кормежки, обнаруживаются отличия в стратегии кормового поведения. Так, у воробьиных птиц мухоловки (сем. *Muscicapidae*) охотятся с помощью подкарауливания. Славковые птицы (сем. *Sylviidae*) активно собирают пищу с травы, листьев и веток деревьев и кустарников. Синицы (сем. *Paridae*) извлекают корм из различных укрытий и т.д. Хотя все виды того или иного семейства используют специфические способы охоты, они не выходят за пределы общей стратегии добывания пищи, свойственной этому семейству. При этом кормовое поведение птиц внутренне становится еще более многокомпонентным и становится трудным выявлять его видоспецифические черты.

Проводить сравнительный анализ кормового поведения птиц, относящихся к разным отрядам еще труднее, чем у птиц из разных семейств. В отряды объединяются виды, применяющие разные методы и стратегии добывания корма, но использующие сходный тип пищи в той или иной среде обитания. Так, куриные питаются в основном различными частями травянистых и древесных растений, голенастые — водными позвоночными на мелководье, кулики — почвенными и водными беспозвоночными, воробьиные — различными поверхностно-обитающими беспозвоночными и т.д. При этом в группах птиц, питающихся разной пищей, возникают параллельные ряды поведенческих и морфологических адаптаций, приводящих к появлению внешне сходных форм. Например, поведение кулика щеголя (*Tringa erythropus*) во время кормежки очень сходно с кормовым поведением цапель. Этот кулик, как и цапли, высматривает добычу на мелководье и затем быстро выхватывает ее из воды. Внешне щеголь и цапли также весьма похожи. Однако внешнее сходство в поведении и строении птиц еще не говорит об их действительном сходстве. Птицы одного пищевого ряда (как правило, представители одного отряда) даже при определенном внешнем различии, в других отношениях фактически более сходны между собой, чем внешне похожие формы птиц в разных группах. Это вызвано тем, что питание определенной пищей обуславливает функциональную близость видов одного пищевого ряда и накладывает характерный отпечаток на все признаки птиц данной группы — размер, морфологические и физиологические показатели, энергетический метаболизм, психику и т.д. В нашем примере щеголь по большинству этих признаков стоит значительно ближе к другим куликам, чем к цаплям. Поэтому очевидно, что при некотором внешнем сходстве кормовое поведение куликов и цапель принципиально различно.

Если мы попытаемся сравнивать еще более далекие группы животных, например, улитку и корову, которые кормятся травой на лугу, то вряд ли сможем сразу выявить принципиальные отличия в кормовом поведении, которые привели к появлению столь разных по уровню организации животных. Большинство биологов вообще с недоверием отнесутся к мысли о том, что появление и эволюция таких экологически и систематически далеких групп животных как моллюски и млекопитающие, обусловлено спецификой их кормового поведения. Тем не менее, можно логически доказать, что именно отличия в способах использования пищевых ресурсов и привели к постепенному расхождению и дивергенции организмов вплоть до появления отличий в уровне организации. Таким образом, пищевая специализация является не только важным фактором микроэволюции и видообразования, но и причиной макроэволюционных преобразований организмов. При сравнительном анализе кормового поведения экологически и систематически далеких групп животных необходимо попытаться понять, каким образом характерные особенности добывания корма, состава пищи, среды обитания, уровня организации, морфологических и физиологических признаков, энергетического метаболизма и т.д. отражаются в специфичном кормовом поведении и постепенно приводят к формированию данной экологической и таксономической группы.

Поведение является своеобразным биологическим феноменом, который, не будучи чисто материальным признаком, может объединять в себе самые разнообразные материальные признаки организма и факторы окружающей среды, выражать в целостной форме специфику вида или любой другой систематической группы и определять их место в природе. При этом биологическая мысль испытывает определенные трудности, связанные с пониманием механизмов такого синтеза. С этой проблемой сталкивается не только биология, но и теория системности в целом при попытках объяснить принцип организмического объединения элементов систем, или подсистем в более высокие по уровню организации системы (Хайлов, 1970; Блауберг, Юдин, 1973; Шмальгаузен, 1982). Очевидно, что поведение играет важнейшую роль в экологии и эволюции животных, в особенности при формировании целостных свойств организмов, видов и других биологических систем. Поэтому изучение системных свойств поведения является одним из наиболее актуальных и перспективных направлений развития современной эволюционной экологии.

*Работа выполнена при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 98-04-48282.*

Литература

- Блауберг И.В. Юдин Э.Г. Становление и сущность системного подхода. — М.: Наука, 1973. 270 с.
- Васнецов В.В. Экологические корреляции// Зоологический журнал. 1938. Т. 17. Вып.4. С.561—581.
- Кашкаров Д.Н. Среда и сообщество. — М.: Медгиз, 1933. 244 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. 598 с.
- Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. — М.: Наука, 1978. 306 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций.— М.: Наука, 1983. 423 с.
- Резанов А.Г. Способы охоты серой цапли *Ardea cinerea* при добывании рыбы на глубоководных участках// Русский орнитологический журнал. 1995. 4 (1/2). С. 25—27.
- Северцов С.А. Дарвинизм и экология// Зоологический журнал. 1937. Т. 16. Вып.4. С. 591—613.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. — М.Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. — М.: Изд-во иностранная литература, 1948. 359 с.
- Тинберген Н. Поведение животных. — М.: Мир, 1978. 191 с.
- Хайлов К.М. Системы и систематизация в биологии// Проблемы методологии системных исследований. М., 1970. С. 56—123.
- Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. — М.: Мир, 1975. 855 с.
- Хлебосолов Е.И. О возможных механизмах регуляции численности птиц в кормящихся стаях// Актуальные проблемы орнитологии. — М.: Наука. 1986. С. 10—16.
- Хлебосолов Е.И. Трофические отношения и социальная организация у птиц. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 124 с.
- Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц// Успехи Современной Биологии. 1993 а. Т.113. Вып.6. С. 717—730.
- Хлебосолов Е.И. Экологическая классификация и систематика птиц// Успехи современной биологии. 1993 б. Т. 113. Вып. 2. С. 190—197.
- Хлебосолов Е.И. Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек// Успехи Современной Биологии. 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 75—96.
- Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц// Успехи Современной Биологии. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 447—462.
- Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. — М.: Горизонт, 1999. 284 с.
- Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. Montifringilla*) в северо-западной Карелии// Зоологический журнал. 1997. Т. 76. Вып. 9. С. 1066—1072.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. — Новосибирск: Наука, 1968. 224 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. — 2-е изд. Л.: Наука, 1969. 494 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. — М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шульпин Л.М. Орнитология. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1940. 555 с.
- Andersson M., Gotmark F. Social organization and foraging ecology in the arctic skua, *Stercorarius parasiticus*: a test of the food defendability hypothesis// Oikos. 1980. Vol. 35. P. 63—71.

- Baker M.C., Beicher C.S., Deutsch L.S. et al. Foraging success in junco flocks and the effects of social hierarchy// *Animal Behaviour*. 1981. Vol. 29. P. 137–142.
- Birkhead M.E. The social behaviour of the Dunnock, *Prunella modularis*// *Ibis*. 1981. Vol. 123. P. 75–84.
- Brown J.L. Communal harvesting of a transient food resource in the Mexican Jay// *Wilson Bulletin*. 1983. Vol. 95. P. 286–287.
- Brown J.L., Orians G.M. Spacing patterns in mobile animals// *Annual Review of Ecology and Systematic*. 1970. Vol. 1. P. 239–262.
- Carpenter F.L., MacMillen R.E. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian Honeycreeper// *Science*. 1976. Vol. 194. P. 639–642.
- Charnov E.L. Optimal foraging: the marginal value theorem// *Theoretical Population Biology*. 1976. Vol. 9. P. 129–136.
- Cody M.L. Parallel evolution and bird niches// *Ecological Studies*. 1973. Vol. 7. P. 307–338.
- Cowie R.J. Optimal foraging in great tits (*Parus major*)// *Nature*. 1977. Vol. 268. P. 137–139.
- Davies N.B. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in Dunnocks// *Nature*. 1983. Vol. 302. P. 334–336.
- Davies N.B., Houston A.I. Time allocation between territories and flock and owner-satellite conflict in foraging Pied Wagtails, *Motacilla alba*// *Journal of Animal Ecology*. 1983. Vol. 52. P. 621–634.
- Davies N.B., Lundberg A. Food distribution and variable mating system in the dunnock, *Prunella modularis*// *Journal of Animal Ecology*. 1984. Vol. 53. P. 895–912.
- Dhondt A.A., Schillekens J. Reproductive success of the great tit in relation to its territorial status// *Animal Behaviour*. 1983. Vol. 31. P. 902–912.
- Eckhardt R.C. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains// *Ecological Monographs*. 1979. Vol. 49. P. 129–149.
- Gill F.B., Wolf L.L. Economics of feeding territoriality in the Golden-Winged Sunbird// *Ecology*. 1975. Vol. 56. P. 333–345.
- Goss-Custard J.D. Optimal foraging and the size selection of worms by Redshank *Tringa totanus*// *Animal Behaviour*. 1977. Vol. 25. P. 10–29.
- Hespenheide H.A. Prey characteristics and predator niche width// *Ecology and evolution of communities*. (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 1975. P. 150–180.
- Huxley J. *Evolution: The modern synthesis*. London: Allen and Unwin. 1942. 646 p.
- Kacelnik A. Central place foraging in Starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time// *Journal Animal Ecology*. 1984. Vol. 53. P. 283–299.
- Kaufmann J.H. On the definitions and functions of dominance and territoriality// *Biological Review*. 1983. Vol. 58. P. 1–20.
- Kodric-Brown A., Brown J.H. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds// *Ecology*. 1978. Vol. 59. P. 285–296.
- Krebs J.R. Social learning and the significance of mixed species flocks of chickadees (*Parus spp.*)// *Canadian Journal of Zoology*. 1973. Vol. 51. P. 1275–1288.
- Krebs J.R. Optimal foraging: decision rules for predators// *Behavioural Ecology: An Evolutionary approach* (J.R. Krebs and N.B. Davies, eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1978. P. 75–124.
- Krebs J.R., Davies N.B. *An introduction to behavioural ecology*. Oxford, London, Edinburgh, Boston: Blackwell Scientific Publication. 1987. 389 p.



Принципы биологической систематики

Второе издание. Первая публикация в 2007 г.*

Биологическая классификация, или систематика, возникла на заре развития биологии и относится к одной из важнейших биологических дисциплин. Она дает возможность человеческому уму справиться с огромным числом окружающих его естественных явлений. Первая задача классификации состоит в том, чтобы расположить бесконечное богатство природы на группы и классы вещей по их сходству и различию и тем самым расширить кругозор, охватываемый нашими умственными способностями. Эта классификация искусственная и создается для удобства работы исследователя. По мере расширения и углубления знаний о природе классификация становится все более естественной, способной в сжатой и наглядной форме отразить структуру, функцию и эволюцию многообразных биологических систем и биосферы в целом. Современный этап развития биологической систематики характеризуется постепенным переходом от задач и методов практической классификации, направленной на характеристику вида как единицы классификации и анализа его положения среди высших таксонов, к созданию теоретической систематики, ориентированной на познание сущности вида и выявление причин, механизмов и направления филогенетического развития организмов. Это обусловлено интенсивным развитием экологии и смежных с ней дисциплин — поведенческой экологии, экологической морфологии, экологической генетики. Особенно важную роль в развитии систематики играют исследования в области экологии сообществ и эволюционной экологии, способствующие более глубокому пониманию экологических факторов видообразования и решению проблем качественной определенности, целостности, реальности вида и надвидовых таксонов. Все это создает необходимые условия для создания современной теории систематики.

* Хлебосолов Е.И. Принципы биологической систематики // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии РГУ // Под ред. Чельцова Н.В. Рязань: Ряз. гос. ун-т; Ряз. обл. ин-т развития образования. Рязань. 2007. С. 3—36.

Принципы родства и дивергенции

В систематике существуют два основных принципа классификации организмов — принцип родства и принцип дивергенции. Согласно первому из них, те или иные виды организмов объединяются в сходные таксономические категории на основании родственных связей. В соответствии со вторым принципом, основное значение при выделении сходных видов имеют адаптивные признаки, возникающие в процессе дивергенции и адаптивной радиации.

Роль принципов родства и дивергенции в теории систематики четко сформулировал Ч. Дарвин. Он признавал генеалогию в качестве основополагающей идеи классификации. По его мнению, расположение групп внутри каждого класса в должном подчинении и отношении друг к другу, чтобы быть естественным, должно быть строго генеалогическим. Однако Дарвин полагал, что генеалогический порядок недостаточен для ранжирования групп, и генеалогия сама по себе не дает классификации. Размер различий в разных ветвях или группах, находящихся на одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней изменений, пройденных этими группами (Дарвин, 1937).

По Дарвину, различия между видами и надвидовыми таксонами определяются степенью дивергенции признаков. Таксономическая дивергенция есть результат действия естественного отбора, создающего множество адаптаций и специализаций. Следовательно, естественный отбор способен прямо объяснить природу классификации организмов — разделение труда в группах. Специализация видов в использовании ресурсов позволяет понять, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются (Дарвин, 1937).

В «Происхождении видов» Дарвин очень четко сформулировал мысль о том, что в основе естественной системы должны лежать не только генеалогические связи организмов, но и принцип дивергенции. Согласно этому принципу размещение форм по разным родам, семействам, отрядам и классам определяется размером изменений, пройденных разными группами в процессе эволюции. Генеалогия и дивергенция, по Дарвину, могут сосуществовать и, более того, лишь вместе они способны объяснить иерархичность таксонов (Дарвин, 1937).

Дарвин как создатель теории адаптивной эволюции высоко ценил значение приспособительных признаков и уделял много внимания их изучению. Но вместе с тем он прекрасно понимал, что приспособления к одинаковым условиям существования нередко приводят к выработке сходных морфологических адаптаций у неродственных

организмов. Поэтому Ч. Дарвин в своих суждениях о степенях родства между теми или иными конкретными группами организмов предпочитал исходить из анализа структур, не очень подверженных влиянию внешних факторов, то есть более консервативных, и признавал генеалогию в качестве основополагающей идеи классификации (Галл, 1993).

Этот же подход к адаптивным структурам был воспринят филогенетикой и систематикой. Сдержанное, а позже и отрицательное отношение к адаптивным признакам со стороны систематиков-филогенетиков получило в дальнейшем подтверждение практикой. Разработка филогении ряда групп животных методом тройного параллелизма показала, что системы этих групп, построенные в дарвиновскую эпоху, по сути дела представляют собой не системы таксонов, а системы жизненных форм. Установление этих обстоятельств повлекло за собою выделение двух категорий признаков — филогенетических и адаптивных. Большинство систематиков классического периода были последователями концепции, утверждающей непригодность и даже вредность адаптивных структур как материала для филогенетических выводов. Таким образом, уже в начале классического периода развития филогенетической систематики возникло серьезное противоречие между ее теорией и практикой. Теория естественного отбора утверждала адаптивность филогенеза, а практика свидетельствовала о том, что адаптивные структуры не могут служить фактическим основанием для реконструкции этого процесса (Юдин, 1974).

Выход из этого весьма серьезного конфликта был найден В.О. Ковалевским, показавшим, что для правильной оценки филогенетического значения морфологических структур, используемых в качестве признаков, обязательно применение не одного, а многих методов анализа. В том числе необходим и морфофункциональный метод, пренебрежение к которому влечет за собой потерю связей между филогенетикой и экологией. Искусственное ограничение фактического содержания понятия «филогенетический признак» не только препятствует установлению связи систематики с экологией и функциональной морфологией, но и тормозит продвижение теории естественного отбора в систематику (Юдин, 1974).

Изучение образа жизни организмов и их взаимоотношений часто может способствовать выявлению причин общности или различий таксонов. По мнению Л.П. Познанина (1949), только в экологии и условиях существования можно найти объяснение всех эволюционных изменений строения организма, и поэтому всегда необходимо

знать, с какой экологической особенностью связан данный комплекс морфологических признаков и каково значение этой экологической особенности в общей жизнедеятельности организма.

В некоторых случаях генеалогически близкие виды расходятся экологически настолько далеко, что на основе морфофизиологических показателей их приходится относить к разным таксонам. Э. Майр (Mayr, 1965) подчеркивал, что термин «родство» имеет два четко различных значения: генетическое и генеалогическое. Для практических целей эти два значения совпадают, пока мы имеем дело с близкими родственниками. Но в филогении, связанной с тысячами и миллионами генераций, с тысячами и миллионами возможностей для изменения частоты генов вследствие мутаций, рекомбинаций и отбора, уже неправомерно выражать родство в терминах генеалогии. Теперь основным соображением для биолога становится степень генетического сходства. Если один из видов подвержен интенсивному давлению отбора и в результате резко дивергирует от генеалогически ближайших родичей, то эти виды могут стать генетически настолько различными, что с биологической точки зрения было бы абсурдным продолжать называть их близкими родственниками. В качестве примера можно назвать птиц и крокодилов, которые близки генеалогически, но находятся на разных уровнях организации и поэтому относятся систематиками к разным классам.

Таким образом, разнообразие организмов, которое мы наблюдаем в природе и которое отражено в таксономии, обусловлено особенностями происхождения организмов и образом их жизни. Несмотря на то, что в систематике преобладает стремление выразить родственные отношения, существующие таксономические системы отражают не только родственные связи, но и эколого-морфологическую дифференциацию организмов.

Исходя из сказанного выше, можно предположить, что для построения естественной системы организмов надо каким-то образом соединить в рамках одной таксономической системы два независимых принципа — родства и дивергенции. Для того чтобы осуществить такой синтез, необходимо вначале четко отделить эти принципы друг от друга и выяснить роль каждого из них в филогенетическом развитии организмов. В задачу генеалогических исследований должно входить выявление родственных связей организмов на основе структурных конститутивных признаков, решение проблем монофилии и полифилии, аналогии и гомологии, конвергенции и параллелизма. Изучение экологических факторов дивергенции и адаптивной радиации, наоборот, должно быть основано на анализе причин

и механизмов появления адаптивных признаков организмов в процессе филогенеза. Синтез этих данных позволит построить естественную систему организмов, отражающую характер взаимоотношения организмов в природе и их генеалогические связи в прошлом и настоящем.

Исследования родственных связей организмов с давних пор проводятся в разных областях эволюционной биологии. Их результаты хорошо известны и не требуют подробного анализа. Значительно сложнее обстоит дело с изучением механизмов экологической дивергенции и роли адаптивных признаков в построении таксономической системы. Ключевым моментом в решении этой задачи служит вопрос о соответствии таксономической и экологической классификаций организмов.

Взаимосвязь понятий «вид» и «жизненная форма»

Поскольку в систематике прочно утвердился принцип родства и фактически игнорируется принцип дивергенции, в экологии предпринимаются попытки построения самостоятельной экологической классификации организмов, основанной на выделении и анализе адаптивных признаков. В систематике элементарной единицей таксономии служит вид. В практике классификации вид трактуется формально и фактически не несет на себе экологической нагрузки. В экологии, напротив, распространена точка зрения, что происходящие в природных сообществах процессы приводят к появлению не видов как таковых, а лишь определенных адаптивных типов, или жизненных форм, и сообщества должны характеризоваться не видовым составом, а преобладанием тех или иных жизненных форм. При этом возникает вопрос о соответствии между логическим статусом вида в систематике и естественным, онтологическим статусом вида в природе, т.е. вопрос о том, чему в реальности соответствует таксономический вид (Кашкаров, 1933; Павлинов, 1992; Чернов, 1996).

Решение этого вопроса связано с общепринятой в биологии точкой зрения, что вид представляет собой уникальный элемент структурированной биоты и занимает в природе характерную экологическую нишу. Поэтому каждому виду в таксономии должна соответствовать своя жизненная форма, и система организмов в таксономии должна быть так или иначе связана с классификацией жизненных форм. Отсюда возникает необходимость построения достаточно общей теории, в рамках которой возможно соединить вместе представления о механизмах эволюционного развития организмов, обусловливаемых экологическими факторами, с фиксированными результатами эволюции, отраженными в таксономии, прояснить

связь понятий «таксон» и «жизненная форма» и найти общий язык для описания таксонов и жизненных форм (Любарский, 1992).

Созданию такой теории препятствуют сложившиеся в биологии представления о жизненной форме и экологической классификации организмов. Современные системы жизненных форм чаще всего оперируют с произвольно выбранными экологическими признаками: характером питания, способами передвижения и защиты от врагов, сезонной активностью, приуроченностью к разным ярусам растительности или почвы, месту и способам размножения, отношению к климату, ландшафтным зонам, а также приспособленностью ко всему комплексу факторов среды (см. обз., Серебряков, 1962; Шарова, 1981, 1987). Понятно, что при распространении такого принципа классифицирования на сколько-нибудь широкое многообразие организмов большинство из них не будет должным образом классифицироваться (Любарский, 1992).

В теории жизненных форм сложилась логически парадоксальная ситуация. Несмотря на то, что появление тех или иных адаптивных форм происходит в результате дивергентной эволюции, большинство исследователей рассматривают жизненные формы как результат конвергентной эволюции организмов в сходных условиях существования и возражают против отождествления понятия жизненной формы с понятием таксона филогенетической системы организмов. Согласно этой точке зрения, жизненная форма предопределяет возможность появления аналогичных, конвергентных форм в генетически различных, порой далеких систематических группах. Случаи далекой конвергенции столь же демонстративно отражают общие закономерности конвергентной эволюции и представляют тем больший теоретический интерес, чем менее родственны таксоны, в пределах которых сходные жизненные формы развиваются вопреки филогенетически обусловленным планам строения и уровням организации (Алеев, 1986).

Такое понимание жизненной формы следует рассматривать как артефакт, закрывающий саму возможность построения хоть сколько-нибудь естественной системы жизненных форм (Левушкин, 1974). Появление конвергентного сходства организмов обуславливается не каким-то отдельным процессом, а происходит в результате дивергентной эволюции по сходным направлениям адаптации-генеза. Даже в том случае, когда неродственные виды, в силу обитания в определенной среде, приобретают внешние признаки сходства и занимают похожие ниши, объединять их в одну жизненную форму вряд ли целесообразно, так как эти виды могут существенно отличаться многими другими чертами строения и организа-

ции, обусловленными их различным происхождением и образом жизни. Способы использования ресурсов видами, обладающими разным уровнем организации, могут отличаться не только в силу различий их внешнего вида, но и за счет особенностей их физиологии, нервной системы, органов чувств.

Отчетливое осознание этой проблемы привело некоторых авторов к необходимости понимать жизненную форму как экологическую характеристику вида и рассматривать каждый вид в качестве отдельной жизненной формы. Это в свою очередь дает возможность широко использовать понятие жизненной формы в таксономии и обсуждать вопрос о единстве принципов таксономической классификации и классификации жизненных форм.

По мнению С.А. Северцова (1937), вид в целом представляет собой жизненную форму и занимает особую экологическую нишу. Признав специфичность отношения к окружающим условиям каждой жизненной формы, нельзя признать правильным попытки построить общую систему жизненных форм, отличную от естественной системы организмов. Система жизненных форм, выработанная экологами, должна слиться с таксономической системой.

Подобных взглядов придерживался и В.Н. Голубев (1959) в отношении жизненных форм растений. Он отмечал, что с точки зрения особенностей приспособительных признаков и свойств каждый вид растений неповторим, и никакая конвергенция не способна создать абсолютное тождество всех приспособлений. Следовательно, любой систематический вид в итоге представляет собой своеобразную жизненную форму растений. Но виды растений классифицируются филогенетической систематикой, которая отражает их родственные взаимоотношения. Возникает вопрос, какое же место должна занять будущая систематика жизненных форм? Ответ на этот вопрос может быть только один: систематика жизненных форм должна слиться с филогенетической систематикой растений.

Н.П. Наумов (1955) считал, что не только вид, но и любые другие таксономические категории могут быть охарактеризованы как жизненные формы разного иерархического уровня. По его мнению, в понятии жизненная форма внимание концентрируется на особом, специфичном именно для определенной систематической группы отношении к окружающей среде, отношении, зависящем от всей конституции и поведения животного, от типа его приспособлений, всей его предшествующей эволюции. Следовательно, жизненная форма — это общая экологическая характеристика. Она может быть дана для вида, рода или любой более крупной систематической категории. Существование в разных систематических группах сходных приспособ-

собрений не меняет дела, так как характер отношений со средой определяется не этими частными приспособлениями, а основным типом строения и свойственным ему метаболизмом. Классы, отряды и семейства различаются столь же морфофизиологически, как и экологически. Поэтому можно говорить о жизненной форме «млекопитающее», «птица», «рыба», «насекомое».

Экологическая характеристика вида

Каждый вид в природе занимает совершенно отдельное место и связан системой многообразных отношений с другими окружающими его видами организмов. Поэтому вид служит универсальной формой организации живой материи и во всех конкретных случаях представляет собой явление уникальное. Отсюда можно заключить, что должна существовать принципиальная возможность выявления универсального адекватного критерия, который был бы ключом для определения границ и статуса вида в природе и таксономии. Иными словами, универсальность вида логически предполагает возможность существования универсального критерия вида (Степанян, 1983).

Несмотря на то, что в биологии долгое время велись и ведутся поиски универсального критерия вида, с помощью которого можно было бы охарактеризовать вид как единое целое и однозначно отличать разные виды организмов друг от друга, до сих пор не удается выявить общих закономерностей, свойственных всем группам организмов. Иными словами, не удастся четко ограничить вид от других надындивидуальных систем и выявить универсальных показателей, с помощью которых можно было бы дать однозначный ответ на вопрос, имеем ли мы дело с видовой единицей или нет. В связи с этим в биологии укрепляется мысль, что универсального критерия вида, адекватного для всех групп организмов, в природе не существует, и его поиски в любой временной перспективе, по-видимому, обречены на неудачу (Степанян, 1983).

Однако современные исследования в области поведенческой экологии, экологии сообществ и эволюционной экологии открывают новые направления поиска универсального критерия вида, позволяют лучше понять сущность вида и вплотную приблизиться к созданию единой концепции вида и построению общей системы видов и жизненных форм.

Для решения этой задачи необходимо выявить универсальные экологические показатели, которые, с одной стороны, характеризовали бы своеобразие каждого вида и каждой экологической группы организмов, а с другой стороны, выделяемые с их помощью экологиче-

ские группы, соответствовали бы таксонам в систематике. Для этого следует в первую очередь определить основную единицу экологической классификации, с помощью которой можно было бы построить иерархическую экологическую систему организмов, совпадающую с таксономической системой. В настоящее время исследования в этом направлении широко проводятся в различных областях биологии, и их результаты позволяют наметить подходы к объединению экологической и таксономической классификаций.

Поиск основной экологической единицы классификации со всей очевидностью лежит в области изучения структуры экологической ниши организмов. Со времен Ч. Дарвина в биологии сложилась точка зрения, согласно которой наличие свободной экологической ниши служит одним из наиболее важных факторов, влияющих на возникновение и судьбу нового вида. Среда оказывает свое воздействие на формообразование не просто как весь комплекс ее компонентов, окружающих животное, а только в ту меру и с той стороны, с какой это обуславливается отношением к ней самого животного. Качественная определенность, целостность и дискретность видов обуславливаются, прежде всего, свойством экологической ниши как комплекса биотических и абиотических факторов, определяющих саму возможность существования вида на данной территории и поддерживающих систему адаптаций, общих для всех особей данного вида. Поэтому для определения сущности вида необходимо в первую очередь выявить основные параметры экологической ниши и установить механизмы, с помощью которых достигается соответствие формы и строения организмов характеру их ниши (Васнецов, 1938; Кашкаров, 1939; С.А. Северцов, 1941, 1951; Завадский, 1968; Майр, 1968; Шварц, 1980; Гриценко и др., 1983; А.С. Северцов, 1987; Колчинский, 1989; Межжерин, 1990).

Исследования в этом направлении долгое время тормозились отсутствием целостных представлений о структуре экологической ниши вида. Развитие теории экологической ниши привело к появлению концепции одномерной иерархической ниши, с помощью которой стало возможным охарактеризовать экологическую нишу вида как целостную функциональную единицу и выявить ведущий системный показатель — кормовое поведение (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 1996, 1999, 2002).

Согласно этой концепции экологическая ниша определяется как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой видом функции в экосистеме, и выражается в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении животных. Кормовое поведение является устойчивым, стереотипным

видовым признаком, определяющим выбор животными характерных микростаций, их биотопическое и географическое распределение, состав пищи, тип социальной организации (MacArthur, 1958; Root, 1967; Williamson, 1971; Holmes et al., 1979; Robinson, Holmes, 1982; Fitzpatrick, 1985; Хлебосолов, 1993а, 1999, 2004).

Для успешного выполнения своей функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у животных формируются разнообразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие признаки, образующие систему иерархически соподчиненных адаптаций к условиям среды обитания. При этом кормовое поведение, как особенный биологический феномен, не ставится в один ряд с другими признаками вида, а рассматривается в качестве системного признака, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, является их интегральным выражением и целостно характеризует специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 1996, 1999, 2004, 2005).

Кормовое поведение можно рассматривать в качестве основной единицы экологической классификации и построить иерархическую систему жизненных форм, основанную на степени сходства и различий в кормовом поведении животных (Хлебосолов, 1993 б).

Функциональная концепция вида

Последовательное развитие концепции одномерной иерархической ниши и системного подхода к изучению вида привело к появлению функциональной концепции вида и выделения в качестве его универсального критерия — этолого-экологического критерия. В рамках функциональной концепции биологический вид рассматривается как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой функции в вышестоящей экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении организмов данного вида. Элементами системы вида служат всевозможные иерархически связанные адаптивные признаки, обеспечивающие эффективное выполнение видом своей функции в природе. Согласно этой концепции, каждый вид выполняет в природных сообществах специфическую функцию, которая определяется структурой его экологической ниши и характеризуется кормовым поведением. Для успешного выполнения этой функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у организмов того или иного вида формируются своеобразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие адаптивные признаки. Кормовое поведение характеризует вид как целое, под его влиянием все прочие адаптивные признаки

организма связываются в единую интегрированную систему, обуславливающую как специфику, так и целостность вида (Хлебосолов, 2003, 2004, 2005).

Появление и развитие концепции одномерной иерархической ниши и функциональной концепции вида позволяет успешно решать многие принципиально важные вопросы теории вида, в частности фундаментальные проблемы реальности, качественной определенности, целостности и дискретности вида.

С позиций функциональной концепции качественная определенность организмов того или иного вида обуславливается тем, что животные добывают пищу характерным для каждого вида способом. Трофические факторы весьма многообразны, поэтому способ использования ресурсов может характеризоваться различными показателями — составом используемой пищи, местом и временем кормежки, методами охоты и т.д. Кормовое поведение как интегральный признак в целостной форме отражает специфичность отношения животных того или иного вида к различным трофическим факторам, несет в себе информацию о пищевых, пространственных и других экологических потребностях вида, и поэтому может всесторонне характеризовать положение вида в системе биоценотических связей. С другой стороны, поведение определяет формирование всех других адаптивных признаков вида. Поэтому поведение можно рассматривать в качестве универсального критерия вида. Все остальные морфологические, физиологические, генетические, биохимические и другие критерии и признаки вида носят соподчиненный характер.

Поскольку целостность вида как системы обуславливается выполняемой им функцией в экосистеме, определять сущность биологического вида и проводить анализ различий между видами следует не на уровне отдельных признаков, а с позиций вида как функционального целого. Поведение служит главным системным признаком вида, оно является важным каналом межорганизменных и межвидовых взаимодействий и связующим звеном между животным и окружающей средой. Именно по этому признаку разные виды четко отличаются друг от друга. Анализ целостных свойств вида, в свою очередь, позволяет лучше понять особенности и характер взаимосвязи всех других более частных признаков вида. Хотя отдельные признаки могут совпадать или широко перекрываться, тем не менее, их набор и соотношение будут специфическими для каждого вида. Таким образом, с помощью функциональной концепции удастся решить проблему единства вида при множественности его отдельных показателей и объективно устанавливать границы между видами по признакам, характеризующим их целостные свойства.

Эволюционная устойчивость и изменчивость вида

При обсуждении вопроса о сущности вида биологи сталкиваются с проблемой соотношения устойчивости и изменчивости видовых признаков организмов во времени. Возникает дилемма «либо виды без эволюции, либо эволюция без видов». В том случае, если виды неизменны, то они дискретны и поэтому реальны, если же виды исторически изменяются, то они не дискретны и как таковые в природе не существуют. В рамках функциональной концепции вида это противоречие решается следующим образом.

Поскольку поведение организмов определяет функциональную роль и качественное своеобразие видов в природе, оно имеет крайне важное значение, как в поддержании устойчивости видовых признаков, так и в процессе эволюционных преобразований организмов. Устойчивость поведения организмов в природных сообществах можно объяснить высоким уровнем консерватизма биоценотической организации (Плотников, 1979; Чернов, 1996). Прочность экосистемных связей не позволяет организмам выходить за рамки адаптивной нормы изменчивости, обусловленной кратковременными флуктуациями окружающей среды, и поддерживает свойственный каждому виду стереотип поведения. Только изменение самой структуры экосистемы и характера биоценотических связей может приводить к эволюционно значимому изменению поведения отдельных видов в сообществе. Таким путем регулируется соотношение между эволюционной лабильностью и устойчивостью поведения. За счет лабильности поведения организмы могут быстро приспосабливаться к изменившимся условиям среды. Но затем, если эти условия долгое время остаются неизменными, новая форма поведения стабилизируется, становится эволюционно устойчивой и обуславливает формирование адаптивных морфологических и физиологических признаков вида.

Понимание того, как изменяется эволюционная роль поведения в зависимости от структуры биоценотических связей организмов, позволяет решить проблему реальности развивающегося вида. При появлении в природе новой потенциальной экологической ниши ее быстро начнут занимать особи какого-либо вида, вытесняемые из своих типичных условий обитания вследствие внутривидовой конкуренции. Поскольку животные могут легко изменять свое поведение, они будут пытаться кормиться таким способом, который является наиболее подходящим в новых условиях обитания. Тем самым они начнут выполнять новую функцию в природных сообществах и в этом плане их сразу же можно считать новым видом. Эффективность поиска и добывания пищи вначале будет невысока, так как

эти особи не обладают соответствующими морфологическими и физиологическими адаптациями. Но постепенно в процессе естественного отбора у них сформируются признаки, соответствующие новому кормовому поведению. Формирование вида заканчивается после того, как его поведенческие, морфофизиологические и прочие признаки придут в полное соответствие с условиями экологической ниши, на пути освоения которой данный вид возникает и развивается.

Таким образом, изменение поведения и появление функционально нового вида происходит очень быстро, с эволюционной точки зрения практически мгновенно. Формирование всех других признаков, обеспечивающих эффективное поведение особей данного вида в новых условиях, происходит постепенно в процессе эволюции. Но этот процесс эволюционного преобразования признаков следует рассматривать не как формирование нового вида через ряд промежуточных форм, а как постепенное приведение всевозможных частных признаков прежнего вида в соответствие с особенностями поведения функционально уже существующего нового вида. При этом отпадает необходимость выделения переходных форм и установления границ между ними. В данном случае имеется лишь определенное противоречие между новой функцией и старой формой, которое последовательно преодолевается в процессе эволюции. Функционально новый вид появляется сразу же после занятия новой ниши и изменения поведения, а структурные признаки организмов постепенно преобразуются и приходят в соответствие с выполняемой функцией. Продолжительность этого процесса зависит от интенсивности отбора и от того, насколько сильно различаются условия новой ниши и предыдущей (Хлебосолов, 2004).

Репродуктивная изоляция и вид

В современной синтетической теории эволюции доминирует так называемая концепция биологического вида. Одним из главных критериев вида признается репродуктивная изоляция, или нескрещиваемость с другими видами (Dobzhansky, 1937; Huxley, 1942; Майр, 1947). Исходя из функциональной концепции вида, факт нескрещиваемости нельзя признать надежным критерием вида. Формирование нового вида начинается внутри свободно скрещиваемой популяции исходного вида сразу же после появления дополнительных ресурсов среды, занятия новой ниши и изменения функциональной роли организмов в экосистеме. Ту часть популяции, или тех особей, которые пытаются использовать эти ресурсы и встают на путь освоения новой ниши, с функциональной точки зрения, уже можно считать новым, становящимся видом. Репродук-

тивная изоляция возникает как адаптация к снижению репродуктивных потерь при скрещивании особей новой и старой формы. Пониженная приспособленность промежуточных форм служит дополнительным вектором отбора, способствующим более быстрому и эффективному разделению популяции на два вида. Отбор, элиминирующий промежуточных особей, будет способствовать развитию разнообразных изолирующих механизмов, вначале поведенческих, пространственных, а постепенно и физиологических. Однако процесс формирования нового вида и последующее совместное обитание этих двух видов возможно и без репродуктивной изоляции между ними. Существуют все переходные формы от видов, совершенно неспособных скрещиваться с ближайшими видами, к видам, легко скрещивающимся и дающим плодовитое потомство, способное во многих поколениях сохранять свои особенности. Известно, что не только между хорошими видами, но и между видами разных родов и даже семейств может не быть барьера нескрещиваемости. Это позволяет рассматривать репродуктивную изоляцию не как причину, а как следствие внутривидовой дифференциации организмов.

С позиций функциональной концепции вида фактор репродуктивной изоляции вообще не представляет существенного значения для характеристики вида. Поскольку главные видовые признаки определяются функциональной ролью вида в природе, статус вида будет определяться преимущественно тем, какую нишу он занимает, как ведет себя и какие адаптивные признаки в связи с этим будут у него поддерживаться и развиваться отбором.

Не только виды, но и более крупные таксономические подразделения животных выполняют специфические функции в экосистеме и являются реальными целостными образованиями. Несмотря на то, что они состоят из разных видов и не связаны между собой репродуктивно, принципиальных отличий между видами и высокими таксонами в этом плане нет. Все эти группы организмов составляют единую, иерархически организованную функциональную структуру природных сообществ.

**Реальность, качественная определенность,
дискретность и целостность высших таксонов**

Функциональная концепция вида служит хорошим основанием для решения проблемы реальности, качественной определенности, целостности и дискретности более высоких по рангу систематических групп животных. Анализ экологических показателей, характеризующих вид и другие таксономические подразделения животных, говорит о том, что пищевая специализация является не только важ-

ным фактором видообразования, но и причиной макроэволюционных преобразований организмов. Иерархический характер трофических факторов и многокомпонентность способов использования ресурсов обуславливают многообразие и соподчиненный характер экологических и соответственно таксономических группировок животных. Все виды животных различаются своим кормовым поведением. На основании степени сходства и отличий в способах добычи пищи их можно объединять в группы, аналогичные подразделениям, принятым в систематике - род, семейство, отряд и т.д.

Качественная определенность, целостность и дискретность видов связана тем, что каждый вид выполняет в природных сообществах специфическую функцию, которая обусловлена структурой его экологической ниши и характеризуется целостно кормовым поведением. Аналогично виду таксоны более высокого ранга также можно рассматривать как целостные системы, элементами которых являются организмы включенных в него экологически близких видов. Каждый таксон состоит из организмов функционально сходных видов и занимает своеобразную экологическую нишу в природе. Таксоны разного иерархического уровня характеризуются определенными экологическими показателями, все их виды выполняют характерную для данного таксона функцию в экосистеме и представляют собой реальные экологические и, соответственно, систематические группы организмов (Хлебосолов и др., 2006).

Например, анализ трофических связей птиц показал, что их кормовое поведение зависит от характера местообитаний, состава пищи и применяемых методов охоты. Различное сочетание этих факторов определяет степень сходства и различия кормового поведения, характеризует способ использования ресурсов разными видами и создает объективные предпосылки объединения птиц в соподчиненные экологические группировки, совпадающие в целом с их таксономическими подразделениями (Хлебосолов, 1993а, 1999, 2001).

Группы птиц, объединяемые в разные по рангу таксономические категории, экологически характеризуются специфическим отношением к тому или иному трофическому фактору.

Каждый вид характеризуется определенным, только ему свойственным кормовым поведением. В природе существует ограниченное число пищевых объектов, кормовых стаций и методов охоты. Разные комбинации их образуют спектр потенциальных способов питания. В процессе расхождения по экологическим нишам птицы овладевают одним из этих способов питания. У них вырабатываются соответствующие морфофизиологические адаптации, облегчающие поиск и добывание пищи, и формируется характерный облик.

Род у птиц характеризуется признаками, отражающими не качественные, а количественные признаки кормового поведения. Трудно выделить какие-либо определенные показатели, с помощью которых можно было бы дать качественную экологическую характеристику этой таксономической категории. В некоторых случаях птицы разных родов бывают разделены пространственно и занимают разные биотопы. Например, роды птиц семейства славковых (Sylviidae) населяют различные растительные группировки. Пеночки (*Phylloscopus*), как правило, обитают в кронах деревьев. Славки (*Sylvia*) предпочитают селиться в кустарниковом ярусе. Камышевки (*Acrocephalus*) – обитатели тростниковых и кустарниковых зарослей в прибрежных биотопах. Сверчки (*Locustella*) придерживаются участков с густой, высокой травянистой растительностью (Catchpole, 1973; Gaston, 1974; Cody, 1978). Б. Лейслер (Leisler, 1980), проанализировав особенности морфологического строения славковых птиц и пришел к выводу, что виды каждого рода различаются как по отдельным показателям, так и по целым комплексам морфологических признаков. Это в первую очередь связано с различиями в предпочитаемых местообитаниях. Обитание в кроне деревьев, кустарников или в зарослях тростника и травы требует преимущественного развития в одних случаях крыльев, в других случаях ног, а также обуславливает возникновение ряда других морфологических адаптаций, сочетание которых позволяет объединить этих птиц в разные роды.

Семейства, по крайней мере, у воробьиных птиц, объединяют виды со сходной стратегией добывания пищи. Представители широко распространенных семейств воробьиных птиц – Muscicapidae, Sylviidae, Paridae и некоторых других – обитают в сходных биотопах, и нередко птицы кормятся вместе в кроне одного дерева. У них также широко перекрываются пищевые рационы (Иноземцев, 1978). Однако птицы этих семейств отчетливо различаются стратегией добывания пищи. Так мухоловки охотятся с помощью подкарауливания. Птицы во время кормежки довольно долго высматривают добычу с одного места, затем взлетают и склевывают ее в воздухе или с какого-либо субстрата. Славковые птицы кормятся в кроне кустарников и деревьев, собирая пищу с травы, листьев и веток, иногда они схватывают добычу после короткого трепетания на одном месте. Синицы в отличие от славковых, которые добывают пищу, расположенную открыто на листьях и ветвях растений, предпочитают обследовать различные укрытия и извлекать из них насекомых. Они регулярно расклеивают гнезда бабочек, извлекают добычу из щелей в коре, скрученных листьев, старых пней. Как правило, синицы вначале стараются обнаружить такие места и после этого выискивают в них пищу.

Хотя все виды того или иного семейства используют специфические способы охоты, они не выходят за пределы общей стратегии добывания пищи, свойственной данному семейству. В соответствии со стратегией добывания пищи у птиц этих семейств формируются характерный внешний облик и определенные морфологические адаптации. Так мухоловки часто преследуют добычу в воздухе, и у них выработался ряд адаптаций, способствующих добыванию крупных пищевых объектов: относительно большая голова и клюв. В то же время у мухоловок слабые ноги, поскольку они во время охоты высматривают добычу с одного места и редко пользуются ногами для передвижения по веткам (Davies, 1977).

В отряды входят виды, применяющие разные методы и стратегии добывания корма, но использующие сходный тип пищи в той или иной среде обитания. Куриные питаются в основном различными частями травянистых и древесных растений, голенастые — водными позвоночными на мелководье, кулики — почвенными и водными беспозвоночными, воробьиные — различными поверхностно-обитающими беспозвоночными и т.д. Использование определенного типа пищи в той или иной среде влияет на формирование наиболее общих морфологических признаков, свойственных большинству видов данного отряда или другого крупного таксона.

Например, куриные птицы сформировались как группа, специализировавшаяся в питании различными частями травянистых и древесных растений. У тетеревиных птиц наземно-древесный образ жизни, вызванный необходимостью использовать зимой грубый веточный корм, отразился на морфологии клюва, органов пищеварения, тазового пояса конечностей и покровов лап. Клюв тетеревиных птиц сравнительно широкий, выпуклый и у большинства видов с небольшой рамфотекой. Острые края надклювья сильно приспущены и несколько загнуты внутрь, так что подклювье и надклювье плотно соприкасаются, образуя достаточно острые «ножницы», используемые птицами для срезания веточного корма. Питание грубой, малокалорийной пищей вызвало развитие своеобразной по строению и функциям пищеварительной системы — объемистого зоба, хорошо развитого мускульного желудка, увеличение длины кишечника, в особенности слепых кишок. Размещение объемистого кишечника обеспечивается образованием большой полости тела. Кормежка тетеревиных в кронах деревьев сказалась на строении пояса задних конечностей. Эта группа имеет относительно короткую конечность, особенно цевку. Это создает более устойчивое положение тела, что особенно необходимо при движении по ветвям (Кузьмина, 1977).

Для характеристики класса птиц в целом уже недостаточно только одних экологических факторов, здесь важнейшую роль играет такой показатель как уровень организации. Способы использования ресурсов видами, обладающими разным уровнем организации, более многообразны. Помимо указанных выше компонентов они могут включать и другие показатели, связанные с особенностями морфологии, физиологии, нервной системы, уровня метаболизма и т.п. Но именно отличия в способах использования пищевых ресурсов приводят постепенно к расхождению и дивергенции признаков организмов вплоть до появления отличий в уровне их организации (Хлебосолов, 2001).

Причина того, что таксономические категории вид, семейство, отряд экологически характеризуются именно такими показателями как методы охоты, стратегия добывания пищи и тип пищи в той или иной среде обитания заключается в том, что процесс экологической дифференциации птиц подчиняется неким объективно существующим в природе законам оптимального поведения. Пища является основным ресурсом, разделение которого приводит к экологической сегрегации и расхождению видов по нишам. Однако специализация в использовании самих пищевых объектов осложняется тем, что пищевые ресурсы подвержены значительным колебаниям в пространстве и времени. Это затрудняет развитие адаптаций, оптимизирующих добывание определенного вида корма, и птицы специализируются преимущественно в использовании различных кормовых субстратов и методов охоты.

Таким образом, пищевая специализация является не только важным фактором микроэволюции и видообразования, но и причиной макроэволюционных преобразований организмов. При сравнительном анализе кормового поведения экологически и систематически близких и далеких групп птиц можно определить, каким образом характерные особенности добывания корма, состава пищи, среды обитания, уровня организации, морфологических и физиологических признаков отражаются в специфичном кормовом поведении и постепенно приводят к формированию той или иной экологической и таксономической группы.

Роль экологической морфологии в филогенетических исследованиях

Для создания единой системы таксонов и жизненных форм необходимо установить характер взаимосвязи поведения и экологии животных с особенностями их морфологии, физиологии, генетики. Результаты этих исследований позволяют дать экологическую ха-

рактеристику тех или иных таксонов, выявить адаптивные признаки, на основе которых выделяют жизненные формы организмов, и определить конститутивные признаки, используемые для построения таксономической системы. Исследования в этом направлении проводятся в рамках сравнительно нового научного направления — экологической морфологии.

Эколого-морфологические исследования возникли на основе сравнительной морфологии, экологии и систематики организмов. Благодаря работам А.Н. Северцова (1939, 1949, 1950) был преодолен давний и глубокий разрыв между классической сравнительной морфологией и наукой об адаптациях. Тем самым открыта практически безграничная возможность для широкого использования экологических исследований в филогенетике. Северцов значительно расширил и углубил понимание задач и целей изучения конкретных филогенезов, показав, что исследования такого рода могут не только характеризовать морфологическую сторону эволюции, но и реконструировать историю становления естественных групп в виде адаптивного процесса, движимого и управляемого естественным отбором.

В настоящее время эколого-морфологические исследования приобретают широкую популярность при изучении сообществ животных. Интерес экологов к морфологическим исследованиям объясняется тем, что возникающие в процессе адаптивной радиации структурные признаки отражают наиболее фундаментальные экологические различия между видами. Их анализ помогает изучению механизмов разделения ресурсов, расхождения по нишам и положения видов в сообществе. Как правило, удается обнаружить тесную взаимосвязь между экологией и морфологией совместно обитающих видов.

Дж. Карр и Ф. Джэймс (Karr, James, 1975) показали, что в тропических лесах Африки мухоловки семейства Muscipidae, в зависимости от их кормового поведения, существенно различаются формой и размерами крыльев, клюва, ног. Птицы, предпочитающие кормиться с помощью собирания беспозвоночных с листьев и веток растений, обладают более узким клювом, чем виды, применяющие более традиционную для мухоловок технику подкарауливания. У видов, совершающих броски за жертвой на дальнее расстояние, длиннее крылья и короче ноги, чем у птиц, добывающих пищу с помощью трепещущего полета. Подобная взаимосвязь между поведением и морфологией была обнаружена авторами и для целого ряда других птиц-обитателей тропических лесов Африки и Америки.

Эколого-морфологические методы широко применялись при изучении обитающих на Галапагосских островах вьюрков рода *Geospiza*. Д. Лэк (Lack, 1947) обнаружил отличия в размерах клюва

птиц, что, по его мнению, связано с конкуренцией за пищу и расхождением видов по экологическим нишам. Позднее П. Грант провел детальное многолетнее изучение поведения, экологии и морфологии дарвиновых вьюрков и установил, что размер и форма клюва зависят от размера используемых птицами семян и эффективности их поедания. Виды, обитающие совместно на островах, отчетливо различались как поведением, так и своей морфологией (Grant, 1986). Результаты этих исследований свидетельствуют о важной роли питания, разнообразия пищевых ресурсов, а также конкурентных взаимоотношений в формировании морфологических признаков у дарвиновых вьюрков.

Благодаря продолжительной истории изучения биологии синиц в Европе, эта группа птиц оказалась удобным объектом для эколого-морфологических исследований и в настоящее время предоставляет наилучшие свидетельства взаимосвязи образа жизни, морфологии и систематики птиц. Сравнительное изучение функциональной морфологии клюва, крыла, ног и хвоста московки (*Parus ater*), пухляка (*P. montanus*), хохлатой синицы (*P. cristatus*), лазоревки (*P. caeruleus*), короля (*Regulus regulus*), пищухи (*Certhia familiaris*) обнаружило наличие тесной корреляции поведения и экологии птиц с их морфологическим и анатомическим строением (Познанин, 1949; Partridge, 1976; Norberg, 1979). Эти виды населяют сходные местообитания, в зимний период часто образуют смешанные стаи, но довольно отчетливо разделены пространственно за счет использования различных участков крон деревьев и кустарников.

Пищуха кормится на стволах, пухляк и хохлатая синица – по всей длине веток за исключением концевых участков. Москровка и королек предпочитают кормиться на периферии кроны. Эти птицы существенно различаются и способами питания. Пищуха добывает пищу, передвигаясь по вертикальной поверхности ствола. Хохлатая синица выискивает добычу, прыгая сверху по веткам. Пухляк собирает корм на верхней и нижней поверхности веток, подвешиваясь к ним снизу и сбоку. Москровка часто подвешивается к концевым участкам веток, а королек регулярно кормится с помощью трепещущего полета (Norberg, 1979).

Эти особенности пространственного распределения и кормового поведения отражаются в строении птиц. Хохлатая синица и пухляк крупнее московки и короля, и у них выше показатель отношения веса тела к площади крыла. Это снижает эффективность кормежки с помощью методов, требующих использования крыльев, и делает оптимальным передвижение с помощью прыжков или подвешивания. У короля и московки показатель относительной площади

крыла выше, что облегчает им добывание пищи на периферии кроны с помощью трепещущего полета. У королька сравнительно короткие крылья, что теоретически должно снижать эффективность выполнения трепещущего полета. Очевидно, уменьшение длины крыла позволяет повысить маневренность полета среди густых веток и листьев. У пищухи, пухляка и московки относительно короткая плюсна, что характерно для птиц, часто использующих прием подвешивания или лазающих по стволу. Корольки, благодаря малому весу и способности к трепещущему полету, редко подвешиваются и обладают сравнительно длинными ногами. Наиболее крупная хохлатая синица передвигается преимущественно с помощью прыжков по веткам или по земле, это сопровождается увеличением длины плюсны.

Для характеристики эколого-морфологических показателей птиц, помимо измерения целого ряда внешних признаков, был проведен детальный анализ скелета и мышц. Это позволило обнаружить весьма тонкие коррелятивные связи между поведением и габитусом птиц, построить эколого-морфологические ряды и определить ведущие экологические и структурные адаптации, возникавшие в процессе эволюции синиц (Palmgren, 1932; Познанин, 1949, 1978; Partridge, 1976; Norberg, 1979; Leisler, Thaler, 1982).

Для филогенетических исследований наибольший интерес представляют попытки дать экологическую характеристику не отдельных видов, а крупных систематических групп организмов. Работа К.А. Юдина «Филогения и классификация ржанкообразных» (1965), является одним из ярких примеров успешного применения экологических подходов при разработке системы внутри крупных таксономических подразделений класса птиц. Главный вывод этой работы состоит в том, что рассматриваемые в ней отряды птиц хорошо и с разных сторон характеризуются экологически. Для каждой из групп характерны специфический круг объектов питания и приемы добывания пищи. Автор отмечает, что кормовая специализация в экологии ржанкообразных, в частности куликов, определяет многие другие весьма важные биологические особенности, в том числе характер движений (хождение, бег, полет, плавание, зондирование почвы клювом, разгребание грунта ногами). От характера корма и способа его добывания зависит и привязанность этих птиц к определенным биотопам. На основании состава кормовых объектов, характера мест кормежки и способа добывания пищи, Юдин выделил четыре основные экологические группы куликов, которые практически полностью совпадают с систематическими подразделениями подотряда Limicolae. При характеристике чайкообразных автор также

отмечал, что эти птицы представляют собой хороший пример экологической дивергенции, направления которой полностью совпадают с естественными подразделениями групп на подсемейства, роды и т.д.

Работа Дж. Фитцпатрика (Fitzpatrick, 1985) по эволюции американских мухоловок Tyrannidae представляет еще один пример широкого применения эколого-морфологического метода при изучении путей адаптивной радиации птиц. Фитцпатрик рассматривал кормовое поведение в качестве ведущего фактора экологической и морфологической сегрегации птиц и использовал это показателем для реконструкции адаптациогенеза 94 видов мухоловок семейства Tyrannidae. Он показал, что в процессе эволюции адаптивные изменения в морфологии птиц сопровождались тонкими изменениями поведения и экологии. Трофические отношения служили хорошей экологической характеристикой таксономических подразделений птиц.

Успешные попытки выявить роль экологических факторов в адаптивной радиации и формировании морфологической структуры и были предприняты и в отношении некоторых других родов и семейств воробьиных птиц (Dilger, 1956; Kear, 1962; Newton, 1967; Gaston, 1974; Leisler, 1980; Murphy, 1989).

Соотношение механизмов микро- и макроэволюции

Сравнительный анализ конститутивных и адаптивных признаков позволяет надежно отличать виды друг от друга, а сходство и отличие в тех или иных показателях помогают объединять разные виды в естественные систематические категории разного иерархического ранга. Однако для создания единой системы таксонов и жизненных форм и решения многих принципиальных вопросов систематики, например, вопроса об объективных критериях систематических категорий в различных группах организмов, необходимо не только определить универсальную сущность рецентных видов, но и выявить механизмы образования видов и высших таксонов в процессе исторического развития организмов.

Одним из наиболее сложных вопросов филогенетического развития организмов является вопрос о механизмах микро- и макроэволюции. В теории эволюции сформировались две точки зрения по этому вопросу. Согласно более традиционным взглядам, макроэволюция не имеет никаких собственных механизмов, полностью сводится к микроэволюционным изменениям и является лишь их обобщенной картиной, рассматриваемой в широкой исторической перспективе. Сторонники противоположной точки зрения считают, что в основе микро- и макроэволюции лежат принципиально разные причины и механизмы.

Традиционные взгляды базируются на теории Ч. Дарвина, в которой отчетливо выражено единство процессов эволюции на разных уровнях организации живых существ. В основе представлений Дарвина о механизмах филогенетического развития организмов лежит ключевое положение об отборе малых изменений как универсальном механизме эволюционной истории. По Дарвину, высшие таксоны любого ранга формируются в результате более или менее длительной дивергенции видов, возникших от общего предка. Новые признаки, формирующие общий план строения будущего крупного таксона, приобретаются постепенно, шаг за шагом, в ходе смены многих поколений, за счет накапливающего и интегрирующего действия естественного отбора.

Рассматривая вариегат как зарождающийся вид, Дарвин одновременно высказывался о едином пути возникновения высших таксонов. Дарвин с помощью разработанных им принципов дивергенции и многообразия сумел показать, что в процессе экологической специализации и расхождении организмов в разные экологические ниши различия в признаках будут постепенно увеличиваться вплоть до появления новых видов и высших таксонов. Если величина дивергенции превращает вариегат в самостоятельный вид, то нет оснований для сомнения в том, что аналогичная закономерность не действует на уровне вид—род—семейство и т.д. Отсюда следует вывод о единстве механизмов в происхождении таксонов любого ранга (Галл, 1993).

Однако в эволюционной теории издавна существовали представления о наличии каких-то важных различий между процессами «обычного» видообразования и возникновения крупных таксонов. С точки зрения результата процесса, специфичность эволюции на надвидовом уровне, определяемая иным масштабом преобразований, для всех очевидна. Многие исследователи приходят на этом основании к заключению, что специфичны и процесс, и сами факторы, ведущие к макроэволюции.

Еще Ж.Б. Ламарк выделял два независимых направления эволюции. Одно из них связано с усложнением и прогрессивным развитием живых существ и обусловлено внутренним стремлением организмов к совершенствованию. Другое направление эволюции характеризуется увеличением видового разнообразия организмов, происходит в результате приспособления к многообразным условиям обитания и не ведет к существенному изменению их уровня организации. Аналогичные взгляды о различии прогрессивной и приспособительной эволюции высказывали неоламаркисты К. Нэгели и Э. Коп. Разделявший эти взгляды Ю.А. Филипченко ввел для обозначения соответствующих процессов термины «микро»-

и «макроэволюция», постепенно вошедшие в научный обиход и ныне широко используемые, хотя сама проблема соотношений микро- и макроэволюции остается остро дискуссионной (Иорданский, 1994). Б. Ренш также считал, что эволюция может идти и по горизонтали и по вертикали. Адаптивную радиацию, связанную с возникновением разнообразия на данном уровне организации, он назвал кладогенезом, а выход на новый уровень адаптивной радиации — анагенезом (А.С. Северцов, 1987).

В современной синтетической теории эволюции вопрос о различии механизмов микро- и макроэволюции возник на несколько иной основе. Хотя естественный отбор и признается направляющим фактором эволюции, ведущим к образованию новых видов, механизм его направляющего действия в синтетической теории остается неизвестным. В то же время, элементарные эволюционные факторы (волны жизни, миграция, изоляция, эффект основателя, дрейф генов, эффект бутылочного горла и т.д.), которым в синтетической теории эволюции уделяется большое внимание, могут приводить к формированию лишь генетически неоднородной, полиморфной популяции. Их действие не направленно и не способно вызвать появления новых видов. Поэтому с позиций синтетической теории образование новых видов или любых других таксонов, так или иначе, происходит в результате крупных генетических перестроек организмов. Возникающие таким путем «обнадеживающие уроды», репродуктивно изолированы от других особей своей популяции и становятся родоначальниками нового вида, рода, семейства и т.д. Сторонники синтетической теории склонны считать, что изменение структуры генотипа с помощью мелких мутаций способствует лишь увеличению разнообразия генофонда популяций и не может привести к образованию новых видов, а тем более крупных таксонов. Поэтому микроэволюцией следует называть не процесс видообразования, а процесс увеличения генетического полиморфизма популяций, а макроэволюцией — появление новых видов и надвидовых таксонов. При этом в основании этих двух процессов должны лежать принципиально разные эволюционные механизмы.

Механизмы микро- и макроэволюции с позиций эволюционной экологии

В настоящее время благодаря широкому изучению экологических факторов эволюции становится возможным однозначно решить вопрос о закономерностях филогенеза и о соотношении механизмов микро- и макроэволюции. Для этого необходимо найти логический путь, который с неизбежностью привел бы к выводу, что диверген-

ция признаков проявляется от первых шагов внутривидовой дифференциации до происхождения таксонов любого ранга (Галл, 1993).

Анализ экологических факторов эволюции отчетливо показывает, что попытки разделить эволюцию организмов на два процесса, имеющих разные механизмы, весьма искусственны и не имеют под собой достаточных оснований. Процесс видообразования происходит в результате направленного действия естественного отбора, вектор которого определяется конкуренцией за ресурсы, экологической специализацией, структурой экологической ниши, специфическим поведением организмов. Продолжительное разнонаправленное действие естественного отбора неизбежно должно приводить к далекой дивергенции и образованию видов и более крупных таксонов. Этим преодолевается принципиальное затруднение синтетической теории эволюции в объяснении направленного изменения признаков, приводящего к появлению новых видов и эволюции на надвидовом уровне.

Более трудная задача состоит в том, чтобы выяснить единство действия эволюционных механизмов, направленных на увеличение видового разнообразия и повышение уровня организации живых существ, т.е. объяснить с единых позиций одновременное существование дивергентной (адаптивной) и филетической (прогрессивной) эволюции. Этот вопрос мы рассмотрим на примере двух близких по содержанию теорий – теории квантовой эволюции Дж. Симпсона (1948) и теории главных направлений эволюции, разработанной А.Н. Северцовым (1939) и И.И. Шмальгаузен (1939).

В основании этих двух теорий лежит глубоко экологическая концепция адаптивной зоны и адаптивной радиации. Именно благодаря этой концепции удалось объяснить различия в формах, темпах и направлениях эволюции при общем единстве эволюционных механизмов. Под адаптивной зоной авторы понимали комплекс условий внешней среды, в которых протекает эволюция данного таксона и которые определяют направление его эволюции. Адаптивная зона характеризуется эволюционирующим в ней таксоном высокого ранга. Эта зона в свою очередь подразделяется на подзоны подчиненных систематических групп и далее на видовые экологические ниши. Возникновение нового таксона надвидового ранга происходит в результате освоения новой адаптивной зоны, достаточно широкой для того, чтобы в ней могло идти образование новых видов. После возникновения важных адаптаций, повышающих уровень организации живых существ и позволяющих занять новую адаптивную зону, начинается процесс дивергенции, названный американским палеонтологом Г. Осборном адаптивной радиацией.

Таксон, занявший новую адаптивную зону, выходит из конкуренции с ближайшими родственниками, и начинается его эволюция внутри этой зоны. Межгрупповая конкуренция внутри данного таксона приводит к дивергенции, которая продолжается до тех пор, пока все экологические ниши в адаптивной зоне не будут заняты. В результате дивергенции в данной адаптивной зоне возникает веер новых филумов (А.С. Северцов, 1987).

Эти две теории, дополненные результатами современной эволюционной экологии, позволяют построить непротиворечивую модель единства механизмов эволюции на микро- и макроэволюционном уровнях.

Очевидно, что в основании появления новых видов и надвидовых таксонов лежит единый процесс повышения разнообразия форм, направленный на все более полное использование ресурсов окружающей среды. Увеличение видового разнообразия происходит благодаря тому, что организмы под действием конкуренции и давления движущего отбора специализируются, занимают свободные экологические ниши и тем самым более эффективно используют ресурсы среды. В новой адаптивной зоне процесс видообразования должен проходить очень быстро до тех пор, пока не будут заняты все экологические ниши. Высокая скорость эволюции здесь обусловлена не только наличием свободных экологических ниш, но и частным характером приспособлений, не требующих глубокой перестройки организации. Образование новых видов идет по типу дивергенции. При далекой дивергенции в отдельных филумах может появляться большое число промежуточных форм, которые в процессе эволюции приобретают все более совершенные приспособления к условиям своей ниши. В процессе дивергенции организмы все больше расходятся между собой и постепенно приобретают признаки, позволяющие относить их к разным систематическим группам среднего уровня: родам, семействам, отрядам.

После того как все экологические ниши в данной адаптивной зоне будут заняты, процесс дивергенции прекращается и происходит эволюционная стабилизация, при которой стабилизирующий отбор строго сохраняет норму и удерживает виды в рамках своих экологических ниш. Темпы эволюции снижаются, и возникает персистирование, т.е. фенотипическая неизменность видов на протяжении длительного периода времени. При этом напряженность процесса эволюции не уменьшается, так как существуют еще не занятые адаптивные зоны, и конкуренция за ресурсы заставляет организмы проникать в эти зоны. Но теперь это становится возможным только за счет коренного преобразования организации и появления нового класса.

Выработка приспособлений к условиям новой адаптивной зоны, по-видимому, начинается сразу же после освоения предыдущей адаптивной зоны и эволюционной стабилизации. Это медленный процесс, в ходе которого идет постепенное накопление и координация признаков до тех пор, пока не произойдет качественного скачка и группа не получит возможности проникнуть в новую адаптивную зону. В нем участвуют не все виды, а лишь те из них, которые в силу обстоятельств оказались на границе двух адаптивных зон и вынуждены под давлением конкуренции постепенно осваивать новую адаптивную зону. При этом ароморфные признаки возникают не за счет приспособления к частным условиям обитания в старой адаптивной зоне по типу преадаптаций, а в результате стремления организмов занять экологические ниши в новой адаптивной зоне.

Выработка ароморфных адаптаций в предыдущей адаптивной зоне идет долго, но переход в новую зону осуществляется быстро, практически сразу после появления нового признака. Вслед за этим открывается широкая возможность для освоения многообразных экологических ниш в рамках данного уровня организации в новой адаптивной зоне. Таким образом, идет постоянная смена фаз эволюционного развития — общее повышение организации, затем увеличение видового разнообразия на этом уровне организации, и вновь повышение организации. В результате постепенно заполняются все свободные адаптивные зоны и экологические ниши в природе.

Процесс повышения организации не отличается принципиально от дивергенции организмов, находящихся на одном и том же уровне организации. Появление ароморфного вида, как и при дивергенции, обуславливается необходимостью занять новую экологическую нишу, но именно такую нишу, для освоения которой уже недостаточно частных приспособлений, а требуется более высокий уровень организации. Выработка частных приспособлений в процессе дивергенции и появление коренных изменений, приводящих к повышению организации, происходят одним и тем же путем накопления мелких мутаций в процессе направленного отбора. В последнем случае наблюдается лишь больший масштаб преобразований и требуется значительно больше времени на их осуществление. При арогенезе вначале обычным путем образуется вид, который несет в себе признаки нового класса или другого высокого таксона. В дальнейшем при его дивергенции в новой адаптивной зоне появятся роды, семейства и отряды, которые также будут нести в себе признаки этого класса.

Таким образом, филогенез представляет собой единый процесс адаптивного развития, направленный на все более полное использование ресурсов окружающей среды, который осуществляется с по-

мощью одних и тех же механизмов на всех уровнях эволюционных преобразований организмов. Давление жизни приводит к увеличению разнообразия форм и занятию новых экологических ниш и адаптивных зон при единстве механизмов микро- и макроэволюции. Несмотря на то, что на уровне классов и более высоких таксонов наблюдается повышение уровня организации, или прогрессивное развитие, а на уровне видов, родов, семейств, отрядов идет адаптивная эволюция, принципиальных различий между вертикальной и горизонтальной типами эволюции нет. Отличия между таксонами носят преимущественно количественный характер и обусловлены разным сочетанием экологических и морфофизиологических факторов, характеризующих способы использования ресурсов разными систематическими и экологическими группами организмов.

Отчетливое понимание экологических факторов микро- и макроэволюции позволяет проводить более объективный анализ таких важных для систематики понятий как монофилия и полифилия, конвергенция и параллелизм, гомология и аналогия.

Монофилия и полифилия

С точки зрения эволюционной экологии, повышение уровня организации при освоении новой адаптивной зоны и последующая адаптивная радиация организмов в ней происходят по типу дивергенции. Из этого следует, что большинство естественных групп организмов имеет монофилетическое происхождение. Это касается в первую очередь организмов, относящихся к одному классу. Все представители того или иного класса происходят от одного вида, первым освоившего новую адаптивную зону и давшего начало быстрой адаптивной радиации. Проникновение в новую адаптивную зону одновременно нескольких видов и их параллельная эволюция маловероятны. Те формы, которые первыми справились с трудностями перехода в новую адаптивную зону, имели все преимущества в борьбе за существование. Формы, отставшие в этом приспособлении или предпринимавшие позднее подобные попытки, попадали в уже занятую экологическую зону, в которой они не могли конкурировать с уже приспособившимися первыми колонизаторами (Шмальгаузен, 1964). Появление полифелитических групп на уровне родов, семейств и отрядов более вероятно, чем на уровне классов. Адаптивная радиация в одной адаптивной зоне может приводить к экологической замене одних адаптивных форм, другими неродственными формами, и при внешнем сходстве эти формы будут иметь различное происхождение. Кроме того, при повышении уровня организации и освоения новой адаптивной зоны некоторые виды мо-

гут вернуться в предыдущую адаптивную зону и вытеснить представителей более примитивных форм из их экологических ниш. В этом случае также может быть нарушен принцип дивергенции от единого предка, и рассматриваемая группа организмов будет иметь полифетическое происхождение (Хлебосолов, 2004).

Конвергенция и параллелизм

Одним из трудных вопросов эволюционной теории, имеющим большое значение для систематики, является наличие конвергенции и параллелизма в эволюции организмов. В отличие от параллельной изменчивости близкородственных видов, которую можно объяснить их генотипическим сходством (Вавилов, 1922), появление параллельных рядов жизненных форм в систематически далеких группах остается неясным (Берг, 1922). Иерархический характер взаимосвязи трофических факторов позволяет объяснить причину появления сходных признаков у систематически далеких видов и экологическую обусловленность конвергенции и параллелизма у животных.

Изучение кормового поведения птиц показывает, что в природе существует сравнительно небольшое число стратегий и методов поиска и добывания пищи, которыми пользуется подавляющее большинство птиц. Разнообразие кормового поведения повышается за счет использования разной пищи в разных местообитаниях. Аналогично тому, как разные социальные системы птиц формируются на основе комбинирования всего лишь нескольких элементарных форм общественного поведения (Хлебосолов, 1990), разнообразие способов питания птиц складывается из сочетания различных типов пищи, местообитаний и стандартных методов ее добывания. Благодаря этому и возникают параллельные ряды внешне сходных форм в группах птиц, питающихся разной пищей, в разных местах, но использующих ограниченный набор стандартных методов ее поиска и добычи. Поэтому у систематически далеких видов птиц можно обнаружить аналогичные методы охоты и сходные морфологические адаптации. Например, поведение кулика щеголя (*Tringa erytropus*) во время кормежки очень сходно с кормовым поведением цапель. Этот кулик, как и цапли, высматривает добычу на мелководье и затем быстро выхватывает ее из воды. Внешне щеголь и цапли также весьма похожи.

Однако внешнее сходство не может служить основанием для выделения птиц в одну жизненную форму. При некотором внешнем сходстве кормовое поведение птиц, относящихся к разным отрядам, принципиально различно. Птицы одного отряда даже при определенном внешнем различии, в других отношениях фактически более

сходны между собой, чем внешне похожие формы птиц из разных отрядов. Это вызвано тем, что питание определенной пищей обуславливает функциональную близость видов одного отряда и накладывает характерный отпечаток на все признаки птиц данной группы — размер, морфологические и физиологические показатели, энергетический метаболизм, психику и т.д. В нашем примере щеголь по большинству этих признаков стоит значительно ближе к другим куликам, чем к цаплям. Явление параллелизма играет важную роль в понимании эволюционных процессов, но оно часто заслоняет собой другую, не менее важную проблему соотношения видов и жизненных форм, таксономической и экологической классификации животных. Параллелизм обуславливает преимущественно внешнее сходство и не затрагивает многих других адаптаций, определяющих специфичность, уникальность и организацию в целом тех или иных групп организмов. Поэтому очевидно, что основанием для выделения жизненных форм и экологической характеристики вида и других таксонов должно быть не внешнее сходство, а вся совокупность внешних и внутренних признаков, обусловленных функциональной ролью организмов в экосистеме (Хлебосолов, 1999).

Гомология и аналогия

Гомология и аналогия признаков играет важную роль в систематике, поскольку позволяет выявить характер генеалогических связей и направление дивергентной эволюции организмов в процессе их исторического развития. Поскольку в эволюционном развитии организмов широко распространены конвергенция, параллелизм и другие типы сходства, не обусловленные общим происхождением, анализ гомологичных и аналогичных признаков позволяет выявить наличие или отсутствие родственных связей у организмов, имеющих сходные адаптивные признаки. Как мы отмечали выше, в некоторых случаях генеалогически близкие виды расходятся экологически столь далеко, что определить их место в естественной классификации организмов, учитывающей общность происхождения и характер дивергенции и адаптивной радиации, может только с помощью сравнительного анализа гомологичных и аналогичных признаков (Майр, 1971).

Заключение

Анализ принципов биологической систематики свидетельствует о том, что таксономическая система отражает не только характер родственных связей организмов, но и экологические закономерности филогенеза. Иерархическая структура таксономической системы,

а также качественная определенность, целостность, дискретность таксонов определяются соподчиненным характером экологических факторов, которые обуславливают дивергенцию и адаптивную радиацию организмов и приводят к формированию экологических и таксономических групп организмов, играющих специфическую роль в структуре и функционировании экосистемы. Поэтому нецелесообразно разделять понятия «вид» и «жизненная форма» и создавать экологическую классификацию организмов отдельно от таксономической системы. Для развития теории систематики необходимо преодолеть искусственный разрыв между таксономической и экологической классификацией организмов и приступить к созданию единой системы таксонов и жизненных форм. Для этого необходимо разработать основные принципы экологической классификации, т.е. выявить основную единицу экологической классификации и провести детальный анализ экологических факторов, которые обуславливают формирование иерархически соподчиненных экологических и таксономических групп организмов. При этом важно понять, чем обуславливается экологическое сходство и отличие организмов, в чем причина соподчиненности, целостности, существования разрывов между экологическими группами. Синтез данных генеалогических и эволюционно-экологических исследований позволит создать естественную систему организмов, учитывающую характер родственных связей организмов и закономерности их филогенетического развития.


Литература

- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 423 с.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922-1930. Л.: Наука, 1977 (1922). 387 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения (в двух томах). Л.: Наука, 1967 (1922). С. 7—61.
- Васнецов В.В. Экологические корреляции // Зоологический журнал. 1938. Т. 17. Вып. 4. С.561—581.
- Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб.: Наука, 1993. 141 с.
- Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 12. С.1704—1716.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 192 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозиздат, 1937. 608 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.
- Иорданский Н.Н. Макроэволюция: Системная теория. М.: Наука, 1994. 112 с.
- Кашкаров Д.Н. Среда и сообщество. М.: Медгиз, 1933. 244 с.

- Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? // Зоологический журнал. 1939. Т. 43. Вып. 4. С. 612–630.
- Колчинский Э.И. О выделении основных тенденций в эволюции биосферы: историко-научные и методологические аспекты проблемы // Экосистемные исследования: историко-методологические аспекты. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С.5–39.
- Кузьмина М.А. Тетеревиные и фазановые СССР. Эколого-морфологическая характеристика. Алма-Ата: Наука, 1977. 296 с.
- Левушкин С.И. К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. Вып. 5. С. 683–694.
- Любарский Г.Ю. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53. Вып. 5. С. 649–661.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностранная литература, 1947. 404 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 456 с.
- Межжерин В.А. О возможности новейшего синтеза в эволюционном учении // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. Вып. 2. С. 185–195.
- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Изд-во Советская Наука, 1955. 533 с.
- Павлинов И.Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53. Вып. 5. С. 757–767.
- Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Познанин Л.П. Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, 1949. Т. 3. № 2. С. 1–110.
- Познанин Л.П. Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука, 1978. 152 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А.Н. Собрание сочинений. Т. 1. М., 1949. 236 с.
- Северцов А.Н. Собрание сочинений. Т. 2. М., 1950. 408 с.
- Северцов А.С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1987. 320 с.
- Северцов С.А. Дарвинизм и экология // Зоологический журнал. 1937. Т. 16. Вып. 4. С. 591–613.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 172 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностранная литература, 1948. 359 с.
- Степанян Л.С. Вид в пространстве и во времени // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983. С.50–57.
- Хлебосолов Е.И. Трофические отношения и социальная организация у птиц. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 124 с.
- Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1993а. Т. 113. Вып. 6. С. 717–730.
- Хлебосолов Е.И. Экологическая классификация и систематика птиц // Успехи современной биологии. 1993 б. Т. 113. Вып. 2. С. 190–197.
- Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 447–462.

- Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999. 284 с.
- Хлебосолов Е.И. Роль поведения в экологии и эволюции животных // Фауна, экология и эволюция животных. Рязань, 2001. С. 100–108.
- Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-выпуск 203. С. 1019–1037.
- Хлебосолов Е.И. Функциональная концепция вида в биологии // Экология и эволюция животных. Рязань, 2003. С. 3–22.
- Хлебосолов Е.И. Лекции по теории эволюции. М.: УЦ «Перспектива», 2004. 264 с.
- Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение как видовая характеристика птиц // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. Вып. 1. С. 54–62.
- Хлебосолов Е.И., Марочкина Е.А., Барановский А.В., Ананьева С.И., Хлебосолова О.А., Чельцов Н.В., Лобов И.В., Бабкина Н.Г. Принципы функциональной классификации сообществ птиц // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-выпуск 308. С. 75–92.
- Чернов Ю.И. Эволюционная экология - сущность и перспективы // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277–292.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шарова И.Х. Экологическая морфология животных. М., 1987. 68 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983 (1939). 360 с.
- Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1964. 492 с.
- Юдин К.А. Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР. Птицы. II, I, ч. I. М.Л.: Наука, 1965. 261 с.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 5–30.
- Catchpole C.K. Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry // Animal Behaviour. 1973. Vol. 26. P. 1072–1080.
- Cody M.L. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden // Ecological Monographs. 1978. Vol. 48. P. 351–396.
- Davies N.B. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging // Animal Behaviour. 1977. Vol. 25. P. 1016–1033.
- Dilger W.C. Adaptive modification and ecological isolating mechanisms in the Thrush genera *Catharus* and *Hylocichia* // Wilson Bulletin. 1956. Vol. 68. P. 171–199.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York: Columbia University Press, 1937. 364 p., 3d Ed. 1951. 403 p.
- Fitzpatrick J.W. Form, foraging behaviour, and adaptive radiation in the Tyrannidae // Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs. №36 (Buckley F.G. et al., eds). Washington D.C.: American Ornithological Union, 1985. P. 447–470.
- Gaston A.J. Adaptation in the genus *Phylloscopus* // Ibis. 1974. Vol. 116. P. 432–450.
- Grant P.R. Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton: Princeton University Press, 1986. 345 p.
- Holmes R.T., Bonney R.E.Jr., Pacala S.W. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 512–520.

- Huxley J. Evolution: The modern synthesis. London: Allen and Unwin, 1942. 646 p.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. The Grinnellian niche of the Wood Thrush // American Naturalist. 1984. Vol. 124. P. 17–47.
- Karr J.R., James F.C. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities // Ecology and Evolution of Communities (M.L. Cody, J.M. Diamond, eds.). Cambridge: Belknap Press, 1975. P. 258–291.
- Kear J. Food selection in finches with special reference to interspecific differences // Proceedings of the Zoological Society of London. 1962. Vol. 138 (Part 2). P. 163–204.
- Lack D. Darwin's finches. Cambridge: Cambridge University Press, 1947. 204 p.
- Leisler B. Morphological aspects of ecological specialization in bird genera // Okol. Vogel. 1980. Vol. 2. P. 199–220.
- Leisler B., Thaler E. Differences in morphology and foraging behaviour in the Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *R. Ignicapillus* // Annales Zoologici Fennici. 1982. Vol. 19. P. 277–284.
- MacArthur R.H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests // Ecology. 1958. Vol. 39. P. 599–619.
- Mayr E. Numerical phenetics and taxonomic theory // Systematic Zoology. 1965. Vol. 14. P. 73–97.
- Murphy M.T. Life-history variability in North American breeding tyrant flycatchers: phylogeny, size, or ecology? // Oikos. 1989. Vol. 54. P. 3–14.
- Newton I. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches // Ibis. 1967. Vol. 109. P. 33–96.
- Norberg U.M. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection // Philosophical Transactions of Royal Society London. 1979. Vol. 287 (B 1019). P. 131–165.
- Palmgren P. Zur Biologie von *Regulus regulus regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* (Selys) // Acta zoologica fennici. 1932. № 14. P. 1–113.
- Partridge L. Some aspects of morphology of Blue tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*P. Ater*) in relation to their behaviour // Journal of Zoology, London. 1976. Vol. 179. P. 121–133.
- Robinson S.K., Holmes R.T. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1918–1931.
- Root R.B. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher // Ecological Monographs. 1967. Vol. 37. P. 317–350.
- Schoener T.W. The ecological niche // Ecological concepts (J.M. Cherret, ed.). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1989. P. 79–113.
- Wiens J.A. The ecology of bird communities. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press, 1989. Vol. 1. 487 p., Vol. 2. 316 p.
- Williamson P. Feeding ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds // Ecological Monographs. 1971. Vol. 41. P. 129–152.



Экологическая характеристика таксонов у птиц

В систематике существуют два основных принципа классификации организмов — принцип родства и принцип дивергенции. Согласно первому из них, те или иные виды организмов объединяются в сходные таксономические категории на основании родственных связей. В соответствии со вторым принципом, основное значение при выделении сходных видов имеют адаптивные признаки, возникающие в процессе дивергенции и адаптивной радиации.

В таксономии генеалогия признается в качестве основополагающей идеи классификации. Считается, что расположение групп внутри каждого класса в должном подчинении и отношении друг к другу, чтобы быть естественным, должно быть строго генеалогическим. При этом большинство систематиков утверждает непригодность адаптивных признаков в качестве материала для реконструкции филогенеза.

Ч.Дарвин как создатель теории адаптивной эволюции высоко ценил значение приспособительных признаков и подчеркивал адаптивный характер филогенеза. По его мнению, в основе естественной системы должны лежать не только генеалогические связи организмов, но и принцип дивергенции. Согласно этому принципу размещение форм по разным родам, семействам, отрядам и классам определяется размером изменений, пройденных разными группами в процессе эволюции. Таксономическая дивергенция есть результат действия естественного отбора, создающего множество адаптаций и специализаций. Следовательно, естественный отбор способен прямо объяснить природу классификации организмов — разделение труда в группах. Специализация видов в использовании ресурсов позволяет понять, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются (Дарвин, 1937).

Очевидно, что для правильной оценки филогенетического значения морфологических структур, используемых в качестве систематических признаков, обязательно применение не одного, а многих методов анализа. В том числе необходим и морфофункциональный

метод, пренебрежение к которому влечет за собой потерю связей между филогенетикой и экологией. Искусственное ограничение фактического содержания понятия «филогенетический признак» препятствует установлению связи систематики с экологией и функциональной морфологией и тормозит продвижение теории естественного отбора в систематику (Юдин, 1974).

Изучение образа жизни организмов и их взаимоотношений часто может способствовать выявлению причин общности или различий таксонов. По мнению Л.П. Познанина (1949), только в экологии и условиях существования можно найти объяснение всех эволюционных изменений строения организма, и поэтому всегда необходимо знать, с какой экологической особенностью связан данный комплекс морфологических признаков и каково значение этой экологической особенности в общей жизнедеятельности организма.

Таким образом, разнообразие организмов, которое мы наблюдаем в природе и которое отражено в таксономии, обусловлено не только особенностями происхождения организмов, но и образом их жизни. Несмотря на то, что в систематике преобладает стремление выразить родственные отношения, существующие таксономические системы отражают не только родственные связи, но и эколого-морфологическую дифференциацию организмов.

Исходя из сказанного выше, можно предположить, что для построения естественной системы организмов необходимо соединить в рамках одной таксономической системы два независимых принципа — родства и дивергенции. Для того чтобы осуществить такой синтез, необходимо вначале четко отделить эти принципы друг от друга и выяснить роль каждого из них в филогенетическом развитии организмов. В задачу генеалогических исследований должно входить выявление родственных связей организмов на основе структурных конститутивных признаков. Изучение экологических факторов дивергенции и адаптивной радиации, наоборот, должно быть основано на анализе причин и механизмов появления адаптивных признаков организмов в процессе филогенеза. Синтез этих данных позволит построить естественную систему организмов, отражающую характер взаимоотношения организмов в природе и их генеалогические связи в прошлом и настоящем.

Исследования родственных связей организмов с давних пор проводятся в разных областях эволюционной биологии. Их результаты хорошо известны и не требуют подробного анализа. Значительно сложнее обстоит дело с изучением механизмов экологической дивергенции и роли адаптивных признаков в построении таксономической системы. Ключевым моментом в решении этой задачи служит

вопрос об экологической характеристике таксонов и соответствии таксономической и экологической классификаций организмов.

Взаимосвязь понятий «вид» и «жизненная форма»

Поскольку в систематике прочно утвердился принцип родства и фактически игнорируется принцип дивергенции, в экологии предпринимаются попытки построения самостоятельной экологической классификации организмов, основанной на выделении и анализе адаптивных признаков. В систематике элементарной единицей таксономии служит вид. В практике классификации вид трактуется формально и фактически не несет на себе экологической нагрузки. В экологии, напротив, распространена точка зрения, что происходящие в природных сообществах процессы приводят к появлению не видов как таковых, а лишь определенных адаптивных типов, или жизненных форм, и сообщества должны характеризоваться не видовым составом, а преобладанием тех или иных жизненных форм. При этом возникает вопрос о соответствии между логическим статусом вида в систематике и естественным, онтологическим статусом вида в природе, т.е. вопрос о том, чему в реальности соответствует таксономический вид (Кашкаров, 1933; Павлинов, 1992; Чернов, 1996).

Решение этого вопроса связано с общепринятой в биологии точкой зрения, что вид занимает в природе характерную экологическую нишу, каждому виду в таксономии должна соответствовать своя жизненная форма и система организмов в таксономии должна быть, так или иначе, связана с классификацией жизненных форм. Отсюда возникает необходимость построения достаточно общей теории, в рамках которой возможно соединить вместе представления о механизмах эволюционного развития организмов, обусловливаемых экологическими факторами, с фиксированными результатами эволюции, отраженными в таксономии, прояснить связь понятий «таксон» и «жизненная форма» и найти общий язык для описания таксонов и жизненных форм (Любарский, 1992).

Созданию такой теории препятствуют сложившиеся в биологии представления о жизненной форме и экологической классификации организмов. Современные системы жизненных форм чаще всего оперируют с произвольно выбранными экологическими признаками: характером питания, способами передвижения и защиты от врагов, сезонной активностью, приуроченностью к разным ярусам растительности или почвы, месту и способам размножения, отношению к климату, ландшафтным зонам, а также приспособленностью ко всему комплексу факторов среды (см. обз., Серебряков, 1962; Шарова, 1981, 1987). Понятно, что при распространении такого

принципа классифицирования на сколько-нибудь широкое многообразие организмов большинство из них не будет должным образом классифицироваться (Любарский, 1992).

В теории жизненных форм сложилась логически парадоксальная ситуация. Несмотря на то, что появление тех или иных адаптивных форм происходит в результате дивергентной эволюции, большинство исследователей рассматривают жизненные формы как результат конвергентной эволюции организмов в сходных условиях существования и возражают против отождествления понятия жизненной формы с понятием таксона филогенетической системы организмов. Такое понимание жизненной формы следует рассматривать как артефакт, закрывающий саму возможность построения хоть сколько-нибудь естественной системы жизненных форм (Левушкин, 1974). Появление конвергентного сходства организмов обуславливается не каким-то отдельным процессом, а происходит в результате дивергентной эволюции по сходным направлениям адаптацииогенеза. Даже в том случае, когда неродственные виды, в силу обитания в определенной среде, приобретают внешние признаки сходства и занимают похожие ниши, объединять их в одну жизненную форму вряд ли целесообразно, так как эти виды могут существенно отличаться многими другими чертами строения и организации, обусловленными их различным происхождением и образом жизни.

Отчетливое осознание этой проблемы привело некоторых авторов к необходимости понимать жизненную форму как экологическую характеристику вида и рассматривать каждый вид в качестве отдельной жизненной формы. При этом не только вид, но и любые другие таксономические категории могут быть охарактеризованы как жизненные формы разного иерархического уровня. Все это дает возможность широко использовать понятие жизненной формы в таксономии и обсуждать вопрос о единстве принципов таксономической классификации и классификации жизненных форм. (С.А.Северцов, 1937; Наумов, 1955; Голубев, 1959).

Экологическая ниша вида как основная единица экологической классификации птиц

Для построения общей системы видов и жизненных форм следует в первую очередь определить основную единицу экологической классификации, с помощью которой можно было бы построить иерархическую экологическую систему организмов, совпадающую с таксономической системой. Современные исследования в области поведенческой экологии, экологии сообществ и эволюционной экологии позволяют выявить универсальные экологические показате-

ли, которые, с одной стороны, характеризовали бы своеобразие каждого вида и каждой экологической группы организмов, а с другой стороны, выделяемые с их помощью экологические группы, соответствовали бы таксонам в систематике.

Поиск основной экологической единицы классификации со всей очевидностью лежит в области изучения структуры экологической ниши организмов. Со времен Ч.Дарвина в биологии сложилась точка зрения, что наличие свободной экологической ниши служит одним из наиболее важных факторов, влияющих на возникновение и судьбу нового вида. Поэтому для определения сущности вида необходимо в первую очередь выявить основные параметры экологической ниши и установить механизмы, с помощью которых достигается соответствие формы и строения организмов характеру их ниши (Васнецов, 1938; Кашкаров, 1939; С.А. Северцов, 1941, 1951; Завадский, 1968; Майр, 1968; Шварц, 1980; Гриценко и др., 1983; Колчинский, 1989; Межжерин, 1990).

Исследования в этом направлении долгое время тормозились отсутствием целостных представлений о структуре экологической ниши вида.

Попытки разработать подходы к изучению экологической ниши животных как целостной функциональной единицы предпринимались еще в начале прошлого столетия (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Шульпин, 1940; Познанин, 1941; Промптов, 1940, 1956; Odum, 1945). Но в первых работах по теории экологической ниши не удалось в полной мере сформулировать целостного представления о нише, так как еще не были изучены отдельные экологические факторы, определяющие механизмы разделения ресурсов и экологической сегрегации животных. Основой для таких исследований послужила концепция многомерной ниши Хатчинсона, согласно которой ниша определяется как сумма всего многообразия ресурсов, используемых популяцией вида (Hutchinson, 1957; Пианка, 1981; Джиллер, 1988). В рамках концепции ниши Хатчинсона были проведены многочисленные исследования роли отдельных факторов в экологической сегрегации организмов, но не удалось определить целостный характер экологической ниши вида и выявить ведущие экологические факторы видообразования.

Постепенно экологическую нишу все чаще стали отождествлять со спектром использования ресурсов всего лишь по нескольким наиболее важным факторам, по которым так или иначе происходит разделение ресурсов и расхождение видов по нишам, — пище, пространству и времени (Pianka, 1969; Schoener, 1974). В результате более детального изучения трофических отношений животных,

прежде всего птиц, наряду с пищей и местообитаниями, в качестве одного из ведущих факторов экологической сегрегации стали рассматривать кормовое поведение. Было установлено, что птицы кормятся характерным для каждого вида способом, и стереотип кормового поведения сохраняется в разных условиях обитания. На основании сравнительного анализа питания, пространственного распределения и кормового поведения пришли к выводу, что эти факторы иерархически взаимосвязаны: особенности кормового поведения в значительной степени предопределяют выбор птицами пищевых объектов и местообитаний (MacArthur, 1958; Root, 1967; Williamson, 1971; Holmes et al., 1979; Robinson, Holmes, 1982). Это позволило предположить, что способ добывания пищи может быть ведущим фактором, определяющим экологическую дифференциацию и расхождение птиц по нишам (Hespenheide, 1975; Eckhardt, 1979; Чернов, Хлебосолов, 1989).

Дальнейшие исследования подтвердили эту точку зрения и привели к созданию концепции одномерной иерархической ниши, в которой первостепенное значение в разделении ресурсов и расхождении птиц по нишам уделяется кормовому поведению как ключевому системному признаку, объединяющему в себе все другие черты экологической ниши вида (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 1993а, 1996, 1999, 2002). Согласно этой концепции кормовое поведение является устойчивым, стереотипным видовым признаком птиц. Особенности кормового поведения птиц того или иного вида определяют выбор ими характерных кормовых станций, биотопическое и географическое распределение, состав используемой пищи, тип социальной организации и т.д. Кормовое поведение является системным признаком, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, служит их интегральным выражением и в целостном виде выражает специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 2003, 2004, 2005).

В модели одномерной иерархической ниши кормовое поведение рассматривается в качестве интегрального признака, характеризующего нишу вида как функциональное целое. Это позволяет использовать этот показатель в качестве основной единицы экологической классификации и производить выделение экологических групп разного иерархического уровня на основании степени сходства или различия в кормовом поведении птиц. Степень сходства или различия кормового поведения зависит от того, какой пищей, в каком месте и каким образом кормятся птицы. Эти факторы иерархически связаны между собой и служат основанием для объединения птиц в те или иные экологические группы. Путем последовательного

вычленения из структуры и содержания поведения его различных составляющих можно выявлять степень экологического сходства видов и на основании этого строить иерархически соподчиненную экологическую классификацию птиц.

Экологическая характеристика таксонов у птиц

Анализ трофических связей птиц показывает, что их кормовое поведение зависит от характера местообитаний, состава пищи и применяемых методов охоты. Различное сочетание этих факторов определяет степень сходства и различия кормового поведения, характеризует способ использования ресурсов разными видами и создает объективные предпосылки объединения птиц в соподчиненные экологические группировки, совпадающие в целом с их таксономическими подразделениями (Хлебосолов, 1993б, 1999, 2001).

Мы выделяем несколько показателей, на основании которых можно объединять птиц в функционально сходные экологические группы различного ранга — тактика кормового поведения, стратегия кормового поведения, тип пищи в той или иной среде.

Каждый вид птиц занимает в сообществе характерную экологическую нишу и обладает специфической тактикой кормового поведения. На следующем более высоком иерархическом уровне объединяются виды, использующие различные тактики кормового поведения, но обладающие сходной стратегией кормового поведения. Еще более высокий уровень экологической классификации объединяет птиц, которые используют разные тактики и стратегии кормового поведения, но питаются сходной пищей в сходной среде обитания.

Сравнительный анализ экологических и таксономических категорий птиц показывает, что выделенные нами показатели (тактика кормового поведения, стратегия кормового поведения, тип пищи в той или иной среде), с помощью которых можно объединять птиц в функционально сходные экологические группы различного ранга соответствуют таксономическим категориям птиц — вид, семейство, отряд. Поэтому нет смысла вводить специальные обозначения экологических таксонов, а следует использовать для их обозначения те же названия, которые применяются в систематике. При этом необходимо определить, какие экологические свойства присущи тому или иному таксону птиц.

Группы птиц, объединяемые в разные по рангу таксономические категории, экологически характеризуются определенным отношением к тому или иному трофическому фактору.

Вид характеризуется специфичным кормовым поведением. В природе существует определенное число пищевых объектов, кор-

мовых стадий и методов охоты. Разные комбинации их образуют спектр потенциальных способов питания. В процессе расхождения по экологическим нишам птицы овладевают одним из этих способов питания. У них вырабатываются определенные морфофизиологические адаптации, облегчающие поиск и добывание пищи, и формируется характерный облик.

Род у птиц отражает не качественные, а количественные признаки кормового поведения. Трудно выделить какие-либо определенные показатели, с помощью которых можно было бы дать качественную экологическую характеристику этой таксономической категории. В некоторых случаях птицы разных родов бывают разделены пространственно и занимают разные биотопы. Например, роды птиц семейства славковых (*Sylviidae*) населяют различные растительные группировки. Пеночки (*Phylloscopus*), как правило, обитают в кронах деревьев. Славки (*Sylvia*) предпочитают селиться в кустарниковом ярусе. Камышевки (*Acrocephalus*) — обитатели тростниковых и кустарниковых зарослей в прибрежных биотопах. Сверчки (*Locustella*) придерживаются участков с густой, высокой травянистой растительностью (Catchpole, 1973; Gaston, 1974; Cody, 1978). Б. Лейслер (Leisler, 1980), проанализировал особенности морфологического строения славковых птиц и пришел к выводу, что виды каждого рода различаются как по отдельным показателям, так и по целым комплексам морфологических признаков. Это в первую очередь связано с различиями в предпочитаемых местообитаниях. Обитание в кроне деревьев, кустарников или в зарослях тростника и травы требует преимущественного развития в одних случаях крыльев, в других ног, а также обуславливает возникновение ряда других морфологических адаптаций, сочетание которых позволяет объединить этих птиц в разные роды.

Семейство, по крайней мере, у воробьиных птиц, объединяет виды со сходной стратегией добывания пищи. Представители широко распространенных семейств воробьиных птиц — *Muscicapidae*, *Sylviidae*, *Paridae* и некоторых других — обитают в сходных биотопах, и нередко птицы кормятся вместе в кроне одного дерева. У них также широко перекрываются пищевые рационы (Иноземцев, 1978). Однако птицы этих семейств отчетливо различаются стратегией добывания пищи. Так мухоловки охотятся с помощью подкарауливания. Птицы во время кормежки довольно долго высматривают добычу с одного места, затем взлетают и склевывают ее в воздухе или с какого-либо субстрата. Славковые птицы кормятся в кроне кустарников и деревьев, собирая пищу с травы, листьев и веток, иногда они схватывают добычу после короткого трепетания на одном месте.

Синицы в отличие от славковых, которые добывают пищу, расположенную открыто на листьях и ветвях растений, предпочитают обследовать различные укрытия и извлекать из них насекомых. Они регулярно расклевыывают куколки бабочек, извлекают добычу из щелей в коре, скрученных листьев, гнилой древесины старых пней. Как правило, синицы вначале стараются обнаружить такие места и после этого выискивают в них пищу.

Хотя все виды того или иного семейства используют специфические способы охоты, они не выходят за пределы общей стратегии добывания пищи, свойственной данному семейству. В соответствии со стратегией добывания пищи у птиц этих семейств формируются характерный внешний облик и определенные морфологические адаптации. Например, мухоловки часто преследуют добычу в воздухе, и у них выработался ряд адаптаций, способствующих добыванию крупных пищевых объектов: относительно большая голова и клюв. В то же время у мухоловок слабые ноги, поскольку они во время охоты высматривают добычу с одного места и редко пользуются ногами для передвижения по ветвям (Davies, 1977).

В отряды входят виды, применяющие разные методы и стратегии добывания корма, но использующие сходный тип пищи в той или иной среде обитания. Куриные питаются в основном различными частями травянистых и древесных растений, голенастые — водными позвоночными на мелководье, кулики — почвенными и водными беспозвоночными, воробьиные — различными поверхностно-обитающими беспозвоночными. Использование определенного типа пищи в той или иной среде влияет на формирование наиболее общих морфологических признаков, свойственных большинству видов данного отряда или другого крупного таксона.

Например, куриные птицы сформировались как группа, специализировавшаяся в питании различными частями травянистых и древесных растений. У тетеревиных птиц наземно-древесный образ жизни, вызванный необходимостью использовать зимой грубый веточный корм, отразился на морфологии клюва, органов пищеварения, тазового пояса конечностей и покровов лап. Клюв тетеревиных птиц сравнительно широкий, выпуклый и у большинства видов с небольшой рамфотекой. Острые края надклювья сильно припущены и несколько загнуты внутрь, так что подклювье и надклювье плотно соприкасаются, образуя достаточно острые «ножницы», используемые птицами для срезания веточного корма. Питание грубой, малокалорийной пищей вызвало развитие своеобразной по строению и функциям пищеварительной системы — объемистого зоба, хорошо развитого мускульного желудка, увеличение длины

кишечника, в особенности слепых кишок. Размещение объемистого кишечника обеспечивается образованием большой полости тела. Кормежка тетеревиных в кронах деревьев сказалась на строении пояса задних конечностей. Эта группа имеет относительно короткую конечность, особенно цевку. Это создает более устойчивое положение тела, что особенно необходимо при движении по ветвям (Кузьмина, 1977).

Для характеристики класса птиц в целом уже недостаточно только одних экологических факторов, здесь важнейшую роль играет такой показатель как уровень организации. Способы использования ресурсов видами, обладающими разным уровнем организации, более многообразны. Помимо указанных выше компонентов они могут включать и другие показатели, связанные с особенностями морфологии, физиологии, нервной системы, уровня метаболизма и т.п. Но именно отличия в способах использования пищевых ресурсов приводят постепенно к расхождению и дивергенции признаков организмов вплоть до появления отличий в уровне их организации (Хлебосолов, 2001).

Причина того, что таксономические категории вид, семейство, отряд экологически характеризуются именно такими показателями как методы охоты, стратегия добывания пищи и тип пищи в той или иной среде обитания заключается в том, что процесс экологической дифференциации птиц подчиняется неким объективно существующим в природе законам оптимального поведения. Пища является основным ресурсом, разделение которого приводит к экологической сегрегации и расхождению видов по нишам. Однако специализация в использовании самих пищевых объектов осложняется тем, что пищевые ресурсы подвержены значительным колебаниям в пространстве и времени. Это затрудняет развитие адаптаций, оптимизирующих добывание определенного вида корма, и птицы специализируются преимущественно в использовании различных кормовых субстратов и методов охоты.

Таким образом, пищевая специализация является не только важным фактором микроэволюции и видообразования, но и причиной макроэволюционных преобразований организмов. При сравнительном анализе кормового поведения экологически и систематически близких и далеких групп птиц можно определить, каким образом характерные особенности добывания корма, состава пищи, среды обитания, уровня организации, морфологических и физиологических признаков отражаются в специфичном кормовом поведении и постепенно приводят к формированию той или иной экологической и таксономической группы.

Заключение

Таксономическая система отражает не только характер родственных связей организмов, но и экологические закономерности филогенеза. Иерархическая структура таксономической классификации, а также качественная определенность, целостность, дискретность таксонов определяются соподчиненным характером экологических факторов, которые обуславливают дивергенцию и адаптивную радиацию организмов и приводят к формированию экологических и таксономических групп организмов, играющих специфическую роль в структуре и функционировании экосистемы. Поэтому нецелесообразно разделять понятия «вид» и «жизненная форма» и создавать экологическую классификацию организмов отдельно от таксономической системы. Для развития теории систематики необходимо преодолеть искусственный разрыв между таксономической и экологической классификацией организмов и приступить к созданию единой системы таксонов и жизненных форм. Для этого необходимо разработать основные принципы экологической классификации, т.е. выявить основную единицу экологической классификации и провести детальный анализ экологических факторов, которые обуславливают формирование иерархически соподчиненных экологических и таксономических групп организмов. При этом важно понять, чем обуславливается экологическое сходство и отличие организмов, в чем причина соподчиненности, целостности, существования разрывов между экологическими группами. Синтез данных генеалогических и эволюционно-экологических исследований позволит создать естественную систему организмов, учитывающую характер родственных связей организмов и закономерности их филогенетического развития в процессе дивергенции и адаптивной радиации.

Литература

- Васнецов В.В. Экологические корреляции // Зоологический журнал. 1938. Т. 17. Вып. 4. С. 561–581.
- Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолужной зоны в связи с их эволюцией // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 12. С. 1704–1716.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 192 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозиздат, 1937. 608 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М: Мир, 1988. 184 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.
- Кашкаров Д.Н. Среда и сообщество. М.: Медгиз, 1933. 244 с.
- Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? // Зоологический журнал. 1939. Т. 43. Вып. 4. С. 612–630.

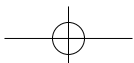
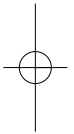
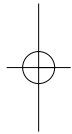
- Колчинский Э.И. О выделении основных тенденций в эволюции биосферы: историко-научные и методологические аспекты проблемы // Экосистемные исследования: историко-методологические аспекты. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С.5–39.
- Кузьмина М.А. Тетеревиные и фазановые СССР. Эколога-морфологическая характеристика. Алма-Ата: Наука, 1977. 296 с.
- Левушкин С.И. К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. Вып. 5. С. 683–694.
- Любарский Г.Ю. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53. Вып. 5. С. 649–661.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Межжерин В.А. О возможности новейшего синтеза в эволюционном учении // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. Вып. 2. С. 185–195.
- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Изд-во Советская Наука, 1955. 533 с.
- Павлинов И.Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53. Вып. 5. С. 757–767.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 400 с.
- Познанин Л.П. Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, 1949. Т. 3. № 2. С. 1–110.
- Познанин Л.П. Об экологическом значении функции // Журнал общей биологии. 1941. Т. 2. Вып. 3. С. 417–430.
- Промптов А.Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // Доклады Академии наук СССР. 1940. Т. 27. № 2. С. 171–175.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 311 с.
- Северцов С.А. Дарвинизм и экология // Зоологический журнал. 1937. Т. 16. Вып. 4. С. 591–613.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 172 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1993а. Т. 113. Вып. 6. С. 717–730.
- Хлебосолов Е.И. Экологическая классификация и систематика птиц // Успехи современной биологии. 1993 б. Т. 113. Вып. 2. С. 190–197.
- Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 447–462.
- Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999. 284 с.
- Хлебосолов Е.И. Роль поведения в экологии и эволюции животных // Фауна, экология и эволюция животных. Рязань, 2001. С. 100–108.
- Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-выпуск 203. С. 1019–1037.
- Хлебосолов Е.И. Функциональная концепция вида в биологии // Экология и эволюция животных. Рязань, 2003. С. 3–22.
- Хлебосолов Е.И. Лекции по теории эволюции. М.: УЦ «Перспектива», 2004. 264 с.
- Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение как видовая характеристика птиц // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. Вып. 1. С. 54–62.

- Чернов Ю.И. Эволюционная экология - сущность и перспективы // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277–292.
- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 39–51.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шарова И.Х. Экологическая морфология животных. М., 1987. 68 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Шульпин Л.М. Орнитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1940. 555 с.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 5–30.
- Catchpole C.K. Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry // Animal Behaviour. 1973. Vol. 26. P. 1072–1080.
- Cody M.L. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden // Ecological Monographs. 1978. Vol. 48. P. 351–396.
- Davies N.B. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging // Animal Behaviour. 1977. Vol. 25. P. 1016–1033.
- Eckhardt R.C. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains // Ecological Monographs. 1979. Vol. 49. P. 129–149.
- Elton C.S. Animal Ecology. London: Sidgwick and Jackson, 1927. 209 p.
- Gaston A.J. Adaptation in the genus *Phylloscopus* // Ibis. 1974. Vol. 116. P. 432–450.
- Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher // Auk. 1917. Vol. 34. P. 427–433.
- Hespenheide H.A. Prey characteristics and predator niche width // Ecology and evolution of communities /Eds. Cody M.L., Diamond J.M./. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1975. P. 150–180.
- Holmes R.T., Bonney R.E.Jr., Pacala S.W. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 512–520.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. P. 415–427.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. The Grinnellian niche of the Wood Thrush // American Naturalist. 1984. Vol. 124. P. 17–47.
- Leisler B. Morphological aspects of ecological specialization in bird genera // Ökologie Vogel. 1980. Vol. 2. P. 199–220.
- MacArthur R.H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests // Ecology. 1958. Vol. 39. P. 599–619.
- Odum E.P. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds // Wilson Bulletin. 1945. Vol. 57. P. 191–201.
- Pianka E.R. Sympatry of desert lizards (*Crotalus*) in Western Australia // Ecology. 1969. Vol. 50. P. 1012–1030.
- Robinson S.K., Holmes R.T. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1918–1931.
- Root R.B. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher // Ecological Monographs. 1967. Vol. 37. P. 317–350.
- Schoener T.W. Resource partitioning in ecological communities // Science. 1974. Vol. 185. P. 27–39.

- Schoener T.W. The ecological niche // Ecological concepts (J.M. Cherret, ed.). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1989. P. 79–113.
- Wiens J.A. The ecology of bird communities. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press, 1989. Vol. 1. 487 p., Vol. 2. 316 p.
- Williamson P. Feeding ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds // Ecological Monographs. 1971. Vol. 41. P. 129–152.

РАЗДЕЛ II

Шемякина О.А.
Трофические и пространственные связи птиц
в естественных и антропогенных местообитаниях
(монография)



Введение

Решение важных теоретических и практических задач в области рационального природопользования и охраны окружающей среды требует как можно более полного изучения специфики функционирования антропогенных биоценозов. Рост городов, интенсификация сельского хозяйства, трансформация окружающей среды не могут не оказывать влияния на животное население природных местообитаний, в том числе и на птиц. К настоящему времени накоплен значительный материал по орнитофауне антропогенных ландшафтов, однако вопрос о причинах и механизмах, формирующих численность и распределение конкретных видов, остается открытым.

При выявлении закономерностей формирования авифауны преобразованных человеком территорий и населенных пунктов, орнитологи, как правило, рассматривают общие тенденции процесса, такие как: качественные и количественные изменения, происходящие в авифауне, их динамику, источники и происхождение фауны, пути расселения птиц, установление ими связей с антропогенным ландшафтом и способы занятия территории. Подобные исследования выявляют закономерности формирования орнитофауны населенных пунктов, обусловленные большей частью какими-то внешними факторами: окружающими территориями, характером урбанизации (соотношением зеленых насаждений и застроенных районов, их распределением, типом застройки и т.п.). Работ, отражающих эту сторону проблемы формирования авифауны антропогенных ландшафтов, немало. Реже исследователи останавливаются на характеристике видов, проникающих в населенные пункты, и ищут закономерности в формировании фауны, исходя из особенностей экологии птиц, т. е. «внутренних» причин. При этом обычно устанавливаются некоторые общие признаки, описывающие специфику данных видов, такие как эврибионтность, толерантность к различным воздействиям, пластичность.

Приспособление к жизни в населенных пунктах рассматривается с разных точек зрения. Согласно одной обитание птиц в измененной человеком среде возможно благодаря адаптациям, перестройке по-

Введение

ведения под влиянием этой среды (Ганя, Зубков, 1988; McClure, 1989 и др.). Обычно авторы выделяют «адаптивные черты» (Благосклонов, 1981), или «новые приспособительные изменения» (Кривицкий и др., 1984), связанные с добыванием пищи (стремление к нахлебничеству, попрошайничеству, всеядности, хищничеству, распространение опыта путем подражания на всю популяцию), биологией гнездования (изменения в фенологии, размерах и числе кладок, типе гнездования, расположении, материалах для гнезда), территориальным поведением (размеры территорий, соседство птиц), миграционной активностью (появление оседлости), суточными ритмами, отношением к опасности (уменьшение дистанции испугивания, крикливости).

Другая точка зрения предполагает использование птицами при освоении населенных пунктов преадаптивного потенциала. Так, при изучении гнездостроения и социальной структуры врановых было показано, что в самых разных условиях птицы используют одни и те же приемы, строго стереотипные и специфичные, не выходящие за рамки видовой нормы реакции. Птицы не приспосабливаются к среде, а выбирают во всем многообразии условий обитания те составляющие, которые необходимы им для существования (Корбут, 1989, 1990). Согласно этой точке зрения, описывая приспособления птиц к условиям населенных пунктов, правильнее говорить о явлении преадаптации, нежели об адаптации (Грабовский, 1984; Корбут, 2001; Рахимов, 2002). В ряде работ обсуждаются морфологические преадаптации птиц, прежде всего в пищеварительной и нервной системах (Воронов, 1991, 1999). Исследователи все чаще приходят к мнению, что освоение видом новой среды обитания возможно при наличии в его организации приспособлений, позволяющих выжить в новых условиях. Видов, приспособившихся в процессе эволюции к обитанию в антропогенных ландшафтах, не существует, можно говорить лишь о степени совпадения потребностей птиц с условиями новых местообитаний (Вахрушев, 1988). Известно, что видов, обитающих исключительно в населенных пунктах, нет и что освоение населенных пунктов идет без видообразования (Гладков, Рустамов, 1965; Константинов, 2001). Предполагается, что изменчивость поведения в населенных пунктах отдельных особей и популяций укладывается в рамки свойственной виду экологической ниши (Кашкаров, 2001).

Ряд авторов считают, что ошибочно сводить все только к адаптации или преадаптации. Освоение птицами антропогенной среды происходит с учетом не только их экологических особенностей. С течением времени происходит развитие и преобразование видов в новых для них условиях обитания. Поведение птиц постепенно ме-

няется за счет включения психологических механизмов адаптации (Мешкова, Федорович, 1996).

Известно, что населенные пункты заселяют не все виды птиц. Возникает вопрос, какие причины обуславливают обитание в антропогенной среде каждого конкретного вида и чем вызвано успешное вселение в населенные пункты одних и отсутствие в них других птиц. Известно, что у представителей разных отрядов и семейств склонность к синантропизации различна (Рахилин, 1969; Рахимов, 2001 б). Однако, видов, избегающих селиться по соседству с человеком, среди птиц почти нет. Практически любой вид внутри своего ареала так или иначе соприкасается с антропогенным ландшафтом. Среди причин, объясняющих неравномерность освоения птицами антропогенных территорий внутри ареала, можно назвать: во-первых, самостоятельность синантропизации и урбанизации разных популяций одного вида; во-вторых, постепенность синантропизации; в-третьих, отношение к птицам человека. Кроме этого, существуют причины, обусловленные видоспецифичными особенностями птиц, их требованиями к среде обитания, т.е. связанные с реализацией ими в антропогенном ландшафте своей экологической ниши. Действительно, при обсуждении проблемы формирования орнитофауны антропогенных ландшафтов и синантропизации птиц нельзя не обратить внимание на эколого-этологические аспекты, лежащие в основе этих процессов. В связи с этим становится актуальной разработка проблемы формирования авифауны антропогенных территорий на уровне детального изучения экологических связей видов со средой. Для этого необходимо знать, какие элементы среды используются птицами, и какие особенности биологии видов позволяют им заселять антропогенные ландшафты. Взяв за основу этот подход, основное внимание следует уделять изучению трофических и пространственных связей птиц как наиболее важных показателей, по которым происходит разделение ресурсов (Лэк, 1957; Schoener, 1974; Hespeneide, 1975).

В этой книге мы подошли к вопросу о характере освоения птицами антропогенных ландшафтов путем сравнительного изучения их трофических и пространственных связей в естественной среде обитания и в населенных пунктах. Как и у многих других исследователей, работа была начата с проведения учетов. Это позволило оценить отношение птиц к различным типам местообитаний. Пространственные связи были описаны на двух уровнях — биотопического распределения и использования элементов среды при добывании корма (микробиотопического распределения). Разнородность естественных и антропогенных стадий вызвала необходимость провести статисти-

Введение

ческий анализ и выделить основные факторы, определяющие биотопическое распределение видов. Изучение трофических связей включало описание кормового поведения. Пищевой рацион исследован не был, поскольку известно, что состав корма большинства воробьиных птиц очень разнообразен и меняется в зависимости от биотопа, сезона и других особенностей среды. В итоге, выяснив, что именно птица использует и что ей необходимо в различных местобитаниях, мы смогли сопоставить результаты и сделать выводы о формировании трофических и пространственных связей при освоении птицами населенных пунктов.

Автор признателен доктору биологических наук, профессору Е.И.Хлебосолову за ценные советы и замечания в процессе исследований, сотрудникам кафедры зоологии, физиологии и методики преподавания биологии и лаборатории эволюционной экологии Рязанского государственного университета Е.А. Марочкиной, Н.В.Чельцову, И.В. Зацаринному, А.В. Барановскому и кафедры зоологии и экологии животных Псковского государственного педагогического университета В.В. Борисову, Л.П. Урядовой, Л.С. Шеблыкиной, Е.Г.Федоровой за всестороннюю помощь по ходу работы, М.С. Яблокову и А.В. Черевичко за дружеское участие в полевых исследованиях, О.А. Хлебосоловой за поддержку при работе над рукописью.

ГЛАВА 1

Район исследований, материалы и методы

Район исследований

Полевые исследования проводили в Псковском районе Псковской области (57° с.ш., 28° в.д.) в 2000–2002 гг. Эта территория расположена в пределах Евроазиатской хвойно-лесной (таежной) зоны на периферии подзоны южной тайги в переходной полосе к зоне широколиственно-хвойных лесов (Геоботаническое ..., 1989). Наиболее характерными типами лесов для южной тайги являются ельники кисличные и сосняки зеленомошные. Подтаежной зоне свойственны хвойные леса с участием липы, дуба, лещины и других широколиственных деревьев. Растительный покров мозаичен, лесистость в среднем составляет 30–39%. В составе лесных угодий преобладают хвойные (до 76%). Рельеф области сформировался в результате ледниковой и водно-ледниковой аккумуляции, связанной с деятельностью последнего (валдайского) оледенения. Преобладающая часть территории занята плоскими или слабо-волнистыми озерно-ледниковыми и моренными равнинами, поверхность которых понижается к котловинам Чудского и Псковского озер (Атлас ..., 1969). Особенности климата района обусловлены значительным влиянием на него атлантических воздушных масс, близостью Балтийского моря и влиянием на погоду Псковско-Чудского водоема. В целом климат характеризуется как умеренно-континентальный с умеренно-теплым и влажным летом и сравнительно мягкой зимой (Природа..., 1971; Слинчак, 1997).

Материалом для работы послужили результаты сравнительного изучения поведения и экологии птиц в естественных ландшафтах, в сельских населенных пунктах и в городе.

Для проведения орнитологических исследований в естественных местообитаниях был выбран ключевой участок в 30 км к северу от г. Пскова, где хорошо представлены основные типы биотопов района. Большую его часть занимают вторичные леса, главным образом сосновые, на долю безлесных пространств приходится около 20% территории.

Глава 1. Район исследований, материалы и методы

Известно, что пространственная структура орнитокомплексов юга лесной зоны Северо-Запада России определяется главным образом растительностью и увлажненностью (Равкин, 1986). Отдельно выделяется режим переувлажненных сосновых лесов и вырубок по соснякам. Прослеживается также воздействие продуктивности и застроенности местообитаний. Все перечисленные факторы в сумме объясняют 84% территориальных изменений сообществ птиц. В соответствии с этими факторами нами было выделено пять типов лесных местообитаний, наиболее часто встречающихся в данной местности: сухие зеленомошно-кустарничковые сосняки, сырые сфагново-кустарничковые сосняки, смешанные сосново-елово-лиственные леса, елово-лиственные и мелколиственные леса.

Для *сухих зеленомошно-кустарничковых сосняков* характерно практически полное отсутствие подроста и подлеска. Изредка встречаются отдельные кусты можжевельника, маленькие елочки. В древесном ярусе, кроме сосны, попадаются единичные березы. В *сфагново-кустарничковых сосняках* в условиях избыточного увлажнения древесный ярус состоит из низкорослых редко стоящих деревьев. В примеси встречаются березы, осины, ивы. В кустарничковом ярусе преобладает багульник, голубика, вереск, по понижениям — пушица. *Сосново-елово-лиственные леса* формируются на месте ельников на почвах богатых гумусом и влагой. Для них характерно наличие густого елового подроста. Местами ель выходит в основной ярус. Подлесок из крушины, рябины и можжевельника хорошо развит. *Ельники и лиственно-еловые леса* не образуют больших площадей. В древесном ярусе господствует ель, кроме нее присутствуют береза и осина. Подрост и подлесок слабо развиты в ельниках и хорошо на участках смешанных лесов, подлесок состоит из крушины, рябины, лещины, жимолости. По поймам рек и озер встречаются ольшаники, а по низинным местам — смешанные *мелколиственные леса*, где в древесном ярусе, кроме ольхи серой, в значительном количестве растут береза, осина, местами ольха черная.

В качестве модельных сельских населенных пунктов были выбраны десять деревень Псковского района, разного типа, наиболее характерные для данной местности. Основными постройками в деревнях являются жилые деревянные дома. Значительная часть земель отведена под огороды. Людность поселков в среднем составляет около 100 человек, иногда больше, что позволяет относить их к малым и средним населенным пунктам (Природа..., 1974).

Город представляет собой мозаику разнообразных биотопов, поэтому его территорию нельзя рассматривать как единую экосистему. В основу классификации биотопов города положены принципы,

учитывающие целевое назначение его внутренних образований, степень антропогенного изменения территории, использование материалов в строительстве города, геоботаническую характеристику зеленых районов. Классификация городских местообитаний основана, как правило, на выделении техногенного и нетехногенного компонентов. Первый включает в себя промышленную, селитебную зоны и др. (застройку), второй — различные незастроенные, зеленые территории, которые, в свою очередь, также могут быть классифицированы. Учитывая перечисленные особенности, а также архитектурную оценку разных частей города Пскова и время их образования, антропогенную нагрузку, растительность и другие факторы, было выделено пять типов местообитаний, существенных для распределения птиц: районы индивидуальной (частной), старой и новой застройки, парки и лесопарки.

Районы индивидуальной застройки невелики по площади ближе к центру города и занимают значительные территории на окраинах. Представлены частными одноэтажными деревянными домами с прилегающими к ним небольшими садовыми участками. *Районы старой застройки* расположены в центральной части города. Здесь находятся исторические (башни, церкви), административные здания, а также жилые кварталы с двух-, трехэтажными зданиями (конец XIX — начало XX вв.), часто без озелененных внутренних дворов. Характерны узкие улицы и сплошная застройка, иногда прерываемая частично разрушенными домами или участками снесенных зданий. *Районы новой застройки* представляют собой разделенные прямыми улицами 5–9-ти этажные жилые кварталы с хорошо озелененными дворами. Сюда же входят окруженные жилыми домами территории школ, детских садов. *Парки* — территории с преобладанием древесной растительности искусственного происхождения, имеют небольшую площадь (до 10 га). Деревья представлены в основном лиственными породами: липой, кленом, вязом, ясенем, березой. Ярусность выражена слабо. Характерны газоны, клумбы. Антропогенная нагрузка значительна. *Лесопарки* сохраняют черты природных лесных сообществ. Происходят от вошедших в черту города лесов и искусственно созданных лесопосадок паркового типа на естественных почвах. Представляют собой в основном остатки средневозрастных вторичных сосновых боров, испытывающих не столь сильную рекреационную нагрузку.

Методы и материалы орнитологических исследований

Поскольку характер работы предполагает сравнительное изучение экологии птиц в естественной и антропогенной среде обитания,

Глава 1. Район исследований, материалы и методы

то в качестве модельных были выбраны виды местной орнитофауны, обычные в природе, в частности в лесах, но в разной степени освоившие населенные пункты. Установить закономерности освоения птицами антропогенной среды можно за счет изучения экологии нескольких модельных видов из разных семейств и/или нескольких видов одного семейства с разным отношением к антропогенным изменениям среды. Модельными объектами послужили несколько видов воробьиных птиц: мухоловка-пеструшка *Ficedula hipoleuca*, серая мухоловка *Muscicapa striata*, горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, зарянка *Eritacus rubecula*, пухляк *Parus montanus*, хохлатая синица *P. cristatus*, лазоревка *P. caeruleus*, большая синица *P. major* и зяблик *Fringilla coelebs*. Для этих видов выявлены особенности биотопического и микробиотопического распределения, определена специфика кормового поведения, а затем проведен анализ сходства и различий этих показателей в естественных и антропогенных местообитаниях.

Для получения данных по численности и пространственному распределению птиц в 2000–2001 гг. проводили маршрутные учеты. Учитывали птиц, независимо от их расстояния до линии хода, с последующим раздельным пересчетом по дальности обнаружения (Равкин, 1967; Равкин и др., 1999). В естественных местообитаниях для учетов было выбрано шесть постоянных маршрутов общей протяженностью 26.9 км, пролегающих по разным типам биотопов, преимущественно лесным. Учеты проводили трехкратно в конце мая – середине июня. Обилие рано гнездящихся видов оценивали по результатам дополнительных трехкратных учетов в конце апреля – начале мая на тех же маршрутах. Протяженность маршрутов в лесах составила 161.4 км, из них в сосновых – 100 км, в еловых и елово-лиственных – 33 км, в мелколиственных – 28.4 км. В сельских населенных пунктах длина маршрутов составила 26.6 км. В городе для учетов было выбрано 4 маршрута общей протяженностью 20.9 км. В различных типах застройки учеты птиц проводили согласно рекомендациям по изучению птиц антропогенных ландшафтов с определенной поправкой на ширину обзора (Равкин, 1982). Общая протяженность маршрутов в черте города составила 125.1 км, из них в районах застройки: индивидуальной – 39.6 км, старой – 15 км, новой – 24 км, а также в парках – 24.9 км, в лесопарках – 21.6 км.

Обилие птиц рассчитывали по формуле (Равкин и др., 1999):

$$K = (40b + 10n + 3d + 1 \text{ оч.д} + 0,5 \text{ ч.д.}) / L \text{ (км)}, \text{ где}$$

K – число особей на 1 км²,

b – число птиц, замеченных в момент обнаружения близко (до 25 м),

n – недалеко (26–100 м),

д — далеко (101–300 м),
оч.д — очень далеко (301–1000 м),
ч.д — чрезвычайно далеко (более 1000 м),
L (км) — пройденное расстояние в км.

Первоначальное выделение типов местообитаний для проведения учетов птиц оказывается недостаточным при выявлении их экологических особенностей. Обычно птицы одного вида регистрируются в разных местообитаниях и могут использовать в них совершенно разные элементы растительности. Для подробного описания пространственного распределения, как правило, используются способы, в основе которых всегда лежит поиск связей (корреляций) с параметрами среды и выявление факторов, которые определяют присутствие птиц. Известно, что выбор местообитаний птицами не случаен и зависит от показателей структуры растительности (Hilden, 1965; Cody, 1981).

Зависимость распределения модельных видов от определенных параметров среды мы устанавливали с помощью подробной характеристики растительности в местообитаниях птиц в круге площадью 500 м². Для каждого из модельных видов было сделано не менее десяти описаний как в естественных местообитаниях (всего 124), так и в антропогенных (всего 107). В пределах учетной площадки использовали двухступенчатую шкалу обилия птиц — «есть» и «нет». Описание растительности проводили по общепринятым методикам геоботанических исследований (Воронов, 1973). Использовали биометрические показатели, получаемые при непосредственных измерениях и определениях (абсолютные показатели) или расчетным путем (относительные показатели) (Уткин, 1975).

При описании местообитаний учитывали следующие показатели:

1. Гидрологический режим (оценивался в баллах от 1 до 6 по мере возрастания влажности).

2. Покрытие поверхности почвы (в %) травой, мхом, наличие открытого грунта, мертвопокровных участков, валежника. В населенных пунктах дополнительно учитывали застроенность участка, долю асфальтовых покрытий (в %).

3. Количество растительных ярусов.

4. Разнообразие пород деревьев, доминирующие породы в каждом из древесных ярусов.

5. Количество деревьев (с пересчетом на 1 га): в целом на площадке, по породам, ярусам, соотношение хвойных и лиственных пород.

6. Объем крон деревьев (с пересчетом на 1 га) в целом на площадке, по породам и ярусам.

7. Сомкнутость крон (0.1–1).

Глава 1. Район исследований, материалы и методы

8. Распределение деревьев, подлеска (местами, неравномерно, равномерно).

9. Высота деревьев и их крон, подлеска, травы (рассчитывали среднюю по 10 измерениям на участке).

10. Проективное покрытие подлеском (в %).

11. Густота подлеска (количество отдельных растений или куртин в радиусе 1–3 м с пересчетом на 100 м²).

Обработка данных проводилась при помощи корреляционного и факторного анализа в программе Statistica.

Для выяснения характера связи между распределением птиц и значимыми для них параметрами растительности был использован информационно-статистический метод анализа (Пузаченко, Мошкин, 1969; Пузаченко, 1976). В его основе лежит сравнение величины вероятности встречи вида при действии всей совокупности факторов (априорной вероятности) $p(x)$ с вероятностью встречи вида лишь при условии действия каждого состояния одного из факторов (условной вероятности) $p(x/a)$ (Харитонов, 1982). При обработке полевых материалов был проведен анализ связи распределения модельных видов с 13 характеристиками местообитаний. Сначала состояния каждой характеристики подвергали градуировке (например, все значения высоты деревьев были разделены на четыре класса). Далее рассчитывали частоту каждого класса (величина $p(a)$) как отношение количества значений характеристики в каждом классе к общему числу значений данной характеристики. Величину априорной вероятности встречи вида $p(x)$ рассчитывают как отношение результирующих учетов к общему их числу (например, мухоловка-пеструшка в лесу была отмечена на 24 площадках, отсюда $p(x) = 24/124 \times 100\% = 19.4\%$). Эта величина одинакова для модельного вида во всех случаях. Величину условной вероятности $p(x/a)$ определяли как число встреч данного вида при одном из состояний характеристики. В ходе анализа выявляется отношение вида к разным состояниям характеристики. Далее сравнивают величины $p(x/a)$, полученные для каждого класса характеристики, с величиной априорной вероятности $p(x)$. При $p(x/a) > p(x)$ связь вида с данным значением характеристики неслучайна. Получив значения вероятностей встречи вида при разных состояниях характеристики можно установить зависимость распределения птиц от разных значений характеристики и изобразить её графически.

Для лучшего понимания специфики пространственного распределения птиц были выполнены описания их микроместообитаний. Под микроместообитанием (микробиотопом) мы понимаем участок пространства, в котором птица непосредственно добывает пищевые

объекты. По своим масштабам этот участок сопоставим с размером кормящейся птицы. Для одних птиц он составляет несколько десятков сантиметров (например, синицы, зяблик и др.), для других может достигать нескольких метров (например, серая мухоловка, горихвостка). Показателей, характеризующих структуру растительности на таком уровне, может быть выделено довольно много. Исходя из собственных наблюдений за птицами и учитывая опыт других исследователей (Головатин, 1992; Преображенская, 1998), для описания микробиотопов использовали следующие параметры:

- 1) тип местообитания и формула древостоя;
- 2) высота основного яруса древостоя или объекта, используемого для присады (в населенных пунктах) и высоту, на которой отмечена птица (в метрах).
- 3) систематическую принадлежность растений, на которых (или среди которых) держится птица (вид дерева, кустарника, вид или род травянистых растений);
- 4) положение в кроне (по горизонтали крону дерева делили на ствол, внутреннюю, среднюю и наружную части, по вертикали выделяли верхнюю, среднюю и нижнюю части, сухие ветви до кроны);
- 5) характер присады, на которой находится птица (земля и другие открытые поверхности, травянистая растительность, валежник, подлесок, листва или хвоя, шишки, соцветия, тонкие, скелетные, сухие ветви и другие горизонтальные субстраты, стволы и другие вертикальные поверхности);
- 6) субстрат, с которого берется корм (описания такие же, как для присад в п.5);
- 7) пространственную структуру предпочитаемого места кормежки.

По данным параметрам для девяти модельных видов птиц в естественных местообитаниях сделано 8612 регистраций, в населенных пунктах — 5284 регистрации. Для сравнения показателей, характеризующих микробиотопы, из разных местообитаний были проанализированы частоты этих показателей с помощью непараметрического критерия независимости признаков Пирсона (χ^2) с уровнем достоверности 0.05 (Лакин, 1990).

Кормовое поведение модельных видов птиц изучали методом непрерывной регистрации. Он позволяет быстро собрать необходимое количество данных, получить более полную информацию о кормовом поведении и избежать ошибок в регистрации редко используемых птицами кормовых маневров (Morrison, 1984; Bell et al., 1990; Hejl et al., 1990). С его помощью можно изучать последовательность выполнения кормовых маневров и интенсивность кормежки.

Глава 1. Район исследований, материалы и методы

При изучении кормового поведения модельных видов птиц выбирали особь, доступную для визуальных наблюдений, и описывали ее поведение непрерывно в течение некоторого времени. Для каждого из модельных видов проведены наблюдения не менее чем за десятью особями в естественных и в антропогенных местообитаниях. Запись во время наблюдений вели при помощи диктофона. Регистрировали следующие элементы кормового поведения птиц: набор и последовательность выполнения кормовых маневров, длину и направление перемещений. Отмечали, возвращается ли птица после охотничьего полета на прежнее место или использует новую присаду (существенно для мухоловок, горихвостки). В дальнейшем при прослушивании записей данные переносили на бумагу, хронометрировали с помощью секундомера и получали дополнительные данные об интенсивности кормежки, продолжительности высматривания добычи и общем времени наблюдений за каждой особью. Учитывали отдельные наблюдения, длящиеся более 5 с. Всего зарегистрировано 20727 кормовых маневров, из них в естественных местообитаниях 13649: для мухоловки-пеструшки — 811, для серой мухоловки — 729, горихвостки — 1612, зарянки — 635, пухляка — 2868, хохлатой синицы — 2289, лазоревки — 1778, большой синицы — 1248, зяблика — 1679. В антропогенных местообитаниях зарегистрировано 7078 кормовых маневров, из которых: для мухоловки-пеструшки — 550, для серой мухоловки — 615, горихвостки — 773, зарянки — 791, хохлатой синицы — 380, лазоревки — 1203, большой синицы — 1835, зяблика — 931.

При классификации основных приемов кормодобывания за основу нами была взята система, предложенная Дж. В. Ремсеном и С.К. Робинсоном для описания кормового поведения лесных древесно-кустарниковых птиц (Remsen, Robinson, 1990). Мы приводим только те маневры, которые встречались при работе с изучаемыми нами видами.

Поисковые движения, которые птица использует, чтобы найти корм, были разделены на:

- (1) полеты (fly); обозначали как F
- (2) прыжки (hop); H
- (3) ходьбу (walk, move); M
- (4) подвешивание, в различных вариантах (hanging); Hg
- (5) отбрасывание и переворачивание (листьев, подстилки) (tossing, turning over); T
- (6) визуальный поиск, остановка и высматривание (visual search, stand); S.

Длину и направление перемещений определяли глазомерно. Для характеристики направлений передвижения использовали

5 градаций: «вверх» — подъем в направлении близком к вертикальному, «вниз» — перемещение в противоположном направлении, «горизонтально» — перемещение в плоскости, близкой к горизонтальной. Все другие перемещения обозначались как «выше» (между «вверх» и «горизонтально») или «ниже» (между «горизонтально» и «вниз»).

Действия, направленные на добывание конкретного пищевого объекта (атака) разделяли на:

(1) собирание (пастыба) (gleaning, picking up) — сидящая птица склевывает добычу с субстрата, на котором находится или с соседних веток и листьев;

(2) преследующий полет (погоня, охота в угон) (chasing); FF

(3) маневр «взлет—клевок—посадка» (sally—strike) — срываясь с присады, птица на лету хватается добычу с субстрата без трепетания и приземления, а затем возвращается на ту же или другую ветку; FP

(4) бросок в воздух (flycatching, aerial hawk, sally at aerial prey) — птица в маневренном полете хватается пролетающее насекомое; АН

(5) бросок с зависанием у субстрата (fluttering, hovering) — птица хватается насекомое с субстрата, используя трепещущий полет; HF

(6) бросок с присады к субстрату с посадкой при помощи полета или прыжка вниз или ниже (sally-pounce, landing-and-gleaning); LP.

Атака заканчивается контактом с добычей (клевком). Характер контакта с добычей (или тип клевка) определяли как:

(1) склевывание (picking up); P

(2) выклевывание (pulling out); V

(3) расклевывание; Rs

(4) долбление (pecking, hammering); D.

Выклевывание, расклевывание и долбление характерно для синиц. Они часто расклевывают крупную добычу, семена, вытаскивают беспозвоночных из их укрытий. Синиц можно назвать «извлекателями». Чтобы схемы их кормового поведения не выглядели слишком масивными и были удобны для восприятия, мы объединили эти три элемента и обозначили как «извлечение» («extracting», E). Расшифровка этого понятия приводится в отдельной таблице, где указано процентное соотношение различных клевков для каждого вида синиц.

Разнообразие используемых птицами кормовых маневров сравнительно невелико. В поведении близких видов могут присутствовать все или большинство кормовых маневров, характерных птицам данной группы (Remsen, Robinson 1990; Хлебосолов, 1999). При сравнении близких видов часто используют соотношение кормовых маневров, но в том или ином соотношении кормовые маневры могут наблюдаться и у других близкородственных видов (Barbosa, Moreno, 1999). Поэтому специфические особенности в использовании пти-

Глава 1. Район исследований, материалы и методы

цами тех или иных кормовых маневров обнаружить удастся редко. Кроме набора и частоты маневров кормовое поведение может быть охарактеризовано их взаимосвязанностью. Кормовое поведение представляет собой определенные последовательности движений, определяемые как «фиксированный паттерн действий» (Tinbergen, 1942), «стереотипная последовательность актов» (Промптов, 1956), «поток поведения» (Хайнд, 1975), «кормовая поведенческая последовательность (КПП)» (Резанов, 1996, 2000). Последовательность выполнения птицами кормовых движений служит одним из наиболее специфичных показателей кормового поведения. Она более полно отражает особенности кормового поведения, чем набор и частота кормовых маневров. При описании кормового поведения птиц использован способ графического изображения последовательности кормовых маневров птиц в виде схемы, которая показывает наиболее характерные последовательности и вероятность следования одних маневров за другими (Хлебосолов, 1993).

Для сравнения кормового поведения птиц в разных местообитаниях оценивали сходство и различия последовательностей кормовых маневров. Построение матрицы переходных вероятностей напоминает ранжирование переменных значений по классам частот, поэтому для проведения статистической обработки был использован непараметрический метод анализа частот по хи-квадрат с уровнем достоверности 0.05. Этот метод был применен и при сравнении других показателей кормового поведения птиц. При анализе результатов наблюдений также использовали коэффициент вариации S_v и попарный корреляционный анализ. Расчеты проводили с использованием электронных таблиц Microsoft Excel и Statistica.

ГЛАВА 2

Биотопическое распределение и численность птиц

При сравнительном изучении пространственных связей птиц на первом этапе важно получить представления об их численности и характере распределения в естественных и антропогенных местообитаниях. Изменение численности и размещение в населенных пунктах покажут степень освоения территории и могут служить показателями синантропности вида. Поэтому основное внимание в этой главе уделено описанию распределения модельных видов птиц с указанием встречаемости N (в особях / км), обилия D (в особях / км²) и доли в населении DI (в %).

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca* Pall.). По результатам учетов набор местообитаний мухоловки-пеструшки в районе исследований охватывает леса различного состава. Максимум её приходился на смешанные мелколиственные леса, минимум — на чистые сосновые боры, бедные подлеском и дуплистыми деревьями (табл. 1). В среднем в лесах пеструшка была многочисленна и относилась к числу фоновых видов.

В сельских населенных пунктах мухоловка-пеструшка была обычна, но фоновым видом не являлась (табл. 2). В черте города она охотно селилась на различных озелененных территориях — в лесопарках, парках. Из-за большого количества вывешенных синичников благоприятными для обитания пеструшки оказались сады частного сектора. На остальной территории города пеструшка встреча-

Таблица 1. Встречаемость, плотность и доля в общем населении для мухоловок в лесах

	Мухоловка-пеструшка			Серая мухоловка		
	N	D	DI	N	D	DI
Мелколиственные	3.3	52	5.8	1.3	13	1.4
Елово-лиственные	1.7	34	2.5	0.8	10	0.7
Сосново-елово-лиственные	1.6	34	3.0	1.5	15	1.3
Сухие зеленомошные сосняки	0.8	12	1.7	1.2	12	1.7
Сфагновые сосняки	2.1	36	5.7	1.3	18	2.8
В среднем по лесам	1.8	32	3.3	1.2	14	1.5

Глава 2. Биотопическое распределение и численность птиц

Таблица 2. Встречаемость, плотность и доля в общем населении для мухоловок в населенных пунктах

	Мухоловка-пеструшка			Серая мухоловка		
	N	D	DI	N	D	DI
Сельские населенные пункты	0.9	9	0.6	0.6	6	0.4
Город, в среднем:	1.3	33	2.3	0.8	11	0.8
старая малоэтажн застройка	0.4	8	0.6	0.7	7	0.5
новая многоэтажн застройка	0.9	18	1.0	0.3	5	0.3
индивидуальная застройка	1.4	42	2.7	—	—	—
парки	1.0	31	2.0	2.1	29	1.9
лесопарки	2.4	47	4.2	1.4	14	1.2

лась реже. В районах застройки пеструшка селилась только в хорошо озелененных дворах, на территориях детских садов и школ. В среднем в черте города, как и в лесах, пеструшка была многочисленна и входила в число фоновых видов птиц (табл. 2).

В других городах численность мухоловки-пеструшки также сокращается по мере уменьшения озелененности территорий, но в среднем, как правило, ниже, чем в окрестных лесах (Цыбулин, 1985; Козлов, 1988). Как показывают эксперименты, численность пеструшки можно увеличивать в несколько раз, развешивая синичники, и в лесных угодьях доводить до 10 пар/га (Птушенко, Иноземцев, 1968). Этот вид устойчив к рекреационной нагрузке и в черте города может держаться по остаткам прежних местообитаний, а при наличии мест для гнездования осваивает и другие подходящие станции (Птушенко, 1976).

Таким образом, мухоловка-пеструшка — пока обычный обитатель различных зеленых насаждений населенных пунктов, заселение которых и численность в них птиц во многом зависит от наличия мест для гнездования.

Серая мухоловка (*Muscicapa striata* Pall.). В районе исследований была многочисленна в сосновых лесах и немного реже встречалась в ельниках (табл. 1). В среднем в лесных биотопах это обычный фоновый вид.

В сельских населенных пунктах серая мухоловка была обычна, но в среднем встречалась примерно в два раза реже, чем в лесах (табл. 2). В городе наиболее благоприятным местообитанием для неё являются парки. В лесопарках ее численность сопоставима с обилием в лесных биотопах. В застроенных районах города серая мухоловка встречается реже, однако селится не только в зеленых насаждениях, но и в кварталах из старых малоэтажных и заброшенных зданий

Таблица 3. Встречаемость, плотность и доля в общем населении горихвостки и зарянки в лесах

	Горихвостка			Зарянка		
	N	D	DI	N	D	DI
Мелколиственные	—	—	—	2.3	34	4.2
Елово-лиственные	—	—	—	4.2	74	6.4
Сосново-елово-лиственные	0.07	1	0.09	1.9	44	3.9
Сухие зеленомошные сосняки	0.30	6	0.90	0.8	14	2.1
Сфагновые сосняки	—	—	—	1.4	31	7.7
В среднем по лесам:	0.08	2	0.20	2.1	40	4.1

с группами деревьев. В среднем по городу численность серой мухоловки немного меньше, чем в лесах (табл. 2). Это обычный вид, имеющий второстепенное значение в общем населении птиц города.

Многие исследователи отмечают, что серой мухоловке свойственна высокая степень экологической пластичности: в гнездовой период её можно встретить как в глухих участках леса, так и в городах. Гнездование этого вида в населенных пунктах известно давно, в том числе в небольших скверах крупных городов (Головань, 1983; Строков, 1962). Обычно серых мухоловок больше в парках, чем в мозаичных зеленых насаждениях селитебных районов, а в среднем по городу меньше, чем в лесах (Козлов, 1988).

Горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* L.). В лесах района исследований горихвостка встречалась только в сухих сосновых борах и сосново-елово-лиственном лесу. В целом для лесов это редкий вид с незначительной долей в населении (табл. 3). В других регионах горихвостка также немногочисленна и чаще всего селится в сосняках (Птушенко, Иноземцев, 1968; Долбик, 1974; Птицы Латвии, 1983).

В населенных пунктах горихвостка встречалась чаще, чем в естественных биотопах. В сёлах она была так же обычна, как в сосновых борах, а в городе даже более многочисленна. В городе она селилась как в зеленых насаждениях, так и в жилых кварталах. Максимальная численность отмечена в районах индивидуальной застройки (табл. 4).

Синантропность горихвостки, пластичность требований к местам обитания и легкую приспособляемость к всевозможным условиям отмечали и другие исследователи (Константинов и др., 1995). Распределение горихвостки по территории города Пскова сходно с таковым в других городах (Цыбулин, 1985; Некрасов, 1979; Карев, 1988).

Таким образом, как и во многих других регионах, в районе исследований горихвостка проявляет синантропные тенденции, и в населенных пунктах её численность выше, чем в окружающих естественных местообитаниях, несмотря на то, что с 1970-х гг. этот

Глава 2. Биотопическое распределение и численность птиц

Таблица 4. Встречаемость, плотность и доля в общем населении горихвостки и зарянки в населенных пунктах

	Горихвостка			Зарянка		
	N	D	DI	N	D	DI
Сельские населенные пункты	0.6	6	0.4	0.09	2	0.1
Город, в среднем:	0.5	9	0.5	0.3	6	0.3
старая малоэтажн застройка	—	—	—	—	—	—
новая многоэтажн застройка	0.1	3	0.1	—	—	—
индивидуальная застройка	1.0	19	1.2	0.2	3	0.2
парки	0.2	2	0.1	0.4	7	0.5
лесопарки	0.4	8	0.7	1.3	25	2.2

вид сильно сократил свою численность на Северо-Западе, стал редким в городах и пригородах, а в естественных ландшафтах встречается ещё более спорадично (Мальчевский, Пукинский, 1983).

Зарянка (*Erithacus rubecula* L.). Была многочисленна во всех типах леса и входила в число фоновых видов. Чаще всего зарянка встречалась в елово-лиственном лесу, где уступала по обилию лишь зяблику и пеночке-трещотке, реже встречалась в смешанных лесах и ещё реже в мелколиственных (табл. 3). На Северо-Западе по численности зарянка среди остальных лесных птиц стоит после зяблика на одном из первых мест (Мальчевский, Пукинский, 1983).

В антропогенном ландшафте зарянка встречается нечасто, предпочитает лесопарки, большие тенистые парки, изредка селится в запущенных садах. Так, в сельских населенных пунктах зарянки встречались редко и вряд ли гнездились. Птицы держались в садах или по кустарникам вдоль дорог. В черте города зарянка была обычна в лесопарках, где входила в число фоновых видов (табл. 4). В парках встречалась намного реже и изредка залетала в сады частного сектора. В других районах города не отмечена.

Ограниченное расселение зарянки по территории характерно и для других городов. Как правило, птицы в гораздо меньшем количестве, чем в лесу, встречаются в лесопарковой зоне и иногда проникают в городские сады и парки (Божко, 1957; Нанкинов, 1974; Ильичев и др., 1987).

Пухляк (*Parus montanus* Bald.). Пухляки — обитатели всех типов леса, в каждом из которых они были многочисленны и входили в число фоновых видов. С наибольшей плотностью они заселяли зеленомошные сосняки, почти также часто встречались в елово-лиственных и мелколиственных лесах (табл. 5). В оптимальных биотопах Северо-Запада численность гнездящихся пухляков достигает 10–20 пар/км², а на западе Псковской области до 30–50 особей/км²

Таблица 5. Встречаемость, плотность и доля в общем населении пухляка и хохлатой синицы в лесах

	Пухляк			Хохлатая синица		
	N	D	DI	N	D	DI
Мелколиственные	1.2	20	2.2	-	-	-
Елово-лиственные	2.1	20	1.5	0.6	8	0.6
Сосново-елово-лиственные	0.9	14	1.2	0.7	13	1.2
Сухие зеленомошные сосняки	1.5	23	3.2	1.0	12	1.7
Сфагновые сосняки	0.6	10	1.5	0.7	10	1.5
В среднем по лесам	1.3	17	1.8	0.7	9	0.9

Таблица 6. Встречаемость, плотность и доля в общем населении пухляка и хохлатой синицы в населенных пунктах

	Пухляк			Хохлатая синица		
	N	D	DI	N	D	DI
Сельские населенные пункты	0.09	0.9	0.06	—	—	—
Город, в среднем:	0.04	0.3	0.02	0.1	1	0.07
старая малоэтажн застройка	—	—	—	—	—	—
новая многоэтажн застройка	—	—	—	—	—	—
индивидуальная застройка	0.05	2	0.1	—	—	—
парки	—	—	—	—	—	—
лесопарки	0.2	2	0.2	0.8	8	0.7

(Бардин, 1975, 1983). Установлено, что численность пухляка в хвойных лесах, как правило, выше, чем в лиственных, и размер охотничьего участка при возрастании доли лиственных деревьев увеличивается (Иноземцев, 1962 б).

Встречи с пухляком в населенных пунктах были нерегулярны. В сельских населенных пунктах он отмечен лишь однажды, в конце апреля. В черте города пухляки изредка встречались в лесопарках, где держались только на участках с хвойными деревьями (табл. 6). В других районах еги отмечали только ранней весной (одна встреча в районе индивидуальной застройки) или с июля — в парках и зеленых насаждениях жилых кварталов. Появление пухляков в это время может быть связано с перераспределением молодых, не имеющих территории, особей (Бардин, 1970). В целом для города пухляк — редкий вид.

Полученные результаты согласуются с данными для других городов — Санкт-Петербурга, Твери, Уфы, Свердловска, Новосибирска: пухляки селятся в лесопарках, иногда - в парках и изредка залетают в жилые кварталы (Божко, 1957; Некрасов, 1979; Сорокин, 1983; Карев, 1988; Козлов, 1988). Таким образом, заселяющий разнооб-

Глава 2. Биотопическое распределение и численность птиц

разные местообитания в естественных стациях, в населенных пунктах пухляк становится стенобионтным видом, изредка встречаясь только в наиболее благоприятных для обитания местах — хвойных насаждениях.

Хохлатая синица (*Parus cristatus* L.). Из лесных местообитаний хохлатая синица выбирает сосняки и смешанные хвойно-лиственные леса. В мелколиственном лесу не селилась. В чистых сосновых и сосново-лиственных лесах она была фоновым видом, а в елово-лиственных в число фоновых не входила (табл. 5). В оптимальных биотопах на Северо-Западе плотность населения хохлатой синицы достигает 10–15 гнездовых пар/км² (Бардин, 1986). Предпочитаемые биотопы в порядке уменьшения численности следуют так: сосновые боры, сосново-елово-лиственные, елово-лиственные леса, что сходно с данными А.А. Иноземцева (1960 б), согласно которым в гнездовой период хохлатые синицы чаще всего встречаются в сосняках, реже в сосново-еловом лесу и в ельнике и ещё реже в хвойно-лиственном лесу. Предпочтение хохлатой синицей хвойных пород демонстрирует изменение площади охотничьего участка в зависимости от биотопа: в ельнике с незначительной примесью сосны она в два раза меньше, чем в елово-сосново-мелколиственном (Иноземцев, 1960 а, 1960 б).

В сельских населенных пунктах, в парках и селитебных районах города хохлатая синица не встречалась (табл. 6). Единственное местообитание этого вида в черте города — лесопарки, где, несмотря на высокую рекреационную нагрузку, её численность была незначительно меньше, чем в естественных сосновых лесах.

Сведений, касающихся изменения численности хохлатой синицы под воздействием антропогенных факторов, немного, и большинство исследователей сходятся во мнении, что она уменьшается с ростом рекреационной нагрузки. В отдельных случаях влияние человека благоприятно сказывается на численности хохлатой синицы. Так, в Латвии плотность гнездящихся хохлатых синиц в средневозрастном сосновом лесу составляла 14 пар / 100 га, а в сосновом лесу Рижского лесхоза, расположенном в пределах зеленой зоны города, где осуществлялся тщательный уход за насаждениями, хохлатые синицы занимали более половины всех синичников, заселенных представителями этого рода (Птицы Латвии, 1983).

Таким образом, набор местообитаний хохлатой синицы в населенных пунктах ограничивается хвойными лесопарками. Однако на этих локальных участках обитания численность птиц будет зависеть от состава древостоя и характера деятельности человека.

Лазоревка (*Parus caeruleus* L.). Лазоревка встречалась в разных типах леса, но всегда на участках с лиственными породами деревьев.

Таблица 7. Встречаемость, плотность и доля в общем населении лазоревки и большой синицы в лесах

	Лазоревка			Большая синица		
	N	D	DI	N	D	DI
Мелколиственные	0.9	12	1.3	1.8	24	2.7
Елово-лиственные	0.5	3	0.2	2.6	25	1.9
Сосново-елово-лиственные	0.2	4	0.4	1.9	21	1.9
Сухие зеленомошные сосняки	-	-	-	0.4	7	0.9
Сфагновые сосняки	0.1	2	0.3	0.6	10	1.6
В среднем по лесам:	0.3	4	0.4	1.5	17	1.8

Таблица 8. Встречаемость, плотность и доля в общем населении лазоревки и большой синицы в населенных пунктах

	Лазоревка			Большая синица		
	N	D	DI	N	D	DI
Сельские населенные пункты*	0.6	6	0.4	2.8	52	3.2
Город, в среднем:	1.1	21	1.5	5.5	99	6.9
старая малоэтаж застройка	0.9	17	1.3	2.4	46	3.6
новая многоэтаж застройка	0.6	6	0.3	7.2	113	6.3
индивидуальная застройка*	0.7	20	1.3	6.2	141	9.0
парки	1.6	26	1.7	6.4	94	6.2
лесопарки	1.6	30	2.7	3.1	47	4.2

Самым благоприятным для её обитания являлся мелколиственный лес, где она входила в число фоновых видов (табл. 7). Однако даже в подходящих станциях лазоревка немногочисленна и встречается гораздо реже большой синицы. В хвойно-лиственных лесах она селилась ещё реже и не была фоновым видом. Сходный характер распределения лазоревки по биотопам отмечен на юге Псковской области (Фетисов и др., 1998). Многочисленным фоновым видом (до 6–10 пар/км²) она может стать лишь в наиболее благоприятных для её обитания биотопах — осиново-березовых лесах и дубравах (Бутьев, Орлов, 1964; Марочкина, 2001 б).

В сельских населенных пунктах лазоревка была обычна, её численность по сравнению с лесом практически не изменилась (табл. 8). Здесь птицы предпочитали старые сады, группы высоких деревьев. В городе лазоревка заметно увеличивает свою численность, но территорию осваивает неравномерно. Так, в лесопарках и парках она встречается чаще, чем в жилых районах. Во всех районах города, кроме многоэтажной застройки, это многочисленный фоновый вид.

Таким образом, как и в других местах, в районе исследований лазоревка устойчива к рекреационному воздействию, и плотность гнез-

Глава 2. Биотопическое распределение и численность птиц

дования на территориях с рекреационной нагрузкой может быть выше, чем на территориях без неё, что отмечалось ранее другими авторами (Самойлов, Морозова, 1987; Костюшин, 1990).

Большая синица (*Parus major* L.). Встречалась во всех выделенных нами типах леса (табл. 7). Везде, кроме сфагновых сосняков и боров, она была многочисленна и относилась к числу фоновых видов. Максимальная численность отмечена в елово-лиственных лесах. Благоприятными местами для её обитания служили участки не очень густого лиственного или смешанного леса, где она селилась недалеко от опушек. Мелколиственные, елово-сосново-мелколиственные леса и дубняки были излюбленными биотопами большой синицы (Иноземцев, 1962 а). Менее населяла она участки чисто хвойного леса и слишком густые лесные заросли (Snow, 1954; Krebs, 1971; Partridge, 1974). Численность большой синицы в сосновых и еловых лесах меньше, чем в лиственных, а охотничий участок — больше (Иноземцев, 1960 а).

В сельских населенных пунктах численность больших синиц была значительно больше, чем в лесу, что характерно и для других регионов (Миронов, 1992). В городе большая синица — один из самых многочисленных вобранных видов птиц. Здесь на участках она попадалась в 3.5 раза чаще, чем в лесу (табл. 8). В хорошо озелененных районах индивидуальной и многоэтажной застройки она встречалась даже чаще, чем в парках, возможно из-за большого количества подходящих для гнездования мест. Меньше всего синиц было в старых центральных частях города.

Известно, что в районах, освоенных человеком, большая синица является одним из фоновых видов птиц и в последние десятилетия увеличивает свою численность во многих городах (Константинов и др., 1995). Большая синица — один из немногих лесных видов, на численность которых наличие городов и сёл оказывает положительное влияние. Подкормка больших синиц в населенных пунктах в зимнее время способствует развитию у них оседлости (Михеев, 1953; Семаго, 1977). Однако плотность гнездования большой синицы в насаждениях с сильной рекреационной нагрузкой может не только увеличиваться, но и уменьшаться в зависимости от характера перемен, происходящих в биотопе (Самойлов, Морозова, 1987; Костюшин, 1990). Численность птиц растет при зимних подкормках, развеске искусственных гнездовий и сокращается при изреживании первого яруса, удалении рубками всех дуслистых деревьев, отсутствии синичников.

Зяблик (*Fringilla coelebs* L.). На Северо-Западе зяблик является самым многочисленным и широко распространенным представите-

Таблица 9. Численность зяблика в лесах и в населенных пунктах

	N	D	DI
Леса, в среднем:	13.2	233	24.2
мелколиственные	13.3	267	30.0
елово-лиственные	21.5	309	23.0
сосново-елово-лиственные	11.6	198	17.7
сухие зеленомошные сосняки	14.2	243	34.4
сфагновые сосняки	9.3	158	24.9
Сельские населенные пункты:	1.7	17	1.0
Город, в среднем:	5.4	111	7.7
старая малоэтажная застройка	2.0	56	4.4
новая многоэтажная застройка	3.4	60	3.3
индивидуальная застройка	2.1	48	3.1
парки	7.4	161	10.7
лесопарки	13.5	269	24.0

лем орнитофауны (Мальчевский, Пукинский, 1983). В лесах района исследований он доминировал над другими видами птиц. Максимальное обилие отмечено в елово-лиственных лесах. С меньшей плотностью зяблики заселяли мелколиственные леса и сосновые боры. Минимальная численность отмечена в заболоченных сосняках (табл. 9). Аналогичные особенности биотопического распределения установлены на юге области (Фетисов и др., 1998).

В сельских населенных пунктах зяблик встречался намного реже, чем в других биотопах (табл. 9). Низкая численность зяблика в сёлах характерна и для других районов области (Фетисов и др., 1998).

На территории города зяблики осваивали разные местообитания, с наибольшей плотностью заселяя лесопарки, парки и с меньшей — зеленые насаждения в селитебных районах. В лесопарках зяблики встречались так же часто, как в лесу (табл. 9). В парках их численность была примерно в 1.5 раза ниже, а селитебных районах — уменьшилась в 4–5 раз. В целом по городу зяблик является весьма многочисленным фоновым видом с обилием примерно в два раза меньшим, чем в лесу.

В других городах, несмотря на широкое распространение и высокую численность, плотность населения зяблика также ниже, чем в лесных биотопах, и уменьшается от озелененных территорий к застроенным (Ильичев и др., 1987). По некоторым данным при усилении антропогенного воздействия обилие зяблика снижается в 3.1–3.8 раз по сравнению с ненарушенными экосистемами (Бышнев, 1996).

Таким образом, биотопическое распределение и численность специфичны для каждого из модельных видов в естественных и ан-

Глава 2. Биотопическое распределение и численность птиц

тропогенных местообитаниях. Анализируя характер распределения и изменение численности при освоении ими населенных пунктов, птиц можно объединить в три группы.

Первую составляют виды, проявляющие синантропные тенденции: большая синица, лазоревка и горихвостка. В населенных пунктах они увеличивают свою численность, при этом синицы эвритопны, а спектр местообитаний горихвостки не охватывает только центральные районы города. Вторую группу образуют мухоловки, которые снижают численность в сёлах, но в городе встречаются также часто, как и в лесу. Третью составляют виды, снижающие численность в населенных пунктах — зарянка, пухляк, хохлатая синица и зяблик. Среди них зяблик занимает особое положение, поскольку заселяет все биотопы и остается самым многочисленным среди вобранных видов птиц. Распределение и численность оставшихся трех видов свидетельствуют об отсутствии у них синантропных тенденций. Зарянка стабильно, но в небольшом количестве встречается только в «зеленой зоне». В селитебных районах появляется редко. Являясь многочисленным видом в лесу, она существенно сокращает свою численность в населенных пунктах. Пухляк и хохлатая синица селятся только в лесопарках, при этом в лесопарках (т.е. локально) они обычны, а в целом по городу — редки.

ГЛАВА 3

Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

При изучении трофических и пространственных связей птиц в естественной и антропогенной среде важно знать, как меняются места их обитания, и что определяет их выбор в разных условиях существования. В природе большинство видов занимают широкий спектр местообитаний, при этом проявляются характерные особенности их пространственных связей, что обусловлено видовыми адаптациями к определенным структурно-физиономическим особенностям растительности. Населенные пункты представляют собой новую среду обитания, которую одни виды осваивают успешно, другие — нет. Поэтому для каждого модельного вида был проведен анализ зависимости пространственного распределения от структурных компонентов растительности и установлено несколько наиболее существенных факторов, влияющих на выбор птицами мест обитания в лесу и в населенных пунктах.

Мухоловка-пеструшка. В различных типах леса при выборе местообитаний мухоловки-пеструшки предпочитали участки многоярусной растительности, со средней сомкнутостью деревьев (0.5), наличием второго яруса, с подростом и подлеском высотой 2–3 м, равномерно распределенным по участку и средней степенью покрытия (40 %) и избегали обширных полей и опушек.

При помощи факторного анализа были определены некоторые переменные среды, влияющие на выбор участков обитания мухоловкой-пеструшкой (рис. 1). Первый фактор показывает изменение породного состава древостоя от сосновых боров (отрицательные значения фактора) к многоярусным лиственным лесам (положительные значения) и объясняет 30 % дисперсии показателей. Отрицательные факторные нагрузки соответствуют количеству хвойных деревьев в первом ярусе (–0.77) и объему их крон (–0.53), количеству сосен на гектар (–0.76), положительные — количеству в первом ярусе лиственных деревьев (0.71) и берез в частности (0.70), объему крон лиственных деревьев (0.93). По первому фактору мухоловка-пеструшка не обнаруживает заметных предпочтений (–0.06), поселяясь в хвойных, лиственных и смешанных лесах.

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

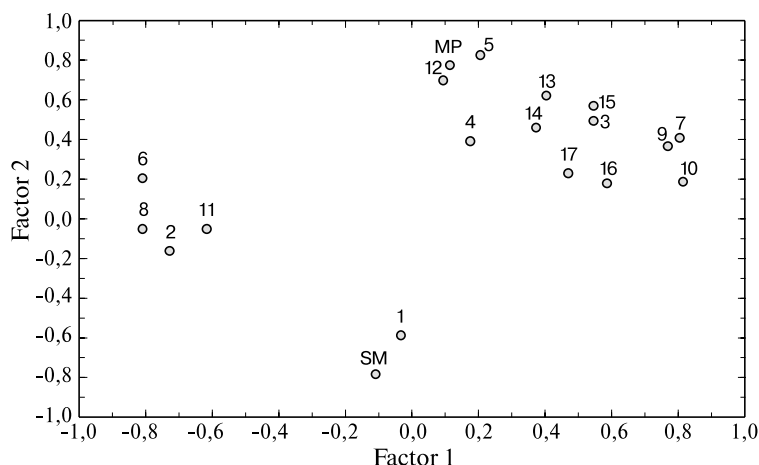


Рис. 1. Ординация мухоловки-пеструшки (MP) и серой мухоловки (SM) по первым двум компонентам в естественных местообитаниях: 1 — наличие редин, 2 — сосен/га, 3 — берез/га, 4 — густота первого яруса, 5 — густота второго яруса, 6 — густота хвойных деревьев, 7 — густота лиственных деревьев, 8 — густота хвойных деревьев в первом ярусе, 9 — густота лиственных деревьев в первом ярусе, 10 — объем крон лиственных деревьев, 11 — объем крон хвойных деревьев, 12 — объем крон второго яруса, 13 — сомкнутость деревьев, 14 — распределение деревьев, 15 — распределение подлеска, 16 — покрытие подлеском, 17 — густота подлеска.

Второй фактор показывает развитие второго яруса растительности, подлеска и объясняет 17 % дисперсии показателей. Положительные значения фактора характерны для сомкнутости деревьев (0.61), густоты второго яруса (0.83) и подлеска, отрицательные — для наличия редин и полей (-0.58). Этот фактор определяет выбор местообитаний мухоловкой-пеструшкой (0.78). Важное значение для неё имеют многоярусность, равномерное распределение и сомкнутость древостоя, густота и объем крон второго яруса, значительное покрытие и густота подлеска.

По третьему фактору (16% дисперсии показателей), который показывает преобладание хвойных (отрицательные значения фактора) и лиственных (положительные значения) пород в подросте и подлеске, мухоловка пеструшка оказывает некоторое предпочтение участкам с преобладанием лиственного подроста и подлеска (0.34). В целом породный состав деревьев и кустарников оказывается менее значимым для мухоловки-пеструшки, чем структура растительности.

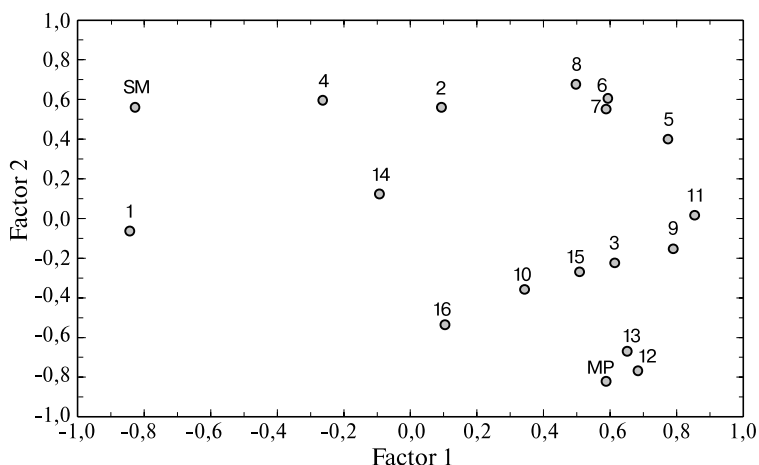


Рис. 2. Ординация мухоловки-пеструшки (MP) и серой мухоловки (SM) по первым двум компонентам в населенных пунктах: 1 — наличие редин, 2 — застроенность, 3 — покрытие асфальтом, 4 — густота первого яруса, 5 — густота второго яруса, 6 — высота первого яруса, 7 — густота лиственных деревьев, 8 — высота крон деревьев первого яруса, 9 — объем крон лиственных деревьев, 10 — объем крон первого яруса, 11 — объем крон второго яруса, 12 — сомкнутость деревьев, 13 — распределение деревьев, 14 — распределение подлеска, 15 — покрытие подлеском, 16 — густота подлеска.

В населенных пунктах мухоловки-пеструшки встречались не только в парках и лесопарках, но и в районах застройки: в хорошо озелененных дворах, на территориях детских садов и школ. Пространственное распределение птиц положительно коррелирует с сомкнутостью древостоя (0.87), равномерным распределением деревьев (0.71) и объемом их крон в 1–2 ярусах (0.69).

Первый фактор объясняет 35 % дисперсии показателей и связывает выбор местообитаний с развитием дополнительных к основному ярусам растительности: положительные факторные нагрузки для густоты (0.85) и объема крон второго яруса (0.93), отрицательные факторные нагрузки для наличия свободного пространства под кронами, редин (–0.69) (рис.2). По этому фактору местообитания мухоловки-пеструшки приурочены к участкам с равномерно распределенной растительностью второго яруса, подроста и подлеска (0.67).

Второй фактор отражает распределение деревьев первого яруса и переход от равномерно распределенного сомкнутого древостоя (отрицательные значения фактора) к фрагментарному (положитель-

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

ные значения). Этот фактор объясняет 27 % дисперсии показателей. Мухоловка-пеструшка выбирает значительные по площади участки со средней сомкнутостью деревьев (30–60%), более или менее равномерно распределенных по территории. Участки растительности, отвечающие этим требованиям, могут быть как в парках, так и в хорошо озелененных жилых кварталах.

Попытка выделить третий значимый фактор привела к разделению территорий с застройкой (положительные значения фактора) и без нее (отрицательные значения). Этот фактор объясняет 21 % дисперсии показателей. Обнаруживается незначительное тяготение мухоловки-пеструшки к менее застроенным территориям (–0.22). На сильно застроенных территориях, где нет достаточных по площади участков древесной растительности, этот вид не селится.

Таким образом, местообитание мухоловки-пеструшки в лесу и в населенных пунктах представляет собой участок древесно-кустарниковой растительности, равномерно распределенной по некоторой территории. Значимыми для мухоловки остаются одни и те же показатели, характеризующие эти участки — густота, объем крон, сомкнутость, многоярусность. Анализ зависимости биотопического распределения мухоловки-пеструшки от значимых для нее параметров растительности показал, что в лесу и в населенных пунктах она тяготеет к участкам со средней сомкнутостью деревьев, с равномерным распределением деревьев и неравномерным распределением подлеска — с «окнами» (рис. 3). На участках со средне густым подростом и подлеском встречаемость мухоловок выше, чем при отсутствии этих ярусов или их сильной загущенности.

Серая мухоловка. В лесах серые мухоловки придерживались участков с разреженным древостоем или опушек. Максимальная численность птиц в сосновых лесах объясняется низкой сомкнутостью древостоя, хорошей освещенностью, наличием удобных для охоты реди и полей. В смешанных лесах и ольшаниках местообитания были приурочены к разреженным участкам без подлеска или опушкам. Пространственное распределение серой мухоловки положительно коррелирует с наличием реди (0.54) и отрицательно — с высокой сомкнутостью деревьев (–0.66). Обычно сомкнутость крон в местах её обитания в среднем составляла 25 %, деревья распределялись неравномерно, подлесок встречался лишь местами.

Факторы, влияющие на выбор местообитаний серой мухоловкой в лесах, те же, что у пеструшки, однако отношение ко второму и третьему из них у двух видов мухоловок различно (рис. 1). По первому фактору, как и пеструшка, серая мухоловка не обнаруживает существенных предпочтений (0.06), поскольку селится в различных типах

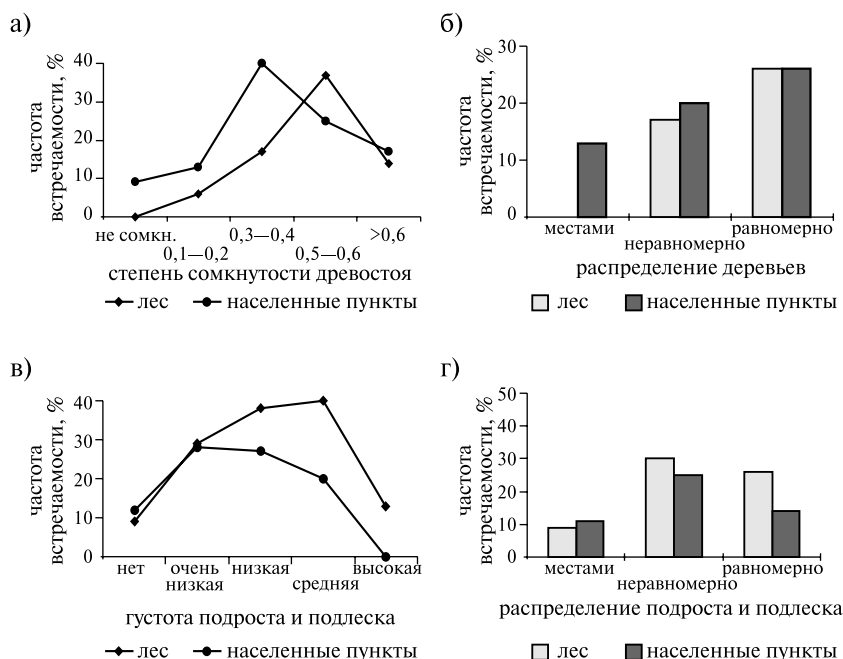


Рис. 3. Зависимость встречаемости мухоловки-пеструшки от некоторых параметров растительности.

леса: хвойных, смешанных и лиственных. По второму — развитие подлеска — предпочтения серых мухоловок находятся в области его отрицательных значений (-0.78): птицы тяготеют к участкам с наличием свободного подкroнового пространства, редины, с неравномерным распределенными и слабо сомкнутыми деревьями. Третий фактор — породный состав подлеска — на серую мухоловку оказывает слабое влияние, так как она предпочитает одноярусные участки. Если в местах обитания серых мухоловок все же был подрост и подлесок, то обычно в этих ярусах преобладали хвойные породы. В целом, предпочитаемые серой мухоловкой структурно-физиономические особенности растительности более всего характерны для светлых сосновых лесов, где чаще всего и селятся эти птицы.

В населенных пунктах серые мухоловки обычны как на озелененных территориях, так и в жилых кварталах с редко растущими деревьями. Численность мухоловок в парках даже выше, чем в лесу, что

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

может быть связано с более удобной для кормежки структурой растительности (большей разреженностью древостоя) по сравнению с лиственными лесами и с большей продуктивностью по сравнению с сосняками. Пространственное распределение серой мухоловки в населенных пунктах положительно коррелирует с наличием редины (0.44), строений (0.43), и отрицательно — с высокими значениями сомкнутости (–0.87), объема крон (–0.60), равномерным распределением деревьев (–0.71).

С помощью факторного анализа были определены наиболее значимые переменные среды обитания, влияющие на выбор местообитаний в населенных пунктах (рис. 2). По первому фактору местообитания серой мухоловки приурочены к участкам с небольшим количеством кустарника и подроста или одноярусным (–0.67). По второму — распределение деревьев первого яруса — птицы выбирают участки, где деревья распределены неравномерно или местами. Благодаря этому серую мухоловку можно встретить не только в парках, но и в небольших скверах, на бульварах и даже во дворах с отдельными крупными деревьями. Третий фактор обнаруживает некоторое тяготение птиц к застроенным территориям (0.22). Здесь серые мухоловки часто подкарауливают добычу с ограждений и зданий.

Таким образом, местообитание этого вида в лесу и в населенных пунктах представляет собой участок разреженной древесной растительности или участок на границе древостоя и открытого пространства. Значимыми для нее остаются одни и те же показатели, характеризующие эти участки — наличие редины, распределение, густота, сомкнутость. Характер связи распределения птиц с сомкнутостью древостоя показывает предпочтение серой мухоловкой участков с низкими значениями этого показателя, а в населенных пунктах — несомкнутых древесных насаждений (рис. 4). При высоких значениях сомкнутости, а значит и исчезновении свободного пространства между кронами, необходимого для кормежки, частота встречаемости серых мухоловок снижается.

Горихвостка. В естественных местообитаниях горихвостка встречалась в сосновых лесах, где предпочитала разреженные, сухие, хорошо прогреваемые участки с фрагментами подлеска и покровом из мха или невысокой травы. В смешанных лесах она селилась на участках с преобладанием сосны. Обычно птицы охотились в нижних частях крон и подкроновом пространстве, поэтому низкая сомкнутость деревьев, отсутствие подроста и подлеска, открытость почвы обеспечивают хороший обзор и подходящие условия кормодобычания. Пространственное распределение горихвостки в лесу положительно коррелирует с наличием редины (0.63) и отрицательно с мно-

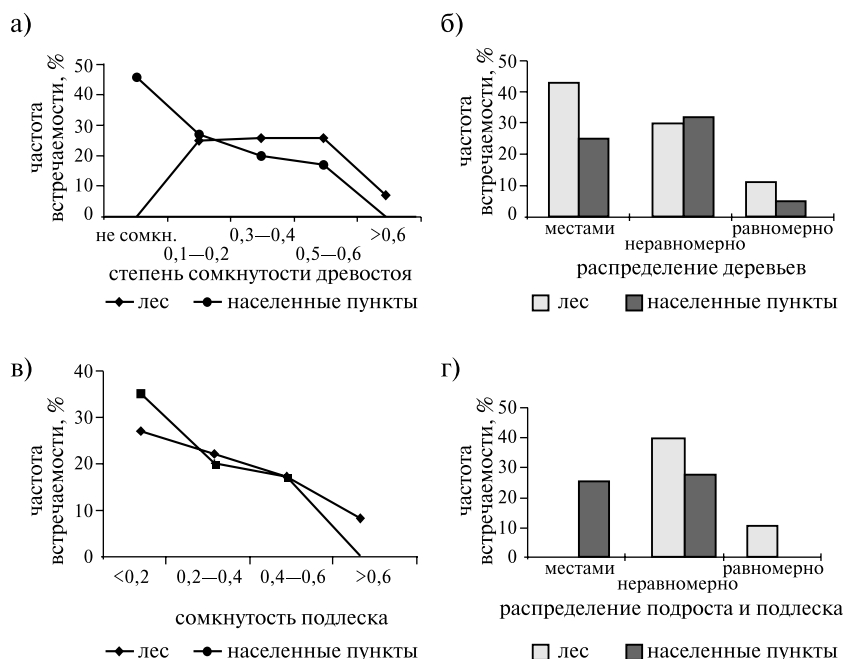


Рис. 4. Зависимость встречаемости серой мухоловки от некоторых параметров растительности.

гоярусностью древостоя (-0.66), равномерным распределением деревьев (-0.63) и высоким покрытием подлеска (-0.62).

Анализ параметров среды позволил выделить факторы, влияющие на выбор горихвосткой мест обитания в естественных стациях (рис. 5). Поскольку горихвостки были встречены только в сосновых лесах, мы исключили из анализа участки с преобладанием других пород деревьев. При сохранении их в анализе первый фактор показал бы смену пород в составе древостоя и тяготение птиц к соснякам, но в данном случае это и так очевидно. Поэтому мы попытались определить, что влияет на выбор горихвосткой участков обитания в предпочитаемых ею сосновых лесах. Первый фактор показывает переход от одноярусных (отрицательные значения фактора) к многоярусным лесам (положительные значения) и объясняет 12 % дисперсии показателей. Горихвостки предпочитали одноярусные участки (-0.67), характерные для сухих зеленомошных боров, без примеси других пород в первом ярусе и елового подроста. Второй фактор

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

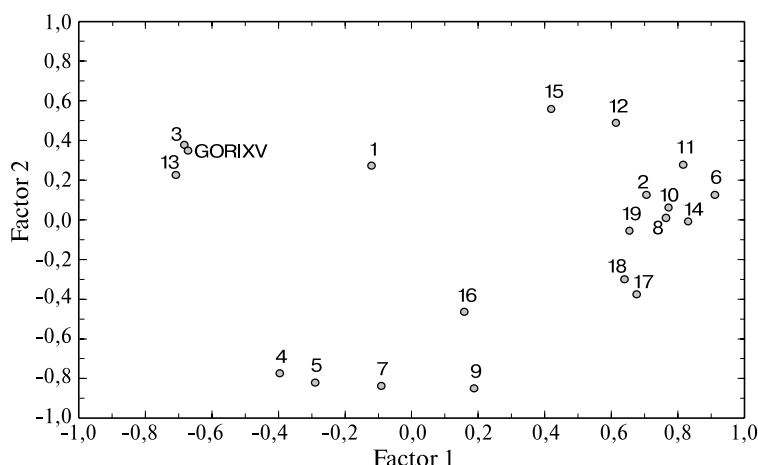


Рис. 5. Ординация горихвостки по первым двум компонентам в естественных местообитаниях. Обозначения: GORIXV – горихвостка, 1 – близость опушки, 2 – многоярусность, 3 – наличие редин, 4 – сосен га, 5 – хвойных га, 6 – лиственных га, 7 – густота 1 яруса, 8 – густота 2 яруса, 9 – густота деревьев, 10 – высота 2 яруса, 11 – объем крон 2 яруса, 12 – объем крон лиственных деревьев, 13 – объем крон сосен, 14 – объем крон елей, 15 – объем крон всех деревьев, 16 – сомкнутость деревьев, 17 – распределение деревьев, 18 – покрытие подлеском, 19 – распределение подлеска.

представляет собой переход от разреженных (отрицательные значения) до густых сильно сомкнутых участков леса (положительные значения фактора) и объясняет 6 % дисперсии показателей. По этому фактору местообитания горихвостки приурочены к хорошо освещенным участкам со слабо или средне сомкнутым древостоем.

В деревнях, на приусадебных участках, в пригородных и городских парках горихвостка была более обычна, чем в естественных биотопах. В лесопарках она селилась на участках с преобладанием сосны. Местообитания горихвосток в парках отвечали тем же требованиям, что и в лесу, несмотря на то, что деревья представлены лиственными породами: для них также характерна низкая сомкнутость, отсутствие кустарника, открытость почвы. В деревнях и на приусадебных участках важно равномерное распределение древесной растительности и построек разной высоты, которые используются горихвосткой в качестве присад. Птицы избегают слишком застроенных территорий и запущенных садов, где затруднен обзор и доступ к добыче. Местообитания горихвостки положительно кор-

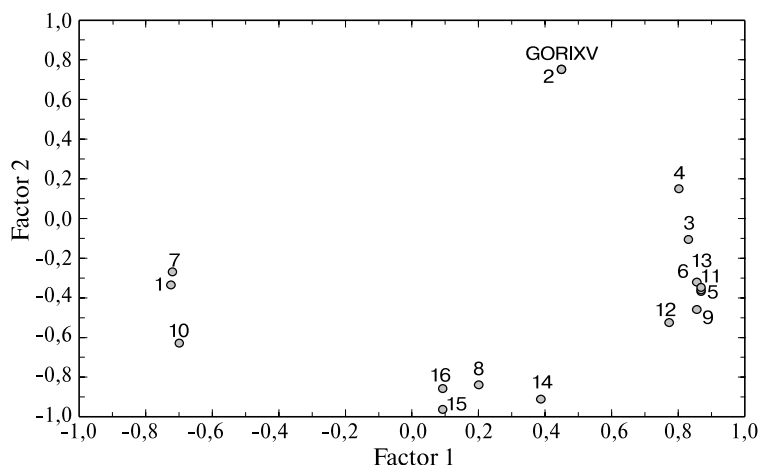


Рис. 6. Ординация горихвостки по первым двум компонентам в населенных пунктах. Обозначения: GORIXV – горихвостка, 1 – многоярусность, 2 – наличие редин, 3 – доминант 1 яруса, 4 – доминант подлеска, 5 – покрытие мхом, 6 – покрытие мертвым покровом, 7 – высота строений, 8 – высота 1 яруса, 9 – густота 1 яруса, 10 – лиственных га, 11 – хвойных га, 12 – густота деревьев, 13 – объем крон хвойных деревьев, 14 – объем крон всех деревьев, 15 – сомкнутость деревьев, 16 – распределение деревьев.

релируют с наличием редин (0.76) и отрицательно – с высокой сомкнутостью деревьев (–0.59), что сходно с предпочтениями в естественных местообитаниях. Выбор мест кормежки связан с характером поверхности земли: есть положительная связь с наличием открытого грунта (0.39), мертвого покрова, мха, т.е. ровной поверхностью, удобной для высматривания добычи с дерева и перемещения по земле. Отрицательные корреляции обнаружены для участков с наличием высокой травы (–0.43), валежника (–0.50). Значимым является наличие строений на участке (0.48), которые птицы часто используют в качестве присад. Высота строений не столь существенна: горихвостки селятся в районах как многоэтажной, так и индивидуальной застройки, но в последних встречаются чаще.

С помощью факторного анализа выявлены некоторые параметры среды, влияющие на распределение горихвосток в населенных пунктах (рис. 6). Первый фактор отражает смену пород в составе древостоя (12.4% дисперсии показателей). Положительные значения фактора соответствуют одноярусным хвойным (сосновым) насаждениям, типичным для лесопарков, отрицательные – многоярусным

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

лиственным. Горихвостка предпочитает хвойные насаждения даже в черте города (0.45), хотя птицы селятся и в других районах, с преобладанием лиственных пород деревьев.

Второй фактор, как и в естественных стациях, связывает выбор местообитаний с густотой растительности, объясняет 10% дисперсии показателей и показывает переход от густых насаждений (отрицательные значения фактора) к разреженным (положительные значения) с наличием свободного пространства между кронами. Местообитания горихвостки приурочены к участкам с неравномерно распределенной растительностью и наличием редины (0.75).

Попытка выделить третий значимый фактор привела к разделению участков с кустарниковым ярусом (отрицательные значения фактора) и без него (положительные значения). Этот фактор объясняет только 5.2% дисперсии показателей. Горихвостка предпочитает участки со слабо развитым кустарниковым ярусом (−0.43).

Таким образом, местообитания горихвостки в лесу и населенных пунктах могут сильно отличаться друг от друга: с одной стороны это участок соснового леса, с другой — сад с элементами застройки или часть городского парка. Безусловное предпочтение птицы отдают насаждениям с преобладанием сосны (в черте города это лесопарки), иногда — березы. В населенных пунктах птиц также привлекают сады на приусадебных участках с редко стоящими деревьями, обработанной почвой или невысокой травой.

Анализ зависимости распределения горихвостки от значимых для неё параметров растительности показал, что в разных условиях отношение к многим из них сходно. Так, в естественных и антропогенных местообитаниях горихвостка предпочитает участки с очень низкой или низкой густотой деревьев (рис. 7). Характер связи с распределением растительности показывает, что птицы тяготеют к участкам с неравномерным и фрагментарным распределением деревьев и кустарника. Горихвостка предпочитает низкое или среднее покрытие участка травой, небольшую высоту первого яруса (обычно до 20 м в лесу и до 15 м в населенных пунктах), сомкнутость деревьев до 0.2 (в лесу иногда до 0.5). Одинаково отношение птиц к наличию редины, количеству древесных ярусов. Таким образом, птицы могут выбирать местообитания, различающиеся внешне, но характеризующиеся сходной совокупностью важных для них показателей.

Зарянка. Кормится на земле и невысоко над землей на лиственном и хвойном подросте, склевывая добычу с поверхности почвы, из-под листьев, с травы, а также с ветвей, листы и стволы подлеска, поэтому для нее имеет значение структура нижних ярусов растительности. В естественных местообитаниях зарянки встречались

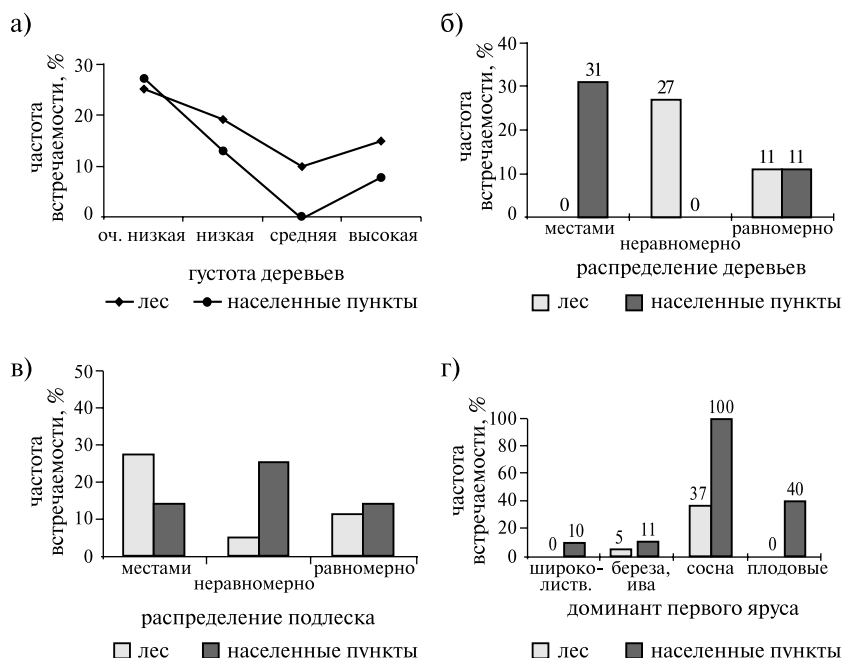


Рис. 7. Зависимость встречаемости горихвостки от некоторых параметров растительности.

в разных типах леса на участках с хорошо развитым подлеском, иногда захламленным. Покрытие валежником составляло до 10%. Как правило, птицы предпочитали участки с многоярусной древесной растительностью, со средними и выше среднего значениями сомкнутости (0.6–0.8). Выбор местообитаний у зарянки тесно связан с высотой травы (коэффициент корреляции –0.73), наличием мертвопокровных участков (0.68), характером распределения подлеска (0.56) и деревьев (0.52).

Первым фактором, влияющим на распределение зарянок в лесах, является характер покрытия поверхности земли (11% дисперсии показателей) (рис. 8). Поверхность земли может быть ровной, открытой (положительные значения фактора) на участках с мертвым покровом и закрытой и поэтому недоступной для птиц (отрицательные значения) при покрытии высокой травой или мхом. Как правило, места обитания зарянок приурочены к участкам с хорошо развитым подлеском, подавляющим рост травянистой растительности.

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

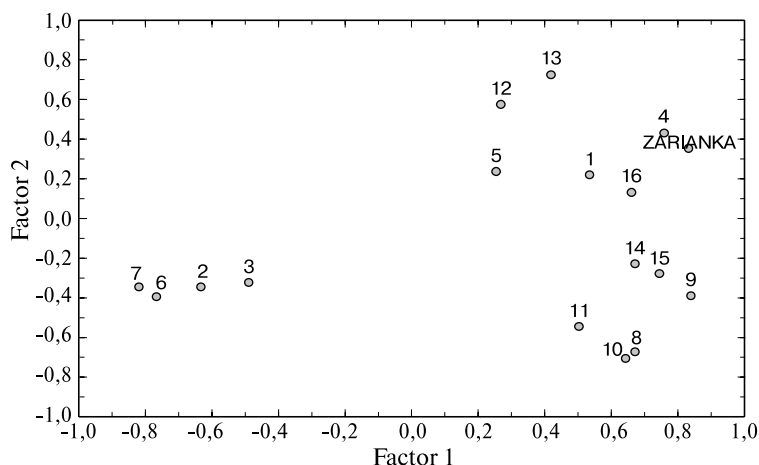


Рис. 8. Ординация зарянки по первым двум компонентам в естественных местообитаниях. Обозначения: ZARIANKA — зарянка, 1 — многоярусность, 2 — наличие редин, 3 — покрытие травой, 4 — покрытие мертвым покровом, 5 — покрытие валежником, 6 — высота травы, 7 — сосен га, 8 — елей га, 9 — лиственных га, 10 — густота деревьев, 11 — объем крон всех деревьев, 12 — сомкнутость деревьев, 13 — распределение деревьев, 14 — покрытие подлеском, 15 — густота подлеска, 16 — распределение подлеска.

Второй фактор (7% дисперсии показателей) отражает густоту растительности и переход от разреженного древостоя и подлеска (отрицательные значения фактора) к густому, сильно сомкнутому (положительные значения). По этому фактору зарянка не проявляет существенных предпочтений и занимает участки со средними значениями показателей густоты, объема крон и сомкнутости (0.32).

В населенных пунктах птицы предпочитали малопосещаемые участки парков и заброшенные сады со средней сомкнутостью крон 0.7, где в тени старых деревьев присутствуют элементы второго—третьего ярусов: группы невысоких деревьев, обильный подрост. Кустарник и подрост занимали в среднем 74% площади участка. Травяной покров обычно разрежен, местами отсутствовал вовсе и занимал около 50%. Выбор местообитаний у зарянок, как и в лесу, тесно связан с развитием нижних ярусов растительности: количеством подлеска / кустарника (коэффициент корреляции 0.91) и его распределением (0.72), наличием валежника (0.75) и мертвопокровных участков (0.66).

Первый фактор, влияющий на выбор местообитаний зарядкой в населенных пунктах, отражает озелененность территории и гради-

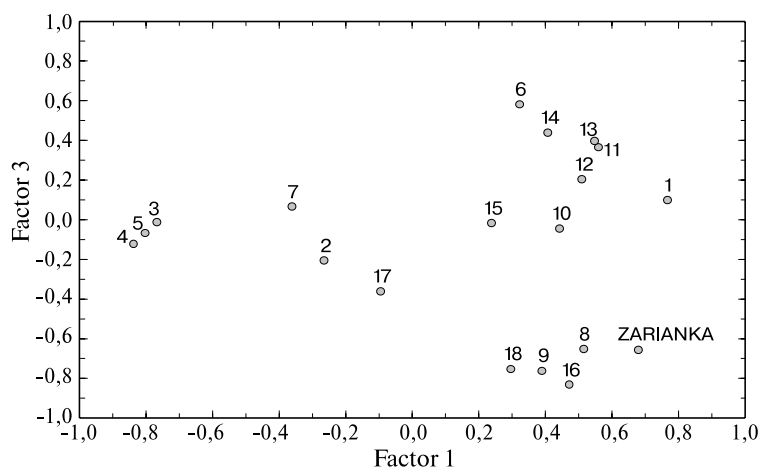


Рис. 9. Ординация зарянки по первой и третьей компонентам в населенных пунктах. Обозначения: ZARIANKA – зарянка, 1 – гидрологический режим, 2 – количество древесных ярусов, 3 – наличие редин, 4 – застроенность, 5 – покрытие асфальтом, 6 – покрытие травой, 7 – % открытого грунта, 8 – покрытие мертвым покровом, 9 – покрытие валежником, 10 – высота травы, 11 – густота деревьев, 12 – объем крон всех деревьев, 13 – сомкнутость деревьев, 14 – распределение деревьев, 15 – высота подлеска / кустарника, 16 – покрытие подлеском, 17 – густота подлеска, 18 – распределение подлеска.

ент местообитаний от застроенных районов с единичными деревьями до парков (8% дисперсии показателей) (рис. 9). Местообитаниям зарянки соответствуют высокие положительные значения фактора (0.68), т.е. она избегает застройки и селится на участках со значительной площадью древесно-кустарниковой растительности.

Второй фактор отражает ярусность и показывает переход от многоярусных насаждений (–0.78) к одноярусным (6.5% дисперсии показателей). По этому фактору зарянка не обнаруживает существенных предпочтений (–0.23) и селится на разных по ярусности участках.

Третий фактор оказался более значимым для птиц. Он характеризует развитие подлеска, особенности почвенного покрова (5% дисперсии показателей). Положительные факторные нагрузки соответствуют участкам без подроста и подлеска, покрытым травой (0.58). Отрицательные – высокому покрытию (–0.84) и равномерно распределению подлеска (кустарника), который подавляет рост травы и способствует появлению мертвопокровных участков

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

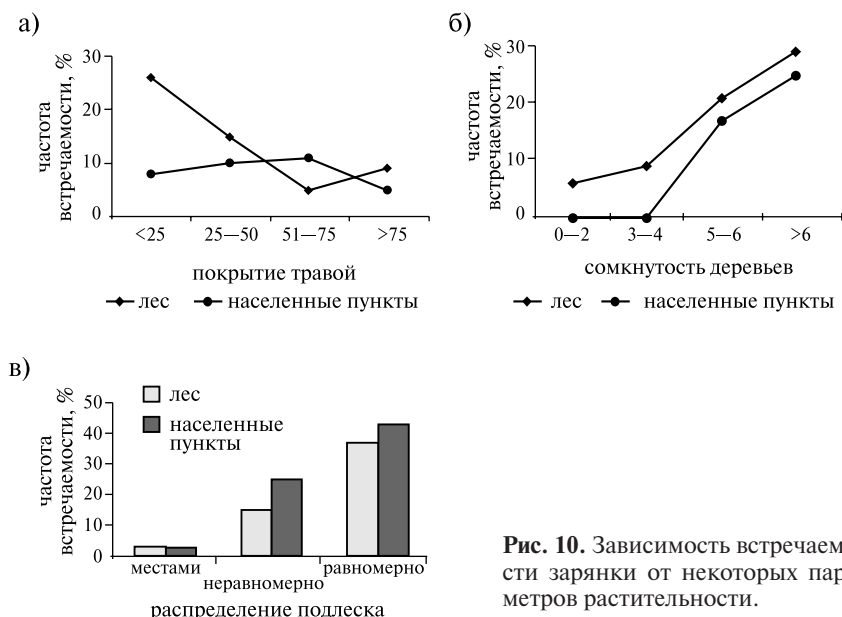


Рис. 10. Зависимость встречаемости зарянки от некоторых параметров растительности.

(-0.65), валежника (-0.76). Именно такие территории, как и в лесу, выбирают птицы в населенных пунктах (-0.66).

Таким образом, в разных условиях местообитание зарянки представляет собой участок древесной растительности с подлеском, препятствующим развитию травянистого яруса. Значимыми остаются одни и те же показатели – характер поверхности почвы, структура подлеска. Зависимость встречаемости зарянки от важных для нее параметров растительности сходна в лесу и населенных пунктах (рис. 10). Численность птиц возрастала при увеличении сомкнутости деревьев, объема крон, равномерном распределении подлеска. В лесу зарянки чаще селились на свободных от травы участках. В населенных пунктах эта зависимость не выражена, поскольку на участках с высоким покрытием трава была низкой (скашивалась) и не мешала птицам кормиться на земле или распределялась неравномерно, отдельными куртинами, оставляя часть почвы открытой.

Пухляк. Селится в лесах различного состава. Корреляционный анализ не выявил тесной связи встречаемости пухляка ни с одной из характеристик растительности. Значимыми оказались разнообразие древесных пород на участке (0.34) и их сомкнутость (0.31), высота (0.45) и покрытие подлеском (0.31).

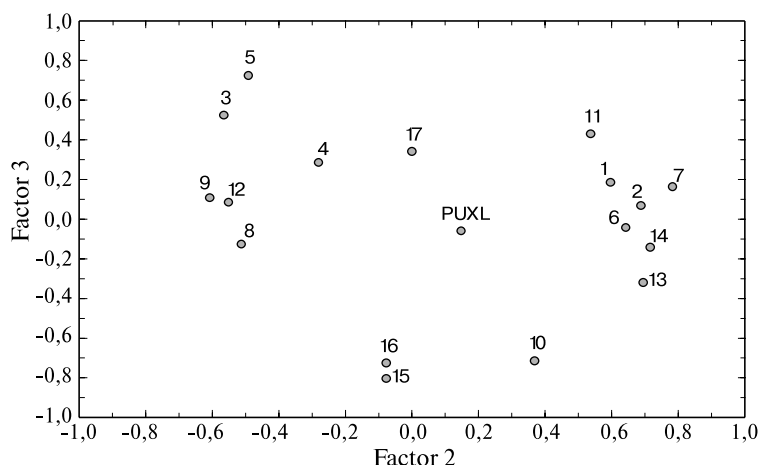


Рис. 11. Ординация пухляка по второму и третьему факторам в естественных местообитаниях. Обозначения: PUXL – пухляк, 1 – многоярусность, 2 – разнообразие древесных пород, 3 – преобладающая древесная порода, 4 – доминирование лиственных пород в первом ярусе, 5 – наличие редин, 6 – высота первого яруса, 7 – высота второго яруса, 8 – густота лиственных деревьев, 9 – густота сосен, 10 – густота елей, 11 – объем крон лиственных деревьев, 12 – объем крон сосен, 13 – объем крон елей, 14 – объем крон дополнительных древесных ярусов, 15 – сомкнутость деревьев, 16 – распределение деревьев, 17 – покрытие подлеском.

В лесах первый фактор, влияющий на выбор местообитаний пухляком, отражает изменение породного состава древостоя от хвойного (отрицательные значения фактора) к лиственному (положительные значения) и объясняет 7.4% дисперсии показателей (рис. 11). По отношению к породному составу древостоя пухляки не обнаруживают заметных предпочтений (0.17).

Второй фактор отражает увеличение разнообразия растительности (6.5% дисперсии показателей). Отрицательные значения фактора соответствуют участкам, где нет разнообразия пород и один древесный ярус, положительные – многоярусным, с разнообразными породами деревьев. Птицы положительно относятся к увеличению разнообразия состава и структуры растительности (0.31). Особое значение имеет появление елей, с увеличением их количества и объема крон вероятность встречи пухляков возрастает (рис.12). Объем крон сосен на встречаемость птиц не влияет.

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

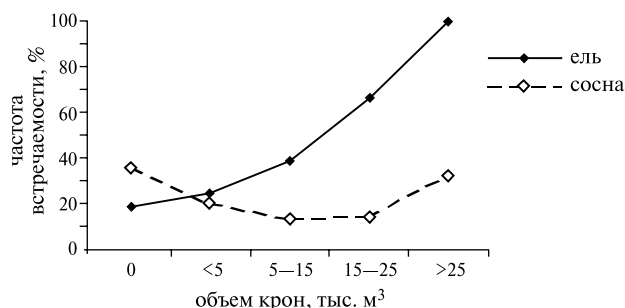


Рис. 12. Взаимосвязь встречаемости пухляка с объемом крон елей и сосен в естественных местообитаниях.

Третий фактор отражает изменение сомкнутости (6.2 % дисперсии показателей), его отрицательные значения соответствуют высокой сомкнутости деревьев, положительные — светлым, разреженным лесам. Пухляки не имеют особых предпочтений (факторная нагрузка —0.05). Обычно они селились на участках со средней сомкнутостью деревьев.

Поскольку в естественной среде обитания пухляк осваивает все типы леса, а в населенных пунктах его распространение ограничивалось сосновыми лесопарками, то для более детального понимания выбора местообитаний этим видом представляется необходимым выяснить, какие факторы среды и характеристики растительности определяют распределение пухляка в сосновых лесах, и сравнить их с факторами и характеристиками в лесопарках.

Для сосновых лесов корреляционный анализ не выявил тесной связи выбора местообитаний ни с одной из характеристик растительности. Значимая связь обнаружена с густотой ели (0.48), которая присутствует в сосняках в виде возобновления разного возраста, и с обилием валежника (0.38). Отрицательное значение при выборе местообитаний в сосняках имело присутствие в первом ярусе лиственных пород (—0.32).

Первый фактор, характеризующий сосновые леса, отражает разнообразие состава и структуры растительности (8.7 % дисперсии показателей) (рис. 13). Это переход от одноярусного бора к сложному многоярусному сосняку, с увеличением примеси из лиственных пород и ели. Такая смена местообитаний для пухляка не существенна (0.09).

Второй фактор, изменяющий условия обитания в сосняках — сомкнутость деревьев (5.5% дисперсии показателей). По этому фактору

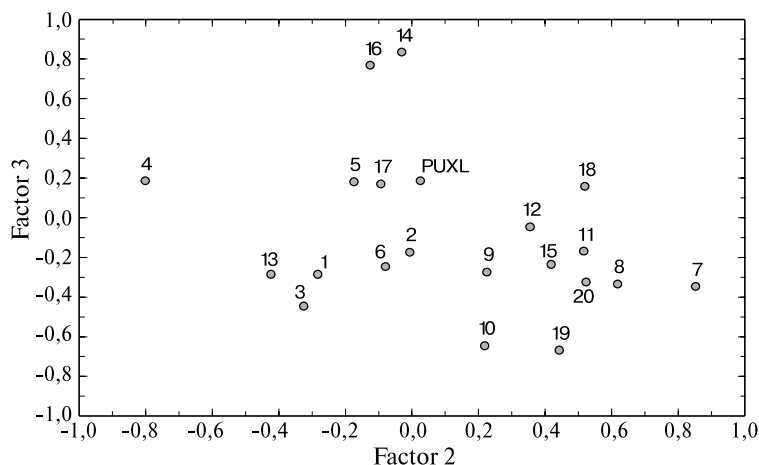


Рис. 13. Ординация пухляка по второму и третьему факторам в сосновых лесах. Обозначения: PUXL — пухляк, 1 — многоярусность, 2 — разнообразие древесных пород, 3 — преобладание лиственных деревьев на участке, 4 — наличие редин, 5 — высота первого яруса, 6 — высота второго яруса, 7 — густота всех деревьев, 8 — густота деревьев первого яруса, 9 — густота дополнительных древесных ярусов, 10 — густота лиственных деревьев, 11 — густота сосен, 12 — густота елей, 13 — объем крон лиственных деревьев, 14 — объем крон сосен, 15 — объем крон елей, 16 — объем крон деревьев первого яруса, 17 — объем крон дополнительных древесных ярусов, 18 — сомкнутость деревьев, 19 — распределение деревьев, 20 — покрытие подлеском.

при выборе местообитаний пухляк предпочитает участки с средними величинами этого показателя (значения компоненты 0.12).

Третий фактор отражает изменение объема крон сосен (5.2% дисперсии показателей). Выбор местообитаний связан с положительными значениями фактора (0.35), т.е. для пухляков предпочтительны участки с объемом крон сосен выше средних значений.

Таким образом, два фактора из трех — увеличение разнообразия растительности и сомкнутость — определяют выбор местообитаний пухляком во всех типах леса и в сосняках в частности. Третий фактор — объем крон сосен — специфичен при выборе местообитаний в сосновых лесах.

Для лесопарков корреляционный анализ выявил тесную связь выбора местообитаний с разреженными участками древостоя (0.76). Нежелательной была высокая сомкнутость деревьев (−0.60), загущенность насаждений (−0.55). Пухляки избегали участков

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

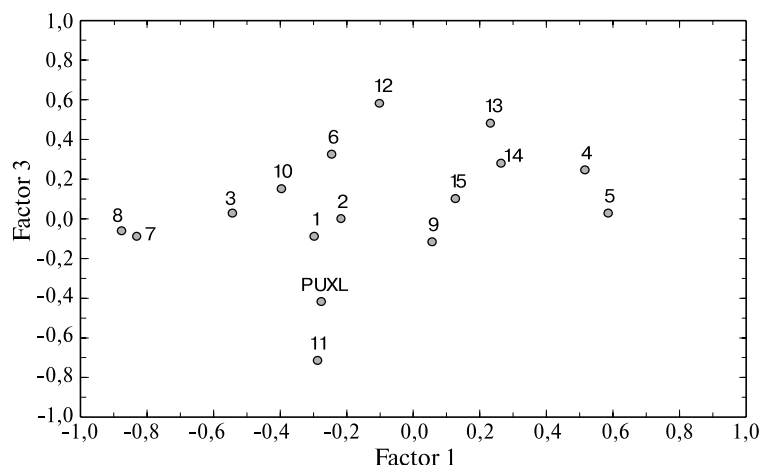


Рис. 14. Ординация пухляка по первому и третьему факторам в лесопарках. Обозначения: PUXL – пухляк, 1 – многоярусность, 2 – разнообразие древесных пород, 3 – преобладание лиственных деревьев во втором ярусе, 4 – густота всех деревьев, 5 – густота сосен, 6 – густота дополнительных древесных ярусов, 7 – объем крон всех деревьев, 8 – объем крон сосен, 9 – объем крон дополнительных древесных ярусов, 10 – высота второго яруса, 11 – наличие редин, 12 – сомкнутость деревьев, 13 – распределение деревьев, 14 – покрытие подлеском, 15 – распределение подлеска.

с большим количеством лиственных деревьев (-0.57) и высоким подлеском (-0.32).

Первый фактор отражает взаимосвязь объема крон и количества деревьев (8.8 % дисперсии показателей) (рис. 14). Отрицательные значения фактора соответствуют хорошо развитым кронам при небольшом числе деревьев, положительные – низкому объему крон в загущенных посадках. Как и в лесу, для пухляка предпочтительны средние значения густоты деревьев и объема их крон (значение компоненты -0.14). Второй фактор показывает изменения в разнообразии и структуре растительности (8.7% дисперсии показателей): отрицательные значения соответствуют одноярусным, положительные – многоярусным участкам. Пухляков чаще привлекали одноярусные сосновые насаждения без примесей других пород (значение компоненты -0.26). Третий фактор – сомкнутость крон (6.1% дисперсии показателей). Высокая сомкнутость деревьев для пухляков была нежелательна (-0.50). Таким образом, факторы, влияющие на

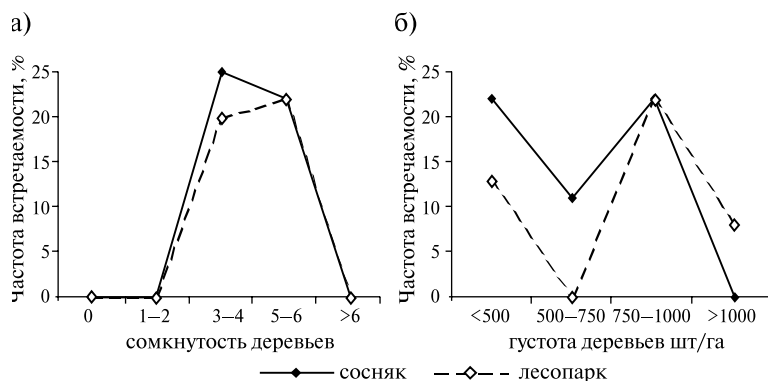


Рис. 15. Взаимосвязь встречаемости пухляка с сомкнутостью (А) и густотой деревьев (Б) в сосновых лесах и лесопарках.

распределение пухляков, сходны не только во всех типах леса, включая сосняки, но и в лесопарках.

Зависимость встречаемости пухляка от какой-либо характеристики растительности практически не обнаруживается. Отношение птиц к изменению показателя трактовать однозначно, как правило, не удастся, как например, к густоте деревьев (рис. 15). В целом для естественных местообитаний вероятность встречи пухляков связана только с объемом крон елей и покрытием подлеска. В сосновых лесах и лесопарках численность птиц максимальна при средних значениях сомкнутости.

Хохлатая синица. Селится в хвойных лесах или в смешанных, но на участках с преобладанием хвойных пород деревьев, сосновые леса предпочитает ельникам.

Для неё имеет значение густота и объем крон хвойных деревьев: в местах кормежки хохлатых синиц эти показатели были в среднем в два раза выше, чем для всех остальных площадок с наличием хвойных пород. Однако корреляционный анализ не выявил тесной связи (>0.7) выбора местообитаний ни с одной из характеристик растительности. Положительное значение для птиц имеет объем крон хвойных деревьев (0.35) и сосен в частности (0.34), нежелательно преобладание лиственных пород в первом ярусе (-0.56) и многоярусность (-0.38). Сомкнутость деревьев в местах обитания хохлатых синиц в среднем составляла 0.4, высота сосен — 18–19 м, высота их крон — 9 м.

При помощи факторного анализа были определены некоторые переменные среды, влияющие на выбор участков обитания хохлатой

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

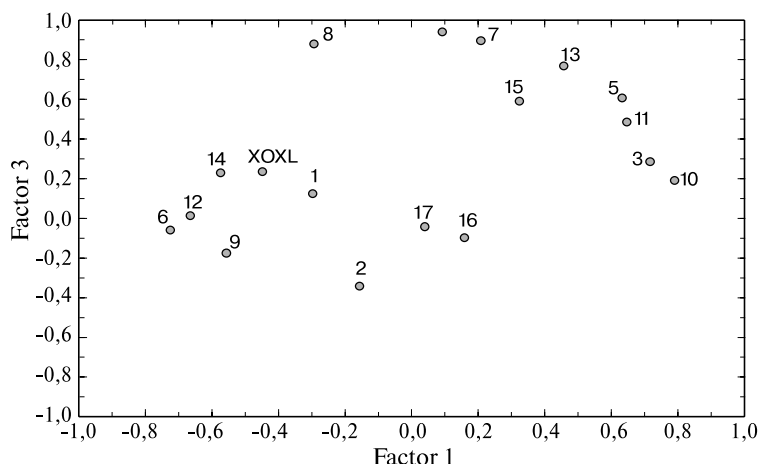


Рис. 16. Ординация хохлатой синицы по первому и третьему факторам в естественных местообитаниях. Обозначения: XOXL – хохлатая синица, 1 – наличие редин, 2 – высота сосен, 3 – высота елей, 4 – густота всех деревьев, 5 – густота лиственных деревьев, 6 – густота сосен, 7 – густота елей, 8 – густота хвойных деревьев, 9 – высота крон сосен, 10 – высота крон елей, 11 – объем крон лиственных деревьев, 12 – объем крон сосен, 13 – объем крон елей, 14 – объем крон всех хвойных деревьев, 15 – объем крон всех деревьев, 16 – сомкнутость деревьев, 17 – распределение деревьев.

синицей (рис. 16). Первый фактор связывает выбор местообитаний с породным составом древостоя (9.2% дисперсии показателей). Отрицательные значения фактора соответствуют характеристикам сосновых лесов, положительные – ельников. Первый фактор оказывается наиболее значимым для хохлатых синиц, их местообитания приурочены в основном к сосновым лесам (–0.45).

Второй фактор отражает сомкнутость древостоя (6.9% дисперсии показателей), его положительные значения соответствуют светлым лесам (0.80), отрицательные – равномерному распределению деревьев (–0.89) и их высокой сомкнутости (–0.70). Хохлатые синицы предпочитали участки с средними значениями этих показателей (–0.27).

Третий фактор (7.7% дисперсии показателей) отражает густоту хвойных лесов и переход от разреженных (отрицательные значения фактора) к густым (положительные значения). Зависимость распределения птиц от густоты деревьев выражена слабо (0.25).

В населенных пунктах распространение хохлатой синицы оказалось прочно связано с сосновыми насаждениями. Птицы селились

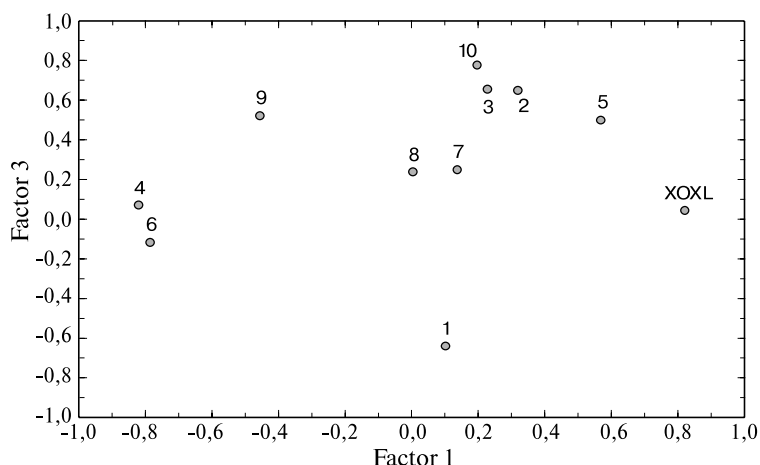


Рис. 17. Ординация хохлатой синицы по первому и третьему факторам в населенных пунктах. Обозначения: XOXL — хохлатая синица, 1 — наличие редин, 2 — высота сосен, 3 — густота всех деревьев, 4 — густота лиственных деревьев, 5 — густота сосен, 6 — объем крон лиственных деревьев, 7 — объем крон сосен, 8 — объем крон всех деревьев, 9 — сомкнутость деревьев, 10 — распределение деревьев.

только в сосновых лесопарках на окраине города. Как и в лесу, положительное значение для хохлатых синиц имеет густота хвойных деревьев, и сосен в частности (0.66), отрицательное — присутствие лиственных пород (−0.97), многоярусность (−0.93). Сомкнутость деревьев в местах обитания синиц в среднем составляла 0.5, высота сосен — 21 м, высота их крон — 6.4 м.

Первый фактор, как и в лесу, связывает выбор местообитаний с породным составом древостоя (11.8% дисперсии показателей) (рис. 17). Его отрицательные значения соответствуют лиственным насаждениям, положительные — хвойным (сосновым). Местообитания синиц приурочены к хвойным насаждениям, в частности к сосновым лесопаркам (0.98).

Второй и третий факторы отражают особенности структуры растительности в лесопарках. Второй фактор показывает развитие подлеска в зависимости от развития древесного яруса (9.2% дисперсии показателей). Отрицательные значения фактора соответствуют густому и высокому подлеску со значительным покрытием, положительные — густому древостою с большим объемом крон, который подавляет развитие подлеска. При выборе местообитаний хохлатая синица избегает крайних значений этого фактора (−0.04).

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

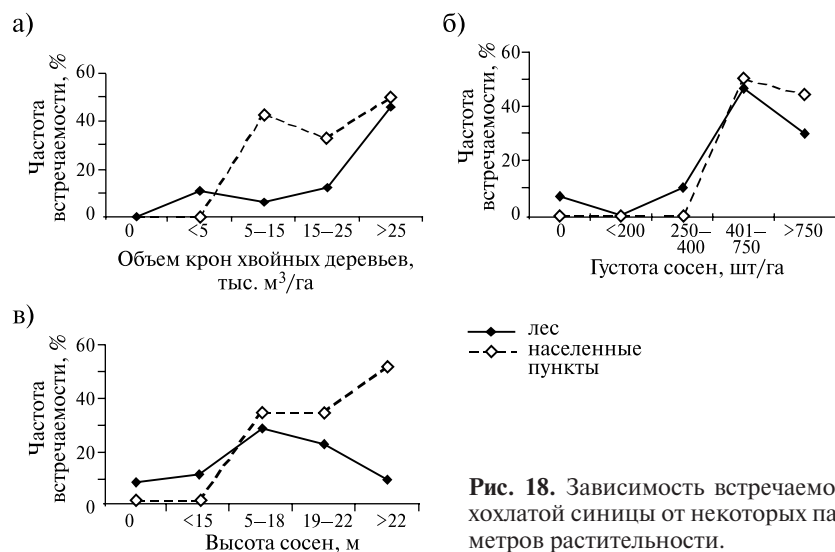


Рис. 18. Зависимость встречаемости хохлатой синицы от некоторых параметров растительности.

Третий фактор сходен со вторым, действующим в лесных стациях. Он отражает сомкнутость деревьев (8% дисперсии показателей). Местообитания хохлатых синиц приурочены к участкам со слабыми положительными значениями данного фактора (0.06), т.е. птицы обычно придерживаются территорий со средними значениями сомкнутости деревьев.

В лесу и лесопарках птицы тяготеют к участкам с высоким объемом крон хвойных деревьев (рис. 18 А). Характер связи с количеством хвойных деревьев на единицу площади показывает увеличение встречаемости птиц с увеличением густоты сосен. Однако, в загущенных насаждениях, где обилие деревьев отрицательно влияет на развитие их крон, численность хохлатой синицы снижается (рис. 18 Б). Выявлена зависимость распределения птиц от высоты сосен (рис. 18 В). Чем выше были сосны в лесопарках, тем чаще встречались птицы. В лесу хохлатые синицы предпочитали деревья средней высоты.

Таким образом, при выборе местообитаний в естественной и антропогенной среде два определяющих фактора сходны: породный состав и сомкнутость насаждений. Местообитания хохлатых синиц в лесу и в населенных пунктах практически не отличаются друг от друга и представляют собой участок хвойных насаждений. Значимы-

ми для птиц являются одни и те же показатели, характеризующие эти участки — высота, сомкнутость, густота и развитие крон.

Лазоревка. В естественных местообитаниях лазоревки селились в лиственных и в смешанных лесах на участках с высокими лиственными деревьями. Высота деревьев составляла в среднем 24 м, а высота их крон — 12 м. Поскольку лазоревки обычно кормятся на периферии крон, они предпочитали разреженные или средне сомкнутые участки леса (в среднем сомкнутость составляла 0.5). Корреляционный анализ показал, что выбор местообитаний у лазоревок положительно связан с преобладанием лиственных деревьев в первом ярусе (0.78). Породный состав остальных древесных ярусов значения не имеет (0.17). Существует положительная связь с высотой деревьев (0.82), высотой (0.79) и объемом их крон (0.61). Отрицательное влияние оказывает присутствие хвойных пород (−0.37) и густой подлесок (−0.50).

При помощи факторного анализа были определены первые три фактора, оказывающие влияние на выбор местообитаний лазоревкой в лесах (рис. 19). Первый — изменения породного состава (7% дисперсии показателей) и переход от чистых хвойных (отрицательные значения фактора) к лиственным лесам (положительные значения). Местообитания лазоревки приурочены к участкам с преобладанием лиственных пород (значение 0.50).

Второй фактор (7.5% дисперсии показателей) показывает переход от густых молодняков (отрицательные значения) к разреженным высокоствольным взрослым лесам (положительные значения). Этот фактор является наиболее значимым для лазоревки. Птицы выбирают местообитания с крайними положительными значениями данного фактора (0.75).

Третий фактор — изменение ярусности (6.3% дисперсии показателей), его отрицательные значения соответствуют одноярусным, положительные — многоярусным лесам. Птицы могут селиться в различных по ярусности лесах, отдавая слабое предпочтение одно- и двухярусным древостоям (−0.23).

В населенных пунктах лазоревки встречались в парках, садах, в древесных насаждениях вдоль улиц и во дворах. Птиц привлекали не только крупные деревья — тополя, березы — с объемными кронами, но и небольшие раскидистые плодовые деревья. Средняя высота деревьев в местах кормежки лазоревок составляла 20 м, высота крон — 10.5 м.

Корреляционный анализ показывает, что выбор местообитаний связан с высотой лиственных деревьев первого (0.57) и второго (0.53) ярусов, их густотой (0.61), с высотой (0.43) и объемом крон (0.40).

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

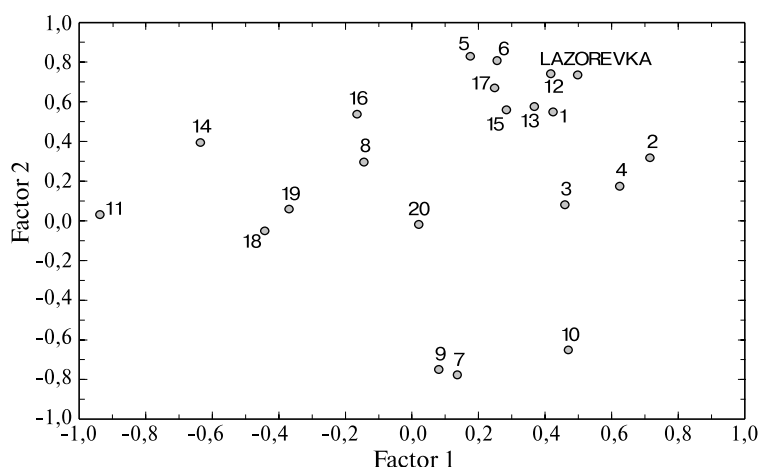


Рис. 19. Ординация лазоревки по первым двум факторам в естественных местообитаниях. Обозначения: LAZOREVKA – лазоревка, 1 – многоярусность, 2 – преобладание лиственных пород в первом ярусе, 3 – наличие редин, 4 – покрытие травой, 5 – высота первого яруса, 6 – высота второго яруса, 7 – густота первого яруса, 8 – густота остальных древесных ярусов, 9 – густота всех деревьев, 10 – густота лиственных деревьев, 11 – густота хвойных деревьев, 12 – высота крон лиственных деревьев, 13 – объем крон лиственных деревьев, 14 – объем крон хвойных деревьев, 15 – объем крон первого яруса, 16 – объем крон остальных древесных ярусов, 17 – объем крон всех деревьев, 18 – сомкнутость деревьев, 19 – распределение деревьев, 20 – покрытие подлеском.

Как и в лесу, птицы предпочитали участки с разреженным древостоем (средняя сомкнутость 0.3), т.к. низкая сомкнутость деревьев делает доступными периферические участки крон, где чаще всего кормятся лазоревки.

При помощи факторного анализа были определены первые три фактора, влияющие на выбор местообитаний у лазоревки. Первый показывает увеличение высоты и объема крон лиственных деревьев (7% дисперсии показателей) (рис. 20). Крайние отрицательные значения соответствуют высоким показателям объема крон, сомкнутости и равномерному распределению деревьев. Лазоревка выбирает местообитания с большими объемными кронами (–0.70).

Второй фактор показывает соотношение между обилием растительности и застроенностью территории (4.1% дисперсии показателей). Отрицательные значения фактора соответствуют зеленым насаждениям, положительные – застроенным территориям с асфаль-

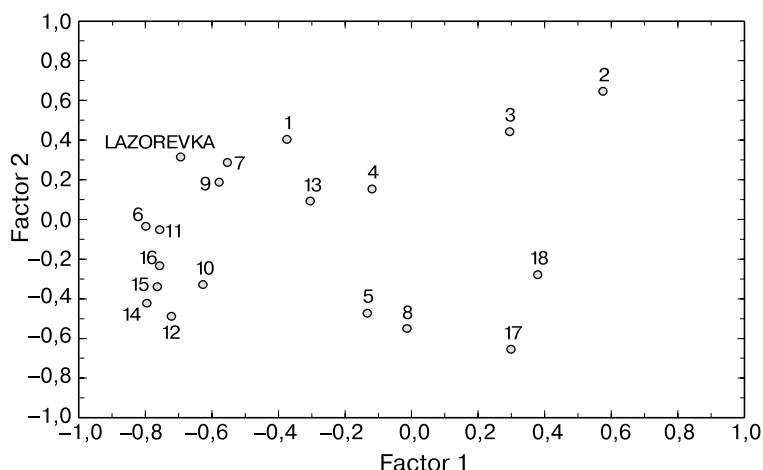


Рис. 20. Ординация лазоревки по первым двум факторам в населенных пунктах. Обозначения: LAZOREVKA – лазоревка, 1 – многоярусность, 2 – наличие редин, 3 – застроенность, 4 – покрытие асфальтом, 5 – покрытие травой, 6 – высота первого яруса, 7 – высота второго яруса, 8 – густота первого яруса, 9 – густота остальных древесных ярусов, 10 – густота всех деревьев, 11 – высота крон лиственных деревьев, 12 – объем крон первого яруса, 13 – объем крон остальных древесных ярусов, 14 – объем крон всех деревьев, 15 – сомкнутость деревьев, 16 – распределение деревьев, 17 – покрытие подлеском, 18 – распределение подлеска.

товым покрытием. Местообитаниям лазоревки соответствуют средние положительные значения данного фактора (0.32), т.е. птицы не избегают застроенных территорий, но предпочитают хорошо озелененные районы.

Третий фактор отражает изменение ярусности (3.3% дисперсии показателей). Его отрицательные значения соответствуют одноярусным насаждениям, положительные – многоярусным. По отношению к данному фактору лазоревка также не имеет существенных предпочтений (0.27). Птицы могут селиться как на одно-, так и на многоярусных участках, т.к. определяющими для них являются характеристики только первого древесного яруса.

Анализ зависимости распределения лазоревки от значимых для нее параметров растительности показал, что численность птиц максимальна при низких и средних значениях густоты лиственных деревьев в лесу, и при низких значениях – в населенных пунктах (рис. 21 А). Чем выше деревья первого яруса, тем чаще селятся среди них

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

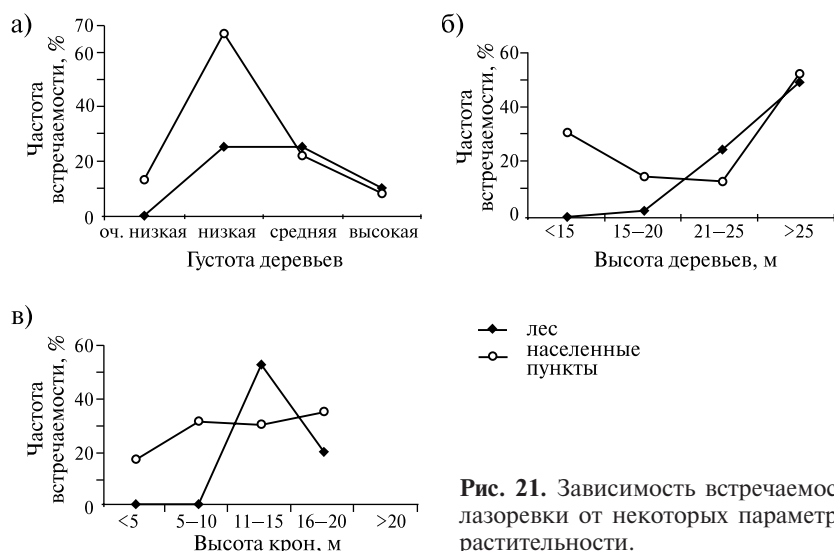


Рис. 21. Зависимость встречаемости лазоревки от некоторых параметров растительности.

птицы (рис. 21 Б). Как правило, с высотой деревьев связана высота их крон. В населенных пунктах встречаемость лазоревки возрастала с увеличением высоты крон (рис. 21 В). В лесу и в населенных пунктах птицы предпочитали участки с неравномерным распределением деревьев, наличием полей и редины.

Таким образом, местообитание лазоревки в естественных и антропогенных условиях представляет собой участок с высокими лиственными деревьями средней сомкнутости и большим объемом крон. При выборе местообитаний в естественной и антропогенной среде два определяющих фактора сходны: развитие основного яруса (высота деревьев и их крон) и яркость насаждений.

Большая синица. Чаше всего встречается в лиственных или смешанных лесах со значительной долей лиственных пород. Предпочитает участки со средней сомкнутостью древостоя (0.4) и развитым подлеском, который занимал в среднем 40%. Травянистый покров покрывал в среднем 74% поверхности почвы. Выбор местообитаний в лесу положительно связан с лиственными породами деревьев (0.62), их высотой (0.66), объемом крон (0.44), отрицательно – с густотой древостоя (–0.51). Нежелательно большое количество хвойных деревьев на участке (–0.68), как сосен (–0.54), так и елей (–0.33). На выбор местообитаний оказывает влияние покрытие уча-

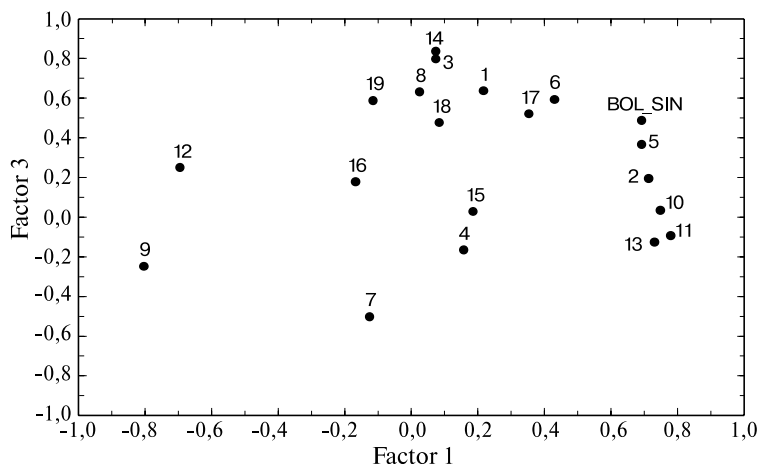


Рис. 22. Ординация большой синицы по первому и третьему факторам в естественных местообитаниях. Обозначения: BOL SIN – большая синица, 1 – многоярусность, 2 – преобладание лиственных пород в первом ярусе, 3 – преобладание лиственных пород во втором ярусе, 4 – наличие редин, 5 – покрытие травой, 6 – высота второго яруса, 7 – густота первого яруса, 8 – густота остальных древесных ярусов, 9 – густота хвойных деревьев, 10 – высота крон лиственных деревьев, 11 – объем крон лиственных деревьев, 12 – объем крон хвойных деревьев, 13 – объем крон первого яруса, 14 – объем крон остальных древесных ярусов, 15 – сомкнутость деревьев, 16 – распределение деревьев, 17 – покрытие подлеском, 18 – густота подлеска, 19 – распределение подлеска.

стка травой (0.71), подлеском (0.48), тогда как его густота и распределение практически не имеют значения для птиц (0.27 и 0.13 соответственно).

Оценка распределения больших синиц с помощью факторного анализа дала возможность выявить наиболее значимые переменные среды при выборе птицами местообитаний в лесу. Первый фактор (8.1% дисперсии показателей) отражает переход от хвойных (отрицательные значения) к смешанным и далее к лиственным лесам (положительные значения) (рис. 22). Для местообитаний большой синицы характерно большое количество лиственных деревьев (значение компоненты 0.69).

Второй фактор отражает густоту растительности (5.8% дисперсии показателей) и показывает переход от густых (отрицательные значения) до разреженных (положительные значения) лесов. Местообитания большой синицы приурочены к участкам со средними

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

значениями густоты и сомкнутости растительности (значение компоненты 0.23).

Третий фактор разграничивает одноярусные и многоярусные леса (5.2 % дисперсии показателей). Положительные значения фактора соответствуют многоярусности, характеристикам дополнительных древесных ярусов и подлеска. Большие синицы выбирают местообитания на многоярусных участках, с листовым подростом и подлеском (значение компоненты 0.49). В хвойных лесах птицы селятся при наличии в них дополнительных листовых ярусов.

В населенных пунктах большие синицы — обычный вид зеленых насаждений — парков и скверов, а также жилых кварталов с хорошо озелененными дворами. Птиц привлекает обилие листовых деревьев и возможных мест для гнездования. Выбор местообитаний в населенных пунктах связан с распределением растительности, особенностями почвенного покрова. Большие синицы положительно относятся к равномерному распределению деревьев (0.37), нежелательно наличие валежника (−0.99), высокотравья (−0.90), мертвопокровных участков (−0.52). Как и в лесу, существует положительная связь выбора местообитаний с высотой деревьев и их крон. Сомкнутость деревьев составляла в среднем 0.4, что сходно с сомкнутостью в естественных местообитаниях. Покрытие участков подлеском/кустарником было меньше (в среднем 14%), чем в лесу.

При помощи факторного анализа были определены первые три фактора, определяющие выбор местообитаний большой синицей в населенных пунктах. Первый отражает изменения в развитии нижних ярусов растительности и характере почвенного покрова (5.4% дисперсии показателей) (рис. 23). Отрицательные значения фактора соответствуют участкам с открытым грунтом, частично покрытым асфальтом, без кустарникового яруса. Положительные значения соответствуют участкам, покрытым высокой травой, валежником, сильно закустаренным. Первые типичны в районах застройки, вторые — в лесопарках. Поскольку большие синицы часто кормятся на земле, они предпочитают (−0.67) участки с открытой поверхностью почвы, частично покрытые травой. Не избегают участков с асфальтовым покрытием (в среднем на него приходилось 5%).

Второй и третий факторы, влияющие на выбор местообитаний у большой синицы, сходны в естественных и антропогенных местообитаниях. Второй фактор — изменение сомкнутости и густоты деревьев (5.6% дисперсии показателей). Его отрицательные значения соответствуют разреженному древостою, положительные — сильно сомкнутому и густому. Большая синица выбирает участки со средней

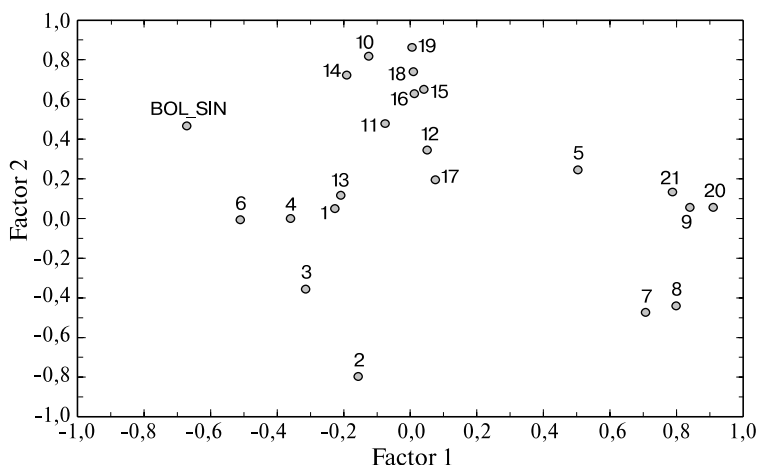


Рис. 23. Ординация большой синицы по первым двум факторам в населенных пунктах. Обозначения: BOL SIN – большая синица, 1 – многоярусность, 2 – наличие редиц, 3 – застроенность, 4 – покрытие асфальтом, 5 – покрытие травой, 6 – % открытого грунта, 7 – наличие валежника, 8 – высокотравье, 9 – высота травы, 10 – высота первого яруса, 11 – густота деревьев, 12 – густота первого яруса, 13 – густота остальных древесных ярусов, 14 – высота крон лиственных деревьев, 15 – объем крон лиственных деревьев, 16 – объем крон первого яруса, 17 – объем крон остальных древесных ярусов, 18 – сомкнутость деревьев, 19 – распределение деревьев, 20 – покрытие подлеском, 21 – распределение подлеска.

и высокой сомкнутостью деревьев (значение компоненты 0.48). Третий фактор отражает ярусность растительности (4.4% дисперсии показателей). Выбор местообитаний в городе почти не определяется этим фактором (значение компоненты 0.13). Птицы селятся в различных по ярусности насаждениях, ориентируясь главным образом на высоту и объем крон деревьев.

Зависимость встречаемости большой синицы от важных для нее параметров растительности сходна в лесу и населенных пунктах (рис. 24). В разных местообитаниях отношение птиц одинаково к ярусности, распределению деревьев, покрытию травой.

Зяблик. Встречался в разных типах леса. Птицы не селились в загущенных темных лесах, молодняках, избегали участков с высоким и густым подлеском. Поскольку зяблик может кормиться как в кронах деревьев, так и на земле, значение для него имеют характеристики древесного яруса и почвенного покрова. Выбор зябликом местооби-

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

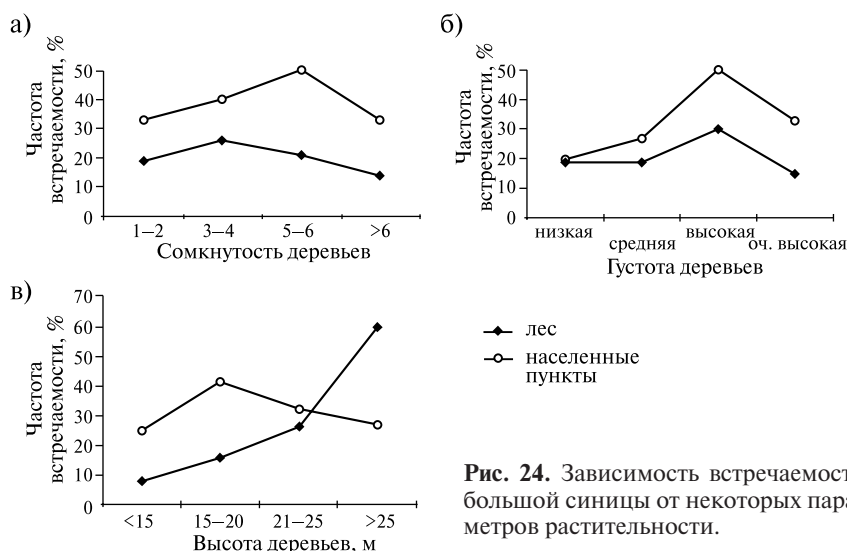


Рис. 24. Зависимость встречаемости большой синицы от некоторых параметров растительности.

таний связан с высотой деревьев первого яруса (0.61), объемом крон (0.59) и их высотой (0.46). Зяблики отрицательно относятся к повышенной влажности почвы (−0.33), неохотно селятся вдали от опушек (−0.39). Отрицательное значение имеет наличие на участке валежника (−0.41) и высокотравья (−0.36). На открытый грунт приходилось в среднем 33 % поверхности.

С помощью факторного анализа были определены основные компоненты среды, влияющие на выбор зябликами местообитаний в лесу (рис. 25). Первая компонента отражает развитие основного яруса растительности (6.6% дисперсии показателей). Положительные факторные нагрузки соответствуют увеличению высоты первого яруса (0.86), высоты (0.84) и объема крон лиственных деревьев (0.83). Зяблики предпочитают участки с хорошо развитым первым ярусом и высокими значениями этих показателей.

Второй фактор – изменение густоты растительности (5.8% дисперсии показателей), от разреженной (отрицательные значения) до очень густой (положительные значения). Местообитания зябликов характеризуются средней густотой растительности (значения компоненты 0.007). Сомкнутость деревьев на участках составляла в среднем 0.5.

Известно, что обилие вьюрковых, как неспециализированных потребителей беспозвоночных, связано с общим запасом беспозвоночных на единице площади (Бурский, 1987). Последнее зависит от

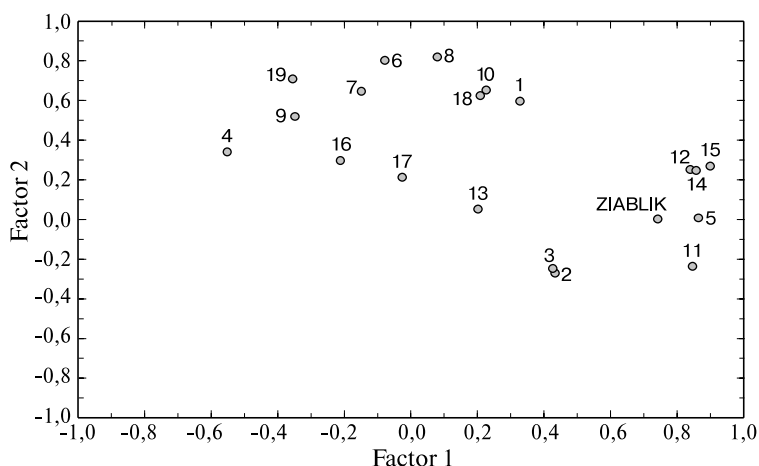


Рис. 25. Ординация яблика по первым двум факторам в естественных местообитаниях. Обозначения: ZIABLIK – яблик, 1 – многоярусность, 2 – наличие редин, 3 – покрытие травой, 4 – покрытие валежником, 5 – высота первого яруса, 6 – густота деревьев, 7 – густота первого яруса, 8 – густота второго яруса, 9 – лиственных / га, 10 – хвойных / га, густота деревьев, 11 – высота крон деревьев, 12 – объем крон лиственных деревьев, 13 – объем крон хвойных деревьев, 14 – объем крон деревьев первого яруса, 15 – объем крон всех деревьев, 16 – сомкнутость деревьев, 17 – распределение деревьев, 18 – покрытие подлеском, 19 – распределение подлеска.

продуктивности растительности, поэтому обилие птиц коррелирует с продуктивностью и сомкнутостью растительности. Поскольку высокая сомкнутость создает неблагоприятный микроклимат и снижает численность насекомых, то оптимальные кормовые условия существуют в лесах нормальной полноты или несколько разреженных. Большую роль при выборе местообитаний играет архитектура деревьев и ярусность леса, обеспечивающие необходимую густоту крон, нежели видовой состав растительности (Дольник, 1982). Местообитания яблика положительно коррелируют с высокой концентрацией деревьев в первом и втором ярусах, разнообразием пород деревьев и присутствием березы и ели (Хлебосолов, Захаров, 1997). Для яблика отмечено некоторое увеличение численности с возрастом древостоя и с ростом доли лиственных пород в его составе (Коженикова, 1965; Преображенская, 1998).

В населенных пунктах яблик обычен и селится не только в парках, но и среди древесно-кустарниковых насаждений в районах за-

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

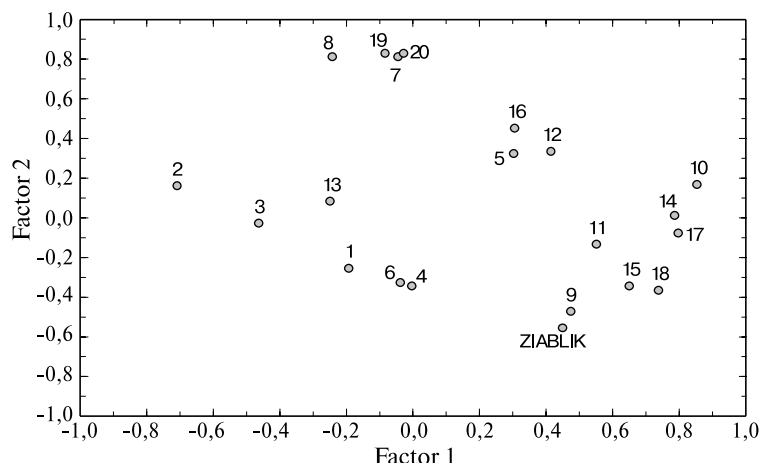


Рис. 26. Ординация зяблика по первым двум компонентам в населенных пунктах. Обозначения: ZIABLIK – зяблик, 1 – количество древесных ярусов, 2 – наличие редин, 3 – застроенность, 4 – покрытие асфальтом, 5 – покрытие травой, 6 – % открытого грунта, 7 – покрытие валежником, 8 – % высоких трав, 9 – высота первого яруса, 10 – густота деревьев, 11 – густота первого яруса, 12 – густота остальных древесных ярусов, 13 – высота крон деревьев, 14 – объем крон всех деревьев, 15 – объем крон первого яруса, 16 – объем крон остальных древесных ярусов, 17 – сомкнутость деревьев, 18 – распределение деревьев, 19 – покрытие подлеском, 20 – распределение подлеска.

стройки. Высота деревьев в местах его обитания составляла в среднем 23 м, высота крон – 13 м, поверхность открытого грунта занимала около 30%, что сходно с показателями для естественных местообитаний. Выбор местообитаний связан с породным составом древостоя: зяблики предпочитали мелколиственные и широколиственные деревья и реже селились среди плодовых и хвойных насаждений. Как и в лесу, птицы отрицательно относятся к наличию высокой травы (-0.81) и валежника (-0.51). Выявлена положительная связь с высотой деревьев первого яруса (0.60) и их распределением на участке (0.54).

При помощи факторного анализа выявлены наиболее значимые переменные среды обитания, определяющие распределение зябликов в населенных пунктах (рис. 26). Первый фактор отражает озелененность территории и представляет собой градиент местообитаний от застройки (отрицательные значения) к зеленым насаждениям

(положительные значения) (6.5% дисперсии показателей). Зяблик предпочитает хорошо озелененные участки (значения фактора 0.45). Для его местообитаний в населенных пунктах характерно хорошее развитие древесного яруса с сомкнутостью деревьев в среднем 0.4.

Второй фактор отражает развитие средних и нижних ярусов растительности: подлеска, травы, и особенности почвенного покрова (5.8 % дисперсии показателей). Положительные значения фактора соответствуют наличию валежника (0.82), высоких трав (0.82), высокому покрытию подлеском (0.83) с равномерным распределением его по участку (0.84). Отрицательные значения фактора показывают отсутствие подлеска и наличие на участке открытого грунта (–0.32) и/или асфальта (–0.33). Зяблики не кормятся в подлеске, но охотно собирают корм на земле. Их местообитания характеризуются отсутствием кустарника и наличием открытой поверхности, необходимой для сбора корма на земле (значения фактора –0.55).

Третий фактор разделяет одноярусные и многоярусные участки (4.7% дисперсии показателей). Зяблик селится в насаждениях с различными вариантами этого показателя, но чаще — в многоярусных (значения фактора 0.46).

Таким образом, местообитание зяблика в лесу и в населенных пунктах представляет собой участок древесной растительности, где основное значение имеет количество высоких деревьев, сомкнутость и объем их крон. В разных условиях выбор местообитаний связан с одними и теми же показателями растительности: высотой первого яруса, отсутствием валежника и высоких трав. Встречаемость зяблика в зависимости от значимых для него параметров растительности имеет сходные закономерности в лесу и в населенных пунктах. Численность птиц незначительно возрастает при увеличении густоты и сомкнутости деревьев (рис. 27). Чем выше деревья, тем чаще встречаются птицы. В естественных и антропогенных местообитаниях зяблики предпочитают лиственные насаждения — хвойным, многоярусные — одноярусным.

Изучение распределения модельных видов в естественных и антропогенных условиях показывает, что присутствие каждого вида связано с определенными компонентами фитоценоза, а в населенных пунктах зависит и от антропогенных элементов среды. Факторы, влияющие на распространение модельных видов, и отношение к ним птиц, как правило, совпадают в естественных местообитаниях и населенных пунктах, но возможны и различия. В населенных пунктах, прежде всего, может измениться значимость фактора: для некоторых видов большее значение приобретают застроенность территории или покрытие асфальтом, и связи со структурой растительности

Глава 3. Влияние факторов среды обитания на биотопическое распределение птиц

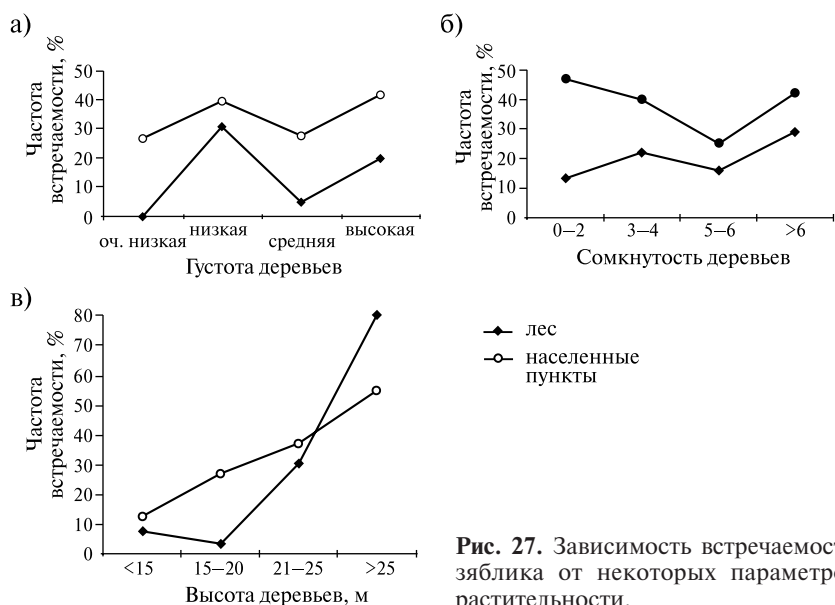


Рис. 27. Зависимость встречаемости зяблика от некоторых параметров растительности.

отстают на второй план. Связи с характеристиками растительности видоспецифичны. Изменение встречаемости модельных видов в зависимости от значимых для них параметров растительности имеет сходные закономерности в лесу и в населенных пунктах.

ГЛАВА 4

Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Для выяснения особенностей формирования трофических и пространственных связей птиц в естественных и антропогенных местообитаниях проводилось изучение их кормового поведения и микробиотопического распределения. Анализировалась устойчивость различных показателей кормового поведения и микробиотопического распределения при освоении птицами антропогенного ландшафта. Изучение микробиотопического распределения и кормового поведения проводилось в разных типах леса, например для мухоловок в лиственно-еловом лесу и в сосняке. Это позволило более объективно подойти к сравнению и оценке различий в кормовом поведении птиц, обитающих в разных естественных местообитаниях и в населенных пунктах.

4.1. Мухоловка-пеструшка

Биология мухоловки-пеструшки изучена достаточно хорошо. При изучении биоценотических связей пеструшки внимание исследователей традиционно направлено на изучение миграционного поведения, особенностей гнездования, сравнительный анализ пищи, биотопического распределения, размеров охотничьего участка и кормового поведения птиц (Иноземцев, 1959; Прокофьева, 1966 а, 1994; Alatalo & Alatalo, 1979; Bibby, Green, 1980; Френкина, 1981; Jarvinen, 1984; Банникова, 1986; Пекло, 1987; Преображенская, 1998; Марочкина, 2001 и др.). С другой стороны, сравнительный анализ особенностей микробиотопического распределения и кормового поведения этого вида в естественной и антропогенной среде ранее не проводился.

Микробиотопическое распределение

Особенность кормового поведения мухоловки-пеструшки — броски на небольшие расстояния в разных направлениях на различные субстраты (ветви, стволы, листву). Птицы обычно кормятся в кронах различных пород деревьев и в негустом подлеске.

Высота кормежки. В елово-лиственных лесах пеструшки охотятся в основном в нижних пологах леса на высоте до 3 м. В сосняках

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

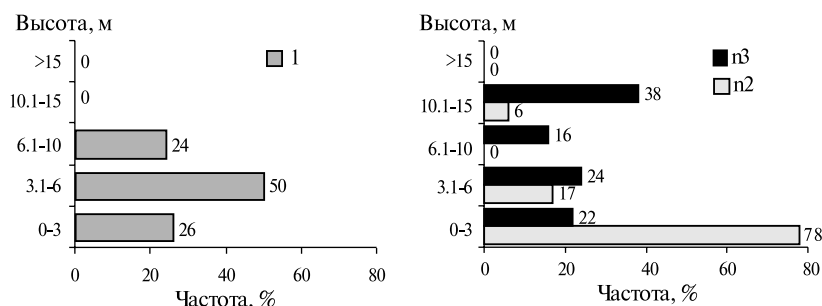


Рис. 28. Вертикальное распределение мухоловки-пеструшки при кормодобычании: А – в населенных пунктах $n_1 = 74$, $\bar{x} = 4.7 \pm 2.2$, $m = \pm 0.25$; Б – в лесах: 2 – в лиственно-еловом $n_2 = 18$, $\bar{x} = 2.6 \pm 2.4$, $m = \pm 0.67$, 3 – в сосновом лесу $n_3 = 37$, $\bar{x} = 7.5 \pm 4.1$, $m = \pm 0.67$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

птицы осваивают различные ярусы достаточно равномерно. В населенных пунктах пеструшки чаще всего кормились на высоте 3–6 м (50% встреч) (рис. 28). Вертикальное распределение мухоловок в том или ином биотопе демонстрирует прежде всего распределение удобных мест кормежки. Кроме того, этот показатель может быть связан с погодными условиями, высотой деревьев и может существенно меняться (Иноземцев, 1959; Преображенская, 1998). Обнаруженные различия в высоте кормежки статистически достоверны для всех местообитаний ($\chi^2 = 17.42$ – 32.84 , $k = 3$, $p < 0.05$).

Участки крон. Мухоловки-пеструшки обычно кормятся во внутренних и средних участках крон, однако на разных породах деревьев предпочитаемые участки могут различаться (рис. 29). Так, в лесу распределение птиц достоверно различается при кормежке в кронах хвойных и лиственных пород из-за разницы в архитектонике крон ($\chi^2 = 23.09$, $k = 9$, $p < 0.05$). В населенных пунктах при кормежке пеструшек на тех же породах деревьев, что в лесу (на березах, осинах), предпочтения отдельных участков крон сохраняются (для берез $\chi^2 = 13.13$, $k = 9$, $p > 0.05$, для осин $\chi^2 = 15.52$, $k = 9$, $p > 0.05$). В целом в населенных пунктах распределение встреч мухоловки-пеструшки по участкам крон отличается, т.к. здесь много широколиственных пород.

Места поиска и сбора корма. В сосновом лесу присадами обычно служат сухие ветви под кронами и скелетные ветви. В лиственно-еловом лесу птицы чаще кормятся на лиственных породах деревьев, где также подстерегают добычу на сухих и скелетных ветвях, а также нередко охотятся в подлеске. В населенных пунктах птицы обычно

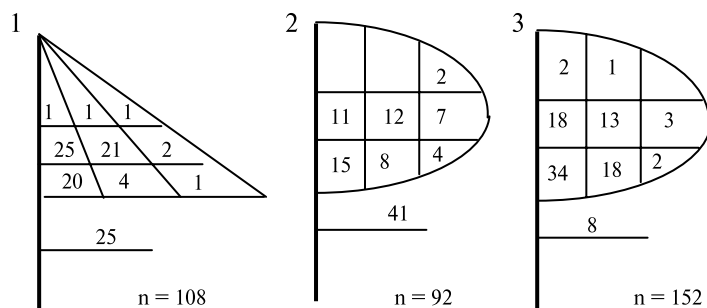


Рис. 29. Использование мухоловкой-пеструшкой участков крон на различных породах деревьев при кормежке: 1 — в сосновом лесу, 2 — на лиственных породах в лесу, 3 — на лиственных породах в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

подкарауливали добычу на живых скелетных ветвях в кроне (табл. 10). Возможность использовать в качестве присад нижние сухие ветви деревьев была ограничена, т.к. в населенных пунктах их обычно спиливают. Места, которые мухоловка-пеструшка использует в качестве присад при поиске корма, достоверно различаются в разных местообитаниях ($\chi^2 = 18.05-36.5$, $k = 5-7$, $p < 0.05$).

Субстраты, с которых пеструшка схватывает добычу, разнообразны. В сосновом лесу и в населенных пунктах это обычно листва или хвоя, стволы и скелетные ветви (в сумме 72% и 68%), в смешанном — листва или хвоя, стволы (73% всей добычи). Субстраты, с которых мухоловка-пеструшка схватывает кормовые объекты, одинаковы во всех биотопах ($\chi^2 = 4.09-12.87$, $k = 7-9$, $p > 0.05$).

Структура микростаций в местах кормежки мухоловки-пеструшки в естественных местообитаниях и в населенных пунктах существенно не различается, хотя они могут быть расположены на разной высоте и разных породах деревьев (рис. 30). Охота при помощи коротких разнонаправленных бросков наиболее эффективна внутри крон деревьев, где пространство равномерно заполнено ветвями, расстояние между ними достаточно большое, а число мелких веточек и листвы невелико. Обычно такие участки находятся внутри крон, где ветки расположены более упорядоченно, чем на периферии, и на большем расстоянии друг от друга.

Кормовое поведение

Основная стратегия кормового поведения мухоловки-пеструшки состоит в высматривании добычи с присады и схватывании ее путем

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 10. Использование кормовых субстратов мухоловкой-пеструшкой
А. Присады

Субстраты	Местообитания		
	Листо- еловый лес, %	Сосновый лес, %	Населенные пункты, %
Земля		2	5
Другие открытые горизонтальные поверхности (крыши, бревна, пни и пр.)			1 } 6
Подрост, подросток	19	1	3
Деревья:			
Тонкие ветви	2	3	7
Скелетные ветви	36	45	62
Сухие сучья	43	46	17
Другие горизонтальные субстраты (перекладины, жерди и пр.)			4
Стволы		2	1
Всего регистраций:	53	97	139

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Местообитания		
	Листо- еловый лес, %	Сосновый лес, %	Населенные пункты, %
Воздух	6	9	12
Земля	5	3	9
Другие открытые горизонтальные поверхности (крыши, бревна, пни и пр.)			0.8 } 9.8
Трава	5	9	5
Листва / хвоя	46	32	29
Тонкие ветви	3	3	5
Скелетные ветви	5	19	16
Сухие сучья	3	2	2
Стволы	27	21	21
Другие вертикальные поверхности			2 } 23
Всего регистраций	63	57	133

броска на поверхность субстрата, реже в воздух. Особенностью кормового поведения мухоловки-пеструшки является предварительное высматривание, в среднем около 5 с (рис. 31), и добывание корма при помощи бросков на различные субстраты.

Мухоловка-пеструшка использует четыре способа кормежки: 1) бросок в воздух (птица хватается летящее насекомое в маневренном полете), 2) маневр «взлет-клевок-посадка», 3) трепещущий полет

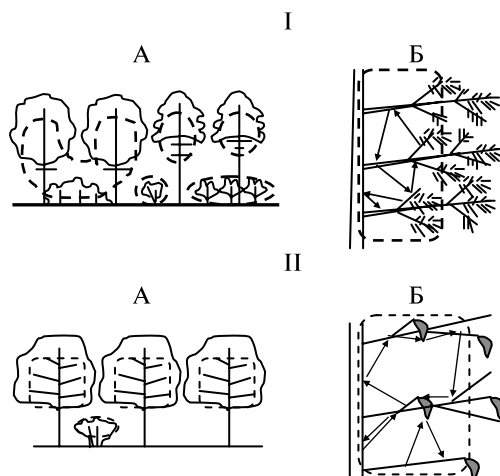


Рис. 30. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормежки (микростаций) (Б) мухоловки-пеструшки в естественных местообитаниях (I) и в населенных пунктах (II). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками – направления передвижений птицы.

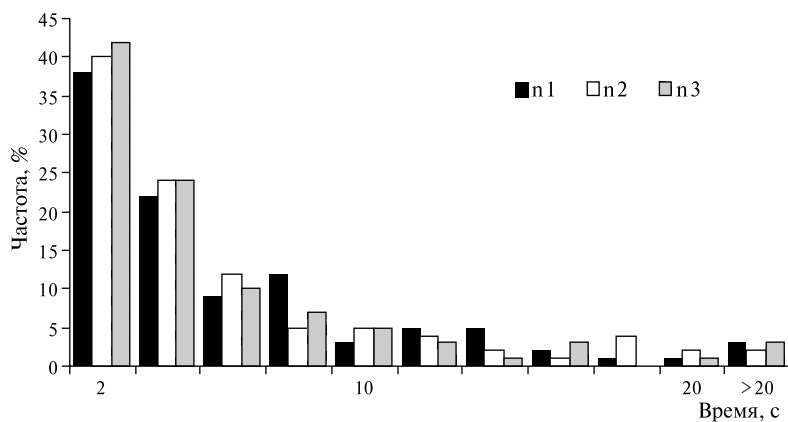


Рис. 31. Продолжительность высматривания добычи мухоловкой-пеструшкой: 1 – в сосновом лесу $n1 = 107$, $\bar{x} = 4.8 \pm 4.3$, $m = \pm 0.42$, 2 – в лиственно-еловом лесу $n2 = 83$, $\bar{x} = 4.9 \pm 4.8$, $m = \pm 0.53$, 3 – в населенных пунктах $n3 = 145$, $\bar{x} = 4.3 \pm 4.0$, $m = \pm 0.33$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, стандартное отклонение, m – ошибка средней.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

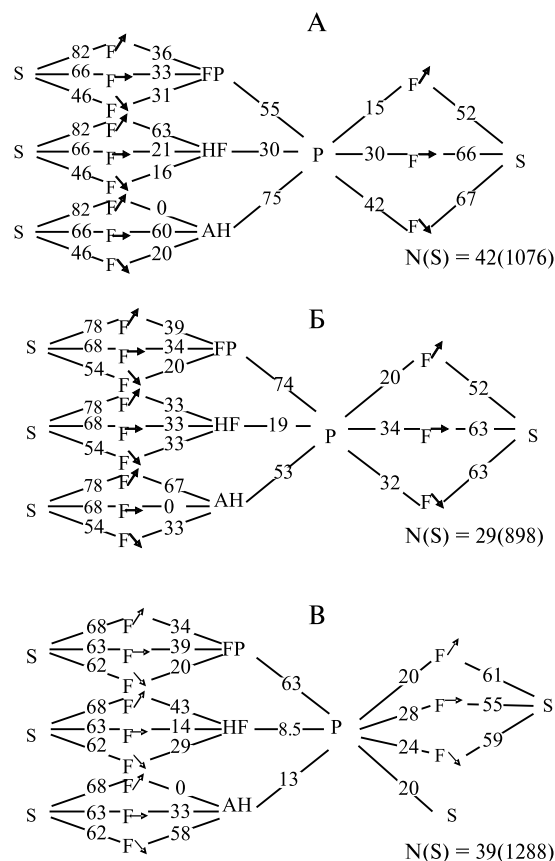


Рис. 32. Последовательность и частота кормовых маневров мухоловки-пеструшки: А – в сосновом лесу, Б – в лиственно-еловом лесу, В – в населенных пунктах. N(S) – число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P – клевок, S – высматривание добычи, F – полет, H – прыжок, FP – маневр “взлет-клевок-посадка”, AH – бросок в воздух, HF – трепещущий полет. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками – направления полетов.

над субстратом, 4) собирание (сидящая птица склевывает добычу с субстрата, на котором находится или дотягивается до соседних веток и листьев) (рис. 32). Характерные для серой мухоловки погони за насекомыми в воздухе у пеструшки не отмечены. С помощью бросков пеструшка добывает 84.1–98.3% корма, собирания с веток и ли-

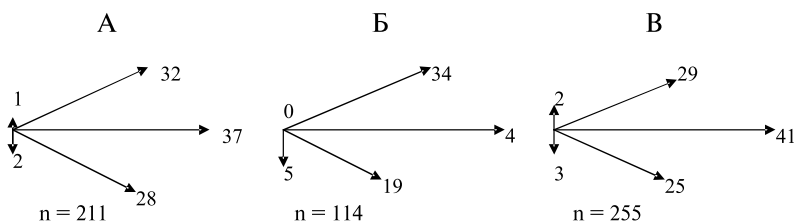


Рис. 33. Направления перемещений у мухоловки-пеструшки: А – в сосновом лесу, Б – в лиственно-еловом лесу, В – в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n) .

ствьев – 1.7–15.9%. Обычно птица недолго остается на одном месте и в поисках добычи активно перемещается внутри кроны дерева, осматривая поверхности веток, листьев, ствола (смена присады после броска в 78–92% случаев). Рацион пеструшки состоит в основном из малоподвижных насекомых (Сафронов, 1954; Семенов, Прядыко, 1954; Поливанова, 1957; Прокофьева, 1966 а), которых птица активно разыскивает. Интенсивность кормежки составляет 5.1–6.3 клевка/мин при 23.5–25.6 движ/мин. Значительную часть перемещений у мухоловки-пеструшки составляют полеты (83.6–94.7%) в разных направлениях (рис. 33). Мухоловка-пеструшка охотится в основном внутри крон деревьев, поэтому около половины бросков она совершает на расстояние до 1 м (53–55%). На долю бросков длиной 10 м и более приходится всего 3–4%.

При сравнении кормового поведения пеструшек из разных местообитаний было обнаружено, что во всех местообитаниях набор и последовательность выполнения кормовых маневров сходны. Соотношение различных бросков у птиц, обитающих в сосняке и в лиственно-еловом лесу одинаково. Частота кормовых маневров сходна у птиц из лесных местообитаний ($\chi^2 = 53.82$, $k = 55$, $p > 0.05$), но отличается у птиц из населенных пунктов ($\chi^2 = 81.41$ – 104.51 , $k = 58$ – 66 , $p < 0.05$).

На высматривание добычи везде птицы чаще всего тратили 2–4 с. Различия по этому показателю статистически недостоверны ($\chi^2 = 7.35$ – 9.03 , $k = 9$, $p > 0.05$). Различия в длине перемещений в разных местообитаниях достоверны ($\chi^2 = 24.36$ – 40.69 , $k = 13$, $p < 0.05$). В сосновом лесу, где кроны разрежены и хорошо просматриваются, длина перемещений в среднем была больше (1.7 м), чем в населенных пунктах (1.5 м), а в лиственно-еловом – короче (1.4 м).

Из-за высокой сомкнутости древостоя и густоты ветвей в лиственно-еловом лесу мухоловки-пеструшки не совершали бросков

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

дальше 5 м. Несмотря на обнаруженные различия, во всех местообитаниях больше половины перемещений птицы совершали на расстояние до 1 м. Различий в направлениях перемещений, интенсивности кормежки у птиц не выявлено.

Таким образом, кормовое поведение мухоловки — пеструшки в достаточной мере сходно в различных биотопах, в том числе антропогенных. По всем показателям, кроме частоты использования некоторых бросков и длины перемещений, статистически значимых различий не обнаружено. При этом значения отдельных показателей при сравнении кормового поведения птиц, обитающих в населенных пунктах и в естественных местообитаниях, варьируют не больше, чем при сравнении кормового поведения птиц из различных естественных местообитаний. Следовательно, в населенных пунктах мухоловки-пеструшки сохраняют видоспецифичное кормовое поведение, некоторые показатели которого могут варьировать, не выходя за пределы видовой нормы реакции.

4.2. Серая мухоловка

В литературе имеются многочисленные данные по различным аспектам биологии этого вида. В том числе достаточно подробно изучены вопросы питания, пространственного распределения и кормового поведения (Смогоржевский, Коткова, 1973; Гавлюк, 1976; Davies, 1977; Банникова, 1986; Березанцева, 1998; Преображенская, 1998 и др.). В специальных работах отражено использование ресурсов серой мухоловкой в антропогенных ландшафтах (Френкина, 1983; Иноземцев, Френкина, 1985; Марочкина и др., 2002).

Микробиотопическое распределение

Высота кормежки. В смешанном лесу птицы охотятся в основном под кронами на высоте до 3 м. В сосняке они кормятся на высоте 3–10 м, вдоль стволов с сухими сучьями, до нижних участков крон (рис. 34). В населенных пунктах серые мухоловки охотились не только среди деревьев (обычно на высоте 1–6 м). Нередко кроме ветвей птицы в качестве присад использовали различные антропогенные элементы среды (трубы, ограждения, углы строений, коньки крыш и др.), с которых удобно совершать броски в воздух. Различия в высоте кормежки статистически достоверны для всех местообитаний ($\chi^2 = 9.92-14.65$, $k = 4$, $p < 0.05$). Вертикальное распределение серых мухоловок может меняться в зависимости от структуры растительности на конкретных участках обитания, птицы не отдают заметного предпочтения ни одной высотной зоне (Преображенская, 1998).

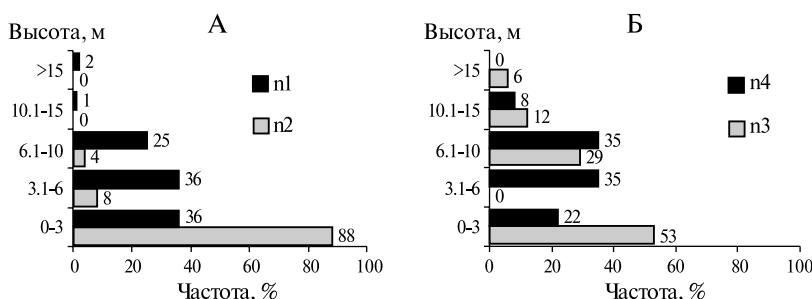


Рис.34. Вертикальное распределение серой мухоловки при кормодобычании : А – в населенных пунктах (1 – использование деревьев $n_1 = 87$, $x = 4.9 \pm 2.8$, $m = \pm 0.30$, 2 – использование антропогенных элементов, $n_2 = 51$, $x = 1.9 \pm 1.6$, $m = \pm 0.22$), Б – в естественных местообитаниях (3 – в сосновом лесу, $n_3 = 71$, $x = 6.0 \pm 3.1$, $m = \pm 0.37$, 4 – в лиственно-еловом лесу, $n_4 = 17$, $x = 5.1 \pm 5.4$, $m = \pm 1.31$). n – количество наблюдений, x – среднее значение признака, \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

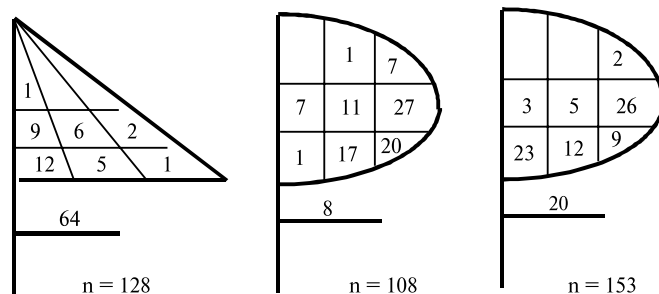


Рис. 35. Использование серой мухоловкой участков крон на различных породах деревьев при кормежке: 1 – в сосновом лесу, 2 – на лиственных породах в лесу, 3 – на лиственных породах в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

Участки крон. Серые мухоловки обычно охотятся под кронами и на их периферии (рис. 35). Предпочтения сохраняются на разных породах деревьев, но разница в строении крон деревьев накладывает отпечаток на использование их птицами. Обнаруженные различия достоверны на хвойных и лиственных породах в лесу, на мелколиственных и широколиственных породах в городе. Однако одни и те же породы (например, сосна, береза, осина) в разных местообитаниях используются одинаково.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Места поиска и сбора корма. В сосняке птицы высматривали добычу почти исключительно с сухих сучьев под кронами деревьев (табл. 11). В лиственно-еловом лесу присады были более разнообразны (ветви в кронах, подлесок, валежник). В разных типах леса их характер достоверно различается ($\chi^2 = 70.08$, $k = 7$, $p < 0.05$). В населенных пунктах при кормежке на деревьях серые мухоловки выбирали места, как в лиственно-еловом лесу. Однако в целом характер

Таблица 11. Микробиотопическое распределение серой мухоловки
А. Присады

Субстраты	Местообитания		
	Лиственно-еловый лес, %	Сосновый лес, %	Населенные пункты, %
Земля	2		2
Другие открытые горизонтальные поверхности (крыши, бревна, пни и пр.)	5		6
Валежник	6		
Подрост, подлесок			0.4
Деревья:			
Тонкие ветви	26	0.7	6
Скелетные ветви	27	13	23
Сухие сучья	34	86.3	29
Другие горизонтальные субстраты (перекладины, жерди и пр.)			34
Всего регистраций:	62	134	241

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Местообитания		
	Лиственно-еловый лес, %	Сосновый лес, %	Населенные пункты, %
Воздух	38	48	45
Земля	5	9	10
Другие открытые горизонтальные поверхности (крыши, бревна, пни и пр.)			2
Трава	2	7	15
Валежник	2		
Листва / хвоя	48	14	16
Тонкие ветви		1	
Скелетные ветви		2	1
Сухие сучья		4	2
Стволы	5	15	6
Другие вертикальные поверхности			2
Всего регистраций	58	116	172

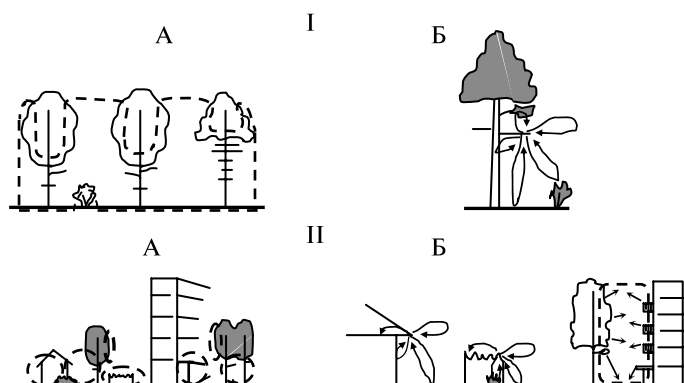


Рис. 36. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормежки (микростаций) (Б) серой мухоловки в лесу (I) и в населенных пунктах (II). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

присад существенно отличался, главным образом из-за использования птицами антропогенных элементов среды ($\chi^2 = 57.84$ и 124.15 , $k = 7$, $p < 0.05$). Мухоловки часто высматривают добычу с ограждений, проводов и небольших строений, когда селятся на слабо озелененных территориях.

Значительную часть корма в лиственно-еловых лесах птицы схватывают с листьев, поэтому использование кормовых субстратов в этом местообитании отличается от сосняков и населенных пунктов ($\chi^2 = 30.59$ и 34.13 , $k = 10$, $p < 0.05$), где большую часть корма мухоловки добывали в воздухе. В городе мухоловки иногда ловили насекомых со стен строений.

Структура микростаций. Серая мухоловка — «внекронник», типичное для неё подкарауливание добычи и броски за пролетающими мимо насекомыми эффективнее всего вне крон деревьев. Для серой мухоловки важна не структура внутреннего объема кроны, а наличие свободного пространства под кронами и между ними. Для того чтобы эффективно кормиться характерным способом, серой мухоловке необходим хороший обзор, свободный подлет к различным субстратам и возможность для маневренных полетов в воздухе (рис. 36). Выбор мест охоты зависит от освещенности (Прокофьева, 1966 б). По такому же принципу птицы выбирали места для кормежки в населенных пунктах, где кроме деревьев, серые мухоловки могут высматривать добычу, сидя на заборе, на проводах, приставленной к стене дома лестнице, на краю крыши и т.д. Из-за требований

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

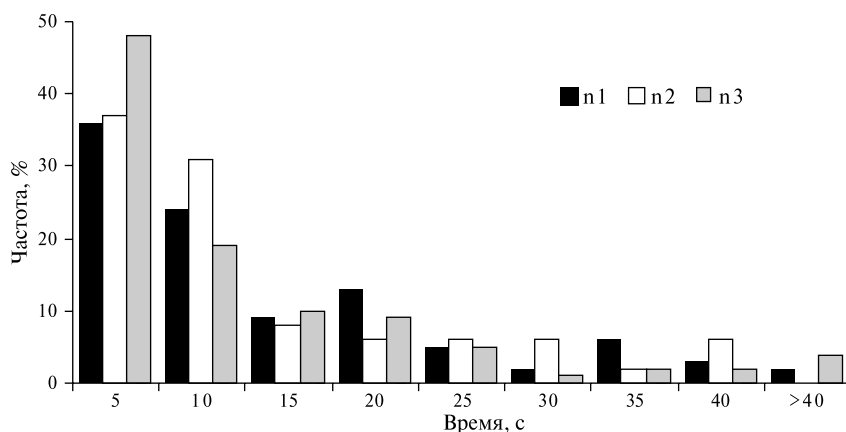


Рис. 37. Продолжительность высматривания добычи серой мухоловкой: 1 — в сосновом лесу $n_1 = 104$, $\bar{x} = 11.4 \pm 10.2$, $m = \pm 1.02$, 2 — в лиственно-еловом лесу $n_2 = 52$, $\bar{x} = 10.8 \pm 10.6$, $m = 1.47$, 3 — в населенных пунктах $n_3 = 135$, $\bar{x} = 9.04 \pm 8.9$, $m = \pm 0.78$. n — количество наблюдений, \bar{x} — среднее значение признака стандартное отклонение m — ошибка средней.

к структуре микростации и кормового поведения серые мухоловки предпочитают селиться в лесах с низкой сомкнутостью, около опушек, полей, вырубков, вдоль дорог, а в населенных пунктах — в старых разреженных парках и садах, среди отдельных групп деревьев в жилых кварталах, среди граничащих с открытыми биотопами деревьев и строений.

Кормовое поведение

Основной способ добывания корма у серых мухоловок — броски в воздух и преследование летающих насекомых после подкарауливания с присады. Особенностью кормового поведения серой мухоловки является продолжительное высматривание добычи, в среднем 9–12 с (рис. 37). В воздухе птицы ловят около половины своих жертв. Известно, что рацион серой мухоловки состоит в основном из хорошо летающих насекомых разных таксономических групп, в основном двукрылых Diptera и чешуекрылых Lepidoptera (Прокофьева, 1966 б; Смогоржевский, Коткова, 1973; Френкина, 1981).

Во всех местообитаниях этот вид использует пять основных способов кормежки: 1) бросок в воздух; 2) погоня за летающим насекомым; 3) маневр «взлет-клевок-посадка»; 4) зависание у субстрата; 5) собирание (рис. 38). Основным способом кормежки являются

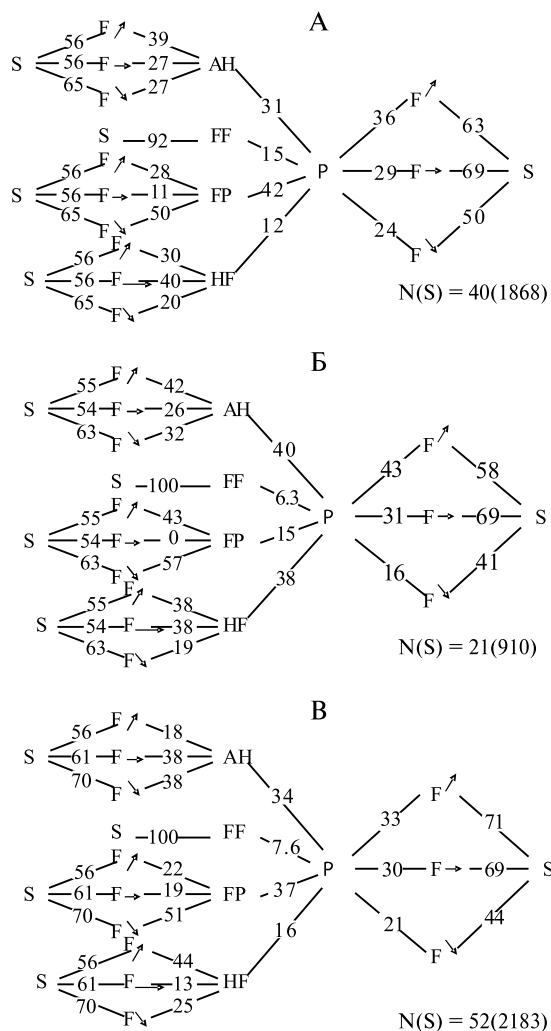


Рис. 38. Последовательность и частота кормовых маневров серой мухоловки *Muscicapa striata* в населенных пунктах. N(S) – число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P – клевок, S – высматривание добычи, F – полет, H – прыжок, AH – бросок в воздух, FF – погоня за насекомым, FP – маневр «взлет–клевок–посадка», HF – трепещущий полет. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками – направления полетов.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

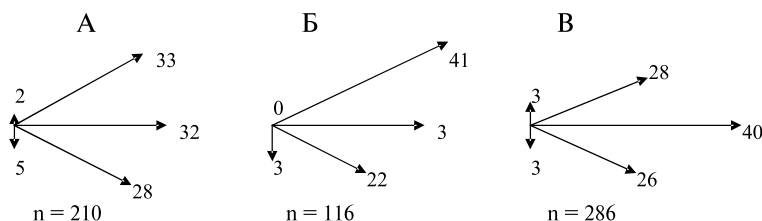


Рис. 39. Направления перемещений у серой мухоловки: А — в сосновом лесу, Б — в лиственно-еловом лесу, В — в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n).

броски, на долю которых приходится до 100% в естественных и 95% в антропогенных местообитаниях. Путем собирания серая мухоловка добывает только около 2 % корма в лесах и 4.8% в населенных пунктах. Обычно серая мухоловка пассивно подстерегает добычу и подолгу остается на одном месте. Интенсивность кормежки в среднем составляет 2.8–4.2 клевка/мин при 14.9–17.5 движ/мин.

При таком способе охоты серая мухоловка почти не совершает прыжков по веткам, и 90–98% перемещений составляют полеты. Направления полетов различны (рис. 39), значительная их часть совершается на расстояние более 1 м (65–87%) и даже более 10 м. После броска серые мухоловки часто возвращаются на то же дерево или в тот же участок кроны (в 76–91% случаев).

При сравнении кормового поведения серых мухоловок было выявлено, что во всех местообитаниях основным способом их кормежки было продолжительное подкарауливание добычи с присады и броски.

В лесах и населенных пунктах набор, последовательность выполнения кормовых маневров и соотношение бросков существенно не различались. Преобладают воздушные маневры — броски в воздух и преследование — в сумме на которые приходится 42–46%. Продолжительность высматривания добычи сходна во всех местообитаниях ($\chi^2 = 7.35-9.03$, $k = 8-10$, $p > 0.05$). Длина перемещений у птиц, обитающих в сосняках, достоверно отличается от длины перемещений у птиц в других местообитаниях ($\chi^2 = 47.02-57.02$, $k = 13$, $p < 0.05$). В сосновом лесу средняя длина полетов была больше (в среднем 3.6 м), чем в других биотопах (в среднем 2.2 м в смешанных лесах и 2.1 м в населенных пунктах), характерны броски на большие расстояния — от 10 м (в сумме 24%), что связано с разреженностью крон и древостоя в целом. Направления перемещений различаются только при сравнении птиц из населенных пунктов и лиственно-елового

леса ($\chi^2 = 10.08$, $k = 4$, $p < 0.05$) и сходны в других случаях ($\chi^2 = 4.14-5.93$, $k = 4$, $p > 0.05$). Интенсивность кормежки сходна во всех местообитаниях.

Полученные результаты показывают, что манера кормового поведения серых мухоловок сохраняется в разных условиях, несмотря на изменения по некоторым показателям, которые не выходят за пределы видовой нормы реакции. Ранее указывалось, что особенности питания серых мухоловок сходны в условиях ландшафтно-преобразовательного антропогенного воздействия и различных регионах европейского центра России (Иноземцев, Френкина, 1985). Это, очевидно, обусловлено сохранением специфики кормового поведения, благодаря которому казалось бы в разных местах птицы систематически поедают определенные группы насекомых — хорошо летающих двукрылых и чешуекрылых.

сходны в других случаях ($\chi^2 = 4.14-5.93$, $k = 4$, $p > 0.05$). Интенсивность кормежки сходна во всех местообитаниях.

Полученные результаты показывают, что манера кормового поведения серых мухоловок сохраняется в разных условиях, несмотря на изменения по некоторым показателям, которые не выходят за пределы видовой нормы реакции. Ранее указывалось, что особенности питания серых мухоловок сходны в условиях ландшафтно-преобразовательного антропогенного воздействия и различных регионах европейского центра России (Иноземцев, Френкина, 1985). Это, очевидно, обусловлено сохранением специфики кормового поведения, благодаря которому казалось бы в разных местах птицы систематически поедают определенные группы насекомых — хорошо летающих двукрылых и чешуекрылых.

4.3. Обыкновенная горихвостка

Обыкновенная горихвостка — типичный обитатель не только лесов, но и городских парков, деревень, приусадебных участков в дачных поселках и является удобной моделью для изучения адаптаций птиц к обитанию в антропогенной среде. Биология гнездования и питания горихвостки изучены достаточно хорошо (Птушенко, Иноземцев, 1968; Прокофьева, 1972; Мальчевский, Пукинский, 1983), есть сведения по кормовому поведению горихвосток (Шульпин, 1939; Sherry, Holmes, 1988; Преображенская, 1998).

Микробиотопическое распределение

Вертикальное распределение горихвостки определяется ее привязанностью к нижним частям крон и подкроновому пространству (рис. 40). В населенных пунктах птицы встречаются не только в пар-

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

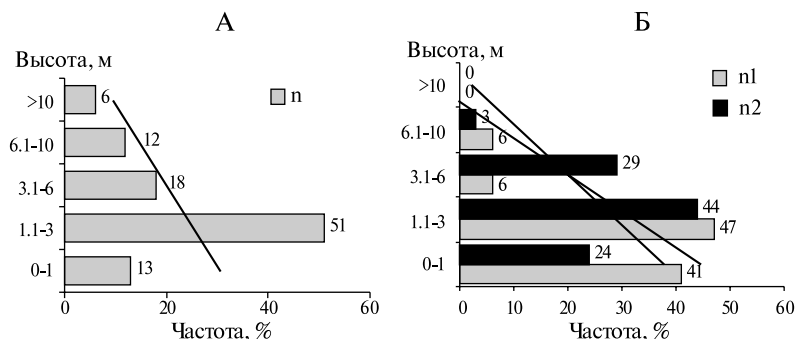


Рис. 40. Вертикальное распределение горихвостки: А – растительность в естественных местообитаниях $n = 154$, $\bar{x} = 3.9 \pm 3.3$, $m = \pm 0.27$, Б – населенные пункты: 1 – сооружения и прочее, $n1 = 79$, $\bar{x} = 1.8 \pm 1.7$, $m = \pm 0.20$, 2 – растительность, $n2 = 55$, $\bar{x} = 2.7 \pm 2.0$, $m = \pm 0.23$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

ках, где добывают пищу в нижнем и среднем ярусах, но и в жилых кварталах, где кормятся среди равномерно распределенных деревьев и невысоких построек, чаще всего на высоте 1–3 м. В населенных пунктах в средние и верхние части крон лиственных деревьев горихвостка почти не поднимается, поэтому средняя высота присад в сосняках оказалась несколько выше ($\bar{x} = 3.74$ м), чем для древесной растительности в населенных пунктах ($\bar{x} = 2.72$ м) (различия достоверны $\chi^2 = 12.26$, $k = 4$, $p < 0.05$).

Участки крон. В качестве присад горихвостки чаще всего выбирают ветви в нижних частях крон деревьев или сухие ветви до кроны (рис. 41). В населенных пунктах, где горихвостка кормится в основном на лиственных деревьях, заметны различия в использовании отдельных участков крон: привязанность к нижним частям сохраняется, средние и верхние – игнорируются.

Изменения в использовании птицами отдельных участков крон связаны с особенностями архитектоники деревьев. Для сосен характерно мутовчатое расположение ветвей в горизонтальной плоскости и охвоенность в основном наружных участков. Такая структура деревьев позволяет горихвостке совершать характерные длинные поисковые перелеты и с одной точки осматривать возможно большее пространство не только вниз, но и внутри крон. Для лиственных деревьев характерно очередное расположение направленных под углом ветвей. Практически весь объем крон заполнен олиственными ветвями и затенен. Для охоты удобными остаются только нижние

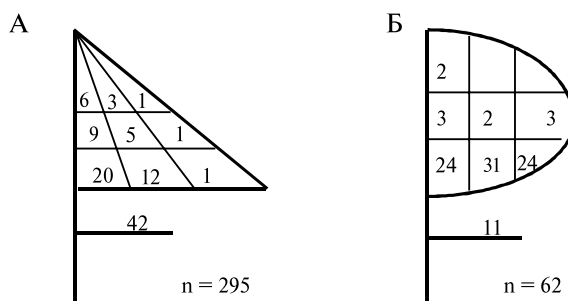


Рис. 41. Использование горихвосткой различных участков крон сосны (А) в естественных местообитаниях и лиственных пород деревьев (Б) в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

старые сучья и подкроновое пространство, в средние и верхние части крон птицы почти не поднимаются.

Места поиска и сбора корма. В лесу горихвостки обычно высматривают добычу с ветвей деревьев (табл. 12). Кормовые участки имеют среднюю полноту древостоя, а птицы при кормежке часто перелетают с дерева на дерево. Количество деревьев в населенных пунктах намного меньше, поэтому кроме них в качестве присад горихвостки часто используют невысокие постройки, ограждения и др., при этом возможность обзора с одной точки большой поверхности характерных кормовых субстратов сохраняется. Высота таких присад в среднем составляла 1.84 м. Различия в их использовании достоверны ($\chi^2 = 30.63$, $df = 6$, $p < 0.05$).

Значительную часть добычи в сосняках горихвостка берет с поверхности земли и мха, нередко субстратом кормовых объектов служит хвоя, скелетные и сухие ветви, стволы. Набор поверхностей, с которых горихвостки берут корм в населенных пунктах, более ограничен: земля (включая дорожки, тропинки и т.п.), трава, открытые стены строений. Практически недоступны для них затененные листьями ветви деревьев и сама листва (различия достоверны $\chi^2 = 31.88$, $df = 11$, $p < 0.05$).

Во всех типах биотопов птицы выбирают участки, характеризующиеся определенной **структурой микростаций**. Для того чтобы эффективно кормиться горихвостке нужны участки негустой растительности и удобные присады на незначительной высоте, с которых можно было бы осматривать большую площадь кормовой поверхности. Этим условиям соответствуют светлые и разреженные кроны сосен.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 12. Микробиотопическое распределение горихвостки при кормодобы-
вании**А. Присады**

Субстраты	Местообитания	
	естественные (сосняки), %	населенные пункты, %
Земля	4	5
Другие открытые поверхности (крыши, бревна, пни)	0.3	3
Подрост, подлесок	8	1
Деревья:		
Тонкие ветви	1	2
Скелетные ветви	29	14
Сухие сучья	56	13
Горизонтальные субстраты (перекладины, жерди, заборы, провода и пр.)		60
Стволы	2	0.6
Столбы		1.3
Всего регистраций:	357	175

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Местообитания	
	естественные (сосняки), %	населенные пункты, %
Воздух	11	5.5
Земля	41	60
Другие открытые поверхности (крыши, бревна, пни и пр.)		0.7
Трава	2	14
Подрост, подлесок	4	2
Деревья:		
Хвоя / листва	10	1
Тонкие ветви	0.3	
Скелетные ветви	7	2
Сухие сучья	5.7	0.7
Другие горизонтальные субстраты (перекладины, жерди и пр.)		3
Стволы	19	1
Другие вертикальные поверхности		10
Всего регистраций:	296	144

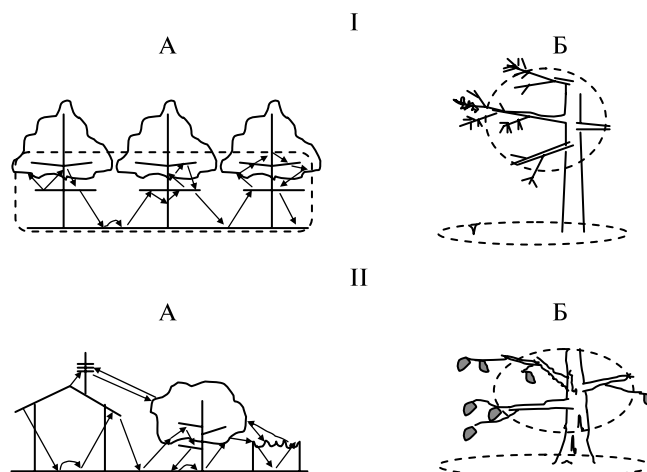


Рис. 42. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение зоны кормежки (микростаций) (Б) горихвостки в естественных местообитаниях (I) и в населенных пунктах (II). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

В населенных пунктах подходящими микростациями будут низкие разреженные кроны лиственных деревьев, а при их недостатке — расположенные между ними невысокие антропогенные сооружения (рис. 42).

Кормовое поведение

Одной из наиболее характерных черт кормового поведения горихвосток являются быстрые перелеты с одной нижней ветви дерева на другую, высматривание добычи и склевывание её после броска на субстрат, трепещущего полета или маневренного полета в воздухе (рис. 43). После броска на землю птицы иногда продолжали охотиться здесь, совершая серии прыжков по земле. В лесу горихвостки одинаково часто кормятся как в подкroновом пространстве и на земле, так и среди ветвей в нижних частях крон деревьев. Несмотря на внешние различия мест обитания в населенных пунктах манера кормового поведения этих птиц оставалась прежней. Горихвостки, высматривая добычу, перелетали невысоко над землей с одной присады на другую и ловили насекомых в нижних частях крон и под кронами деревьев, на постройках и на земле. Набор и последовательность выполнения птицами кормовых маневров сходны в естественных и антропогенных местообитаниях. Частота выполнения

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

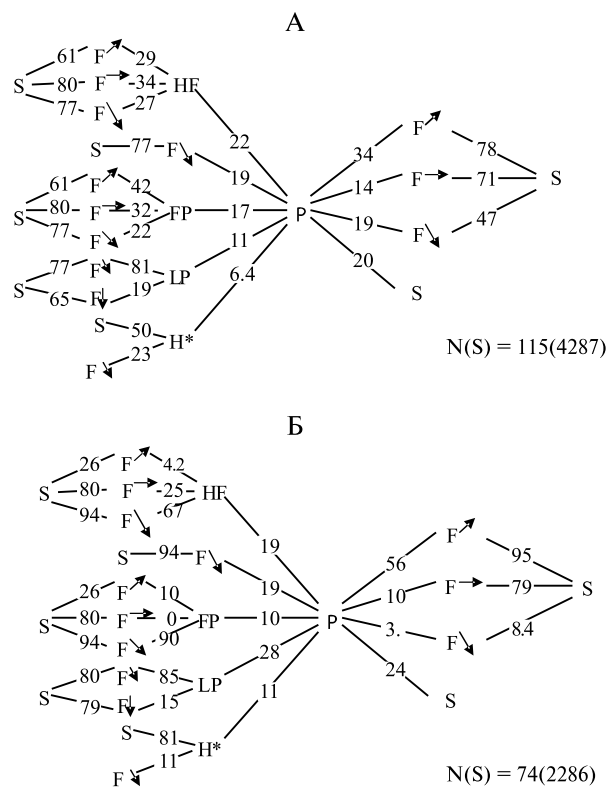


Рис. 43. Последовательность и частота кормовых маневров горихвостки: А – в естественных местообитаниях (сосновые леса), Б – в населенных пунктах. Обозначения: N(S) – число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P – клевок, S – высматривание добычи, F – полет, H* – прыжки по земле, HF – трепещущий полет, FP – маневр «взлет–клевок–посадка», LP – бросок на землю. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками – направления полетов.

отдельных последовательностей кормовых маневров различалась, изменилось соотношение бросков: в населенных пунктах птицы реже кормились в кронах деревьев и чаще совершали броски на землю. Продолжительность высматривания добычи в среднем составляла 6–7 с (рис. 44) и сходна в обоих местообитаниях ($\chi^2 = 14.95$, $k = 14$, $p > 0.05$). Интенсивность кормежки у горихвосток составляет

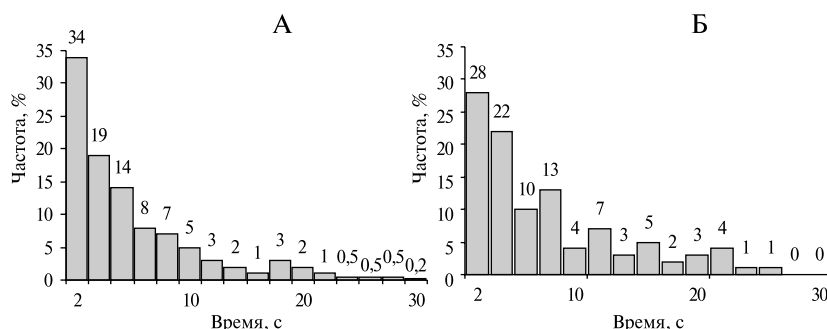


Рис. 44. Продолжительность высматривания добычи горихвосткой: А – в естественных местообитаниях, $n_1 = 442$, $\bar{x} = 5.9 \pm 5.7$, $m = \pm 0.27$, Б – в населенных пунктах, $n_2 = 172$, $\bar{x} = 6.6 \pm 5.8$, $m = 0.44$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, стандартное отклонение, m – ошибка средней.

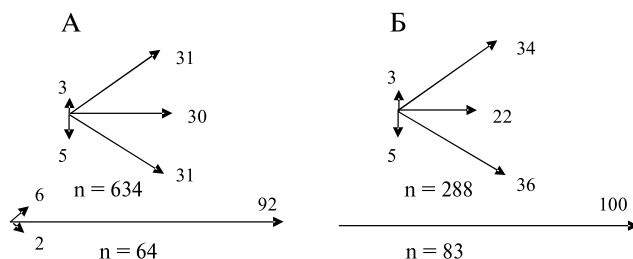


Рис. 45. Направления полетов (вверх) и прыжков (вниз) у горихвостки: А – в естественных местообитаниях, Б – в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n).

20.3–22.6 движений/мин, количество клевков в единицу времени – 4.6–5.0 клевков/мин.

Поскольку горихвостки охотятся, совершая различные броски, то основной способ их перемещений – полеты (77–87%) в разных направлениях (рис. 45). В сосновом лесу броски за добычей совершались равномерно в разных направлениях. В населенных пунктах, где преобладают лиственные породы деревьев, при кормежке в кронах разные броски совершались преимущественно в направлении «ниже», т.е. в наиболее разреженную и просматриваемую нижнюю часть кроны. В целом различия в использовании птицами полетов разных направлений незначительны и статистически недостоверны для разных местообитаний ($\chi^2 = 6.18$, $k = 4$, $p > 0.05$).

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

В лесу после броска горихвостки редко возвращаются обратно и постоянно меняют свое местоположение, перелетая с присады на присаду (93% случаев). В населенных пунктах горихвостки меняют присаду реже, чем в лесу (в 77% случаев). Вероятно, в населенных пунктах существует некоторая ограниченность в количестве мест, удобных для высматривания добычи, что ведет к более частому использованию одних и тех же точек и к увеличению возвратов на то же место после броска.

При охоте в нижних частях кроны большинство бросков за добычей горихвостки совершают на расстояние до 1–1.5 м. При бросках на землю, в воздух и при перелетах с одной присады на другую преобладают полеты большей длины. Длина перемещений в разных местообитаниях достоверно различалась ($\chi^2 = 72.98$, $k = 16$, $p < 0.05$), хотя их средняя дальность изменилась незначительно ($x = 2.63$ в лесу, $x = 2.85$ в населенных пунктах). В лесу дальность поисковых полетов в среднем составила 3.0 м, бросков за добычей – 2.45 м. В городе средняя дальность поисковых полетов увеличилась до 4.47 м, тогда как средняя длина бросков почти не изменилась $x = 2.19$ м.

В целом можно сказать, что кормовое поведение горихвосток не претерпело существенных изменений, за исключением длины перемещений. Манера поведения птиц не изменилась. Условия кормодобывания в населенных пунктах не требовали от птиц повышенных усилий для поимки добычи и вполне соответствовали требованиям, предъявляемым к естественным местообитаниям. Таким образом, несмотря на внешние различия местообитаний горихвосток в лесу и в населенных пунктах, птицы способны находить в антропогенном ландшафте такие сочетания элементов окружающей среды, которые позволяют птицам реализовать их кормовое поведение и сохранить свою экологическую нишу.

4.4. Зарянка

В районе исследований зарянка — один из самых многочисленных видов птиц. Она обитает в различных типах леса и играет важную роль в функционировании сообществ. Биология гнездования этого вида хорошо изучена (Птушенко, Иноземцев, 1968; Мальчевский, Пукинский, 1983). Вопрос о структуре экологической ниши и характере биоценотических связей обсуждался в специальных работах (Преображенская, 1998; Струкова, 2001; Птицы ..., 2008).

Микробиотопическое распределение

Высота кормежки. Добывание корма у зарянок связано с нижним ярусом леса. Обычно птицы охотятся среди ветвей подлеска

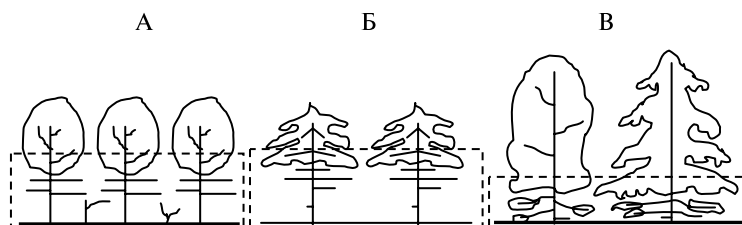


Рис. 46. Использование зарянок различных участков растительности в лесу: А — лиственный подрост, Б — еловый подрост, В — кроны лиственных и хвойных деревьев.

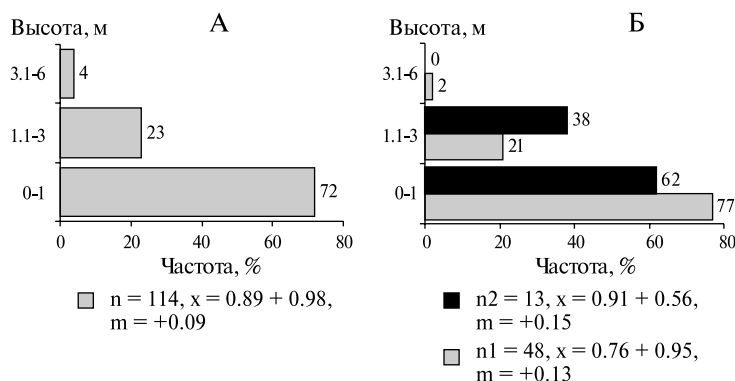


Рис. 47. Вертикальное распределение зарянки при кормодобычании: А — в лесу, Б — в населенных пунктах (1 — зеленые насаждения, 2 — антропогенные элементы). n — количество наблюдений, \bar{x} — среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m — ошибка средней.

и подроста (рис. 46). В населенных пунктах в качестве присад птицы нередко выбирали различные антропогенные элементы. Средняя высота кормежки среди растительности составляла 0.76 м, с использованием антропогенных элементов — 0.91 м. Высота, на которой кормились зарянки, сходна в разных местообитаниях: 72 % и 74 % встреч — до 1 м, выше 3 м птицы поднимались редко (4 % и 2 % встреч) (рис. 47). Достоверных различий в вертикальном распределении птиц в естественных и антропогенных местообитаниях не обнаружено ($\chi^2 = 0.88$, $k = 2$, $p > 0.05$).

Места поиска и сбора корма. Обычно птицы охотятся среди ветвей подлеска, подроста, валежника и на земле, иногда среди нижних

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 13. Микробиотопическое распределение зарянки при кормодобывании**А. Присады**

Субстраты	Местообитания	
	леса, %	населенные пункты, %
Земля	17	25
Другие открытые поверхности (крыши, бревна и пр.)	0.8	8
Валежник	3	5
Подрост, подлесок	48	21
Деревья:		
Тонкие ветви	2	5 } 20
Скелетные ветви	2	
Сухие сучья	22	
Другие горизонтальные субстраты (перекладины, жерди, провода и пр.)		11
Стволы	4	2
Вершины пней / кольев, столбов и пр.	2	19
Всего регистраций:	125	98

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Местообитания	
	леса, %	населенные пункты, %
Земля	66	75
Другие открытые поверхности (крыши, бревна и пр.)	1	8
Трава	4	
Подрост, подлесок	22	10
Деревья:		
Листва / хвоя	1	1 } 2
Тонкие ветви	} 2	
Скелетные ветви		
Сухие сучья	1	
Другие горизонтальные субстраты (перекладины, жерди и пр.)		1 } 2
Вершины пней / кольев, столбов и пр.		1
Стволы	5	4
Всего регистраций:	79	72

ветвей деревьев, как правило, сухих или скелетных у ствола, которые лишены листвы, не мешают птицам осматривать поверхность почвы (табл. 13). В лесу это в основном сухие ветви под кронами елей, реже сосен.

Как и в лесу, в населенных пунктах зарянки любят обследовать различные укрытые места: лиственный опад в тени деревьев и кустарников, основания стволов, пристенные сырые участки земли, молодую поросль деревьев. В городских парках наблюдали зарядок, которые кормятся среди ветвей, сложенных для вывоза после обрезки деревьев и уборки старых опавших ветвей. В селах и в частном секторе города птицы кормятся под низкими кронами плодовых деревьев и ягодными кустарниками.

Характер присад в естественных и антропогенных местообитаниях существенно различается ($\chi^2 = 66.76$, $k = 9$, $p < 0.05$). В населенных пунктах кустарник занимает небольшие участки, а земля тщательно очищается от опавших листьев, ветвей. Птицы компенсируют недостаток подходящих элементов растительности — ветвей, валежника — присадами антропогенного происхождения и часто используют бордюры, трубы, невысокие ограждения, колышки, невысокие столбы или даже черенок воткнутой в землю лопаты (в сумме 30% встреч). Недостаток необходимой растительности приводит к тому, что в населенных пунктах чаще (33%), чем в лесу (18%), зарядки разыскивают корм на земле и прочих открытых поверхностях. Разыскивая корм на земле, зарядки при высматривании добычи часто присаживаются на торчащие из земли сучки, пеньки, корни или камни, которые хотя бы на несколько сантиметров возвышаются над её уровнем.

Характер субстратов, с которых зарядки берут корм, существенно не меняется ($\chi^2 = 20.08$, $k = 14$, $p > 0.05$). Значительную часть корма птицы находят на земле, среди опавшей листвы, а в населенных пунктах также на других открытых субстратах — дорожках, тропах, поверхности крыш и пней (табл. 13). Меньше корма собирают среди подроста и подлеска. Деревья служат кормовым субстратом ещё реже.

Структура микростанции. Чтобы эффективно кормиться, зарядке нужны участки с высоким покрытием подростом и подлеском. Обычно на кормовых участках зарядок кроны деревьев начинаются в 0.2–0.5 м от земли, сохраняя над ее поверхностью небольшое свободное пространство. Нижние слабо олиственные или голые ветви отходят горизонтально от ствола, не затеняя почвы, тогда как верхние части крон имеют достаточно густую листву, которая препятствует развитию травяного покрова. Обычно подобную структуру образует подрост и молодые деревья (рис. 48). При их средней густоте травяной покров развивается слабо, а равномерное распределение ветвей позволяет птицам осматривать максимальную площадь поверхности почвы. В густом подлеске сплетения ветвей снижают видимость и мешают движениям птицы, а в редком — травяной покров

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

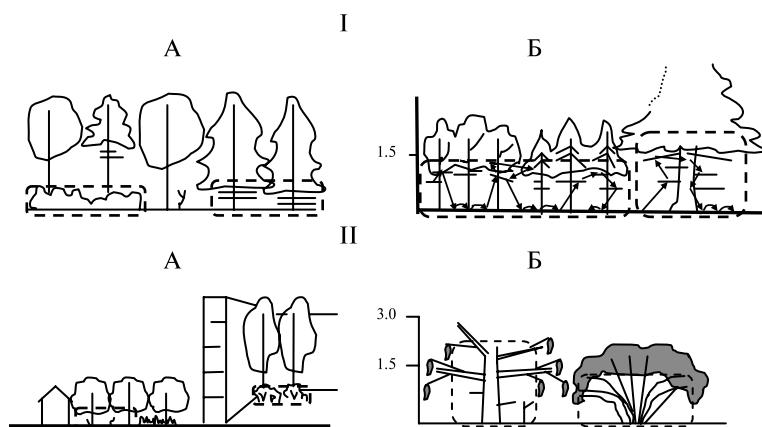


Рис. 48. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормежки (микростаций) (Б) зарянки в естественных местообитаниях (I) и в населенных пунктах (II). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — типичные направления передвижений птицы.

мешает кормежке на земле. Нередко зарянки кормятся под кронами высоких деревьев, у которых нижние ветви спускаются почти до земли, а почва вокруг ствола лишена растительности.

Заселяя населенные пункты, зарянки стараются занимать участки, в которых структура микроместообитаний отвечает тем же требованиям, что в лесу. Как правило, это затененные места с открытой поверхностью почвы или покрытые листовым опадом, с наличием большого количества присад на небольшой высоте (0–2 м). Таким образом, в микробиотопическом распределении зарянок, кроме характера присад, по которым передвигаются птицы, существенных изменений не обнаружено. Распределение зарянки по территории населенных пунктов совпадает с распределением микростаций. Необходимая для их кормежки структура растительности нечасто встречается в населенных пунктах (в основном в парках или садах частного сектора), а потому численность птиц невысока и их распространение ограничено этими участками.

Кормовое поведение

Характерная стратегия кормового поведения зарянки — схватывание пищевых объектов с помощью стремительных прыжков-бросков (Преображенская, 1998). Основной особенностью является предварительное высматривание добычи с присады и склевывание

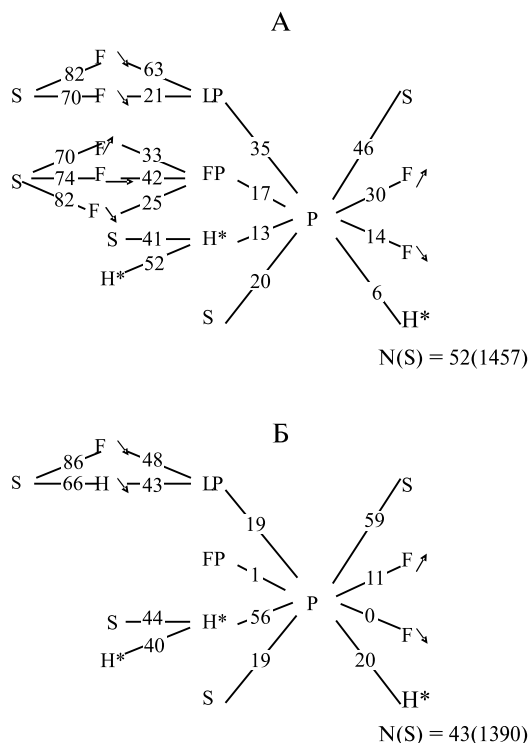


Рис. 49. Последовательность и частота кормовых маневров зарянки: А — в лесу, Б — в населенных пунктах. N(S) — число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P — клевок, S — высматривание добычи, F — полет, H — прыжок, LP — бросок на землю, FP — маневр «взлет–клевков–посадка», H* — серия прыжков по земле. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками — направления прыжков и полетов.

ее после резкого броска на землю или ветви (рис. 49). После броска на землю птица часто продолжает здесь кормиться, осматривая открытые участки почвы у стволов деревьев и кустарников. При поиске пищи на земле зарянка собирает пищу с поверхности и не разрывает субстрат, как это делают дрозды. Лишь изредка птицы могут переворачивать опавшие листья. Набор и последовательность кормовых маневров сходны у птиц из разных местообитаний. В лесу зарянки одинаково часто ловят добычу как на земле (в сумме 48%), так и среди ветвей. В населенных пунктах зарянки добывали корм на земле в три раза чаще (75%), чем на ветвях, что можно объяснить недостаточным развитием кустарникового яруса.

Достоверных различий в продолжительности высматривания добычи не обнаружено ($\chi^2 = 17.25$, $k = 11$, $p > 0.05$). В разных местообитаниях на высматривание добычи птицы обычно тратили от 1 до 6 с, в среднем около 3 с (рис. 50). Интенсивность кормежки составляла 4.3–5.7 клевков / мин при 26–34 движ. / мин.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

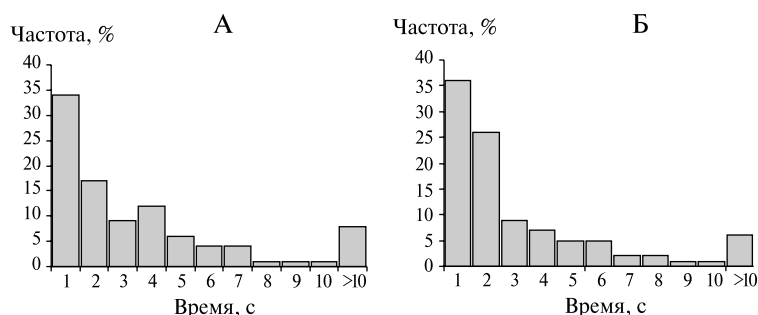


Рис. 50. Продолжительность высматривания добычи заряжкой: А – в естественных местообитаниях $n = 202$, $\bar{x} = 2.8 \pm 2.3$, $m = \pm 0.17$, Б – в населенных пунктах, $n = 249$, $\bar{x} = 2.6 \pm 2.1$, $m = \pm 0.14$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, m – станд. откл. m – ошибка средней.

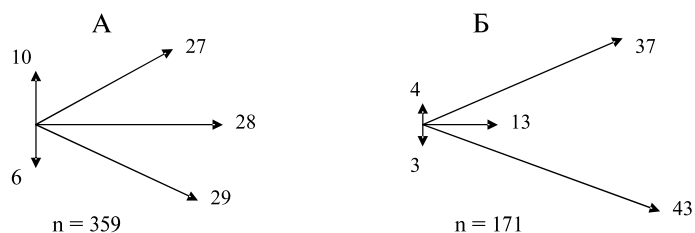


Рис. 51. Направления перемещений у заряжки: А – в лесу, Б – в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n).

В населенных пунктах преимущественное добывание корма на земле привело к увеличению числа перемещений в направлениях «ниже» и «выше», т.е. с веток на землю и обратно ($\chi^2 = 30.52$, $k = 4$, $p < 0.05$) (рис. 51). Прыжки по земле составили 18 % перемещений в лесу и 52% в населенных пунктах. Длина перемещений птиц в среднем стала примерно в два раза меньше (0.43 м), чем в лесу (0.80 м) ($\chi^2 = 80.17$, $k = 14$, $p < 0.05$), при этом длина полетов составляла в среднем 1.6 м и 1.4 м соответственно, прыжков – 10–15 см (рис. 52).

Таким образом, стратегия кормового поведения зарянок в населенных пунктах остается прежней – птицы стараются высматривать корм с присады и совершают стремительные броски или серии прыжков среди ветвей и по земле. Сходное изменение в соотношении приемов охоты, отмеченное нами при сравнении кормового поведения зарянок в лесу и в населенных пунктах, было обнаружено другими исследователями при сравнении кормового поведения за-

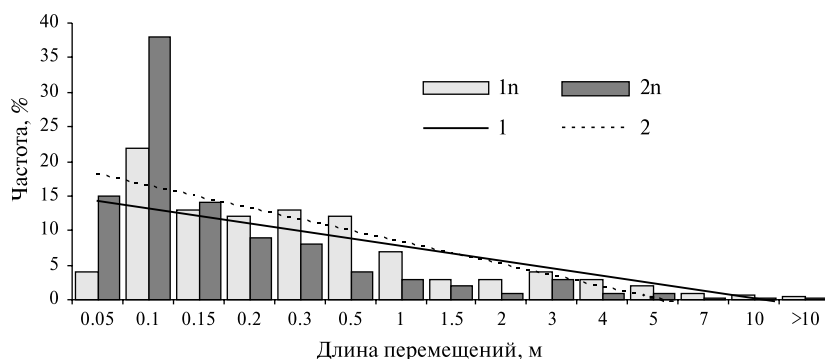


Рис. 52. Распределение частот перемещений разной длины у зарянки: 1 – в лесу, $n = 427$, $\bar{x} = 0.8 \pm 1.4$, $m = \pm 0.07$, 2 – в населенных пунктах $n = 351$, $\bar{x} = 0.4 \pm 1.0$, $m = 0.05$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака стандартное отклонение m – ошибка средней.

рянок весной и летом (Преображенская, 1998). Так, отмечено, что летом во время охоты зарянки передвигаются в основном по скелетным ветвям подроста, подлеска и нижним ветвям деревьев, реже – по земле. Половину корма добывают с земли – чаще путем прыжков с низких присад, реже – путем пастьбы. Весной, когда ещё нет травы и листьев на деревьях, соотношение приемов охоты зарянок иное. Птицы часто «пасутся» на земле, иногда перелетают с одного низкого куста или сухой ветки на другой и периодически спрыгивают на землю. То есть, обнаруженные в населенных пунктах изменения в кормовом поведении зарянок не являются новыми, а вполне обычны для птиц в разных условиях и в разные периоды жизни.

4.5. Пухляк

Для того чтобы выявить причину ограниченного освоения населенных пунктов пухляком, его микробиотопическое распределение и кормовое поведение было подробно изучено в различных естественных станциях и в разные периоды жизни: в сосновом лесу и в ольшаннике в конце мая – июне во время выкармливания птенцов, и в сосновом лесу в конце июня – июле, в послегнездовой период.

Микробиотопическое распределение

В *вертикальном распределении* различий между птицами из разных местообитаний и в разные периоды их жизни нет ($\chi^2 = 1.19-6.16$, $k = 4$, $p > 0.05$). Птицы кормятся на разной высоте, и равномерно ис-

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

пользуют все ярусы леса (рис. 53). Пухляков можно встретить в кронах деревьев, подросте и подлеске.

Выбор **участков крон** зависит от периода жизни: в гнездовой период пухляки осматривали все части крон и подлесок, после гнездования используемый объем крон сужается — птицы обычно кормятся во внутренних частях крон и у стволов (рис. 54, 55). Обнаруженные изменения достоверны $\chi^2 = 27.81$, $k = 10$, $p < 0.05$). Различий в использовании пухляками частей крон сосен и ольхи в мае — середине июня не выявлено ($\chi^2 = 14.31$, $k = 10$, $p > 0.05$). С июля отдельные особи и небольшие стайки пухляков встречались также в населенных пунктах. Здесь пухляки, как и в лесу в это время, предпочитали кормиться во внутренних частях крон и на стволах деревьев. Достоверных различий в использовании участков крон в лесу и в населенных пунктах в это время нет ($\chi^2 = 4.05$, $k = 10$, $p > 0.05$).

Места поиска и сбора корма. При поиске корма для птенцов в ольшанике пухляки обычно передвигались по тонким ветвям деревьев и подроста, реже — по скелетным (табл. 14). В сосняке в это время птицы предпочитали передвигаться по сухим сучьям и живым скелетным ветвям, а также по хвое. Предпочтение пухляками разных субстратов на соснах и ольхе статистически достоверно ($\chi^2 =$

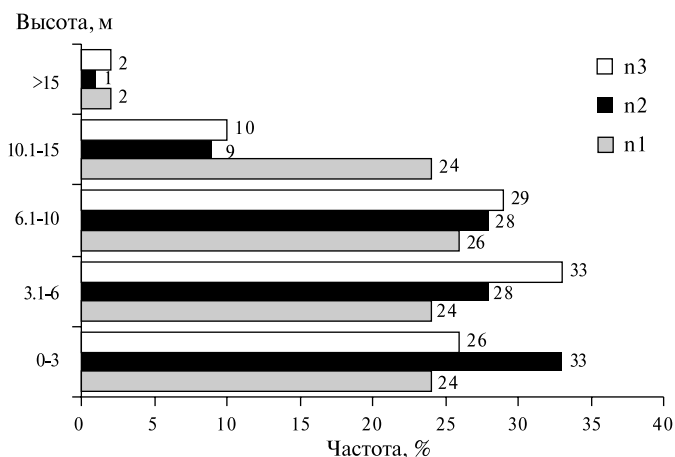


Рис. 53. Вертикальное распределение пухляка при добывании корма: 1 — в гнездовой период в сосновом лесу $n1 = 42$, $\bar{x} = 7.0 \pm 4.4$, $m = \pm 0.68$, 2 — в гнездовой период в ольшанике $n2 = 106$, $\bar{x} = 5.7 \pm 3.9$, $m = \pm 0.38$, 3 — в негнездовой период в сосняке $n3 = 42$, $\bar{x} = 6.1 \pm 3.5$, $m = \pm 0.53$. n — количество наблюдений, \bar{x} — среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m — ошибка средней.

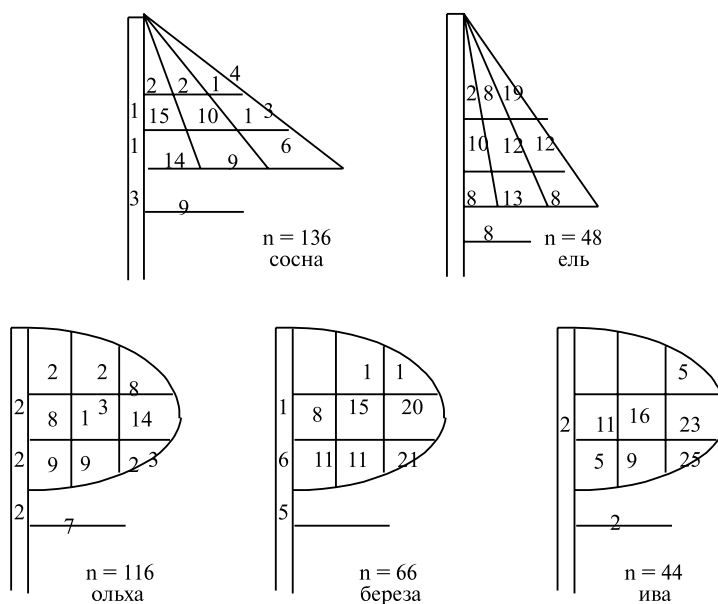


Рис. 54. Использование пухляком участков крон различных пород деревьев при добычании корма в лесах во время выкармливания птенцов (май-середина июня). Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

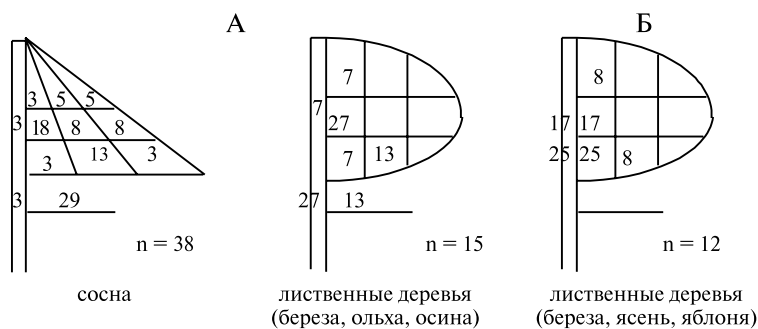


Рис. 55. Использование пухляком участков крон различных пород деревьев при добычании корма в конце июня – июле после периода гнездования: А – в лесу, Б – в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 14. Использование кормовых субстратов пухляком**А. Местонахождение птицы**

Субстраты	Передвижение при поиске корма			Присада в момент клевка		
	Ольшаник май-середина июня, %	Сосновый лес май-середина июня, %	Сосновый лес конец июня – июль, %	Ольшаник май-середина июня, %	Сосновый лес май-середина июня, %	Сосновый лес конец июня – июль, %
Валежник		2			2	
Подрост, подлесок:						
Листва / хвоя	2			15		2
Ветви	29		11	18		16
Деревья:						
Соцветия, шишки				0.5	2	5
Листва / хвоя	2	22	2	24	35	5
Тонкие ветви	31	18	10	35	15	13
Скелетные ветви	18	21	14	3	9	2
Сухие сучья	14	34	49	3	20	34
Стволы	4	3	14	2	16	23
Всего регистраций:	218	143	68	200	98	58

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Ольшаник май-середина июня, %	Сосновый лес май-середина июня, %	Сосновый лес конец июня – июль, %
Воздух		2	
Земля	2		
Соцветия, шишки	0.9	5	7
Листва / хвоя	69	39	14
Тонкие ветви	17	10	5
Скелетные ветви	0.9	4	
Сухие сучья	5	10	44
Стволы	4	30	21
Лишайники на ветвях	0.9		9
Всего регистраций:	108	98	77

104.49, $k = 7$, $p < 0.05$). С середины лета при поиске корма на соснах пухляки избегали передвигаться по хвое и большую часть времени проводили на сухих и скелетных ветвях, на стволе, спускались в подлесок. Изменение предпочитаемых субстратов у пухляка в сосновом лесу с мая по июль достоверно ($\chi^2 = 43.99$, $k = 6$, $p < 0.05$).

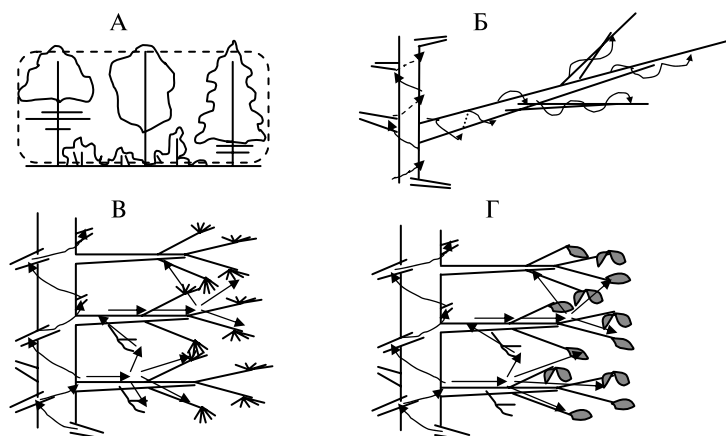


Рис. 56. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормежки (микростаций) пухляка в сосновом лесу с конца июня (Б) и в сосновом лесу (В) и в ольшанике (Г) в мае — середине июня. Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

Таким образом, выбор мест поиска и сбора корма зависит от породы дерева, трофической ситуации и меняется в течение сезона в связи со сменой предпочитаемых участков кроны, что отмечалось и другими исследователями (Naftorn, 1956; Rolando, 1983). Набор микростаций, используемых пухляком, очень разнообразен: ему свойственна смена мест кормежки в соответствии с породами деревьев и в течение сезона в разные периоды жизни (рис. 56). Благодаря таким особенностям пространственного распределения пухляк может селиться в лесах различного типа, отдавая предпочтение участкам с преобладанием хвойных пород.

Кормовое поведение

Характерная особенность поведения пухляка — разыскивание пищи по всему дереву снизу до верху и от ствола до кончиков веток. Результаты наблюдений за пухляками показали, что птицы, выкармливающие птенцов, и птицы после периода гнездования кормятся по-разному. Для птиц при выводке характерен поверхностный осмотр кроны, они чаще перемещаются с ветки на ветку в разных направлениях и нередко ищут корм на периферии крон, подвешиваясь к листьям или хвое (63–65% случаев). Одиночные пухляки

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

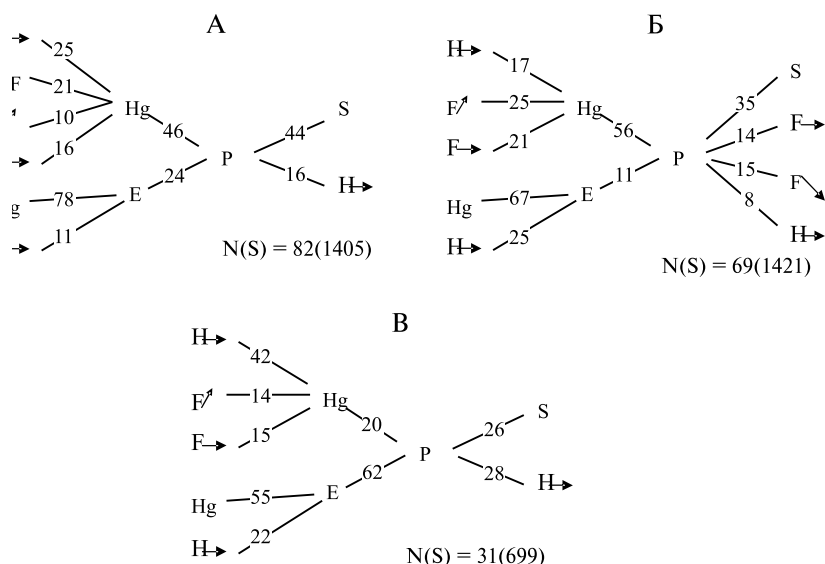


Рис. 57. Последовательность и частота кормовых маневров пухляка: А — в гнездовой период в сосновом лесу, Б — в гнездовой период ольшанике, В — в негнездовой период в сосняке. $N(S)$ — число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P — клевок, S — высматривание добычи, F — полет, H — прыжок, HF — трепещущий полет, Hg — подвешивание, E — извлечение. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками — направления прыжков и полетов.

в негнездовой период осматривают ветви более тщательно, часто передвигаются по ним небольшими прыжками сверху или по спирали. Особое внимание уделяют сухим ветвям, стволам, на хвое и листьях кормятся редко. Кроме того, если птицы при выводке в мае-июне добывают всего 11–24% скрытых пищевых объектов (извлекают их из щелей, трещин и других укрытий), то пухляки без выводка с конца июня — 62% (рис. 57). Сравнение матриц переходных вероятностей кормовых маневров показало их высокую корреляцию для пухляков из сосняка и ольшаника в гнездовой период ($r_s = 0.75$), и в меньшей степени — при сравнении матриц для гнездового и послегнездового периодов ($r_s = 0.66$ – 0.72).

Пухляки почти не тратят время на высматривание добычи, ищут её по ходу движения или приостанавливаются на 1–2 с (рис. 58). Существенных изменений в продолжительности высматривания добычи не отмечено ($\chi^2 = 5.51$ – 7.34 , $k = 6$, $p > 0.05$). Интенсивность

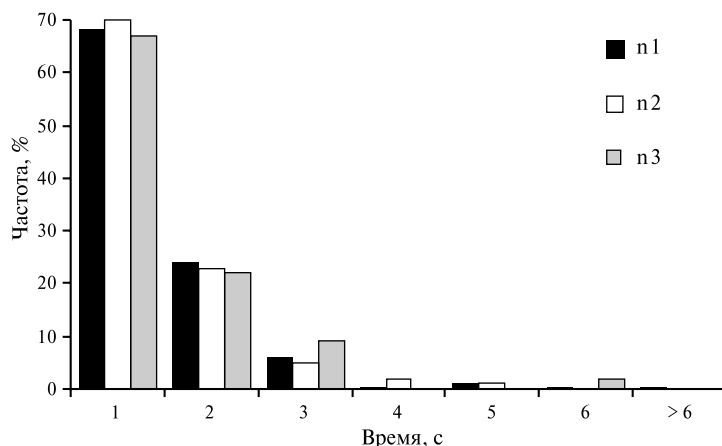


Рис. 58. Продолжительность высматривания добычи пухляком: 1 – в сосновом лесу в мае – середине июня $n_1 = 240$, $\bar{x} = 1.5 \pm 0.9$, $m = \pm 0.06$, 2 – в ольшанике в мае – середине июня $n_2 = 363$, $\bar{x} = 1.4 \pm 0.7$, $m = \pm 0.04$, 3 – в сосновом лесу в конце июня-июле, $n = 217$, $\bar{x} = 1.5 \pm 0.9$, $m = 0.06$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

кормежки высокая и составляла в гнездовой период в сосняке 6.3 клевка/мин, в ольшанике 7.5 клевков/мин, в сосняке после гнездования 9.1 клевков/мин.

Длина перемещений пухляков в разных местообитаниях и в разные периоды жизни достоверно различалась ($\chi^2 = 30.23-76.45$, $k = 12-13$, $p < 0.05$). В ольшанике она была максимальна (в среднем более полуметра) (рис. 59). Здесь преобладали полеты (67 % всех перемещений), тогда как в сосняке птицы всегда предпочитали перемещаться прыжками. Различий в направлении перемещений не обнаружено ($\chi^2 = 4.01$, $k = 4$, $p > 0.05$) (рис. 60).

При освоении пухляком новых мест обитания, таких как населенные пункты, одним из лимитирующих факторов могут являться не только особенности постройки гнезда, но и требования к местообитанию, связанные с добыванием корма. По нашим наблюдениям, для пухляка характерно два способа добывания корма, которые он применяет в зависимости от кормности местообитаний, погодных условий, присутствия других видов, периода жизни. Первый – винтообразное передвижение вокруг ветвей, в основном скелетных, и тщательный их осмотр, второй – поверхностный осмотр всех частей кроны при быстром перемещении с ветки на ветку. Известно

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

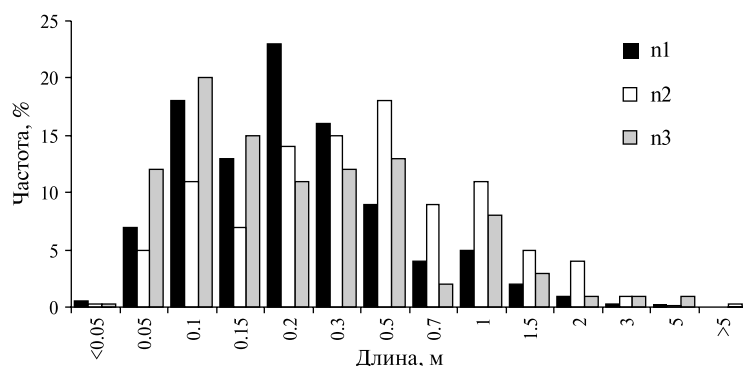


Рис. 59. Длина перемещений у пухляка: 1 – в сосновом лесу в гнездовой период $n1 = 368$, $\bar{x} = 0.3 \pm 0.4$, $m = \pm 0.02$, 2 – в ольшанике в гнездовое период $n2 = 607$, $\bar{x} = 0.6 \pm 0.6$, $m = \pm 0.02$, 3 – в сосновом лесу в послегнездовой период $n3 = 300$, $\bar{x} = 0.4 \pm 0.7$, $m = \pm 0.04$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

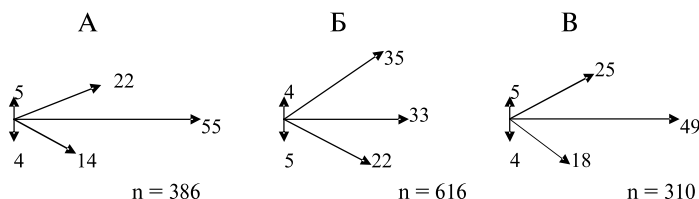


Рис. 60. Направления перемещений у пухляка: А – в период гнездования в сосновом лесу, Б – в период гнездования в ольшанике, В – в негнездовой период в сосновом лесу. В % от общего количества наблюдений (n).

также, что пухляк может использовать две стратегии обследования деревьев: 1) долго кормиться на одном, а потом перелетать на другое, не соседнее, а через несколько деревьев место или 2) часто перелетать с дерева на дерево (Правосудов, 1983). Кормежка при винтообразном передвижении более оправдана на хвойных деревьях, ветви которых, с шероховатой и множеством трещин корой, птицы могут тщательно осматривать, и менее целесообразна на гладких ветвях лиственных пород деревьев. Действительно, учеты и наблюдения за гнездящимися птицами показывают предпочтение пухляками хвойных местообитаний и добывание корма в основном на хвойных породах (Foster, Godfrey, 1950; Иноземцев, 1962 б; Бардин, 1983; Карелин, 1984; Шемякина, Зацаринный, 2003 и др). Размеры охотничьих

участков пухляка колеблются в зависимости от характера биотопа: территории пухляков, гнездящихся в хвойных лесах, в два раза меньше, чем в мелколиственном (Иноземцев, 1962 б). Предполагают, что исторически гаички связаны с хвойными местообитаниями, которые и сформировали основные черты их экологического облика (Карелин, 1985). С другой стороны, известно, что пухляк может заселять различные лесные местообитания. Есть мнение, что к существованию в субоптимальных станциях, которыми являются, например лиственные леса, пухляк переходит, когда сталкивается с высокой плотностью и конкуренцией близкородственных видов (Карелин, 1984).

Как правило, винтообразное передвижение по ветвям пухляки применяли в негнездовой период и чаще на хвойных породах деревьев. По нашим наблюдениям винтообразное передвижение пухляки ни разу не использовали при поиске корма для птенцов. Действительно, при таком способе кормежки птицы тратили бы слишком много времени на поиск необходимого для птенцов количества пищи. Быстрый поверхностный поиск в разных частях кроны пухляки применяли чаще, причем как в гнездовой, так и в негнездовой период, и на разных породах деревьев. Известно, что птенцам пухляки часто приносят мелкую добычу и компенсируют её небольшие размеры большим количеством объектов, приносимых за один раз (Бардин, 1976). Вероятно, винтообразное движение более видоспецифично, но второй способ позволяет пухляку находить достаточное количество корма в более сложных трофических ситуациях (при выкармливании птенцов, в субоптимальных станциях и др.). Есть данные, что пухляк в зависимости от видов птиц, с которыми кормится, выбирает себе места кормежки, почти не перекрывающиеся с местами кормления этих видов (Cederholm, Ekman, 1976; Ekman and al., 1981; Правосудов, 1983; Alatalo, Carlsson, 1987).

Таким образом, гнездование пухляка в населенных пунктах может быть ограничено следующими факторами. Во-первых, лиственные насаждения населенных пунктов не являются для пухляков оптимальными станциями, и здесь им понадобится охотничий участок слишком большого размера. В черте города участков древесной растительности большой площади не так много, и кроме пухляка здесь наверняка будут обитать другие виды синиц — большая и лазоревка, для которых эти станции оптимальны и численность которых в населенных пунктах очень высока. Это соседство также может оказать отрицательное влияние на успешность гнездования пухляка, поскольку он будет кормиться вторым способом (быстрый поверхностный поиск корма по всей кроне) и спектр используемых субст-

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

ратов у синиц будет сильно перекрываться. Занимая последнюю ступень в межвидовой иерархии синиц (Бардин, 1970), пухляк вынужден будет осуществлять поверхностный поиск корма на огромной территории, избегая встреч с другими видами, что, скорее всего, сведёт успешность его гнездования (выкармливания птенцов) практически к нулю.

Пухляки могут появляться в населенных пунктах позже или раньше периода гнездования, с июля по март — апрель. Как правило, это стайки из пухляков, не имеющих территории, они нередко наблюдаются в местах, где пухляки на гнездовье не характерны (Бардин, 1970). перекрывающиеся с местами кормления этих видов (Cederholm, Ekman, 1976; Ekman and al., 1981; Правосудов, 1983; Alatalo, Carlsson, 1987).

Таким образом, гнездование пухляка в населенных пунктах может быть ограничено следующими факторами. Во-первых, лиственные насаждения населенных пунктов не являются для пухляков оптимальными станциями, и здесь им понадобится охотничий участок слишком большого размера. В черте города участков древесной растительности большой площади не так много, и кроме пухляка здесь наверняка будут обитать другие виды синиц — большая и лазоревка, для которых эти станции оптимальны и численность которых в населенных пунктах очень высока. Это соседство также может оказать отрицательное влияние на успешность гнездования пухляка, поскольку он будет кормиться вторым способом (быстрый поверхностный поиск корма по всей кроне) и спектр используемых субстратов у синиц будет сильно перекрываться. Занимая последнюю ступень в межвидовой иерархии синиц (Бардин, 1970), пухляк вынужден будет осуществлять поверхностный поиск корма на огромной территории, избегая встреч с другими видами, что, скорее всего, сведёт успешность его гнездования (выкармливания птенцов) практически к нулю.

Пухляки могут появляться в населенных пунктах позже или раньше периода гнездования, с июля по март — апрель. Как правило, это стайки из пухляков, не имеющих территории, они нередко наблюдаются в местах, где пухляки на гнездовье не характерны (Бардин, 1970).

4.6. Хохлатая синица

Хохлатая синица не проникает в городскую черту дальше сосновых лесопарков. Для того чтобы выявить причину ограниченного освоения населенных пунктов этим видом, микробиотопическое распределение и кормовое поведение хохлатых синиц изучалось в различных станциях — в сосняках, ельниках и в сосновых лесопарках.

Микробиотопическое распределение

Вертикальное распределение. Во всех местообитаниях хохлатые синицы кормились в кронах деревьев на высоте 6–15 м (рис. 61). В лесу иногда птицы спускались ниже и кормились на высоте 3–6 м, в подлеске из можжевельника, в еловом подросте, на валежнике. В лесопарке подроста и подлеска практически не было, поэтому птицы кормились исключительно в кронах сосен и в нижние ярусы не спускались. Вертикальное распределение хохлатых синиц в сосняке и в ельнике сходно ($\chi^2 = 1.43$, $k = 4$, $p > 0.05$), а в лесопарке отличается от распределения по высоте в лесах ($\chi^2 = 15.46$ и 22.03 , $k = 4$, $p < 0.05$).

Участки крон. Во всех местообитаниях хохлатые синицы предпочитали кормиться в верхних и средних наружных участках крон деревьев, где количество охвоенных веток максимально ($\chi^2 = 10.43$ – 10.80 , $k = 7$ – 10 , $p > 0.05$) (рис. 62). Несмотря на то, что питание хохлатых синиц связано с сосной и елью, несколько раз была отмечена кормежка этих птиц на лиственных деревьях (осине, ольхе, рябине и черемухе).

Места поиска и сбора корма. Обычно хохлатые синицы держатся в кронах деревьев, обыскивая концевые веточки и пучки хвои (Haftorn, 1953; Gibb, 1960; Rolando, 1983; Боголюбов, 1986; Hartley, 1987). При поиске корма на соснах в лесу и лесопарке хохлатые синицы передвигались как по тонким охвоенным ветвям, так и по скелетным. На елях птицы передвигались в основном по тонким охвоен-

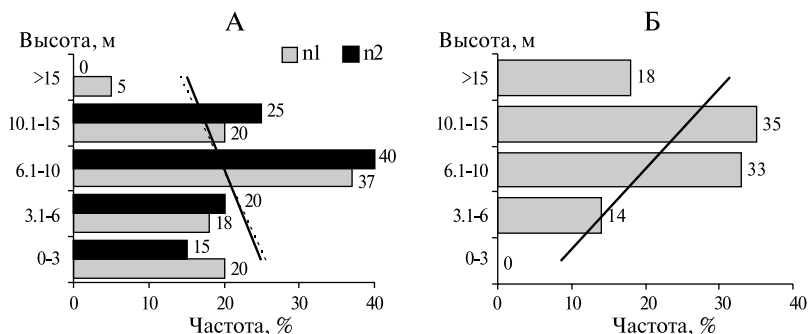


Рис. 61. Вертикальное распределение хохлатой синицы при добывании корма А – в лесу: 1 – на соснах $n_1 = 60$, $\bar{x} = 7.8 \pm 4.4$, $m = \pm 0.57$, 2 – на елях $n_2 = 20$, $\bar{x} = 8.1 \pm 3.7$, $m = \pm 0.83$, Б – в лесопарке $n = 72$, $\bar{x} = 10.8 \pm 4.9$, $m = \pm 0.39$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, m – стандартное отклонение, m – ошибка средней.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

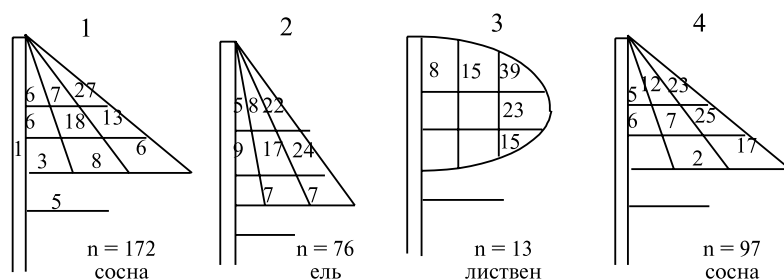


Рис. 62. Использование хохлатой синицей участков крон различных пород деревьев при добывании корма: 1–3 – в лесу, 4 – в лесопарке. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

ным ветвям (различия достоверны $\chi^2 = 45.78-51.42$, $k = 7$, $p < 0.05$). Сухие сучья, с трещиноватой корой, часто пораженные вредителями, птицы осматривали со сходной частотой во всех местообитаниях (табл. 15). Синицы любят осматривать сухие веточки, покрытые лишайником. В использовании синицами крон деревьев в лесах и в лесопарке принципиальных различий нет, однако в лесопарке птицы ни разу не были отмечены кормящимися в подлеске, среди валежника и на земле, поэтому места поиска корма достоверно отличаются ($\chi^2 = 20.19$, $k = 8$, $p < 0.05$).

Пищу синицы находили в основном среди хвои и тонких ветвей. В ельнике кормовая активность синиц была сосредоточена на тонких охвоенных ветках деревьев. В сосняке использовалось максимальное разнообразие субстратов. В лесах также характерна кормежка синиц вне крон – в подлеске и на земле. Ранее отмечалось, что использование подлеска и земли как субстратов сбора корма у хохлатых синиц незначительно летом (1–10%) и несколько увеличивается к зиме (до 25%) (Иноземцев, 1960 б). Места сбора корма в лесопарке были менее разнообразны, чем в лесах, и были приурочены только к кронам. Различия в частоте использования мест сбора корма достоверны для всех местообитаний ($\chi^2 = 42.61-63.27$, $k = 9-10$, $p < 0.05$).

Изменение таких параметров микробиотопического распределения как высота кормежки и кормовые субстраты зависит скорее от влияния внешних факторов. Так, по данным А.А. Иноземцева (1960 б) важным фактором, влияющим на выбор высоты и участка кроны, является освещенность: в густом ельнике с наихудшей освещенностью, где достаточно освещена лишь наружная часть кроны, хохлатые синицы кормятся высоко над землей на концах побегов, а в более

Таблица 15. Использование кормовых субстратов хохлатой синицей**А. Местонахождение птицы**

Субстраты	Передвижение при поиске корма			Присада в момент клевка		
	Сосновый лес, %	Ельник, %	Сосновый лесопарк, %	Сосновый лес, %	Ельник, %	Сосновый лесопарк, %
Земля	1	4		1	8	
Валежник	1			0.7		
Подрост, подросток:					3	
Листья / хвоя					13	
Ветви	6	9		2		
Деревья:						
Соцветия, шишки			1	4		2
Хвоя	19	2	24	44	15	44
Тонкие ветви	19	57	32	20	49	26
Скелетные ветви	36	15	26	9	3	14
Сухие сучья	18	13	18	18	10	15
Стволы	0.06		1	0.7		1
Всего регистраций:	177	86	136	142	39	124

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Сосновый лес, %	Ельник, %	Сосновый лесопарк, %
Воздух	2		
Земля	0.8	5	
Подрост, подросток:			
Листья / хвоя	0.8	3	
Ветви	0.8	13	
Деревья:			
Соцветия, шишки	8	3	1
Хвоя	55	24	54
Тонкие ветви	3	39	22
Скелетные ветви	5		11
Сухие сучья	12	5	9
Стволы	2		1
Лишайники на ветвях	12	8	2
Всего регистраций:	130	38	127

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

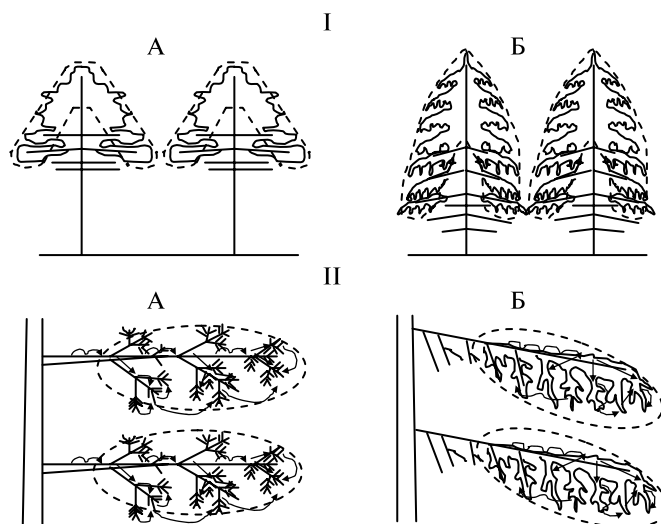


Рис. 63. Пространственное распределение (I) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормежки (микростаций) (II) хохлатой синицы на соснах (А) и на елях (Б). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

светлых смешанных лесах в те же часы проникают вглубь крон и спускаются ниже. Изменения в использовании кормовых субстратов связаны и с архитектоникой крон: в более светлых и разреженных кронах сосен набор субстратов более разнообразен и использование их стабильней, чем в густых и темных кронах елей.

Структура предпочитаемых микростаций сходна. Хохлатые синицы предпочитают участки с большим количеством охвоенных ветвей. Для них характерно ветвление в горизонтальной плоскости и ближе к наружному краю они образуют горизонтальные (иногда с почти сплошные) ровные поверхности, расположенные в несколько ярусов, обладающие значительной прочностью (рис. 63). Особенности структуры, нарушаемые с возрастом внизу кроны, сохраняются в верхней части, что определяет предпочтение синицами верхних наружных участков крон (Доппельмайр, 1939). Таким образом, вершины сосен и елей более всего подходят для кормежки хохлатых синиц. В целом биотопическое распределение этого вида определяется их приспособлением к добыванию корма на хвойных породах деревьев.

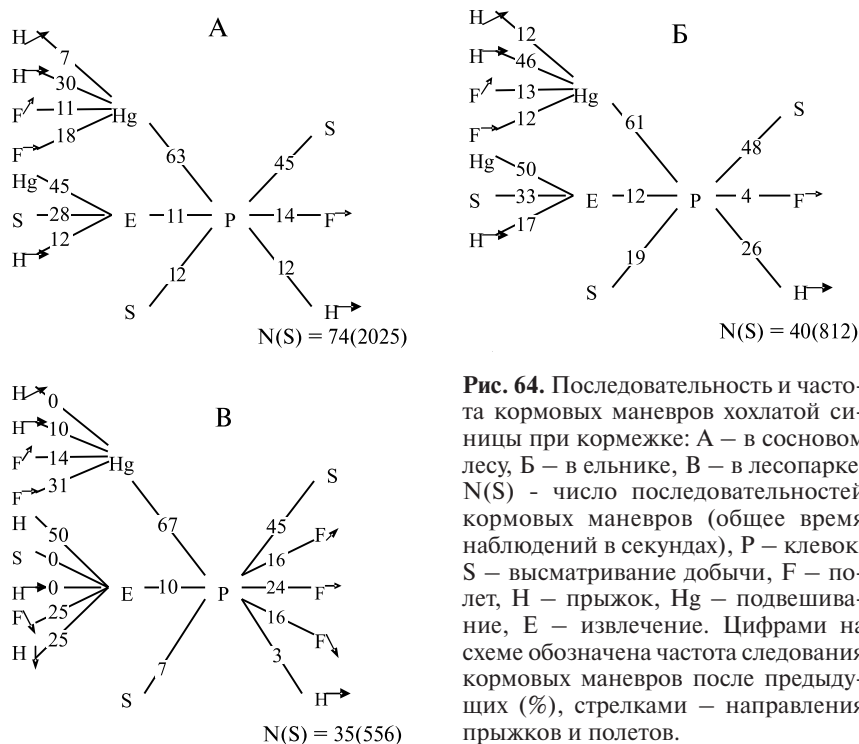


Рис. 64. Последовательность и частота кормовых маневров хохлатой синицы при кормежке: А – в сосновом лесу, Б – в ельнике, В – в лесопарке. N(S) – число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P – клевок, S – высматривание добычи, F – полет, H – прыжок, Hg – подвешивание, E – извлечение. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками – направления прыжков и полетов.

Кормовое поведение

Набор и последовательность кормовых маневров сходны у хохлатых синиц во всех местообитаниях. Основную массу корма синицы добывают, подвешиваясь к тонким веткам и хвое (рис. 64). Простое собирание, когда птица сидит на ветке или перепрыгивает по ней, и берет корм с ближайшей поверхности, применяют реже. При кормежке хохлатых синиц на соснах, кроны которых более разрежены и освещены лучше, чем у елей, в поведении птиц встречаются и элементы преследования – броски за добычей на хвою (7%) и в воздух (0.8%).

Извлечение скрытых кормовых объектов (E) происходит редко. Анализ данных по питанию хохлатых синиц (Иноземцев, 1960 б; Бардин, 1976, 1977) показывает, что в летнее время, в период выкармливания птенцов, основу рациона составляют пауки и их коконы, чешуекрылые (гусеницы и имаго), жуки, т.е. открыто живущие

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 16. Типы клевков у синиц при кормежке в естественных и антропогенных местообитаниях, %

Типы клевков	Пухляк	Хохлатая синица		Лазоревка		Большая синица	
	Ест.	Ест.	Антр.	Ест.	Антр.	Ест.	Антр.
Склевывание	81	75	79	87	80	81	81
из них с дотягиванием	6	13	8	7	13	18	18
Выклевывание	8	14	10	5	6	4	10
Расклевывание	11	10	11	7	14	13	8
Долбление	0	0.9	0	0	0	2	1
ВСЕГО, n	380	224	124	189	166	116	162

Примечание. Ест. — естественное, Антр. — антропогенное.

формы, добывание которых не требует частого применения такого специализированного приема как извлечение.

При кормежке преобладает склевывание добычи (табл. 16). У синиц расклевывание, выклевывание и долбление наибольшее значение приобретают зимой, когда пропадает возможность охотиться на открыто живущих беспозвоночных. По сравнению с другими синицами, доля таких клевков у хохлатой синицы достаточно высока и в летний период. Известно, что среди наших синиц это самый «долбящий» вид (Познанин, 1949). Возможно, это связано с тем, что хвойные деревья, на которых кормится хохлатая синица, не претерпевают сезонных изменений в своем облике и позволяют сохранять птицам специализацию в добывании корма в течение всего года.

Добычу хохлатые синицы высматривают во время движения, подвешиваясь к хвое на концах веток, или делают непродолжительные остановки (чаще на 1–2 сек), определяя дальнейшее направление перемещений (рис. 65). Продолжительность высматривания добычи практически не менялась и не зависела от места кормежки ($\chi^2 = 1.72-2.62$, $k = 6$, $p > 0.05$). Темп кормежки очень высокий и составлял 5.5–5.8 клевка / мин при 46–54 движениях / мин. в лесах и 6.4 клевка / мин. при 41 движении / мин. в лесопарке.

Осматривая охвоенные участки ветвей, птицы прыгают по ним сверху или перелетают вдоль них (рис. 66). При этом траектория движения не прямолинейна, а разнонаправленна. Ветви сосен и елей ближе к наружному краю образуют широкие горизонтальные поверхности, которые и осматривают хохлатые синицы. В направлении перемещений у синиц из разных местообитаний существенных различий нет ($\chi^2 = 6.01-7.88$, $k = 4$, $p > 0.05$).

Большинство перемещений имеют длину от 5 до 50 см (рис. 67). Характерны короткие прыжки (<5 см), когда птица обследует охво-

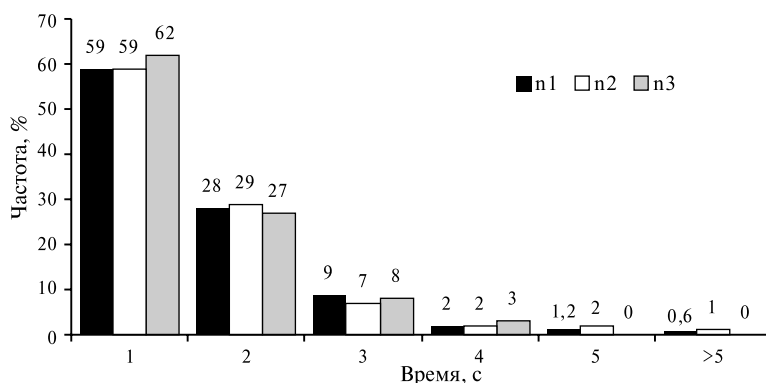


Рис. 65. Продолжительность высматривания добычи хохлатой синицей при кормежке: 1 – в сосновом лесу $n1 = 567$, $\bar{x} = 1.3 \pm 0.9$, $m = \pm 0.04$, 2 – в еловом лесу $n2 = 201$, $\bar{x} = 1.3 \pm 0.9$, $m = \pm 0.06$, 3 – в лесопарках $n3 = 100$, $\bar{x} = 1.3 \pm 0.9$, $m = \pm 0.09$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

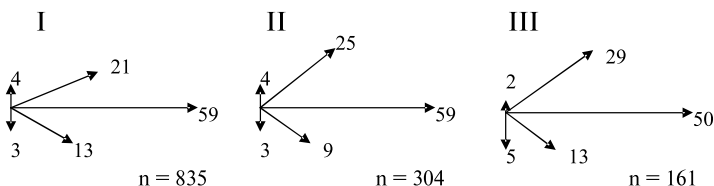


Рис. 66. Направления перемещений у хохлатой синицы в сосновом лесу (I), в ельнике (II) и в лесопарке (III). В % от общего количества наблюдений (n).

енный конец ветки. При этом длина и характер перемещений претерпевают изменения при смене пород деревьев (сосна–ель). На еловых ветвях, более густых, с короткой хвоей, длина перемещений была меньше (в среднем 0.30 м), чем на соснах (0.39 м), и их значительную долю составляли прыжки менее 10 см. Различия в длине перемещений птиц в сосняке и ельнике достоверны ($\chi^2 = 25.34$, $k = 12$, $p < 0.05$). В лесопарке синицы обычно перелетали по веткам, средняя длина перемещений здесь была выше ($\bar{x} = 0.43$), чем в лесах ($\chi^2 = 29.81$ –43.21, $k = 12$, $p < 0.05$).

Таким образом, добывание корма у хохлатой синицы связано с ветвями хвойных деревьев, структура которых лучше всего соответствует кормовому поведению данного вида. Проникновение птиц в населенные пункты определяется распределением и количе-

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

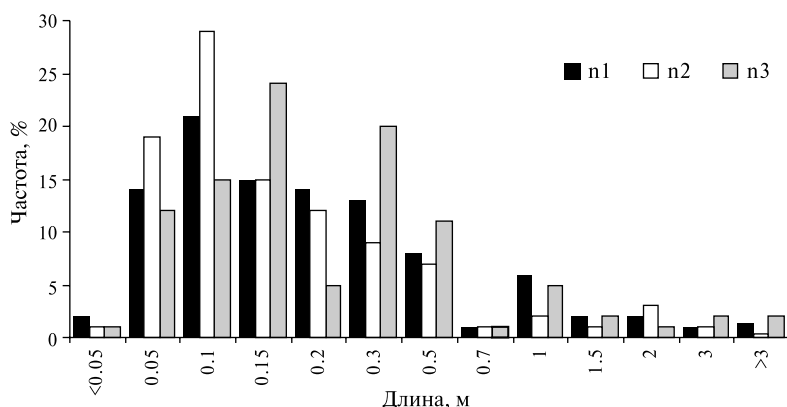


Рис. 67. Длина перемещений у хохлатой синицы: 1 — в сосновом лесу $n = 807$, $x = 0.39 \pm 0.75$, $m = \pm 0.03$, 2 — в ельнике $n2 = 303$, $x = 0.30 \pm 0.55$, $m = \pm 0.03$, 3 — в лесопарке $n3 = 155$, $x = 0.43 \pm 0.80$, $m = 0.06$. n — количество наблюдений, x — среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m — ошибка средней.

ством в них хвойных деревьев. Необходимые по размерам участки хвойных насаждений находились в лесопарковой зоне, поэтому дальше них хохлатые синицы в населенные пункты не проникали.

4.7. Лазоревка

Лазоревка принадлежит к наиболее изученным видам птиц не только в вопросах биотопической приуроченности, гнездования, питания, зимней экологии (Snow, 1954; Иноземцев, 1962 а; Partridge, 1976; Птушенко, Иноземцев, 1968; Боголюбов, Преображенская, 1990 и др.), но также в вопросах кормового поведения и механизмов разделения ресурсов и расхождения синиц по экологическим нишам (Dhondt, Eysckerman, 1980; Боголюбов, 1986; Елаев, 1997; Преображенская, 1998; Резанов, 2000; Шемякина и др., 2007). Однако сравнительный анализ микробиотопического распределения и кормового поведения в естественной и антропогенной среде ранее не проводился.

Микробиотопическое распределение

Вертикальное распределение. В лесу и в населенных пунктах птицы кормятся в кронах деревьев на высоте 6 м и более, что соответствует среднему и верхнему ярусу растительности (рис. 68). В подлесок, подрост и на землю спускаются редко ($\chi^2 = 4.98$, $k = 4$, $p > 0.05$).

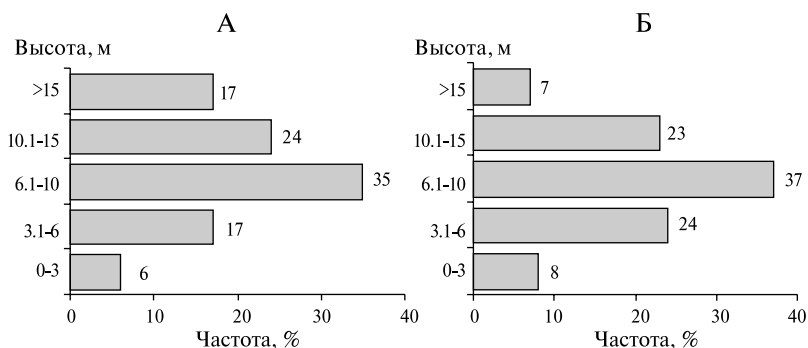


Рис. 68. Вертикальное распределение лазоревки при добывании корма: А – в лесу, $n = 82$, $\bar{x} = 10.3 \pm 4.9$, $m = \pm 0.55$, Б – в населенных пунктах, $n = 86$, $\bar{x} = 8.6 \pm 4.0$, $m = \pm 0.44$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, стандартное отклонение, m – ошибка средней.

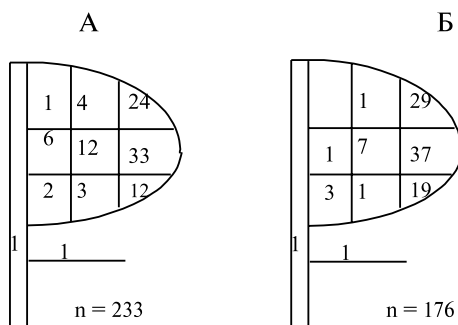


Рис. 69. Использование лазоревкой участков крон лиственных пород деревьев при добывании корма А – в лесу, Б – в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

Участки крон. В лесу и в населенных пунктах птицы чаще всего встречались в наружных частях крон деревьев ($\chi^2 = 12.39$, $k = 10$, $p > 0.05$), где больше всего необходимых для кормежки одностебельных веток (рис. 69). Внутренние безлистные части кроны осматривают крайне редко. Однако использование участков кроны зависит от породы дерева и структуры его кроны: чем больше света проникает внутрь и чем больше там развивается молодых побегов и листьев, тем полнее используют такую крону при кормежке лазоревки. В лесу птицы предпочитали кормиться на березах, встречались на ольхе,

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 17. Использование кормовых субстратов лазоревкой

Субстраты	Местонахождение птицы				Местонахождение кормового объекта	
	Передвижение при поиске корма		Присада в момент клевка			
	лес	насел. пункты	лес	насел. пункты	лес	насел. пункты
Воздух					1	
Земля		0.7		0.6		0.6
Подрост, подлесок:						
Листва						
Ветви	2	1	2			
Деревья:						
Соцветия, шишки						1
Листва	8	6	47	40	88	63
Тонкие ветви	65	55	43	45	3	24
Скелетные ветви	16	25	1	5		4
Сухие сучья	8	11	4	7	5	5
Стволы	1	0.7	2	2	3	2
Всего регистраций:	159	142	134	161	116	161

иве, осине, несколько раз отмечены на елях. В населенных пунктах птицы кормились практически на всех имеющихся лиственных породах деревьев, что сходно с наблюдениями в парках других исследователей (Cowie, Hinsley, 1988). Отмечена кормежка на елях и лиственницах.

Места поиска и сбора корма. По сравнению с другими видами синиц, лазоревка использует при кормежке самые тонкие ветви. В лесу и в населенных пунктах при поиске корма птицы чаще всего перемещаются по тонким, реже скелетным ветвям ($\chi^2 = 6.86$, $k = 6$, $p > 0.05$), что отмечалось и другими исследователями (Hartley, 1953; Blonded and al., 1991). Корм добывают на листьях и тонких веточках. Места сбора корма в населенных пунктах оказались более разнообразны ($\chi^2 = 33.54$, $k = 8$, $p < 0.05$) (табл. 17).

Структура микростаций. Выбор микростаций не менялся на разных породах деревьев и в разных местообитаниях (рис. 70). Известно, что в лесу лазоревки активно выбирают микростанции в соответствии со своим кормовым поведением, обусловленным особенностями морфологии (Partridge, 1976 а, 1976 б). В лесу и в населенных пунктах лазоревки чаще всего кормятся среди тонких олиственных веточек, растущих в разных направлениях на близком расстоянии друг от друга. Основная масса таких веток располагается в хорошо освещенных наружных участках крон, что и определяет предпочтение этих участков лазоревками.

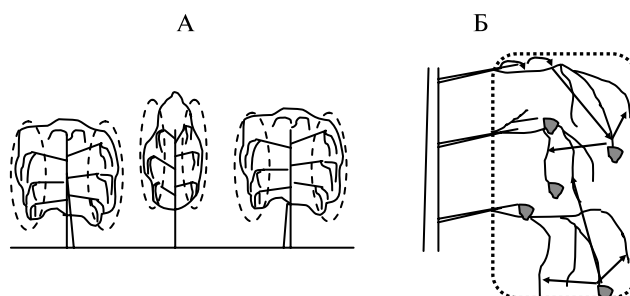


Рис. 70. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение характера кормового поведения и зоны кормежки (микростанции) (Б) лазоревки в естественных и антропогенных местообитаниях. Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

Кормовое поведение

Во всех местообитаниях лазоревки искали добычу, подвешиваясь к тонким веткам и листьям на периферии крон. Преобладала последовательность «полет—подвешивание—клевок», несколько реже птицы подвешивались к листьям после серии прыжков вдоль ветки (рис. 71). При кормежке на деревьях с жесткими концевыми ветками — липах, вязах, тополях — серии прыжков вдоль веток птицы применяют чаще, чем на деревьях со свисающими концами веток — березах, ивах. Набор и последовательность кормовых маневров везде были сходны.

Как правило, лазоревки брали корм с поверхности листьев и веток, скрытые пищевые объекты добывали реже. Чтобы достать труднодоступную добычу лазоревки пользовались дотягиванием (табл. 16).

Интенсивность кормежки была сходна: 5.8 клевка/мин в лесу и 6.2 клевка/мин в населенных пунктах при 46 и 42 движениях / мин.

Продолжительность высматривания добычи обычно составляла 1–3 с, редко превышала 5 с и была сходна в обоих местообитаниях ($\chi^2 = 3.60$, $k = 5$, $p > 0.05$) (рис. 72).

Кормясь на периферии крон, лазоревки обычно перелетали с ветки на ветку (65% перемещений составляли полеты) в разных направлениях (рис. 73). В населенных пунктах птицы чаще совершали короткие прыжки длиной 5–15 см вдоль веток, подбираясь к их концевым участкам. Различия в направлении перемещений в лесу и населенных пунктах достоверны ($\chi^2 = 21.86$, $k = 4$, $p < 0.05$).

При кормежке в наружных участках крон лазоревкам нет необходимости совершать длинные перемещения. Как правило, их длина

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

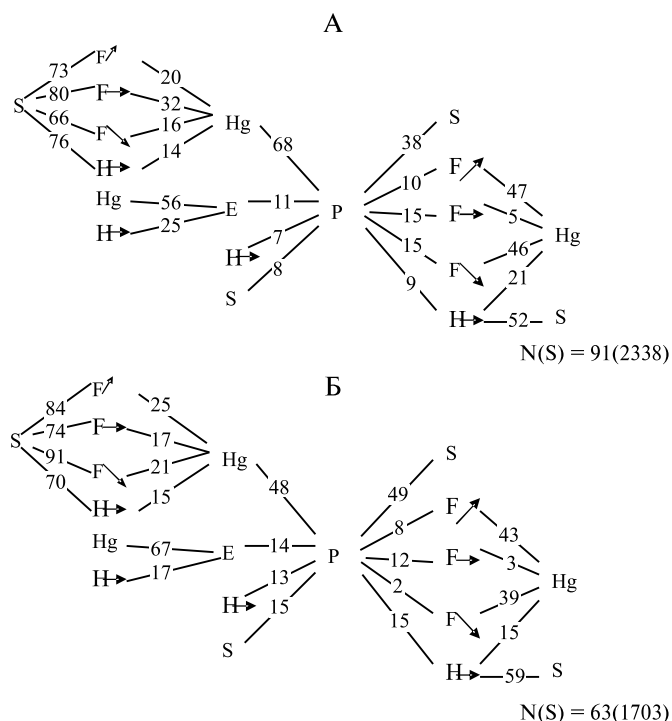


Рис. 71. Последовательность и частота кормовых маневров лазоревки А – в лесу, Б – в населенных пунктах. N(S) – число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P – клевок, S – высматривание добычи, F – полет, H – прыжок, Hg – подвешивание, E – извлечение. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками – направления прыжков и полетов.

была не более 1 м (88%) и редко превышала 3 м (рис. 74). Обычно птицы какое-то время кормятся на близко расположенных ветках, а затем перелетают на другой участок кроны или соседнее дерево. Длина перемещений лазоревок в населенных пунктах из-за частого передвижения короткими прыжками вдоль веток в среднем была меньше ($x = 0.36$), чем в лесу ($x = 0.61$). Частота использования перемещений разной длины различается ($\chi^2 = 119.53$, $k = 14$, $p < 0.05$).

Таким образом, кормовое поведение лазоревок из разных местообитаний сходно, за исключением характера перемещений. Однако

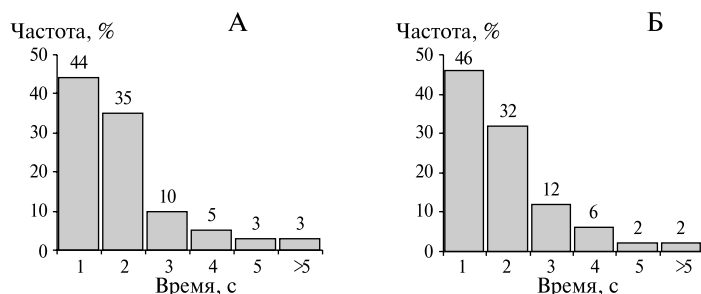


Рис. 72. Продолжительность высматривания добычи лазоревкой: А – в естественных местообитаниях $n = 378$, $\bar{x} = 1.7 \pm 1.3$, $m = \pm 0.07$, Б – в населенных пунктах $n = 464$, $\bar{x} = 1.7 \pm 1.3$, $m = \pm 0.06$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

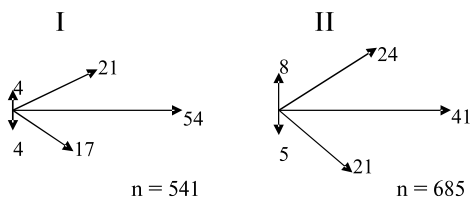


Рис. 73. Направления перемещений лазоревки при кормежке: I – в лесу, II – в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n).

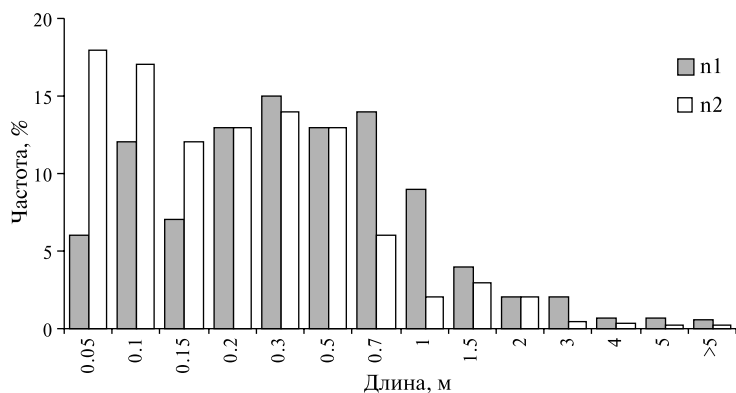


Рис. 74. Длина перемещений у лазоревки: 1 – в лесу, $n1 = 727$, $\bar{x} = 0.6 \pm 0.9$, $m = \pm 0.03$, 2 – в населенных пунктах $n2 = 586$, $\bar{x} = 0.4 \pm 0.6$, $m = \pm 0.02$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средней.

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

более частое использование в населенных пунктах серий прыжков вдоль веток не выходит за рамки видового стереотипа. Этот способ часто используется лазоревками в осенне-зимний период (Марочкина, Шемякина, 2003), и частота его применения зависит также от особенностей роста и прочности тонких ветвей деревьев.

какое-то время кормятся на близко расположенных ветках, а затем перелетают на другой участок кроны или соседнее дерево. Длина перемещений лазоревки в населенных пунктах из-за частого передвижения короткими прыжками вдоль веток в среднем была меньше ($x = 0.36$), чем в лесу ($x = 0.61$). Частота использования перемещений разной длины различается ($\chi^2 = 119.53$, $k = 14$, $p < 0.05$).

Таким образом, кормовое поведение лазоревки из разных местообитаний сходно, за исключением характера перемещений. Однако более частое использование в населенных пунктах серий прыжков вдоль веток не выходит за рамки видового стереотипа. Этот способ часто используется лазоревками в осенне-зимний период (Марочкина, Шемякина, 2003), и частота его применения зависит также от особенностей роста и прочности тонких ветвей деревьев.

4.8. Большая синица

Большая синица давно привлекает внимание исследователей как модельный объект для изучения различных аспектов экологии птиц, поэтому значительная часть особенностей этого вида подробно освещена в литературе (Kluijver, 1951; Иноземцев, 1962 а; Krebs, 1971; Зимин, 1978; Perrins, 1980; Смирнов, Тюрин, 1981 и др.). В том числе, имеются сведения о характере биоценотических связей, микробиотопическом распределении и кормовом поведении большой синицы (Snow, 1954; Royama, 1970; Cowie, 1977; Krebs and al., 1977; Боголюбов, 1986; Елаев, 1997; Преображенская, 1998; Резанов, 2000; Марочкина, Чельцов, 2004 и др.).

Микробиотопическое распределение

Вертикальное распределение. Большие синицы кормятся в кронах деревьев, в кустарнике и на земле — в средних и нижних ярусах леса. При кормежке они редко поднимаются в кроны выше 10 м, чаще всего осматривая ветви деревьев и кустарников на высоте до 3 м (рис. 75). Средняя высота кормежки в естественных и антропогенных местообитаниях сходна. Однако в населенных пунктах большие синицы реже кормились выше 10 м и реже встречались на высоте до 3-х м, тогда как в лесу здесь отмечена почти половина встреч кормящихся птиц. Обнаруженные различия в вертикальном распределении достоверны ($\chi^2 = 14.41$, $k = 4$, $p < 0.05$).

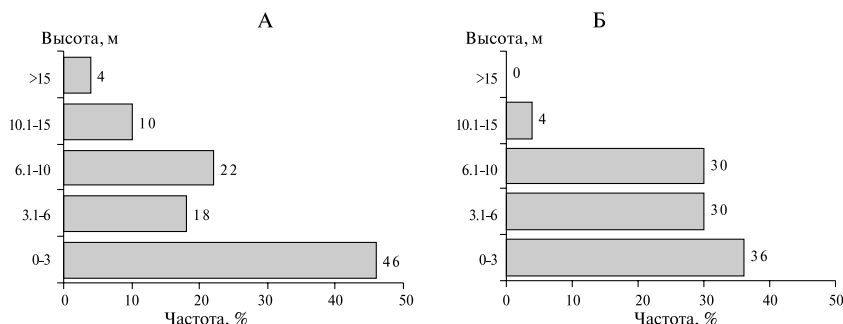


Рис. 75. Вертикальное распределение большой синицы при добывании корма: А – в лесу, $n = 78$, $\bar{x} = 5.2 \pm 4.5$, $m = \pm 0.51$, Б – в населенных пунктах, $n = 140$, $\bar{x} = 5.1 \pm 2.9$, $m = 0/25$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, стандартное отклонение, m – ошибка средней.

Участки крон. В лесу большие синицы предпочитали кормиться на лиственных деревьях в средних и нижних частях крон, и осматривали их от ствола почти до кончиков веток (рис. 76). Иногда птицы кормились на хвойных породах деревьев. На соснах они предпочитали внутренние участки, не поднимаясь высоко в крону, осматривали сухие сучья под кроной. Охвоенных ветвей избегали. На елях птицы встречались только на нижних ветвях и на сухих сучьях под кронами. В населенных пунктах синицы обычно держались в средних и нижних участках крон, ближе к стволу, и чаще, чем в лесу, встречались на вершинах деревьев (например, в кронах яблонь или в сформированных обрезкой кронах лип) (различия достоверны $\chi^2 = 32.70$, $k = 10$, $p < 0.05$). Использование крон одной породы дерева (например, берез) в разных местообитаниях сходно ($\chi^2 = 10.49$, $k = 10$, $p > 0.05$).

Места поиска и сбора корма. В лесу и в населенных пунктах при поиске корма синицы обычно передвигались по толстым веткам, а присадой при добывании корма им служили ветви меньшего диаметра.

В населенных пунктах синицы нечасто охотились среди кустарника и большую часть времени проводили в кронах деревьев, тогда как в лесу на поиск корма в подлеске приходилось 40%. В населенных пунктах древесный ярус используется полнее при слабо выраженном кустарниковом. Стремление больших синиц кормиться невысоко над землей, среди негустых прочных веток и около стволов приводит к тому, что в населенных пунктах в поисках корма птицы часто прыгают по заборам, подвешиваются в ячейки ограждений из металлической сетки, на столбы, разыскивают корм в щелях построек из кирпича и камня. Разыскивание корма на таких различных

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

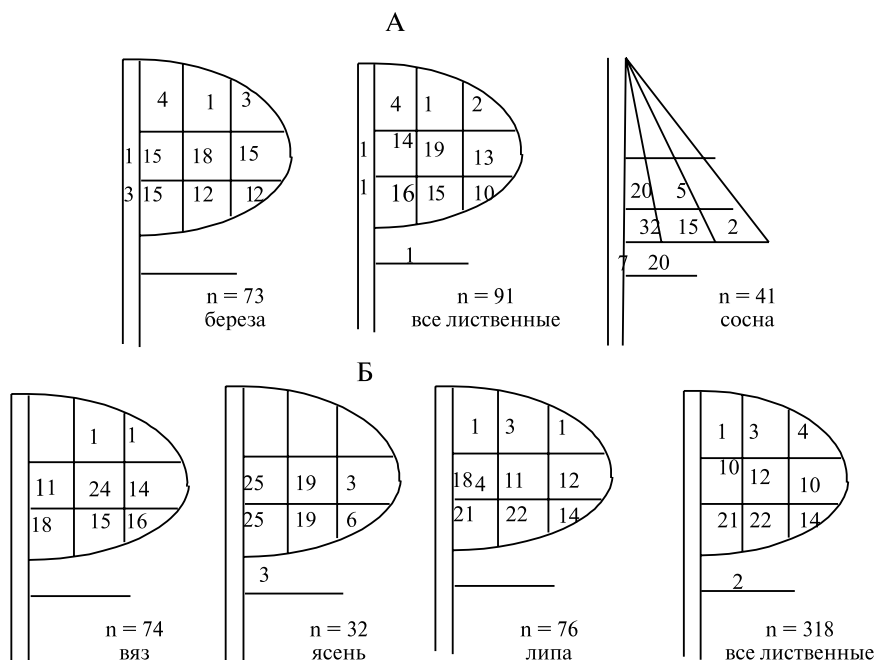


Рис. 76. Использование большой синицей участков крон различных пород деревьев при добывании корма: А – в лесах, Б – в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

субстратах наблюдалось в 4.4% случаев (табл. 18). Различия в использовании присад при поиске корма в разных местообитаниях достоверны ($\chi^2 = 73.71$, $k = 11$, $p < 0.05$).

Субстраты кормовых объектов сходны в лесу и в населенных пунктах ($\chi^2 = 20.21$, $k = 11$, $p > 0.05$): половину добычи птицы брали с листья, остальное с коры ветвей, стволов, среди растущего на ветвях лишайника, сухих скрученных листьев и галлов на листьях. Синиц привлекали развилки ветвей, отставшая кора, трещины, где птицы отыскивали спрятавшихся беспозвоночных. Большая синица часто кормится на земле. С антропогенных элементов среды добывали не более 4.6% корма.

Структура микростаций. Структура предпочитаемых большой синицей микростаций в населенных пунктах и в лесу существенно не различается, хотя они могут быть расположены на разной высоте, разных породах деревьев или даже включать в себя антропогенные

Таблица 18. Использование кормовых субстратов большой синицей

Субстраты	Местонахождение птицы				Местонахождение кормового объекта	
	Передвижение при поиске корма		Присада в момент клевка			
	лес	насел. пункты	лес	насел. пункты	лес	насел. пункты
Воздух						
Земля	7	5	15	7	15	6
Трава		0.8				
Валежник	2		3			
Подрост, подлесок:						
Листва/хвоя	1 } 40		8 } 43	4 } 10		
Ветви	39 }	11	35 }	6 }		
Деревья:						
Соцветия, шишки					2	0.6
Листва/хвоя	2	0.4	1	15	56	55
Сухие скрученные листья				30		4
Галлы на листьях						4
Тонкие ветви	12 } 41	21 } 67	29 }	46 }	8	11
Скелетные ветви	29 }	46 }	3	9	4	4
Сухие сучья	6	9	1	6	5	4
Лишайники на ветвях					2	1
Другие горизонт. поверхности		4		1		0.6
Стволы	2	3	4	3	7	4
Другие вертикальные поверхности		0.4		3		4
Всего регистраций:	190	237	72	156	95	166

элементы среды (рис. 77). На деревьях и кустарниках это прочные ветви, не прогибающиеся под весом птицы, средней густоты, прыгая по которым синицы находят корм тут же или на ближайших тонких олиственных ветвях. Подобная структура обычно формируется во внутренних и средних частях крон деревьев и в подлеске, где и предпочитают кормиться большие синицы. Антропогенные элементы, используемые синицами, по своей сути аналогичны скелетным ветвям деревьев (трубы, перекладины, ограждения) или стволам (столбы, стены) и, как правило, расположены недалеко от деревьев и кустарников, на которых птицы проводят большую часть своего времени.

Удобное для большой синицы соотношение скелетных и тонких веток обычно для большей части кроны дерева, исключая периферическую, где преобладают тонкие гибкие ветви, передвигаться по которым большая синица приспособлена хуже. Подходящую для

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

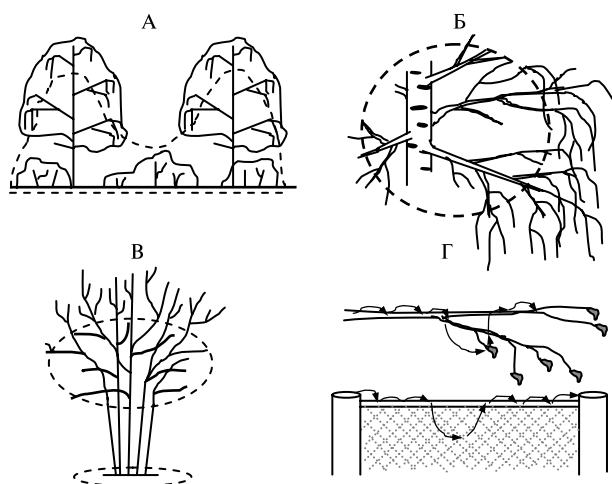


Рис. 77. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение зоны кормежки (микростации) большой синицы на деревьях (Б), кустарнике (В) и антропогенных элементах (Г). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

кормежки больших синиц структуру имеет подрост, подлесок, а в населенных пунктах — кустарник, где птицы используют почти всю крону, избегая лишь самых верхних, растущих вертикально вверх побегов. Структура растительности, которую использует этот вид, достаточно обычна, что обеспечивает широкое пространственное распределение птиц. Большая синица приспособлена к жизни в разнообразных лесных биотопах. Преобладание в населенных пунктах лиственных насаждений и способность больших синиц использовать при кормежке антропогенные элементы, позволяет этому виду синиц широко освоить преобразованные человеком территории и поддерживать здесь высокую численность.

Кормовое поведение

Добывание корма у большой синицы, самой тяжелой и менее цепкой из наших синиц (Gibb, 1954; Промптов, 1956), связано с прочными ветвями деревьев и кустарников, по которым птицы передвигаются и где находят часть корма, и находящимися рядом с ними более тонкими ветвями и листьями, куда синицы подвешиваются или совершают броски. Большая синица — самая крупная из всех синиц и предпочитает передвигаться по веткам со значительным ди-

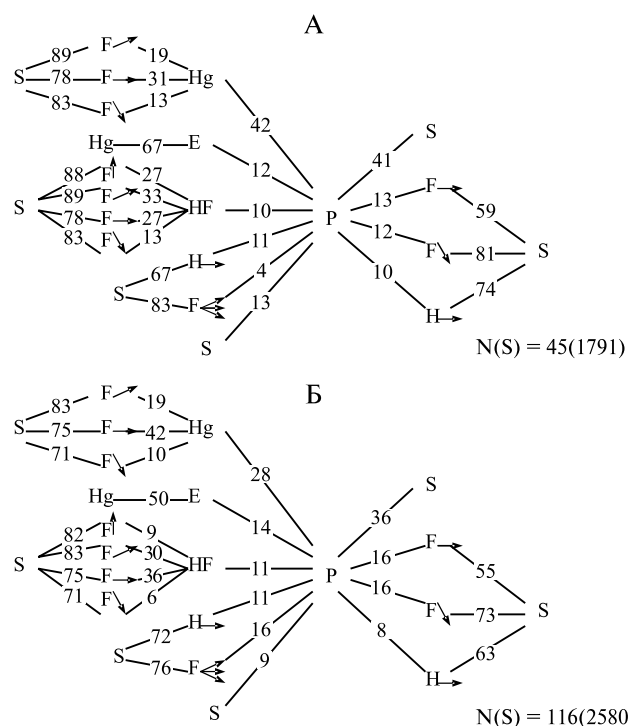


Рис. 78. Последовательность и частота кормовых маневров большой синицы при кормежке А — в лесу, Б — в населенных пунктах. N(S) — число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), P — клевок, S — высматривание добычи, F — полет, H — прыжок, Hg — подвешивание, E — извлечение, HF — зависание. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками — направления прыжков и полетов.

аметром. Она чаще использует дотягивание, зависание и броски к субстратам, на которые не может подвеситься, как, например, более легкая и цепкая лазоревка (Dhondt, 1980; Dhondt, Eysckerman, 1980; Minot, 1981). В лесах и в населенных пунктах птицы использовали сходный набор кормовых маневров. В разных местообитаниях при добывании корма большие синицы обследовали группы веток, перемещаясь в разных направлениях от ствола к периферии, склевывали открыто расположенные кормовые объекты рядом с собой или после бросков с зависанием (рис. 78). Часто использовали дотя-

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

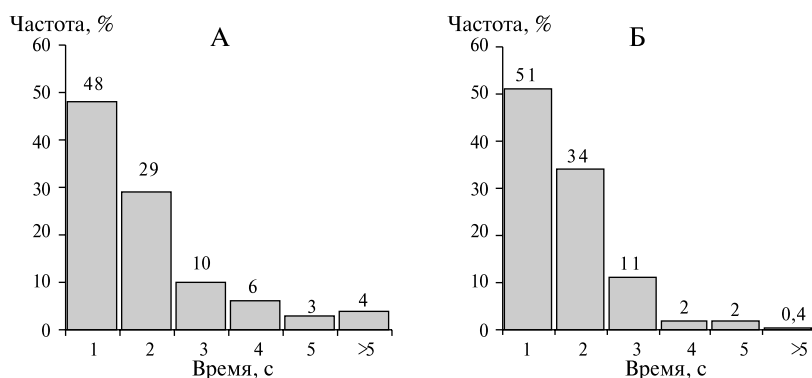


Рис. 79. Продолжительность высматривания добычи у большой синицы: А – в естественных местообитаниях $n = 431$, $\bar{x} = 1.7 \pm 1.4$, $m = \pm 0.07$, Б – в населенных пунктах $n = 514$, $\bar{x} = 1.5 \pm 1.0$, $m = \pm 0.05$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, стандартное отклонение, m – ошибка средней.

гивание (18 % клевков) (табл. 16). Скрытые пищевые объекты из трещин ветвей и ствола, развилок веточек большие синицы летом извлекали редко.

В населенных пунктах при разыскивании корма на ограждениях или постройках большие синицы передвигались вдоль края, периодически останавливаясь для высматривания добычи, собирали беспозвоночных или совершали броски, зависая и подвешиваясь в ячейки сетки забора, на стены и т.п.

Высматривание добычи в населенных пунктах, как и в лесу, чаще всего длилось 1–2 с (рис. 79). Однако в лесу оно нередко занимало больше времени и его средняя продолжительность была выше, чем в населенных пунктах ($\chi^2 = 29.58$, $k = 5$, $p < 0.05$). Кроме того, интенсивность кормежки в населенных пунктах была в 1.5 раза выше, чем в лесу (6.3 и 4.0 клевка в минуту соответственно), при одинаковом темпе перемещений (42–43 движений в минуту).

Осматривая ветки, птицы обычно двигались в горизонтальном направлении (рис. 80). Различий по этому показателю для птиц из разных местообитаний не обнаружено ($\chi^2 = 5.15$, $\chi^2 = 7.35$, $k = 4$, $p > 0.05$).

Длина перемещений большой синицы в среднем составляла около полуметра. Прыжки и полеты большие синицы при поиске корма используют одинаково часто (48% и 52% соответственно). Длина перемещений существенно не менялась в разных местообитаниях ($\chi^2 = 14.18$, $k = 14$, $p > 0.05$). Среди прыжков преобладали длиной 10–15 см. Кормовые полеты большие синицы совершали обычно на

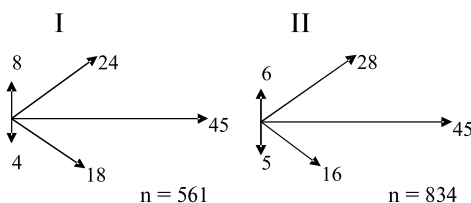


Рис. 80. Направления перемещений большой синицы при кормежке: I – в лесу, II – в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n).

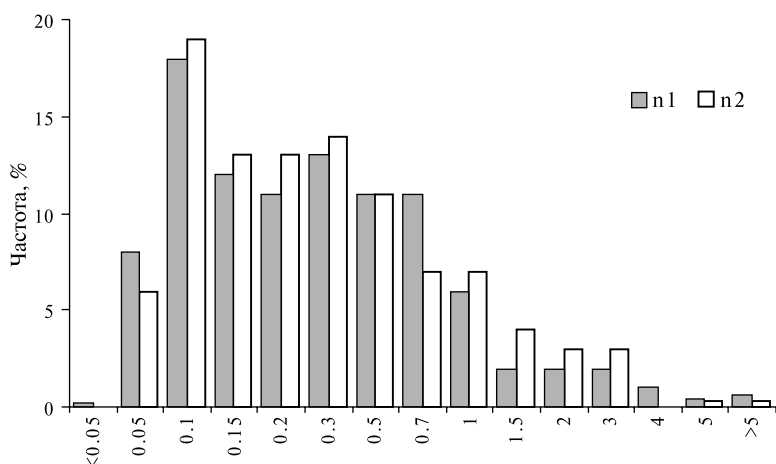


Рис. 81. Длина перемещений у большой синицы: А – в лесу, $n_1 = 541$, $\bar{x} = 0.53 \pm 0.94$, $m = \pm 0.04$, Б – в населенных пунктах $n_2 = 342$, $\bar{x} = 0.45 \pm 0.69$, $m = \pm 0.04$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака стандартное отклонение, m – ошибка средней.

расстояние 0.3–1 м и их длина почти не превышала 3 м как в лесу, так и в населенных пунктах (рис. 81).

4.9. Зяблик

Особенности биотопического распределения, предпочтения в выборе местообитаний, питание и кормовое поведение зяблика изучены достаточно хорошо (Дементьев и др., 1954; Naartman, 1969; Newton, 1972; Мальчевский, Пукинский, 1983; Хлебосолов, Захаров, 1997; Преображенская, 1998 и др.). Однако сравнительный анализ этих показателей в естественных и антропогенных местообита-

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

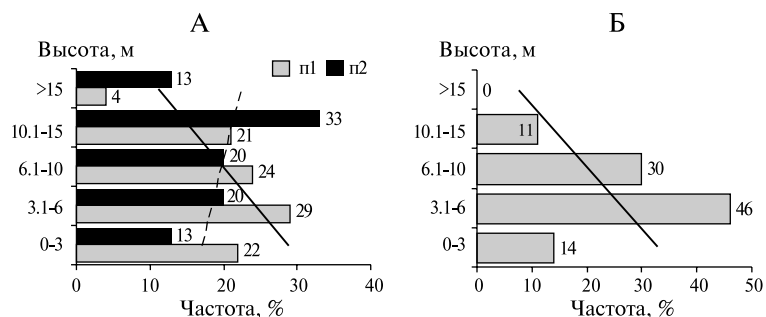


Рис. 82. Вертикальное распределение яблика при кормежке: А – в лесу: 1 – в мелколиственном, $n_1 = 76$, $\bar{x} = 7.2 \pm 4.7$, $m = \pm 0.53$, 2 – в сосновом лесу, $n_2 = 30$, $\bar{x} = 9.7 \pm 5.1$, $m = \pm 0.93$; Б – в населенных пунктах, $n = 37$, $\bar{x} = 6.4 \pm 3.0$, $m = \pm 0.50$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака \pm стандартное отклонение, m – ошибка средних.

ниях птиц ранее не выполнялся. Сравнение микробиотопического распределения и кормового поведения яблика провели в лесах различного состава: мелколиственном, сосновом, а также на территории населенных пунктов.

Микробиотопическое распределение

Вертикальное распределение яблика при поиске корма зависело от высоты древесного яруса, распределения удобных для кормежки мест и варьировало в разных биотопах. В сосновом лесу яблочки кормились выше, чем в лиственном, а в населенных пунктах ниже, чем в лесах. Достоверные различия обнаружены только при сравнении вертикального распределения в сосняке и населенных пунктах ($\chi^2 = 12.81$, $k = 4$, $p < 0.05$). В первом случае наиболее предпочитаемые птицами участки крон находились на высоте 10–15 м, во втором – на высоте 3–6 м (рис. 82).

Участки крон. На деревьях яблочки кормились в разных участках крон (рис. 83). Использование крон деревьев в лесу и в населенных пунктах было сходно: яблочки охотней кормились в средних и наружных участках, где листвы и хвои больше, чем во внутренних частях, и почти не поднимались в вершины деревьев, где мало удобных для передвижения горизонтальных скелетных ветвей ($\chi^2 = 8.52$ – 14.88 , $k = 8$ – 9 , $p > 0.05$). Использование крон в сосновом и мелколиственном лесу различно ($\chi^2 = 23.03$, $k = 9$, $p < 0.05$). На елях яблочки кормились только на периферии крон. Кормежка в кронах елей сходна с использованием крон сосен ($\chi^2 = 9.67$, $k = 9$,

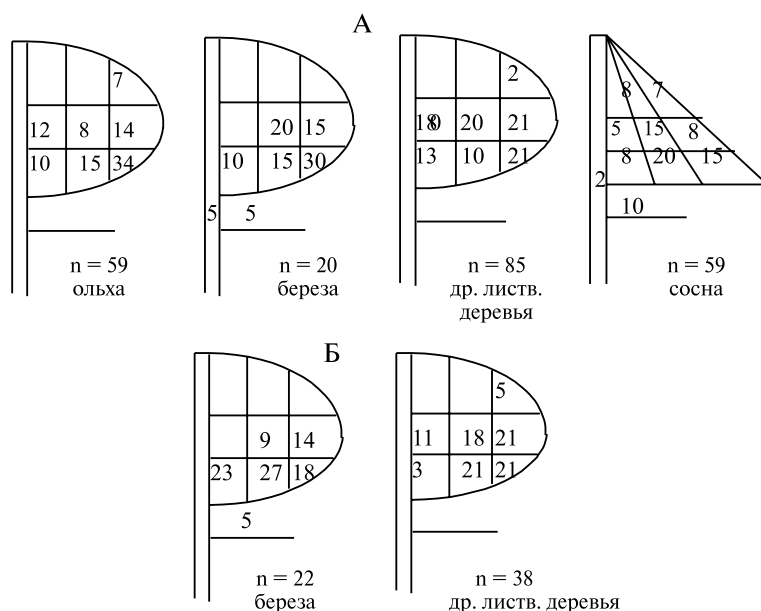


Рис. 83. Использование зябликом участков крон различных пород деревьев при добывании корма: А — в лесу, Б — в населенных пунктах. Цифрами обозначен % от общего числа встреч (n).

$p > 0.05$), но достоверно отличается от использования крон лиственных пород деревьев ($\chi^2 = 30.48$, $k = 8$, $p < 0.05$).

Места поиска и сбора корма. Во всех местообитаниях большую часть времени при поиске корма зяблики проводили в кронах деревьев. Здесь птицы передвигались по скелетным ветвям, реже по тонким или сухим сучьям. Беспозвоочных брали в основном с листьев или хвои, а во внутренних участках крон — со скелетных ветвей и ствола. Иногда зяблики хватали слетающих насекомых или догоняли падающую добычу в воздухе.

В подросте и подлеске птицы кормились редко, а в кустарнике населенных пунктов не встречались, так как используемые в озеленении виды имеют густые сплетенные ветви, не отвечающие манере кормежки зяблика (табл. 19).

Места поиска корма были сходны в разных типах леса ($\chi^2 = 6.15$, $k = 6$, $p > 0.05$) и различались в лесах и в населенных пунктах ($\chi^2 = 12.28-18.80$, $k = 5-6$, $p < 0.05$), т.к. здесь зяблики не искали корм в подлеске (кустарнике) и чаще кормились на земле. На деревьях

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

Таблица 19. Использование кормовых субстратов зябликом**А. Передвижение при поиске корма**

Субстраты	Мелколиственный лес	Сосновый лес	Населенные пункты
Земля	5	7	11
Валежник	0.6		
Подрост, подрост:			
Листва / хвоя			
Ветви	8	3	
Деревья:			
Листва / хвоя			
Тонкие ветви	24	29	15
Скелетные ветви	52	44	63
Сухие сучья	9	14	10
Стволы	1	3	2
Всего регистраций:	181	70	131

Б. Местонахождение кормового объекта

Субстраты	Мелколиственный лес	Сосновый лес	Населенные пункты
Воздух	6	5	4
Земля	6	3	17
Трава	0.8		4
Листва / хвоя	65	60	57
Тонкие ветви	3	2	
Скелетные ветви	9	10	4
Сухие сучья	6	7	
Стволы	4	10	13
Всего регистраций:	125	60	94

брали добычу только с листвы, стволов и скелетных ветвей, что отличается от более разнообразных мест кормежки в лесах ($\chi^2 = 20.76$, $k = 8$, $\chi^2 = 23.71$, $k = 8$, $p < 0.05$).

Структура микростаций. Обычно зяблики передвигаются прыжками или шагом от середины ветки к периферии. Они свободно ходят как по скелетным ветвям, так и по тонким. При кормежке на деревьях структура предпочитаемой микростации в населенных пунктах и в лесу существенно не различалась. Зяблики предпочитали передвигаться по прочным негибким ветвям, которыми обычно являются ветви первого – третьего порядков, и собирали часть добычи на них, а часть – с ближайших олиственных ветвей (рис. 84). Для птиц труднодоступны только концевые части веток на периферии, малокормны – приствольные участки, неудобны для передви-

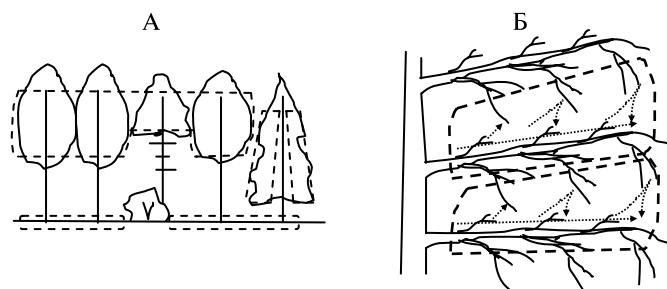


Рис. 84. Пространственное распределение (А) и схематическое изображение зоны кормежки (микростанции) зяблика на деревьях (Б). Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц, стрелками — направления передвижений птицы.

жения — верхушки деревьев. Остальной объем кроны вполне подходит для кормежки этого вида. Распределение микростанций — по высоте, участкам крон — более сходно на лиственных породах в разных местообитаниях, чем на лиственных и хвойных.

Кормовое поведение

Известно, что зяблику присущи две стратегии кормодобывания, которые он использует в зависимости от кормовых условий: первая — сбор корма на земле, вторая — охота на насекомых в кронах деревьев (Бурский, 1987; Преображенская, 1998). Обе эти стратегии с успехом используются в населенных пунктах. Сравнение питания по сезонам показывает, что в летнее время зяблик почти полностью переключается на поедание насекомых и кормится почти исключительно в кронах деревьев (Осмоловская, Формозов, 1950; Прокофьева, 1963). Известно, что набор объектов питания зяблика очень разнообразен, он часто использует массовые корма (Дольник, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983) и при кормежке на деревьях берет открыто ползающих насекомых с поверхности ветвей и листьев. В течение остального времени года в его рационе преобладает растительная пища (Прокофьева, 1963). При этом от других выюровых зяблик отличается, во-первых, значительной всеядностью при отсутствии заметной специализации в питании семенами какой-либо определенной группы растений, во-вторых, отсутствием каких-нибудь специальных приемов их добывания: всевозможные семена и плоды подбираются птицей, за редкими исключениями, лишь с земли, после их осыпания. Следовательно, зяблик принадлежит к числу наименее специализированных видов среди выюровых птиц (Некрасов, 1958).

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

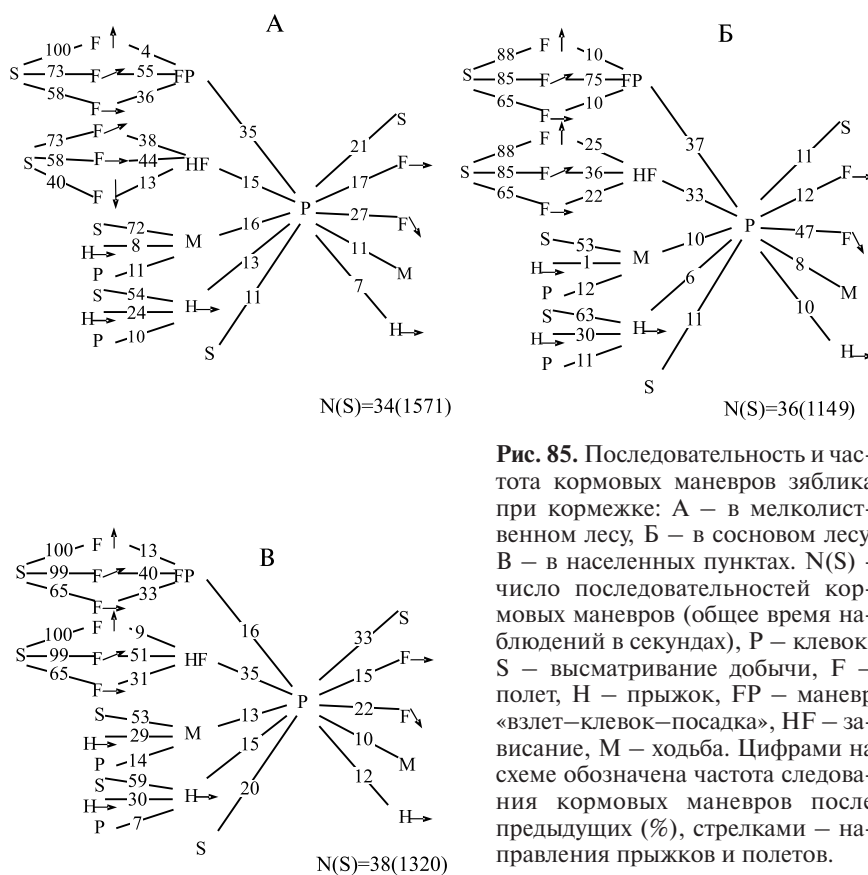


Рис. 85. Последовательность и частота кормовых маневров зяблика при кормежке: А — в мелколиственном лесу, Б — в сосновом лесу, В — в населенных пунктах. $N(S)$ — число последовательностей кормовых маневров (общее время наблюдений в секундах), Р — клевок, S — высматривание добычи, F — полет, H — прыжок, FP — маневр «взлет—клевок—посадка», HF — зависание, M — ходьба. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (%), стрелками — направления прыжков и полетов.

В периоды наших наблюдений, с середины мая по июль, зяблики предпочитали кормиться на деревьях. В мелколиственном лесу, в сосняке и в населенных пунктах манера кормежки зябликов не менялась. Набор кормовых маневров и частота выполнения птицами отдельных последовательностей кормовых маневров сходны. При поиске корма они обычно неторопливо передвигались вдоль веток, высматривая добычу в среднем по 2–3 с, затем приближались к ней шагом или прыжками и склевывали с ближайших веток и листьев (рис. 85). Чтобы добраться до добычи, птицы часто использовали дотягивание (21% и 11% от всех клевков). Зяблики с успехом кормятся не только на толстых, но и на тонких ветках, доставая добычу с ли-

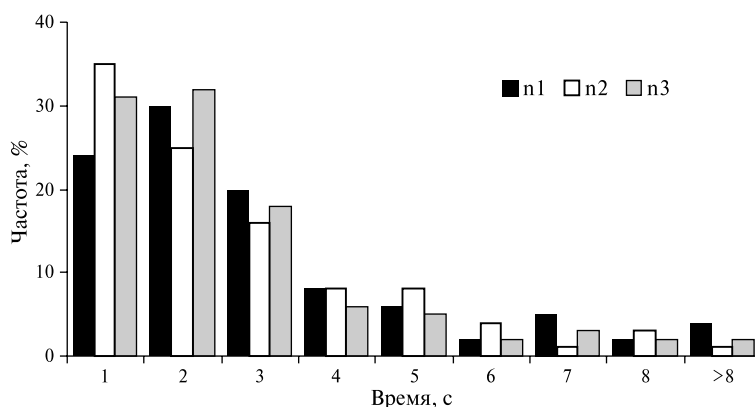


Рис. 86. Продолжительность высматривания добычи зяблком при кормежке: 1 – в мелколиственном лесу $n_1 = 258$, $\bar{x} = 2.9 \pm 2.0$, $m = \pm 0.13$, 2 – в сосновом лесу, $n_2 = 155$, $\bar{x} = 2.6 \pm 1.8$, $m = \pm 0.15$, 3 – в населенных пунктах $n_3 = 65$, $\bar{x} = 2.5 \pm 1.6$, $m = \pm 0.20$. n – количество наблюдений, \bar{x} – среднее значение признака, стандартное отклонение, m – ошибка средней.

ствы, для чего часто вспархивают. В лиственном лесу и в населенных пунктах соотношение собирания и бросков было почти одинаково. В кронах сосен, охвоенные ветви которых не очень удобны для передвижения по ним шагом, броски являлись основным способом кормежки зяблком (в сумме 70%). Интенсивность кормежки сходна во всех местообитаниях и составляла 5.4–6.2 клевка при 35–39 движ. / мин. в лесах и 4.2 клевка при 42 движ. / мин. в населенных пунктах.

Продолжительность высматривания добычи составляла, как правило, 1–3 с, редко более 4–5 с и была сходна во всех местообитаниях (рис. 86). Различий по этому показателю не выявлено для птиц из разных типов леса ($\chi^2 = 2.29$ –14.41, $k = 8$, $p > 0.05$).

В лесах и в населенных пунктах полеты составляли почти половину перемещений зяблком. Соотношение ходьбы и прыжков при кормежке связано с удобством передвижения птиц по ветвям и зависит от направления роста ветвей, загущенности побегов, обилия листвы и пр. Так, например по охвоенным ветвям сосен зяблком чаще прыгали, а не ходили, тогда как на ветвях ольхи и березы ходьба и прыжки использовались одинаково часто.

Направление прыжков в основном «горизонтально» (70–78%), из них 38–48% совершаются вдоль веток ($\chi^2 = 2.83$ –7.36, $k = 3$ –4, $p > 0.05$). Добычу птицы высматривали впереди и над собой, поэтому

Глава 4. Микробиотопическое распределение и кормовое поведение птиц

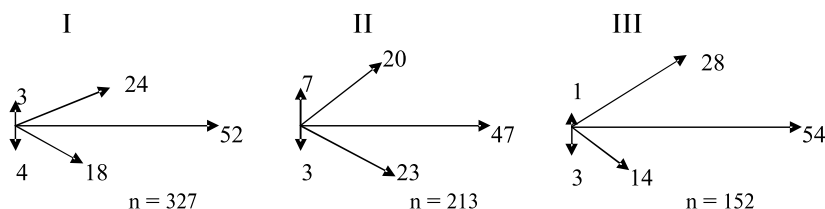


Рис. 87. Направления перемещений у зяблика: I — в мелколиственном лесу, II — в сосняке, III — в населенных пунктах. В % от общего количества наблюдений (n).

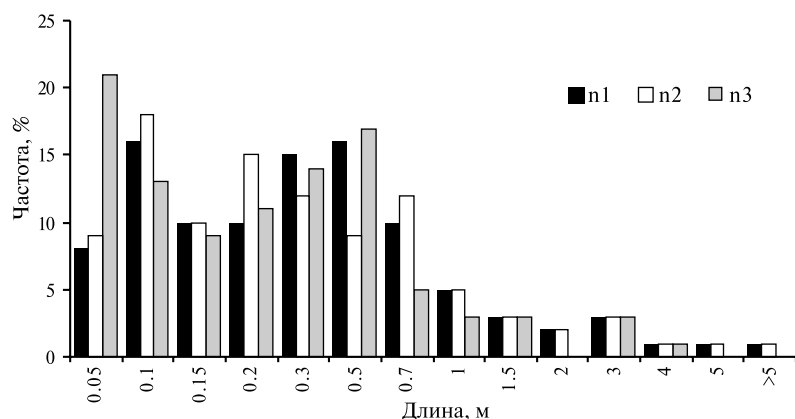


Рис. 88. Длина перемещений у зяблика 1 — в мелколиственном лесу $n_1 = 346$, $\bar{x} = 0.56 \pm 0.81$, $m = \pm 0.04$, 2 — в сосняке $n_2 = 184$, $\bar{x} = 0.50 \pm 0.75$, $m = \pm 0.06$, 3 — в населенных пунктах $n_3 = 76$, $\bar{x} = 0.41 \pm 0.65$, $m = 0.07$. n — количество наблюдений, \bar{x} — среднее значение признака стандартное отклонение, m — ошибка средней.

броски совершались в основном в направлении «выше» и «горизонтально» ($\chi^2 = 4.24-7.19$, $k = 4$, $p > 0.05$). Общая стратегия перемещений в разных местообитаниях тоже сходна ($\chi^2 = 1.75-7.29$, $k = 4$, $p > 0.05$) (рис. 87).

В лесах и в населенных пунктах птицы высматривали добычу недалеко от себя, большинство их перемещений имели длину до 70 см ($\chi^2 = 10.65-17.32$, $k = 13$, $p > 0.05$) (рис. 88).

Таким образом, кормовое поведение зяблика не претерпело принципиальных изменений при освоении птицами населенных пунктов. Обнаруженные различия при сравнении поведения птиц из населенных пунктов и лесов не превышают различий для птиц из

естественных местообитаний — мелколиственного и хвойного леса. Кормежка на соснах требует от зябликов более частого, чем в лиственном лесу и населенных пунктах, использования бросков, птицы реже ходят по веткам и дотягиваются до корма, совершают в среднем самые длинные прыжки и полеты. В населенных пунктах, как в лиственном лесу, соотношение бросков и собирания было почти одинаково, как в сосняке — птицы чаще прыгали по веткам, а не ходили.

Используя свой способ кормежки на деревьях, зяблик не нуждается в наличии каких-то особых микроструктур. Элементы растительности, которые он использует, относятся к самым обильным. Поэтому этот вид заселяет любые биотопы, где есть хотя бы несколько крупных деревьев, включая территории населенных пунктов.

Таким образом, полученные данные по микробиотопическому распределению и кормовому поедению птиц показывают, что все изученные виды обладают специфичными способами поиска и добычи пищи, каждый кормится в свойственных ему микробиотопах, имеющих сходную структуру в различных местообитаниях. Сравнительный анализ кормового поведения и микробиотопического распределения модельных видов птиц в естественных и антропогенных местообитаниях показывает, что отмеченные изменения в кормовом поведении не выходят за пределы нормы реакции и видового стереотипа поведения. Микробиотопическое распределение также сходно. Наиболее постоянен выбор птицами субстратов при поиске и добыче пищи. Большая устойчивость показателей кормового поведения, чем показателей, характеризующих пространственное распределение птиц, свидетельствует о том, что птицы стремятся сохранить видоспецифичное поведение и активно избирают подходящие кормовые станции.

ГЛАВА 5

Роль микробиотопического распределения и кормового поведения птиц в формировании орнитофауны антропогенных ландшафтов

Сравнительное изучение микробиотопического распределения и кормового поведения модельных видов птиц показало, что проникновение их в населенные пункты происходит строго в соответствии со сложившимися стереотипами кормового поведения и микробиотопических предпочтений. Виды, которые не находят возможностей для реализации стереотипа, в населенные пункты не проникают или проникают очень ограниченно.

Выбор птицами местообитаний в естественных и антропогенных условиях, как правило, связан со структурно-физиономическими особенностями растительности. Наиболее существенные факторы, влияющие на выбор мест обитания, и отношение к ним птиц сходны в лесу и в населенных пунктах. Обитание в новой для птиц среде может быть также связано с иными факторами, отражающими как структуру растительности, так и специфику антропогенных территорий: застроенность, озеленение, покрытие асфальтом. Наиболее постоянными для большинства модельных видов оказываются факторы, отражающие развитие древесно-кустарникового яруса и травяного покрова. Это свидетельствует о том, что выбор местообитаний у птиц в естественной и антропогенной среде, при всех их внешних различиях, связан со структурой растительности и поиск механизмов освоения населенных пунктов должен проводиться при изучении этих связей.

Каждый вид реагирует на свой набор значимых показателей, характеризующих состояние растительного покрова, который в свою очередь определяется образом жизни птиц. Численность птиц в разных местообитаниях изменяется одинаково в зависимости от состояния этих характеристик. Например, распространение зарянки тесно связано с показателями, характеризующими нижние ярусы

растительности — структуру подлеска, почвенный покров, и отношение к ним сходно в разных условиях. Для горихвостки внешний облик местообитаний в естественной и антропогенной среде может быть абсолютно разным — сосновый лес, район индивидуальной застройки или парк. Однако при анализе структуры растительности во всех местообитаниях выявляется связь распространения горихвостки с важными для неё показателями — ярусностью, наличием редины, густотой, сомкнутостью и распределением деревьев, распределением подлеска или кустарника. То есть, птицы могут выбирать местообитания, различающиеся внешне, но характеризующиеся сходной совокупностью важных для них показателей. Привязанность к определенной структуре растительности связана с особенностями кормового поведения, которое в свою очередь, зависит от морфо-физиологического строения птиц.

Сравнительный анализ стабильности показателей микробиотического распределения выявил их различную устойчивость при освоении птицами населенных пунктов.

Вертикальное распределение варьирует не только в естественных и антропогенных местообитаниях, но и в разных типах леса. Известно, что высота, на которой кормятся птицы, зависит от распределения и высоты в биоценозах предпочитаемых птицами древесных пород и частей крон и может существенно изменяться в зависимости от погодных условий, высоты деревьев (Формозов и др., 1950; Иноземцев, Френкина, 1985; Боголюбов, 1991). Действительно, в лесу вертикальное распределение зависело от породного состава древостоя, его высоты и развития подлеска (кустарника). В населенных пунктах деревья обычно были ниже, чем в лесу, что снижало высоту кормежки некоторых видов, при слабом развитии подлеска и кустарника птицы, наоборот, кормились выше (например, большая синица).

Использование птицами участков крон более стабильно, чем вертикальное распределение и ряд особенностей характерен как для естественных, так и антропогенных стадий. Установлено, что при кормежке птиц на одних и тех же породах деревьев в населенных пунктах и в лесу, они предпочитают одни и те же участки крон. В других случаях использование крон зависит от их структуры, породы дерева, от освещенности. Например, чем больше света проникает внутрь кроны и чем больше там молодых побегов и листьев, тем полнее используют их лазоревки. В другом случае, распределение птиц может достоверно различаться при кормежке на хвойных и лиственных деревьях из-за особенностей архитектоники крон этих пород и вследствие этого разного распределения предпочитаемых микростадий. В антропогенных местообитаниях для некоторых видов отмечено

Глава 5. Роль микробиотопического распределения и кормового поведения птиц...

Таблица 20. Использование поверхности земли как кормового субстрата в естественных и антропогенных местообитаниях (%)

Виды	Естественные местообитания	Населенные пункты
Мухоловка-пеструшка	5	10
Серая мухоловка	5–9	12
Горихвостка	41	61
Зарянка	67	83
Хохлатая синица	2	0
Лазоревка	0	0,6
Большая синица	15	6
Зяблик	3–6	17

более ограниченное использование участков крон: птицы предпочитали кормиться только в наиболее удобных для них местах.

Сравнительный анализ субстратов, по которым передвигаются птицы при поиске пищи, и субстратов, с которых они берут корм, показывает, что в естественных и антропогенных местообитаниях места сбора корма варьируют меньше, чем места его поиска. Достоверные различия мест поиска добычи в естественных и антропогенных местообитаниях обнаружены для всех модельных видов, кроме лазоревки. Однако отличия выявлены не только при сравнении естественных и антропогенных местообитаний, но и при сравнении мест кормежки птиц в разных типах леса (мухоловки, пухляк, хохлатая синица).

Как правило, различия обусловлены изменениями в частоте использования одних и тех же субстратов или использованием антропогенных элементов ландшафта. Так, у большинства модельных видов в населенных пунктах отмечено увеличение доли корма, добытого с земли (табл. 20). Это снижает вероятность использования птицами других кормовых субстратов. Более частое добывание корма с земли происходит по нескольким причинам: во-первых, из-за недостатка растительности, на которой обычно кормятся птицы (подлеска, валежника, травы), во-вторых, из-за доступности добычи на открытой поверхности асфальта и свободной от травы почвы.

Частота использования антропогенных элементов ландшафта была различной у модельных видов, при этом птицы часто передвигались по ним при поиске пищи и гораздо реже находили на них добычу (табл. 21).

Использование антропогенных элементов ландшафта не приводило к изменению кормового поведения. При наблюдении за птицами можно проследить сходство в использовании естественных и антропогенных субстратов (табл. 22).

Таблица 21. Частота использования птицами субстратов антропогенного происхождения (в % от общего числа встреч)

Виды	В качестве присады при поиске корма	Как местоположение корма
Мухоловка-пеструшка	5	2.8
Серая мухоловка	40	4
Горихвостка	64.3	13.7
Зарянка	38	10
Пухляк	0	0
Хохлатая синица	0	0
Лазоревка	0	0
Большая синица	4.4	4.6
Зяблик	1.5	1

Так, если в лесу птицы ловят добычу на стволах деревьев, то в населенных пунктах они схватывают ее со столбов и стен строений — с любой вертикальной поверхности. Если в природе птицы часто кормятся на земле, то в населенных пунктах — на заасфальтированных дорожках, крышах, т.е. на любой открытой горизонтальной плоскости. Передвижение по трубам или ограждениям — т.е. различным горизонтальным субстратам ограниченного диаметра — сходно с поиском корма на скелетных ветвях деревьев. Во всех этих случаях у птиц не происходит изменения локомоций и способов охоты. Аналогичные закономерности в поведении птиц обнаружены В.А. Юдиным (2000) при описании типов субстрата и субстратных групп птиц, учитывающих экологические характеристики, предложенные Л.П.Познаниным (1978). Подобный поиск пищевых объектов на антропогенных субстратах (при использовании тех же движений что и на естественных) рассматривается как антропогенные модификации кормового поведения, не выходящие за пределы нормы (Резанов, 2000).

Кроме того, использование птицами антропогенных элементов ландшафта, аналогичных естественным, может компенсировать недостаток необходимой по структуре растительности. Например, серая мухоловка, горихвостка и зарянка подстерегают добычу, осматривая пространство вокруг себя. К субстратам антропогенного происхождения эти виды предъявляют те же требования, что и к присадам в естественных местообитаниях — возможность обзора и доступность добычи. Серая мухоловка в лесу подстерегает добычу на ветвях деревьев в 87–100% случаев, в населенных пунктах из 92% случаев только 58% приходится на ветви деревьев, а 34% на различные антропогенные субстраты, внешне напоминающие ветви. Гори-

Таблица 22. Использование птицами антропогенных элементов ландшафта при кормежке

Виды	Места поиска корма		Места сбора корма	
	естественные	антропогенные	естественные	антропогенные
Мухоловка-пеструшка	Ствол Скелетные ветви Тонкие ветви	Столб Трубы Провода	Поверхность ствола	Столб, стена
Серая мухоловка	Скелетные ветви Концевые части ветвей	Трубы, ограждения Углы строений, конек крыши	Поверхность ствола	Стена
Горихвостка	Ствол Скелетные ветви	Столб	Земля Ствол	Асфальт Столб, стена
Зарянка	Концевые части ветвей Валежник	Перекладыны, трубы, ограждения Углы строений		
	Ветви	Ветви после обрезки, сложенные для вывоза Трубы, проволочные ограждения	Земля	Асфальт, поверхность крыши
	Лежащие на земле деревья Пни, торчащие из земли сучки	Бордюр		
Большая синица	Ствол Ветви	Колышки, столбики, черенок воткнутой в землю лопаты Стена	Земля Ствол	Асфальт Столб, стены построек
		Горизонтальные элементы ограждений Тонкие периферические ветви	Ячейки ограждения из металлической сетки	
Зяблик	Земля	Асфальт	Земля	Асфальт

хвостка в лесу в 86% случаев кормится на ветвях деревьев, в населенных пунктах на ветвях деревьев только в 29% случаев и 60% на субстратах, внешне похожих на ветви. Зарянка в лесу в качестве присад в 26% случаев использует ветви деревьев, в населенных пунктах на них приходится 9% и на сходные по структуре субстраты антропогенного происхождения 11%.

Изменчивость показателей пространственного распределения уменьшается в следующем порядке: высота, участки крон, места поиска корма, места расположения добычи, микростанции. Биотопические различия могут быть хорошо выражены в вертикальном распределении, в меньшей степени — в использовании участков крон и кормовых субстратов. Структура микростанций в разных местообитаниях постоянна. Это касается как естественных, так и антропогенных местообитаний. Изменчивость одних показателей пространственного распределения при постоянстве других, непосредственно связанных с особенностями кормового поведения, свидетельствует о том, что птицы активно избирают подходящие для кормодобывания микроместообитания.

Результаты наших исследований также позволили определить, в какой степени изменяются отдельные показатели кормового поведения птиц в естественных и антропогенных условиях, и каким образом это влияет на манеру кормового поведения птиц в целом.

Разнообразие используемых птицами кормовых маневров сравнительно невелико, и в поведенческом репертуаре отдельных видов могут присутствовать все или большинство из них, свойственных птицам данной экологической группы (Remsen, Robinson, 1990). Наши наблюдения показали, что модельные виды имеют сходный набор кормовых маневров, и что у особей одного вида он сохраняется в естественной среде и в населенных пунктах.

Несмотря на то, что многие виды птиц используют сходный набор кормовых маневров, они существенно отличаются между собой последовательностью их выполнения (Промптов, 1956; Хлебосолов, 1993). Этот показатель наиболее специфичен, устойчив и практически не изменяется у птиц в естественных и антропогенных местообитаниях.

Частота следования одних кормовых маневров после предыдущих у птиц может несколько меняться, причем не только при переходе от естественных мест обитания к населенным пунктам, но и в разных типах леса. Эти различия чаще всего связаны с изменениями в характере и направлении перемещений, в характере клевков. Динамика этих показателей, в свою очередь, обусловлена конкретными условиями кормодобывания (особенностями архитектуры

Глава 5. Роль микробиотопического распределения и кормового поведения птиц...

Таблица 23. Частота использования маневра “собираение корма” модельными видами птиц в естественных и антропогенных местообитаниях (%)

Виды	Естественные местообитания	Населенные пункты
Мухоловка-пеструшка	0–6	15
Серая мухоловка	0–2	5
Горихвостка	34	39
Зарянка	45	79
Хохлатая синица	26	21
Лазоревка	18	32
Большая синица	32	43
Зяблик	27–48	47

крон, развитием яруса, распределением кормовых объектов). Например, преобладание в населенных пунктах пород деревьев с жесткими концевыми ветками вызвало у лазоревки увеличение доли прыжков по веткам и уменьшение количества подвешиваний. Изменение частоты следования одних маневров после предыдущих может происходить не только в населенных пунктах, но и при кормежке в разных типах леса. Так, зяблики в сосновом лесу реже ходили и прыгали вдоль веток и чаще совершали полеты и броски.

При освоении населенных пунктов, количественное соотношение используемых птицами кормовых маневров в целом сохраняется. Например, в кормовом поведении мухоловок не изменяется соотношение различных типов бросков: у мухоловки-пеструшки преобладают короткие броски за добычей на субстрат (на ветви, стволы), у серой мухоловки — броски в воздух. При этом пеструшка чаще, чем серая мухоловка, собирает неподвижную добычу, прыгая по веткам. Поэтому соотношение прыжков и бросков у мухоловок различно и сохраняется при переходе птиц к добыванию корма в населенных пунктах.

В населенных пунктах у большинства модельных видов отмечено более частое использование такого неспециализированного способа добывания пищи как собирание (табл. 23).

Интенсивность кормежки и продолжительность высматривания добычи изменялись в населенных пунктах только у большой синицы.

Соотношение направлений перемещений сохраняется во всех местообитаниях у мухоловок, горихвостки, хохлатой синицы, большой синицы, зяблика. Изменения в направлениях перемещений обнаружены у пухляка при кормежке на лиственных и хвойных деревьях, а также у зарянки и лазоревки в лесу и населенных пунктах.

Длина перемещений у модельных видов птиц варьирует в большей степени, чем другие показатели кормового поведения, и, как

правило, различается у особей одного вида из разных местообитаний. Длина перемещений связана с породой деревьев и другими характеристиками растительности. Например, хохлатая синица при кормежке на ветвях сосен (в лесу и в лесопарке) вынуждена совершать более длинные прыжки, чем при кормежке на еловых лапах. У серой мухоловки и горихвостки длина полетов зависит от расстояний между присадами, а также от степени густоты и сомкнутости деревьев.

Все изменения в способах добывания корма, обнаруженные у модельных видов, представляют собой лишь изменение сочетаний стереотипных действий, что свидетельствует только о некотором динамизме кормового поведения и характеризует степень его подвижности (Резанов, 2000; Зорина и др., 2002). Обнаруженный нами характер изменений носит в основном количественный характер (меняется длина перемещений, частота использования различных направлений перемещений, частота следования кормовых маневров после предыдущих). Ряд изменений, обнаруженных в населенных пунктах, типичен при сезонных изменениях кормового поведения птиц и представляет собой «модификации» — переход одних видоспецифических составляющих в другие (Владышевский, 1975; Вахрушев, 1988; Резанов, 1996). Все отличия в кормовом поведении птиц в той или иной мере обусловлены структурой микроместообитаний. При комплексном рассмотрении каждого вида становится понятно, что способы поиска и добывания пищи у них мало изменяются в естественных и антропогенных местах обитания, несмотря на некоторые отличия в отдельных элементах кормового поведения. Полученные результаты согласуются с данными С. Робинсона и Р. Холмса (Robinson, Holmes, 1984) проводивших сравнительный анализ структуры растительности и кормового поведения четырех видов мелких лесных насекомоядных птиц, из которого следует, что при кормежке на разных видах деревьев меняется интенсивность кормежки и частота обнаружения добычи, в зависимости от густоты листвы — соотношение прыжков и полетов, однако поведение, связанное с поиском и добыванием пищи, остается неизменным.

При сравнении изменчивости показателей кормового поведения и пространственного распределения птиц видно, что в разных условиях обитания кормовое поведение более устойчиво, чем пространственное распределение.

Породы деревьев, высота кормежки и другие показатели среды могут варьировать, однако за счет характерного кормового поведения модельные виды выбирают специфичные микроместообитания в разных биотопах и занимают свойственные им экологические ниши.

Глава 5. Роль микробиотопического распределения и кормового поведения птиц...

Обнаруженные нами изменения в пространственных связях, были обусловлены необходимостью для данного вида сохранять способ добывания пищи. В населенных пунктах — специфичной среде обитания, точное совпадение структуры микробиотопов происходит не во всех случаях, и поэтому у птиц могут быть обнаружены некоторые отличия в кормовом поведении, не выходящие за рамки видового стереотипа.

Для разных видов характер изменений в кормовом поведении и пространственном распределении при освоении населенных пунктов различен. У мухоловки-пеструшки, лазоревки, хохлатой синицы и зяблика при переходе в населенные пункты кормовое поведение, структура и пространственное распределение микростаций практически не меняются. Эти виды расселяются по зеленым насаждениям, имеющим состав и структуру растительности, сходную с естественными местообитаниями. Особенности экологии пухляка не позволяют ему осваивать территории населенных пунктов. У большой синицы и зарянки в структуру микроместообитаний часто включаются субстраты антропогенного происхождения, сходные с естественными. Особенности кормового поведения и требования к структуре микростаций у большой синицы позволяют ей дополнительно использовать антропогенные элементы ландшафта, что способствует широкому распространению этого вида в населенных пунктах. Микростанции зарянки редки в населенных пунктах, поэтому птицы часто используют субстраты антропогенного происхождения, сходные с природными. Способ добывания корма у зарянок в населенных пунктах не изменяется, хотя отдельные показатели кормового поведения из-за отклонений в структуре микростаций варьируют. У серой мухоловки и горихвостки кормовое поведение в населенных пунктах сохраняется. Для высматривания добычи этим видам кроме естественных субстратов подходят и различные антропогенные элементы ландшафта. Несмотря на внешние отличия, структура микростаций этих птиц в лесу и в населенных пунктах остается принципиально сходной и соответствует особенностям их кормового поведения. Неполное совпадение естественных и антропогенных микроместообитаний влияет на некоторые показатели — длину перемещений, частоту наземной кормежки.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что у изученных модельных видов птиц освоение населенных пунктов происходит без принципиального изменения основных показателей кормового поведения и видового стереотипа кормового поведения в целом. Несмотря на то, что биотопы, в которых встречаются птицы, внешне могут различаться (например, лес и жилые кварталы), и показатели

среды могут широко варьировать, внутри этих биотопов за счет устойчивого кормового поведения птицы выбирают сходные по структуре микроместообитания. Таким образом, в сообщества птиц антропогенных ландшафтов входят виды, у которых трофические и пространственные связи сходны со связями в естественных условиях обитания.

Особенности кормового поведения и микробиотопического распределения влияют на численность и экологическую валентность видов. Чем чаще встречаются необходимые для вида микростации в антропогенном ландшафте, тем выше численность и шире распространение птиц. Сходные по структуре участки могут возникать в разных местах, что определяет особенности расселения птиц. Например, микростации большой синицы, зяблика обычны в населенных пунктах, поэтому эти виды широко распространены и успешно осваивают антропогенные местообитания. Специфичные микростации, характерные только для определенных биотопов, ограничивают распространение видов (например, зарянка, пухляк, хохлатая синица), поэтому эти виды встречаются локально и довольно редко.

Выводы

1. Исследования численности и биотопического распределения девяти модельных видов птиц в естественных и антропогенных местообитаниях показали, что для территории населенных пунктов по сравнению с естественными биотопами характерно широкое распространение и увеличение численности большой синицы, лазоревки, горихвостки, сохранение численности мухоловки-пеструшки и серой мухоловки, широкое распространение и снижение численности зяблика, ограниченное распространение и снижение численности зарянки, пухляка, хохлатой синицы.

2. Анализ биотопических предпочтений модельных видов в естественных местообитаниях и населенных пунктах выявил связь частоты встречаемости птиц с определенными показателями структуры растительности. Зависимость распределения каждого вида от значимых для него параметров растительности изменяется сходным образом в лесу и в населенных пунктах.

3. Устойчивость показателей микробиотопического распределения птиц, связанных с добыванием корма, различна. При переходе модельных видов в населенные пункты наибольшее количество достоверных изменений обнаружено для высоты кормежки, наименьшее — для мест сбора корма и в структуре микроместообитаний.

4. Каждый модельный вид обладает специфичной последовательностью кормовых маневров, которая устойчива больше, чем другие показатели кормового поведения, и не изменяется при переходе птиц из естественного ландшафта в антропогенный. Показатели кормового поведения более стабильны, чем показатели пространственного распределения (биотопического, микробиотопического).

5. Проникновение модельных видов птиц в населенные пункты происходит в соответствии со стереотипами их кормового поведения и микробиотопических предпочтений. Виды, которые не находят возможностей для реализации стереотипа, в населенные пункты не проникают.

6. Требования к структуре микроместообитаний и распределение микроместообитаний влияют на численность и распространение птиц в антропогенном ландшафте. Если необходимые для вида микростации обычны, то данный вид широко распространен и имеет высокую численность, недостаток микростаций ограничивает распространение вида, такие птицы встречаются локально и довольно редко.

Литература

- Атлас Псковской области. М. 1969. 44 с.
- Банникова А.А. Кормодобывание и экологическая сегрегация трех видов мухоловок // Экология. 1986. Вып. 6, сс. 21–29
- Бардин А.В. Территория обитания и структура синичьих стай // Материалы VII Прибалт. орнит. конф. (Рига, 24–27 марта 1970 г). Ч.1. Рига: Зинатне, 1970, сс.21–24.
- Бардин А.В. Территориальное поведение скандинавского подвида буроголовой гаички (*Parus montanus borealis* Selis – Longchamps) // Вестник Лен. Ун-та. Зоология. № 9. 1975, сс. 24–34.
- Бардин А.В. Количественная характеристика птенцового корма некоторых видов синиц рода *Parus* // Материалы IX Прибалт. орнит. конф. Вильнюс, 1976, сс. 12-17.
- Бардин А.В. Питание гнездовых птенцов гаичек и хохлатой синицы // Труды Самарк. ун-та, 1977, вып. 324, сс. 90–101.
- Бардин А.В. Семейство Синицы – Paridae // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2. Л., 1983, т. 2, сс. 269–299.
- Бардин А.В. Демография хохлатой синицы в Псковской области // Орнитология, в. 21., 1986, сс. 13–23.
- Березанцева М.С. Питание птенцов серой мухоловки *Muscicapa striata* в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» // Полевые и экспериментальные биологические исследования. СПб.- Омск. 1998, сс. 112–126.
- Благосклонов К.Н. Адаптивные черты поведения птиц большого города // Экология и охрана птиц. Тез. докл. Кишинев, 1981, сс. 25–26.
- Боголюбов А.С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи в лесах Подмосковья // Зоол. журн. 1986, т. 65, вып.2, сс.1664–1674.
- Боголюбов А.С. Географическая изменчивость структур и упаковки экологических ниш видов сообщества синиц // Материалы X Всесоюзной орнитол. конфер. Минск, 1991, сс. 41–42.
- Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. Временная динамика численности и компоновки пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука, 1990, сс. 64–78.
- Божко С.И. Количественная характеристика орнитофауны городских и пригородных парков Ленинграда. (Количественные учеты, распределение птиц по территории и некоторые общие вопросы) // Acta biol., Debrecina, 5, 1967, сс. 13–27.
- Бурский О.В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири (Сб.ст.) М: Наука, 1987, сс. 108–141.

Литература

- Бутьев В.Т., Орлов В.И. Количественная характеристика авифауны лесов юго-востока Истринско-Москворецкого водораздела // Уч. зап. МГПИ им. Ленина. Мат-лы по фауне и экологии животных. М.: изд. МГПИ им. Ленина, 1964, сс. 291–300.
- Бышнев И.И. Птицы как индикаторы антропогенных изменений природных экосистем на севере Белоруссии // Сохранение биологического разнообразия Белорусского Поозерья: Тез. докл. регион. научно-практ. конф. Витебск, 25-26 апр., 1996. Витебск, 1996, сс. 77–78.
- Вахрушев А.А. Начальные этапы формирования сообществ на примере синантропизации птиц // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток, 1988, сс. 34–46.
- Владышевский Д.В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука, 1975. 197 с.
- Воронов А.Г. Геоботаника, 2-е изд. М.: Высшая школа, 1973.
- Воронов Л.Н. К проблеме морфологических преадаптаций у синантропных птиц // Материалы 10 Всес. орнитол. конф. Ч. 1. Минск, 1991.
- Воронов Л.Н. Эколого-морфологические преадаптации птиц антропогенного ландшафта // Вестник Чувашского гос. педуниверситета. № 7 (12), 1999, сс. 113–116.
- Гавлюк Э.В. К экологии некоторых видов мухоловок Ленинградской области // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики её преподавания в ВУЗе и школе. Тезисы Всесоюзн. научн. конф. зоологов педвузов. Пермь. 1976, сс. 217–218.
- Ганя И.М., Зубков Н.И. Адаптация птиц к условиям антропогенной среды // Адаптация птиц и млекопитающих к антропогенному ландшафту. Кишинев, 1988, сс. 34–55.
- Геоботаническое районирование нечерноземья европейской части РСФСР / отв. ред В.Д.Александрова, Т.К.Юрковская. Л. 1989. 63 с.
- Гладков Н.А., Рустамов А.К. Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов // Современные проблемы орнитологии. Фрунзе, 1965, сс.111–156.
- Головань В.И. Сем. Мухоловковые — *Muscicapidae* // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2.- Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983, сс.246–263.
- Головатин М.Г. Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. — 104 с.
- Грабовский В.И. Ворона в антропогенном ландшафте — адаптация или преадаптация // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. М., 1984, сс. 54–56.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. и др. Птицы Советского Союза. Т.5. М.: Советская наука, 1954. — 804 с.
- Долбик М.С. Ландшафтная структура орнитофауны Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1974. — 312 с.
- Дольник В.Р. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом // Популяционная экология зяблика. Тр.зоол. ин-та. Т.90. Л.: Наука, 1982, сс.18–40.
- Доппельмайр Г.Г. Значение архитектоники деревьев и кустарников для гнездования птиц // Природа, 1939, №12, сс. 44–51.
- Елаев Э.Н. Экология симпатрических популяций синиц (на примере бассейна озера Байкал). Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ун-та, 1997. — 159 с.
- Зимин В.Б. Материалы по гнездованию большой синицы в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978, сс. 17-31.

- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: изд-во МГУ: изд-во «Высшая школа», 2002. — 383 с.
- Ильичев В.Д., Бутьев В.Т., Константинов В.М. Птицы Москвы и Подмосковья. М.: Наука, 1987. — 272 с.
- Иноземцев А.А. Зависимость размеров охотничьих участков мухоловки-пеструшки от биотопов // Тез. докл. 2 Всес. орнитол. конф. 1959. Ч.2. М., сс.51–52.
- Иноземцев А.А. Влияние биотопа на размножение птиц-дуплогнездников // Уч. зап. Факультета естествозн. МГПИ им. Ленина, вып.4, 1960 а, сс. 153–168.
- Иноземцев А.А. Экология и лесозащитное значение хохлатой синицы // Орнитология. 1960 б, вып. 3, сс. 146–160.
- Иноземцев А.А. Материалы по экологии лазоревки и большой синицы в Московской области // Орнитология. Вып. 4. — 1962 а, сс. 103–116.
- Иноземцев А.А. Материалы по экологии синиц Московской области (буроголовая гаичка) // Уч.зап. Моск. пед. ин-та им. В.И.Ленина, 1962 б, №186, сс. 169–199.
- Иноземцев А.А., Френкина Г.И. Питание лесных птиц в условиях ландшафтно-преобразовательного антропогенного воздействия в Калининской области // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов Калинин. Гос. Ун-т. Калинин, 1985, сс. 159–191.
- Карев Е.В. Урбанизация как фактор изменения региональной орнитофауны (на примере г. Уфы) // Орнитофауна и изменение среды (на примере Южно-Уральского региона) / В.Д.Ильичев, В.Е. Фомин. М.: Наука, 1988. — 247 с, сс.138–165.
- Карелин Д.В. Особенности кормовой стратегии пухляка и сероголовой гаички (*Parus montanus* L., *P. cincus* Bodd.) // № 4, 1984, сс. 45–51.
- Карелин Д.В. опыт сравнительного анализа биологии двух близкородственных видов синиц — пухляка и сероголовой гаички // Бюлл. Моск. Общества испыт. природы. Отд. биологии. Т. 90, вып. 6, 1985, сс. 46–51.
- Кашкаров Д.Ю. О проблеме адаптации птиц к антропогенным ландшафтам // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы междунар. конф. (XI Орнитол. конф.). Казань, 2001, сс. 291–292.
- Кожевникова Р.К. Птицы сосновых насаждений Березинского заповедника // Орнитология, вып.7, 1965, сс.55–62.
- Козлов Н.А. Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения). Новосибирск: Наука, 1988 — 158 с.
- Константинов В.М. Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань, 2001, сс.449-461.
- Константинов В.М., Новицкий В., Пичурин А.Г. Современное состояние авифаун и населения птиц городов Восточной Европы // Чтения памяти проф. В.В.Станчинского. Вып. 2. Смоленск, 1995 — сс. 26–31.
- Корбут В.В. Гнездостроение серой вороны. 1. Использование субстрата // Зоол. журнал, т. 68, вып. 12, 1989, сс. 88–95.
- Корбут В.В. Гнездостроение серой вороны. 2. Размещение гнезд // Зоол. журнал, т. 69, вып. 1, 1990, сс. 106–115.
- Корбут В.В. Преадаптивность, стратегии существования птиц в нестабильной среде и механизмы урбанизации // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной

Литература

- Европы и Северной Азии. Мат-лы междунар. конф. (XI Орнитол. конф.). Казань, 2001, сс. 313–314.
- Костюшин В.А. Численность гаички, большой синицы и лазоревки на территориях с различным уровнем рекреационной нагрузки // Ред. «Вестник зоологии» Киев, 1990. 10 с.
- Кривицкий И.А., Ковалев В.А., Садовская Н.Г. О новых поведенческих реакциях у некоторых птиц в условиях урбанизированных ландшафтов // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас, 1984, сс. 79–80.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Лэк Д. Численность животных и её регуляция в природе. М.: Иностран. литер., 1957. — 403 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и чопредельных территорий: история, биология, охрана. Т. 2. Л.: изд-во Ленингр. ун-та, 1983. — 504 с.
- Марочкина Е.А. Кормовое поведение мухоловки-пеструшки в лесных сообществах Мещерской низменности // Фауна, экология и эволюция животных / Сб. научн. тр. каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2001 а, сс. 55–63.
- Марочкина Е.А. Структура и динамика некоторых лесных сообществ воробьиных птиц Окского заповедника // Фауна, экология и эволюция животных. Сб. научн. тр. каф. зоол. РГПУ. Рязань, 2001 б, сс.63–69.
- Марочкина Е.А., Чельцов Н.В. Экологическая сегрегация большой синицы (*Parus major*) и лазоревки (*P. caeruleus*) в лесных биотопах Окского заповедника // Экология и эволюция животных / Сб. научн. тр. каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2004. сс. 36–52.
- Марочкина Е.А., Чельцов Н.В., Барановский А.В. Кормовое поведение серой мухоловки в лесных сообществах и антропогенном ландшафте // Поведение, экология и эволюция животных: сб. научн. тр. каф. зоол. РГПУ. Рязань: РИРО, 2002, сс. 47–56.
- Марочкина Е.А., Шемякина О.А. Субъективный фактор в изучении кормового поведения птиц // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 218, 2003, сс. 359–373.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус, 1996. — 226 с.
- Миронов В.И. Орнитофауна сельских населенных пунктов степной зоны Украины // Чтения памяти проф. В.В.Станчинского. Смоленск, 1992. с.70–73.
- Михеев А.В. О сезонном размещении и оседлости большой синицы // Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 2, сс. 313–314.
- Нанкинов Д.Н. Видовой состав и численность птиц некоторых зеленых насаждений Ленинграда // Материалы VI Всесоюзной орнитол. конф. Москва 1-5 февр. 1974 г. Ч.2. М.: изд-во Моск. ун-та, 1974, сс. 344–347.
- Некрасов Б.В. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вырковых птиц. Часть 1. // Изв. Казанск. Филиала АН СССР. Сер. биол., зоол. 1958, вып. 6, сс. 47–68.
- Некрасов Е.С. Орнитофауна города Свердловска // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1979, сс.102–107.
- Осмоловская В.И., Формозов А.Н. Очерки экологии некоторых полезных птиц леса // Птицы и вредители леса. М., 1950, сс. 34–142.
- Пекло А.М. Мухоловки фауны СССР. Киев, 1987 — 180 с.
- Познанин Л.П. Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни. Труды ин-та морфологии животных. Том III, вып. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1949.

- Познанин Л.П. Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука, 1978 — 147 с.
- Поливанова Н.Н. Питание птенцов некоторых видов полезных насекомоядных птиц в Дарвинском заповеднике // Труды Дарвинск. запов. 1957, вып. 46.
- Правосудов В.В. О скорости нахождения пищи синицами в зимний период в условиях северной тайги // Вестник ЛГУ, № 21, 1983, сс. 16–22.
- Преображенская Е.С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: KMK Scientific Ltd, 1998, — 200 с.
- Природа Псковской области. Псков. 1974. 172 с.
- Природа районов Псковской области. Л. 1971. 406 с.
- Прокофьева И.В. Материалы по питанию зяблика в Ленинградской области // Сб «Экология позвоночных животных Ленинградской области». Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1963, т. 230, сс.71–86.
- Прокофьева И.В. О питании и хозяйственном значении мухоловок (*Muscicapa*) в гнездовой период // Зоол. журн. 1966 а, Т.45, вып. 8, сс. 1210–1215.
- Прокофьева И.В. Охота серых мухоловок и освещенность // Научн. докл. высш. шк. Биол.науки. 1966 б. Вып. 4, сс. 36–37.
- Прокофьева И.В. Состав корма и хозяйственное значение дроздовых птиц // Питание, размножение и генетика животных. Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1972, т. 392, Л., сс. 129–148.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М. —Л.: изд-во АН СССР, 1956. — 310 с.
- Птицы Латвии: Территориальное размещение и численность / Под ред. Я.Виксне. — Рига: Зинатне, 1983. — 224 с.
- Птицы Рязанской Мещеры / Под ред. Е.И. Хлебосолова. — Рязань: НП «Голос губернии», 2008. — 208 с.
- Птушенко Е.С. Изменения авифауны Ленинских гор и их окрестностей // Орнитология, вып. 12. М., 1976, сс. 3–9.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: изд-во МГУ, 1968. — 461с.
- Пузаченко Ю.Г. Принципы информационного анализа // Статистические методы исследования геосистем. Владивосток: изд. ДВНЦ АН СССР, 1976, сс. 5–37.
- Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки. Медицинская география. М.: Наука, 1969, вып. 3, сс. 5–74.
- Равкин Е.С. Методические особенности изучения населения птиц антропогенных ландшафтов // Экологические исследования и охрана птиц Прибалтийских республик. Тезисы докл. Каунас, 1982, сс. 163–166.
- Равкин Е.С. Пространственная структура орнитокомплексов юга лесной зоны Северо-Запада РСФСР // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. IX Всес. орнит. конф. Часть 2. Л., 1986, сс. 184–185.
- Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967, сс. 66–75.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., Покровская И.В. Мониторинг разнообразия позвоночных на особо охраняемых природных территориях (информационно-методические материалы) // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках.

Литература

- Сб. докл. семинара-совещания, г. Пушкино-на-Оке, 18–26 декабря 1999 г. М., 1999, сс. 103–142.
- Рахилин В.К. Склонность к синантропизации и её причины у птиц фауны СССР // Синантропизация и domestикация животного населения. М., 1969, сс.18–20.
- Рахимов И.И. Участие основных таксономических групп птиц (отрядов и семейств) в авифауне урбанизированных ландшафтов Среднего Поволжья // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 151. 2001 6, сс. 579–589.
- Рахимов И.И. Преадаптивные возможности врановых птиц в процессе их синантропизации // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Саранск, 2002 6, сс. 32–33.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // Рус. орнитол. журнал. 1996, 5, 1/2, сс. 53–63.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-Школа, 2000 – 223 с.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. Влияние рекреационного лесопользования на животных // Природные аспекты рекреационного использования леса. – М.: Наука, 1987. – с. 36–70.
- Сафронов А.А. Опыт изучения питания мухоловки-пеструшки и большой синицы // Привлечение и переселение полезных птиц в лесонасаждения. М., 1954.
- Семаго Л.Л. Образование оседлой популяции большой синицы в Воронеже // Тез.докл. VII Всес. орнитол. конф. Киев: Наукова думка, 1977. Ч. 2, сс. 318–319.
- Семенов С.М., Прядько В.П. Материалы о питании мухоловки-пеструшки в гнездовой период // Труды Воронежского заповедника. 1954, вып. 5, сс. 154–156.
- Слинчак А.И. Псковско-Чудское озеро как мезоклиматообразующий фактор // Охрана окружающей среды и устойчивое развитие в водосборном бассейне Псковско-Чудского озера. Матер. регион. эколог. научно-практич. конф. Тарту. 1997, сс. 33–34.
- Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // Орнитология, вып. 16, 1981, сс. 185–188.
- Смогоржевский Л.А., Коткова Л.И. Характеристика питания птенцов некоторых видов насекомоядных синантропных птиц // Вестник зоологии, № 3, 1973.
- Сорокин М.Г. Сезонная изменчивость структуры населения птиц пригородного соснового леса // влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем. Калинин, 1983, сс. 85–95.
- Строков В.В. Насекомоядные птицы в Москве // Орнитология, вып. 4, 1962, сс. 305–315.
- Струкова О.А. Кормовое поведение зарянки // Фауна, экология и эволюция животных / Сб. научн. тр. каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2001, сс. 79–84.
- Уткин А.И. О показателях лесных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. Т. LXXX (2), 1975, сс. 95–107.
- Фетисов С.А., Ильинский И.В., Головань В.И. Биотопическое размещение и плотность населения птиц в проектируемом национальном парке «Себежский» // Проблемы сохранения биоразнообразия Псковской области. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 1998, сс. 92–100.(Труды СПбОЕ. Сер.6.Т.1).
- Формозов А.Н., Осмоловская В.И., Благосклонов К.Н. Птицы и вредители леса. Изд-во Моск. Об-ва испытат. природы. М., 1950 – 182 с.

- Френкина Г.И. О трофических отношениях близких видов мухоловок в лесах Рязанской области // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов. Калинин, 1981, сс. 21–31.
- Френкина Г.И. О трофических связях насекомоядных птиц в разных антропогенных условиях // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем. Калинин, 1983, сс. 114–124.
- Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975. — 855 с.
- Харитонов И.А. Влияние факторов среды обитания на распределение амурского поползня и черноголовой гаички в лесах среднего Сихоте-Алиня // Экология, 1982, № 3, сс. 37–45.
- Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. Т. 113, вып. 6. 1993, сс. 717–730.
- Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999. — 284 с.
- Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в северо-западной Карелии // Зоол. журн. 1997, т. 76, вып. 9, сс. 1066–1072.
- Цыбулин С.М. Птицы диффузного города. Новосибирск: Наука, 1985.—167 с.
- Шемякина О.А., Зацаринный И.В. Механизмы экологической сегрегации пухляка (*Parus montanus*) и болотной гаички (*P. palustris*) // Экология и эволюция животных. Сб. науч. тр. каф. зоологии РГПУ. Рязань: РИРО, 2003. — сс. 101–111.
- Шемякина О.А., Марочкина Е.А., Зацаринный И.В., Чельцов Н.В. Механизмы экологической сегрегации четырех совместно обитающих видов синиц — *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus* // Русский орнитологический журнал. 2007. Экспресс-вып. № 362. сс. 759–783.
- Шульпин Л.М. Экологический очерк орнитофауны Алма-атинского государственного заповедника // Труды Алма-Атинск. гос. заповедника. Вып. 1. 1939. — 150 с.
- Юдкин В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период. Новосибирск: изд-во СО РАН, ф-л «Гео», 2000. — 105 с.
- Alatalo R.V., Alatalo R.H. Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland // Oikos, 1979, 33, pp. 46–54.
- Alatalo R.V., Carlsson A. Hording — sate selection of the willow tit *Parus montanus* in the presence of the siberian tit *Parus cinctus* // Ornis Fenn., 1987, 64, 1, pp. 1–9.
- Barbosa A., Moreno E. Evolution of foraging strategies in shorebirds: an ecomorphological approach // Auk 1999. Vol. 116. N3. pp. 712–725.
- Bell G.W., Hejl S.J., Verner J. Proportional use of substrates by foraging birds: model considerations on first sightings and subsequent observations // Studies in Avien Biology. 1990. № 13. pp. 161–165.
- Bibby C. J., Green R.E. Foraging behaviour of migrant pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories // J. Animal. Ecol., 1980, vol. 49, № 2, pp. 507–521.
- Blond J., Dervieux A., Maistre M., Perret P. Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats // Oecologia, 1991, vol. 88, N 1, pp. 9–14.
- Cederholm G., Ekman J. A removal on Crested Tit *Parus cristatus* and Willow Tit *P. Montanus* in the breeding season // Ornis Scand., 1976, vol. 7, № 2, pp. 207–213.

Литература

- Cody M.L. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity // *Bioscience*, 1981, 31, pp. 107–113.
- Cowie R.J. Optimal foraging in great tit (*Parus major*) // *Nature*, 268, 1977, 5616, pp. 137–139.
- Cowie R.J., Hinsley S.A. Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*) breeding in suburban gardens // *J. Animal Ecol.*, 1988, vol. 52, № 2, pp. 611–626.
- Davies N.B. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging // *Anim. Behav.*, 1977, 25, pp. 1016–1033.
- Dhondt A.A. Competition between the great tit and the blue tit outside the breeding season in field experiments // *Ecology*, 1980, 61 (6), pp. 1291–1296.
- Dhondt A.A., Eyckerman R. Competition and the regulation of numbers in great and blue tit // *Ardea*, 68, 1–4, 1980, pp. 121–132.
- Ekman J., Gederholm G., Ascenmo C. Spacing and survival in winter groups of *Parus montanus* and *P. cristatus*, - a removal study // *J. Anim. Ecol.*, 50, № 1, 1981, pp. 1–9.
- Foster J., Godfrey C. A study of the British Willow-Tit // *British Birds*, v. 43, № 11, 1950, pp. 351–361.
- Gibb J. Feeding Ecology of Tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest // *Ibis*, 1954, v. 96, № 4, pp. 513–543.
- Gibb J. Populations of tits and Goldcrests and their food supply in pine plantations // *Ibis*, 1960, 102, N2, pp. 163–208.
- Haartman L.V. The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes // *Commentationes biologicae. Soc. Scient Fennica*. 1969. v. 32. 190 p.
- Haftorn S. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part I. The crested tit (*Parus c. cristatus* L.) // *Kgl. Norske videnskab. selskabs skr.*, 1953, 1, № 4, pp. 1–37.
- Haftorn S. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part III. The Willow tit (*Parus atricapillus* L.) // *Kgl. Norske videnskab. selskabs skr.*, 1956, № 3, 79 p.
- Hartley P.H.T. An ecological study of the feeding habits of the english titmice // *Animal Ecol.*, 1953, v. 22, № 2, pp. 261–288.
- Hartley P.H.T. Ecological aspects of the foraging behaviour of Crested Tits *Parus cristatus* // *Bird Study*, 1987, vol. 34, pt. 2, pp. 107–111.
- Hejl S.J., Verner J., Bell G.W. Sequential versus initial observations in studies of avian foraging // *Studies in Avian Biology*. 1990. № 13. pp. 166–173.
- Hespenheide H.A. Prey characteristics and predator niche width // *Ecology and Evolution of Communities* / M.L.Cody, J.M.Diamond, eds. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press, 1975, pp. 150–180.
- Hilden O. Habitat selection in birds // *Ann. Zool. Fenn.* № 2, 1965, pp. 53–75.
- Jarvinen A. Habitat selection of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in mountain birch woods in Finnish Lapland // *Ornis Fenn.*, 1984, vol. 61, № 4, pp. 113–115.
- Kluijver H.N. The population ecology of great tit *Parus major* // *Ardea*, v. 39, 1951.
- Krebs J.H. Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major* L. // *Ecology*, 1971, 52, 1, pp. 2–22.
- Krebs J. R., Erichsen T., Webber M.T., Charnov E.L. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*) // *Animal Behaviour*, 1977, 25, pp. 30–38.

- McClure H.E. What characterizes an urban bird? // J. Iamashina Int. Ornithol., v. 21, № 2, 1989, pp. 178–192.
- Minot E.O. Effects of interspecific competition for food in breeding blue and great tits // J. Animal Ecol., 50, 2, 1981, pp. 375–386.
- Morrison M.L. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior // Condor. 1984. v. 86, pp. 146–150.
- Palmgren P. Über die Leistungsfähigkeit der hinteren Extremitäten bei *Muscicapa striata* und *Hippolais isterina*. Ornith. Fennica, № 10, 1933.
- Partridge L. Habitat selection in titmice // Nature, 1974, v. 247(5442), pp. 573–574.
- Partridge L. Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation to their habitats // Anim. Behav., 1976a, 24, pp. 534–544.
- Partridge L. Some aspects of the morphology of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation of their behaviour // J. Zool. London, 1976 6, 179, pp. 121–133.
- Perrins C.M. The great tit, *Parus major* // Biologist (Gr. Brit.), 1980, 27, 2, pp. 73–80.
- Remsen J.V., Robinson S.K. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats // Studies in Avian Biology. № 13, 1990, pp. 144–160.
- Robinson S.K., Holmes R.T. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds // Auk., v. 101, 1984, pp. 672–684.
- Rolando A. Ecological segregation of tits and associated species in two coniferous woods of northern Italy // Monitore zool. Ital. (N.S.), 1983, 17, 1, pp. 1–18.
- Royama T. Factors governing the feeding behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major*) // J. Animal Ecol., 1970, 39, 3, pp. 619–668.
- Schoener T.W. Resource partitioning in ecological communities // Science. 1974, v. 185. pp. 27–39.
- Sherry T.W., Holmes R.T. Habitat selection by breeding American redstarts in response to a dominant competitor, the Least flycatcher // Auk, 105, 1988, pp. 350–364.
- Snow D.W. The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.) // Ibis, 96, 4, 1954, pp. 565–585.
- Tinbergen N. An objectivistic study of the innate behaviour of animals // Biblioth. Biother., 1942. № 1, pp. 39–98.

Труды, статьи, монографии

**Поведение, экология и эволюция
животных**

Под общей редакцией
Владимира Михайловича Константинова

Верстка – *Кушель Ю.А.*
Ответственная за выпуск – *Рябко Н.А.*

Издательство некоммерческого партнерства
по реализации государственной информационной политики
«Голос губернии». 390023, г. Рязань, ул. Горького, 14.
Тел./факс (4912) 25-65-65.
Подписано в печать . Бумага офсетная. Формат 60x84 1/16.
Печ. л. 18. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Тираж 500 экз. Заказ № .
Отпечатано в ГУП РО «Рязанская областная типография».
390023, г. Рязань, ул Новая, 69/12.