М. Г. ГОЛОВАТИН

ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛЕСОВ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

М. Г. ГОЛОВАТИН

ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛЕСОВ

ЕКАТЕРИНБУРГ 1992

УДК 574 : 591.5 : 598.8

Головатин М. Г. Трофические отношения воробьиных птиц **на северной границе распространения лесов.** Екатеринбург: УрО РАН, 1992. ISBN 5-7691-0171-7.

Книга посвящена одной из актуальных проблем экологии — выяснению роли межвидовых конкурентных отношений в разделении экологических ниш организмов. Подведены итоги параллельного изучения питания и пространственного распределения во время кормодобывания нескольких совместно обитающих видов птиц. На достаточном фактическом материале обосновывается вывод об отсутствии влияния межвидовой конкуренции на разделение трофических ниш воробьиных птиц. Показано, что сосуществование изученных видов обеспечивается в первую очередь различиями в пространственном распределении их при поисках корма. Выбор места кормежки — результат специфических реакций вида на конкретную трофическую обстановку, происходит независимо от присутствия потенциальных конкурентов.

Книга рассчитана на широкий круг экологов, зоологов и орнитологов.

Табл. 51. Ил. 32. Библиогр. 200 назв.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук **В. К. Рябицев**

Рецензенты

доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**
кандидат биологических наук **В. А. Коровин**

ISBN 5-7691-0171-7.

Г $\frac{21008-1750-199(90)}{055(02)7}$ 1992

© УрО РАН, 1992

ВВЕДЕНИЕ

Решение важных теоретических и практических задач в области рационального природопользования и охраны окружающей среды, повышение роли экологической экспертизы при разработке крупных народохозяйственных проектов требуют как можно более полного изучения специфики функционирования биоценозов. В частности, при нарастающем процессе освоения северных районов особую актуальность приобретают экологические исследования сообществ животных этого региона, в том числе и лесных экосистем близ границ их распространения. При подобного рода исследованиях очень важно знать механизмы, лежащие в основе интеграции и функционирования сообществ. Особый интерес представляют вопросы: какое значение имеют межвидовые конкурентные отношения, какова их роль в разделении экологических ниш организмов, в формировании структуры сообществ. Внимание акцентируется на изучении механизмов разделения пищевых ресурсов между членами сообщества. Актуальность этой проблемы подчеркивает тот факт, что ей был посвящен специальный международный симпозиум, проведенный в Финляндии осенью 1982 г.

Основная цель работы — изучение трофических отношений воробьиных птиц на северной границе распространения лесов и влияния этих отношений на характер разделения пищевых ресурсов между членами сообщества. Исходя из этого были поставлены следующие конкретные задачи; 1) изучить состав пищи модельных видов; 2) выяснить особенности пространственного распределения видов при поиске пищи; 3) оценить влияние межвидовых отношений на характер разделения пищевых ресурсов между членами сообщества; 4) выяснить специфику трофических отношений воробьиных птиц в лесных экосистемах близ границ их распространения. Для этого параллельно изучены питание и пространственное распределение во время кормежки нескольких совместно обитающих видов.

Автор искренне признателен доктору биологических наук, профессору Н. Н. Данилову, а также сотрудникам Института экологии растений и животных УрО АН СССР В. К. Рябицеву и С. В. Шутову за ценные советы и замечания по ходу работы, В. Н. Ольшвангу — за непосредственную помощь при анализе энтомологического материала в корме птенцов, Н. В. Пешковой, Г. В. Троценко и Н. Н. Никоновой — за геоботаническое описание сообществ растений в районах, где велись исследования.

Глава 1

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОЛИ МЕЖВИДОВЫХ КОНКУРЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ В РАЗДЕЛЕНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ СОСУЩЕСТВУЮЩИХ ВИДОВ

Изучение структурных и функциональных аспектов организации многовидовых сообществ с самого начала было тесно связано с теорией межвидовой конкуренции. Конкурентные отношения рассматривались в качестве основного типа взаимодействий между видами. Для определения положения отдельных видов в сообществе введено понятие об экологической нише, и таким образом, оно также оказалось неразрывно связанным с идеей межвидовой конкуренции.

Определение «ниша» предложено Гриннеллом (Grinell, 1917, 1924, 1928) и Элтоном (Elton, 1927). Гриннелл называет нишей наименьшее подразделение местообитания, в пределах которого вид удерживают его структурные и поведенческие особенности. Он трактует нишу как микростацию. Его понятие ниши включает пространственные особенности физической среды, занимаемой организмом (Пианка, 1981). Элтон определил нишу как функциональный статус организма в сообществе, включая в это понятие связи животного с внешними факторами, действующими на него (Hutchinson, 1978).

Хатчинсон (Hutchinson, 1957), использовав теорию множеств, рассмотрел нишу как многомерное пространство из переменных среды, или гиперпространство, весь диапазон условий, в пределах которого неограниченно долго существует особь или вид. Гипотетическое пространство, которое занимал бы вид, не сталкиваясь с конкурентами, Хатчинсон назвал фундаментальной нишей, а фактическое гиперпространство, занимаемое видом при биотических ограничениях,— реализованной нишей.

В свою очередь Э. Пианка (1981) определил экологическую нишу как общую сумму адаптаций организма или как все разнообразные пути приспособления данного организма к определенной среде.

Ю. Одум (1975), рассматривая все эти варианты, называет экологической нишей понятие, «включающее в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональную роль организма в сообществе (например, его трофический статус), и его положение относительно градиентов внешних факторов — температуры, влажности, pH почвы и других условий существования» (с. 303). При этом он отмечает, что статус организма обусловлен его структурными адаптациями, физиологическими реакциями и специфическим поведением. Указанные три аспекта экологической ниши он обозначает как пространственную нишу, трофическую нишу и многомерную, или гиперпространственную нишу.

Так как с самого начала развития «теории ниш» конкуренция признавалась основным типом взаимоотношений видов в сообществе, то, естественно, она была признана и в качестве механизма разделения экологических ниш. Ей отводили роль главного фактора, влияющего на структуру сообщества. В настоящее время можно выделить несколько основных положений теории межвидовой конкуренции.

Предполагается, что в результате межвидовой конкуренции происходят разделение ниш между членами сообщества (MacArthur, Levins, 1967; Schoener, 1974), а также паковка видов в сообществе подобно кристаллической структуре (MacArthur, 1972; Cody, 1975). Эта точка зрения заключалась в концепции ниши Хатчинсона, в его определении межвидовой конкуренции как единственного фактора, определяющего различия между фундаментальной и реализованной нишами (Hutchinson, 1978). Подобная роль конкуренции доказывалась из объяснения изменений ниш видов и компенсации их плотности на островах в результате различного давления конкуренции на островах и на материке (MacArthur et al., 1972; Diamond, 1973; Yeaton, Cody, 1974). Предполагалось также, что в результате конкуренции структура сообществ из различных частей мира имеет много сходных специфических особенностей (Cody, 1974, 1975). Было введено и такое понятие, как диффузная конкуренция (MacArthur, 1972), под которой подразумевалось общее влияние, испытываемое каждой отдельной популяцией вида со стороны популяций остальных видов в сообществе.

Существует также несколько положений теории конкуренции, рассматривающих эволюционные последствия межвидовой конкуренции, или коэволюцию конкурентов. Предполагается, что конкурентные отношения видов в данный момент времени приводят к разделению ниш впоследствии. Подобная связь экологии и эволюции вызывает затруднения в проверке этого положения. В самом деле, если межвидовая конкуренция не наблюдается в сообществе в настоящее время, всегда можно сказать, что она существует на эволюционной шкале времени и всегда является причиной разделения ниш (Haila, 1982).

Основные доказательства коэволюции конкурентов строились на работах Хатчинсона и его последователей (Hutchinson, 1959; Hutchinson, MacArthur, 1959; Schoener, 1965; Diamond, 1975; Maiorana, 1978). В этих исследованиях анализировались размеры клювов некоторых симпатрических видов птиц. Был сделан вывод: чтобы экологически сходные виды могли сосуществовать, они должны различаться по размеру тела или клюва в некоторой относительно постоянной пропорции: 2,0 по массе тела и 1,3 по длине клюва. Другое доказательство основано на явлении так называемого «смещения признаков» у конкурирующих видов в областях симпатрии (Brown, Wilson, 1956; Fjeldsoa, 1983): различия между видами здесь были больше, чем в зоне аллопатрии. Предполагалось, что усиление различий служит для разделения ниш.

Критические замечания по поводу этих положений теории конкуренции сводятся к следующему. Ставятся под сомнение специфические доказательства межвидовой конкуренции. Одной из первых работ в этом плане был анализ Грантом (Grant, 1972, 1975) явления «смещения признаков». Он нашел, что даже в классическом случае с поползнями *Sitta neumayer* и *S. tephronota* наблюдаемые различия по длине клюва между симпатрическими и аллопатрическими популяциями этих видов относятся к географической клинальной изменчивости внутри видов. Что касается изменения ниш и компенсации платности видов на островах, то Эббот (Abbott, 1980) в своем обзоре островных сообществ птиц показал, что при сравнении островов и материков очень редко оценивались состав местообитаний и уровень ресурсов, несмотря на то, что эти факторы оказывают значительное влияние на распределение птиц по местообитаниям и на обилие видов птиц. Вассалло и Райс (Vasssallo, Rice, 1982) также отмечают, что расхождения между нишами островных и материковых популяций птиц связаны с наличием биотопов и что для объяснения даже очень больших различий нет необходимости привлекать понятие «конкуренция», по крайней мере, для видов, демонстрирующих хорошую экологическую пластичность. Относительно упорядоченных различий в размерах сосуществующих видов птиц было показано, что это правило часто не соблюдается и что размер хищника и размер жертв связаны далеко не так четко, как предполагалось (Hespenheide, 1973, 1975; Wilson, 1975; Wiens, Rotenberry, 1981; Simberloff, Boecklin, 1981; Wiens, 1982). Рассматривая доказательства эволюционных последствий межвидовой конкуренции, Артур (Arthur, 1982) заметил, что существует весьма незначительное число примеров, в которых показана непосредственная связь изменений видов с межвидовой конкуренцией.

Особенно трудно проверить правильность концепции «диффузной конкуренции», так как, если участники конкурентных взаимоотношений не могут быть четко определены, то как мож-

но продемонстрировать реальность конкуренции (Haila, 1982)? Одним из основных положений теории конкуренции является принцип конкурентного исключения. Суть его заключается в том, что два вида со сходными нишами не могут длительно сосуществовать. Этот принцип известен еще как «принцип Гаузе», хотя Г. Ф. Гаузе формально его никогда не заявлял и в действительности призывал к осторожности при перенесении этого правила на взаимоотношения между видами в естественных условиях (Gause, 1934). Существует целый ряд работ, в которых показано, что трофические ниши некоторых видов птиц в значительной степени сходны, а агрессивных столкновений между видами не происходит (Laursen, 1978; Alatalo, 1980; Rotenberry, 1980; Brotherson et al., 1981; Caldwell, 1981; Post, Greenlaw, 1982; Schluter, 1982; Barnard, Stephens, 1983; Earlé, 1983; Pöysä, 1983; Waugh, Hails, 1983). Возникает вопрос: когда и при каких условиях может «работать» данный принцип?

В подавляющем большинстве примеров высокое перекрывание ниш тесно связано с избытком пищевых ресурсов и при уменьшении их наблюдается снижение степени перекрывания. Известно, что некоторые условия, например, изменчивость среды (Wiens, 1977) или хищничество (Connell, 1980), могут приводить к тому, что популяции видов будут находиться ниже уровня насыщения среды, следовательно, пища будет достаточна обильна и виды могут потреблять ее одновременно без вреда друг для друга.

Таким образом, принцип конкурентного исключения соблюдается только при условиях, когда наблюдается недостаток ресурсов.

В областях с резко выраженной сезонностью климата недостаток пищевых ресурсов наблюдается только в определенное время года, в умеренных широтах, например в зимний период (Newton, 1980). Сезон размножения, в частности время вылупления птенцов, как правило, совпадают с массовым появлением корма (Лэк, 1957; Sjöberg, Danell, 1982; Oniki, Willis, 1983 *a*—*b*; Rabe et al., 1983; Turner, 1983). Предполагается, что в это время птицы избыточно обеспечены пищей (Лэк, 1957; Владышевский, 1980; Newton, 1980), о возможности чего в высоких широтах говорилось Н. Н. Даниловым (1966, 1974, 1977), утверждения которого основываются к тому же на специально поставленных экспериментах. Он отмечал, что насекомоядные птицы поедали в день в середине лета 1,5—1,7 % запаса беспозвоночных и что в тундре имеется такое количество доступного корма, которое достаточно для того, чтобы в течение одних суток обеспечить им в 55 раз большее количество насекомоядных птиц, чем имеется. Из литературы известно, что, как правило, в сезон размножения птицы потребляют менее 10 % потенциальной пищи (Newton, 1980). Лишь иногда это потребление доходит до 37% (Лэк, 1957; Lack, 1956; Southern, Lowe, 1982). В неко-

торых случаях, например, при вспышках численности насекомых, доля изъятия их специализированными хищниками возрастает до 98 % (Иноземцев, 1962; Koplin, 1972; Crockett, Hansley, 1978; Владышевский, 1980).

Однако сами по себе количественные данные по запасам пищи и по проценту изъятия не отражают действительного уровня обилия ресурсов, так как при потреблении пищи птицами большое значение имеет доступность ресурсов, которая, в свою очередь, зависит от условий среды (Владышевский, 1980; Eiserer, 1980; Newton, 1980; Rabe et al., 1983; Avery, Krebs, 1984).

Известно, что при сборе пищи птицы пользуются так называемой «оптимальной стратегией кормодобывания» (Houston et al., 1980; Krebs, 1980; Carlson, Moreno, 1981; Matle, 1981; Turner, 1982), при которой они стремятся к тому, чтобы энергия, получаемая с пищей, превышала энергозатраты на ее добычу. Общей закономерностью является повышенное использование кормов более приспособленными к ним видами позвоночных. Чем меньше тот или иной вид приспособился к использованию данного корма, тем выше должно быть обилие последнего для обеспечения положительного энергобаланса кормодобывания (Владышевский, 1980; Tinbergen, 1981). Поэтому виды-эврифаги при сильных и нерегулярных изменениях обилия пищи потребляют каждый раз наиболее массовые корма (Кищинский, 1978; Владышевский, 1980; Гермогенов, 1982; Magyar, 1982; Vermeer, 1982; Moermond, Denslow, 1983). Для видов-стенофагов важным условием существования является устойчивая кормовая база (Владышевский, 1980). В тех случаях, когда это условие не соблюдается, численность этих видов птиц может быть очень низкой либо они могут совсем не гнездиться. Этому имеется ряд примеров, в том числе среди птиц высоких широт (Данилов, 1966; Кищинский, 1978; Дорогой, 1981; Ельшин, Шубин, 1983).

Существуют примеры, непосредственно показывающие, что пища может быть ограничена для птиц в сезон размножения. В некоторых экспериментах увеличение запасов пищи вызвало рост численности видов, увеличение размеров кладки по сравнению с контрольными участками, где запасы пищи не изменялись (Krebs, 1971; Drent, Daan, 1980). Имеются также аналогичные наблюдения над птицами в природной обстановке (Vermeer et al., 1979; Prince, 1980; Sealy, 1980; Askenmo, 1982; Ebbinge et al., 1982; Trivelpiece, Volkman 1982; Rabe et al., 1983; Drobney, Fredrickson, 1985). Однако такой важный показатель реального недостатка корма, как повышение численности птиц при улучшении условий питания будет действительно объективным только тогда, когда рост численности птиц происходит не за счет миграций, а благодаря более успешному выживанию и размножению местных популяций (Владышевский, 1980). Данные по смертности, снижению массы, успеху размножения или увеличению периодов кормежки, усилению агрессивных

столкновений могут помочь в определении периодов ограничения запасов пищи. Однако без соответствующих измерений этих запасов данные не могут говорить о недостатке пищевых ресурсов, так как могут быть вызваны какими-либо другими факторами (Newton, 1980).

Винс и Ротенберри (Wiens, Rotenberry, 1979) предполагают, что при достаточном количестве пищи и отсутствии конкуренции следует ожидать среди видов-эврифагов значительное сходство трофических ниш. При этом не должно наблюдаться никаких проявлений агрессивности из-за пищи. В условиях ограниченных пищевых ресурсов между видами наблюдается конкурентное исключение, т. е. перекрывание трофических ниш видов должно быть низким либо должна отмечаться межвидовая агрессивность.

Имеется большое число работ, где отмечается разделение трофических ниш видов, в том числе и близкородственных, конкуренция между которыми наиболее вероятна в силу более сходного использования ими ресурсов (Alerstam, Ulfstrand, 1977, Ulfstrand, 1977; Herrera, 1978; Hogstad, 1978; Vermeer et al., 1979; Prince, 1980; Ficher, 1980; Wiley, 1980; Ainley et al., 1981; Bell, 1981; Confer, Khapp, 1981; Conner, 1981; Jue, 1981; Maurer, Whitmore, 1981; Alatalo, 1982; Frakes, Johnson, 1982; Nudds, 1982; Toft et al., 1982; Trivelpiece, Volkman, 1982; Brandle, Schmidtke, 1983; Brooke, 1983; Tiainen et al., 1983). Большинство различий в этих случаях связаны с разделением мест поиска корма по биотопам и на разном субстрате (почва, поверхность земли, трава, кустарник, деревья, воздух). Кроме того, виды различаются по составу пищи, ярусам сбора корма, использованию деревьев и кустарников разной высоты и породы, горизонтальному зонированию при кормежке в кроне деревьев (например, одни виды кормятся на стволах, другие в наружных частях кроны). В некоторых случаях птицы собирают корм в одних и тех же местах, но в разное время, что оказывается действенным только в том случае, когда ресурсы после их использования быстро восстанавливаются. Таким образом, дифференциация ниш происходит по трем основным направлениям: по месту сбора корма, составу пищи, времени активности.

Однако разделение ниш не всегда бывает вызвано конкуренцией. Могут быть и другие объяснения. Разделение ниш может быть вызвано тонкими морфофизиологическими особенностями видов. Это подтверждают многие исследователи. Например, Бэрлейн (Bairlein, 1980) показал, что подобные особенности важны при выборе птицами местообитаний и что каждый вид в связи с этим занимал очень узкий спектр местообитаний даже во время миграций. В свою очередь Норберг (Norberg, 1979) на основе тонких различий морфологии крыла, хвоста и ноги мог точно указать место каждого вида при кормежке среди сообщества птиц, зимующих в хвойных лесах

Европы. Изучение биомеханики челюстного аппарата близкородственных видов птиц, а также подъязычного аппарата, пищеварительной системы в ряде случаев позволило определить направление основной адаптации в пищедобывании, очертить пределы трофических связей, а также возможное разнообразие способов питания (Есилевская, 1962; Корзун, 1978; Sonl, 1979; Orejuela, 1980; Brown et al., 1981; Soni, Rawal, 1981). Можно привести и другие аналогичные работы, в которых прослеживается тесная связь между морфофизиологическими особенностями и разделением ниш (Osterhaus, 1962; Cruz, 1978; Baker, 1979; Greenbeg, 1979; Leisler, Thaler, 1982; Tiainen, 1982; Hails, 1983). Даже такие, казалось бы, незначительные особенности видов, как различия в уровнях отрицательной реакции на незнакомые объекты, могут служить причиной разделения мест кормежки у близкородственных видов (Greenberg, 1979).

Можно, конечно, рассматривать подобные различия видов как результат устранения межвидовой конкуренции. Однако хорошо известно, что видообразование — процесс приспособления популяций вида к своеобразной среде обитания — ведет к изменению энергетики организма и сопровождается преобразованием всех систем органов. Новый вид приобретает те своеобразные морфофизиологические особенности, которые отличают его от «родового типа» (Шварц, 1980), т. е. разделение ниш изначально — не результат конкуренции, оно возникает сразу с образованием нового вида. Повторяя высказывание С. С. Шварца (1980), вид сам создает свою, отличную от других видов, экологическую нишу.

В подтверждение можно привести многочисленные примеры. Поганка *Aechmophorus occidentalis* образует две хорошо различающиеся, репродуктивно изолированные морфы (доля смешанных пар равна 3 %). Эта изоляция сопровождается разделением трофических ниш: представители разных морф предпочитают кормиться на разной глубине (Nuechterlein, 1981). Установлено, что крупные и мелкие формы овсянкового вьюрка *Embericoides herbicola* различаются не только вокализацией и размерами, но и формой клюва, размерами лап и пальцев. Между ними имеются также заметные различия по местообитаниям (Eisenmann, Short, 1982). В результате расселения в последние десятилетия ареал серого сорокопута *Lanius excubitor* в Швеции стал сильно перекрываться с ареалом жулана *L. collurio*. Однако трофические ниши этих двух видов значительно расходятся, так как серый сорокопут (в отличие от жулана) охотится на сухих, солнечных, слабо заросших вырубках (Olsson, 1980). По мнению Лейслера и Талера (Leisler, Thaler, 1982), морфологические различия между двумя видами корольков (*Regulus regulus* и *R. ignicapillus*) возникли при их аллопатрическом существовании. В дальнейшем, при симпатрии, эти различия обеспечили значительное разделение их трофических ниш. Анализируя пути

формирования орнитофауны Субарктики, Н. Н. Данилов (1966) указывает, что два вида куропаток — белая и тундряная (*Lagopus lagopus* и *L. mutus*) происходят от одного предка, предположительно из Восточной или Центральной Азии. Происхождение тундряной куропатки связано с адаптацией ее к альпийскому поясу гор. Возникшие в связи с этим различия между видами обеспечили разделение трофических ниш этих видов в зоне последующей симпатрии (Uotila et al., 1980 *а*, *в*). О независимых от конкуренции различиях в питании тетеревиных может свидетельствовать тот факт, что рацион гибридов этих птиц представляет смесь кормов двух видов — «родителей» (Pulliainen, 1982).

Можно привести и косвенные данные, свидетельствующие о том, что разделение ниш — первичный результат морфофизиологической дифференциации, а не межвидовой конкуренции из-за корма. Лабораторные исследования поведения птиц при разыскивании корма показали, что близкие виды, изолированные друг от друга, предпочитали кормиться в различных местах и на ветвях разных размеров. (Промптов, 1956; Pierce, Grubb, 1981). То же самое наблюдается у видов при изобилии пищи, массовом размножении насекомых-вредителей (Manuwal, 1983). У некоторых видов птиц в различных местах, несмотря на расхождение ниш, отдельные элементы пищедобывательной активности меняются независимо друг от друга или параллельно (Maurer, Whitmore, 1981; Frakes, Johnson, 1982). Иногда различия в питании близкородственных видов вызваны тем, что положительный энергетический баланс у них обеспечивают только специфические корма (Village, 1982; Bibby, Green, 1983; Graber, Graber, 1983).

Однако можно указать случаи, когда в процессе видообразования возникающие между видами различия вызывают недостаточное разделение трофических ниш, например у каменок (Потапова, Панов, 1977). Тогда между видами могут наблюдаться явные признаки межвидовой агрессивности, которая может выражаться в форме межвидовой территориальности (Панов, Иваницкий, 1975; Cody, 1979; Gochfeld, 1979; Dittami, 1981; Leisler et., 1983; Savard, 1984) или в форме линейного доминирования (Feinsinger, Golwell, 1978; Morse, 1978; Smith-Greig, 1982; Willis, 1982).

Проявление межвидовой агрессивности, казалось бы, с очевидностью свидетельствует о существовании конкуренции. Однако в большинстве работ не обосновывается, почему становление агрессивности по отношению к конкурирующему виду способствует лучшему выживанию доминанта и почему должна происходить элиминация особей, не обладающих специфическим механизмом межвидового агрессивного поведения. Но только в этом случае можно говорить о возникновении линейного доминирования и межвидовой территориальности как следствии межви-

довой конкуренции (Шишкин, 1982). Поэтому неудивительно, что некоторые исследователи считают межвидовую территориальность и доминирование производными внутривидовых отношений, существенно не влияющих на потенциального конкурента (Murray, 1971, 1976; Панов, Иваницкий, 1979; Иваницкий, 1980, 1986). Ненадежность и неэффективность межвидовой агрессивности как механизма конкурентного исключения показаны многочисленными примерами сосуществования и даже совместного гнездования потенциально конкурирующих видов (Панов, Булатова, 1972; Панов, Иваницкий, 1975, 1979; Рябицев и др., 1978, 1980 *а*, *б*; Walters, 1979; Rottenberry, 1980).

Более того, можно обосновать, что в случае линейной иерархии доминирования-подчинения в многовидовой стае агрессивное поведение, хотя и требует дополнительных энергозатрат и даже может уменьшить эффективность кормежки особей каждого вида (Goss — Custard, 1980), тем не менее не приводит к ухудшению существования ни доминанта, ни подчиненного вида, так как в противном случае межвидовая стайность была бы ликвидирована отбором (Шишкин, 1982). Это ставит под сомнение даже, казалось бы, самые неоспоримые доказательства существования межвидовой конкуренции, основанные на наблюдениях и экспериментах над синицами в смешанных стаях. В этих работах (Hogstad, 1978; Alatalo, 1981; 1982) было показано, что в смешанной стае подчиненный вид изменяет свои места кормежки в присутствии потенциального конкурента. Такие изменения рассматривались как иллюстрация принципа конкурентного исключения. Однако хорошо известно, что одна из причин образования межвидовых ассоциаций состоит в том, что корм, привлекающий данный вид, становится более доступен в результате деятельности другого близкого вида (Иваницкий, 1986). Кребс (Krebs, 1971), например, описал взаимную имитацию способов добывания корма у синиц *Parus atricapillus* и. *P. rufescens*. Если особей разных видов в одиночку обучали кормиться на разных частях искусственного дерева, то при объединении они начинали копировать друг друга. Особи одного вида быстрее находили спрятанный корм в присутствии особи другого вида, которой было известно его местонахождение.

Интересно, что тенденция к образованию смешанных стай у синиц выражена настолько сильно, что участки обитания пар разных видов оказываются очень точно, вплоть до малейших деталей, совмещены друг с другом (Бардин, 1982). Избегание же особями менее агрессивного вида контактов с особями более агрессивного вида вполне естественно при социальных отношениях типа доминирование-подчинение. Следовательно, в данном случае скорее всего имеет место не проявление конкуренции, а протокооперация и комменсализм. Сложные формы межвидовых отношений в стае повышают интегрированность реак-

ций стаи как целого и адаптивны для составляющих стаю видов (Иваницкий, 1986).

Итак, в вопросе о сосуществовании близких видов и причинах, его обеспечивающих, складывается весьма распространенная в науке ситуация, когда одно и тоже явление рассматривается с диаметрально противоположных позиций и получает совершенно разные объяснения. Одни исследователи акцентируют роль конкуренции за пищевые ресурсы и нацеливаются на поиск различий в использовании этих ресурсов. Обнаруженные различия они связывают с действием межвидовой конкуренции. Другие рассматривают сообщество как сложную, стохастическую, многовидовую систему, сама структура и динамика которой содержат в себе все достаточные предпосылки для сосуществования большого числа видов, даже если они питаются одной и той же пищей и живут в одном и том же биотопе. С этих позиций различия между видами рассматриваются как независимые, вызванные к жизни иными причинами, все разнообразие которых никоим образом не может быть сведено лишь к гипотезе конкуренции.

Анализ литературы позволяет наметить пути проверки правильности того или иного объяснения. Можно с уверенностью говорить, что конкуренция не участвует в разделении трофических ниш видов, когда в сообществе отсутствуют межвидовые агрессивные отношения или они не ведут к ухудшению существования видов, когда различия между видами не связаны с влиянием потенциального конкурента, а являются либо просто особенностями их биологии, либо вызваны автономной реакцией видов на специфические условия среды.

Глава 2

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на стационаре «Ласточкин берег» (67° с. ш.) на Южном Ямале и в окрестностях пос. Кожим (Интинский район, Коми АССР, 65° с. ш.) на Приполярном Урале.

Стационар «Ласточкин берег» расположен в пойме р. Хадытаяхи, в среднем ее течении. На Приполярном Урале работы проводили в низовьях р. Сывью — левого притока р. Кожим (предгорье западного склона Уральского хребта).

Хадытаяха — типично равнинная река. Русло, сильно извиваясь, проходит по широкой пойме, каторая в зависимости от высоты снежного покрова и характера весны затопляется половодьями на 5—90 %. Ширина реки у стационара 40—70 м (весной 100—130 м). Ледоход — 5—25 июня, обычно в середине месяца. С запозданием на 10—15 дней сходит лед в пойменных озерах. Сывью — типично горная река. Пойма ее гораздо уже, полностью никогда не затопляется. Вскрытие — в последней декаде мая. Освобождение поверхности почвы от снега — в конце мая — начале июня, на 10—15 дней раньше, чем на стационаре «Ласточкин берег». Весенний переход температуры через 0 °С — во второй — третьей декадах мая, а на р. Хадытаяхе — в третьей мая — первой июня. Средняя продолжительность безморозного периода в районе работ на Приполярном Урале 70—85 дней (Агроклиматические ресурсы ..., 1973), на Южном Ямале — около 86 (Справочник ..., 1965). Для обоих районов характерен весенний возврат холодов, часто с установлением нового снежного покрова. Средняя дата последнего заморозка 16—17 июня.

Особенностью климата западного склона Приполярного Урала является частая смена воздушных масс, связанная с прохождением циклонов. Летом циклоны приносят с собой пасмурную прохладную и дождливую погоду. В теплый период года выпадает 65—70 % годового количества осадков. Максимум приходится на июль. В среднем в этот месяц каждый третий день бывает с осадками (Агроклиматические ресурсы ..., 1973).

Июль — самый теплый месяц в районах исследования. Средняя месячная температура воздуха 12—13 °С. Максимальная температура воздуха в отдельные дни повышается до 30 °С на Южном Ямале (Справочник 1965) и до 32—35 °С в предгорь-

ях Приполярного Урала (Агроклиматические ресурсы ..., 1973). На почве температура может достигать 36 °С на Южном Ямале и 48—54 °С на Приполярном Урале. Однако заморозки на поверхности почвы возможны в течение всего лета.

Особенности температурного и почвенно-гидрологического режимов определяют существование характерной растительности в районах исследования. Пойма р. Хадытаяхи в районе стационара «Ласточкин берег» лежит в подзоне кустарниковой тундры, но имеет лесистый характер. Хадытинский лесной остров — один из немногих на северном пределе распространения лесов. Он представляет собой полноценный северотаежный лес, состоящий из высокопродуктивных процветающих сообществ (Пешкова, 1977). Лесные сообщества представлены главным образом смешанными лиственнично-еловыми и елово-лиственничными лесами, обычно с примесью березы. Сомкнутость крон, как правило, невысока. Во всех случаях лесные полосы тяготеют либо к современному руслу рек, либо к старицам. Во внешних зонах долины лесная растительность практически отсутствует. В среднем лесистость долины реки достигает 15 % (Плотников, 1984).

Благодаря чересполосному чередованию гряд, покрытых лесом, и ложбин, занятых другими типами растительности, формируется высокая мозаичность ландшафта поймы (Плотников, 1984). Узкими полосами по периметру практически всех водоемов в долине (включая русло) распространены луговые сообщества. Самая распространенная растительная формация в долине реки, даже превышающая по площади леса,— кустарниковые заросли. В прирусловой части наиболее выражены ольшаники с хвощово-злаковым травостоем. На влажных участках по берегам озер и стариц, в понижениях рельефа распространены пушицево-осоковые и злаковые ивняки, ерники-зеленомошники. Значительные участки по площади занимают также болота — своеобразный конгломерат болотной, топяной и тундровой растительности на периодически переувлажненных местах. Своеобразной особенностью хадытинского таежного комплекса является то, что здесь на лес со всех сторон как бы «наплывает» тундра. На участке стационара «Ласточкин берег» она представляет собой условно коренную тундру, приуроченную к придолинным террасам (Плотников, 1984).

Приведем данные по соотношению групп растительных сообществ, встречающихся на участке стационара, %:

Луга	3,22
Заросли кустарников	43,04
Болота и топи	18,39
Березняки	3,64
Хвойные леса	25,01
Тундра	6,7
Всего	100

Район исследований на Приполярном Урале лежит в подзоне северной тайги. Основной тип растительности — предгорное редколесье из ели со значительной примесью березы, типичное для средней части субальп. Залесенные участки разобщены обширными полянами, покрытыми полукрупнотравной растительностью. В пойме р. Сывью располагаются березовые и еловоберезовые леса, ивняки, обширные луга. По берегам ручьев, текущих с гор, встречаются сфагново-осоковые болота, на склонах ручьев — тундровые участки, местами в сочетании с куртинами берез. Для открытых тундровых участков характерно присутствие мелкотравья, единичных елей, берез, отдельных куп ив. Растительные сообщества этих участков очень похожи на луговые. На границе этих сообществ и леса встречаются можжевеловые заросли.

Приведем данные по соотношению групп растительных сообществ на участке исследований в предгорьях Приполярного Урала, %:

Берег реки	0,17
Пойменные луга	18,42
Заросли кустарников	10,66
Пойменные березовые леса	16.4
Смешанные пойменные леса	10,06
Редколесье на плакоре	25,58
Тундры	10,74
Болота	7,97
Всего	100

Глава 3

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в течение четырех полевых сезонов (с 1980 по 1983 г.) на отдельных закартированных участках размером 15 га на стационаре «Ласточкин берег» и 35 га — на Приполярном Урале.

Для работы выбрали обычные и многочисленные в данных районах виды (табл. 1): варакушка (*Luscinia svecica* L., *Turdidae*), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pall., *Emberizidae*), пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* L., *Sylviidae*), на Южном Ямале также чечетка (*Acanthis flammea* L., *Fringillidae*., *'Carduelinae*), а на Приполярном Урале — юрок (*Fringilla montifringilla* L., *Fringillidae*, *Fringillinae*) и пеночка-таловка (*Ph. borealis* Blas.). Кроме того, чтобы была возможность сравнивать близкие виды, на Южном Ямале проводили исследования на малочисленных здесь видах пеночек — таловке, теньковке (*Ph. collibyta* Vieill.) и зарничке (*Ph. inornatus* Blyth.). Питание птенцов изучали у варакушки, овсянки-крошки, пеночки-веснички и пеночки-таловки, пространственное распределение кормящихся взрослых птиц — у всех модельных видов, за исключением варакушки.

Для изучения питания гнездовых птенцов брали пробы корма путем наложения птенцам шейных лигатур по несколько видеоизмененной методике А. С. Мальчевского и Н. П. Кадочникова (1953) (Зубцовский, 1976). Образцы пищи изымали через каждые 20 мин в течение часа, что сводит к минимуму риск возможных нарушений кормления и дает наиболее полный материал (Henry, 1982). После часового взятия проб птенцов освобождали от лигатур и в течение двух часов кормили нормально. После этого им снова накладывали лигатуры. В результате подобных двухчасовых перерывов птенцы восстанавливали жировые запасы.

Пробы птенцового корма непосредственно после взятия фиксировали в 70 %-ном этиловом спирте для последующей лабораторной обработки. Определение беспозвоночных проводили до вида. При этом учитывали различные стадии развития насекомых. После поимки и обработки птицами жертвы видовую принадлежность пищевого объекта не всегда удавалось установить.

Таблица 1

Численность модельных видов в районах работ на Южном Ямале и Приполярном Урале

Вид	Численность, пар/км²	
	Южный Ямал (Данилов и др., 1984)	Приполярный Урал
Варакушка	21,4—35,7	27,0—39,0
Овсянка-крошка	71,0—79,0	59,3—108,0
Чечетка	78,6—107,1	—
Юрок	28,6—36,0	52,0—93,0
Пеночка-весничка	36,0—57,0	60,0—90,0 (Шутов и др., 1984)
Пеночка-таловка	7,1—14,3	70,0—112,0 (Шутов и др., 1984)
Пеночка-теньковка	7,1	5,7
Пеночка-зарничка	0—6,0	—

В таких случаях объект определяли до более высокого таксономического ранга. Для сравнения питания по размеру приносимых жертв измеряли длину каждого пищевого объекта с точностью до 1 мм.

В соответствии с результатами многолетних исследований численности беспозвоночных и биогеоценозах Приобского Севера (Богачева, Ольшванг, 1977; Ольшванг, 1977, 1980; Богачева, 1980) выделили несколько групп членистоногих: виды, численность которых превышала 1 экз/м², были признаны многочисленными, или массовыми; с численностью менее 1 экз/м², но встречавшиеся в учетах регулярно, признаны обычными; попадавшиеся нерегулярно — редкими; присутствовавшие в учетах лишь иногда и случайно — очень редкими. Виды, многочисленные в течение всего периода выкармливания птенцов, отнесены к группе постоянно массовых, а многочисленные лишь в небольшой временной промежуток — к массовым короткое время. Кроме того, членистоногих подразделяли по их местообитаниям. Были выделены брио-педобионты — обитатели почвы и моховой дернины, хортобионты — обитатели травостоя, дендробионты — встречающиеся в кронах деревьев и высоких кустарников, гидробионты — водные формы, аэробионты — насекомые в полете (формы, которых птицы ловят в воздухе). Ряд видов встречается и в древесном ярусе, и в травостое, и в воздухе. В этом случае их относили или к дендро-хортобионтам, или к аэро-дендро-хортобионтам.

Сбор материалов по питанию птенцов осуществляли на Южном Ямале в течение двух полевых сезонов (в 1981 и 1983 гг.), на Приполярном Урале — в сезон 1982 г. От птенцов варакушки получили на Южном Ямале 1113 объектов питания в 1981 г. и 263 — в 1983 г., на Приполярном Урале — 508 объектов пита-

ния, от птенцов овсянки-крошки соответственно 2623, 1322 и 303 объекта, пеночки-веснички — 972, 812 и 1449, пеночки-таловки — 68 экз. беспозвоночных в 1983 г. на Южном Ямале и 1947 — на Приполярном Урале.

На Приполярном Урале и в 1983 г. на Южном Ямале параллельно со сбором материалов по питанию изучали пространственное распределение кормящихся взрослых птиц. Кроме того, на Южном Ямале в 1980 г. изучали места кормежки овсянки-крошки и пеночки-веснички. Для выяснения специфики пространственного распределения птиц на северной границе распространения лесов в 1981 г. проводили изучение мест кормежки трех видов пеночек — веснички, теньковки и зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides* Sund.), а также зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в средней тайге Кондо-Сосьвинского Приобья (окрестности пос. Мансийский Советского района Тюменской области). Последние три вида являются фоновыми в данном районе. Плотность их составила соответственно 26,7; 20,0 и 20,0 пар/км². Весничка — малочисленный вид (4,4 пары/км²). Исследования осуществляли на трех участках общей площадью 45 га. Район работ характеризуется сочетанием верховых сфагновых болот, темнохвойных и сосновых лесов. Растительные сообщества здесь занимают более обширные территории, и границы между ними гораздо резче, чем в северной тайге Приполярного Урала и в пойменных лесах Южного Ямала.

Пространственное распределение кормящихся птиц изучали путем слежения за их деятельностью с помощью бинокля. Через каждые 3—4 с отмечали пространственное положение птицы. Данные заносили в протокол (на диктофон), запись анализировали в лабораторных условиях. Промежуток времени, через который фиксировали положение птицы, выбрали из следующих соображений: как указывает Д. В. Владышевский (1980), время, проводимое птицами в одной точке, варьирует от 1—2 до 5—6 с, округленно для всех птиц принимаются затраты на одно перемещение в 3 с. Поэтому мы можем говорить о времени, затраченном птицей в том или ином месте при сборе корма. Чтобы избежать искажений в распределении птиц по кормовым стациям, поиск птиц в период кормодобывающей активности осуществляли равномерно по всему участку работ, независимо от времени суток.

Всего получено на Южном Ямале для овсянки-крошки 1544 отметки пространственного положения в 1980 г. и 4983 — в 1983 г., для пеночки-веснички соответственно 1908 и 4647, таловки — 1358, теньковки — 1181, зарнички — 908, чечетки — 1230; на Приполярном Урале для овсянки-крошки — 7097, веснички — 13998, таловки — 12077, юрка — 6103; в средней тайге Кондо-Сосьвинского Приобья для теньковки — 2265, зеленой пеночки — 2608, веснички — 1877, зяблика — 1713 отметки.

Весь цикл размножения птиц подразделили на несколько пе-

Таблица 2

Число отметок пространственного расположения птицы при кормежке для каждого вида в различные периоды сезона размножения

Район работ, (год)	Период	Фаза размножения	Число отметок
Южный Ямал (1980)	1.07—17.07	Птенцы	Овсянка-крошка — 590, пеночка-весничка — 882
	18.07—20.07	Весничка — птенцы, овсянка-крошка — слетки	Овсянка-крошка — 954, пеночка-весничка — 1026
Южный Ямал (1983)	17.06—30.06	Откладка яиц и насиживание	Овсянка-крошка — 2152, весничка — 2150, чечетка — 731, таловка — 791, теньковка — 964, зарничка — 370
	1.07—9.07	Чечетка, овсянка-крошка — птенцы, остальные виды — насиживание	Овсянка-крошка — 1601, весничка — 1119, чечетка — 458, таловка — 383, зарничка — 376, теньковка — нет
	10.07—20.07	Чечетка, овсянка-крошка — слетки, остальные виды — птенцы	Овсянка-крошка — 1230, весничка — 1378, чечетка — 41, таловка — 184, теньковка — 217, зарничка — 162
Приполярный Урал (1982)	3.06—8.06	Прилет, таловка отсутствует	Овсянка-крошка — 2864, весничка — 2984, юрок — 2895
Приполярный Урал (1982)	9.06—6.07	Откладка яиц и насиживание, с 25.06 у юрка — птенцы, с 1.07 — у овсянки-крошки	Овсянка-крошка — 3417, весничка — 5034, таловка — 6643, юрок — 2146
	7.07—20.07	Юрок, овсянка-крошка — слетки, остальные — птенцы	Овсянка-крошка — 816, весничка — 5980, таловка — 5434, юрок — 972
Кондо-Сосьвинское Приобье (1981)	23.05—24.06	Гнездостроение, откладка яиц и насиживание	Зяблик — 423, теньковка — 546, зеленая пеночка — 664, весничка — 326

Район работ, (год)	Период	Фаза размножения	Число отметок
Кондо—Сосьвинское Приобье (1981)	25.06—12.07	Птенцы, с 1.07 — у зеленой пеночки, с 3.07— слетки у зяблика	Зяблик — 899, теньковка — 958, зеленая пеночка — 933, весничка — 1551
	13.07—20.07	Слетки	Зяблик — 391, теньковка — 761, зеленая пеночка — 833, весничка — ка — 0

риодов в соответствии с различными фазами размножения. Объем собранного материала для каждого периода приведен в табл. 2. Кроме того, на Приполярном Урале изучали места кормежки видов при разных погодных условиях. Под хорошей подразумевается теплая или жаркая, безоблачная, безветренная или со слабым ветром погода, под плохой — ветер от очень сильного до умеренного в комплексе с пониженными температурами, осадками в форме дождя или снега.

Пространственное расположение птицы во время кормежки оценивали по следующим показателям: 1 — кормовые стации, 2 — субстрат, 3 — высота используемой растительности, 4 — вид растительности, 5 — высота сбора корма, 6 участок кроны дерева.

Кормовые стации представляют собой растительные сообщества, которые выделялись на основе геоботанического описания. В качестве субстрата, используемого во время кормежки, рассматриваются: 1 — деревья, 2 — кустарники и подрост (сюда относилась древесная и кустарниковая растительность высотой до 4 м), 3 — голая земля и напочвенный покров, 4 — трава, 5 — воздух. По высоте выделено несколько градаций используемой растительности: низкорослая растительность — до 1 м (сюда входит и трава), кустарники и подрост — 1,1—2, растительность высотой 2,1—4; 4,1—6 м и т. д. Аналогичным образом выделено несколько ярусов по высоте сбора корма: до 1 м, 1,1—2; 2,1—4; 4,1—6 м и т. д.

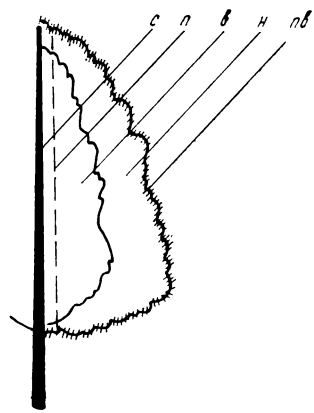


Рис. 1. Участки кроны деревьев.

с — ствол, *п* — приставная часть (до 0,3 м от ствола), *в* — внутренняя половина кроны, *н* — наружная половина кроны, *пв* — периферические, или терминальные веточки

Крона дерева была также разделена на несколько участков (рис. 1).

При сравнении мест кормежки и питания видов были подсчитаны индексы разнообразия и сходства питания и пространственного распределения. Расчеты производили по формулам: степень разнообразия

$$B_X = 1/n \sum_i p_{x_i}^2 \qquad \text{(Levins, 1968)}$$

$$O_{xy} = \sum_i (p_{x_i} \cdot p_{y_i}) \Big/ (\sum_i = p_{x_i}^2 \cdot \sum_i p_{y_i}^2)1/2 \qquad \text{(Pian, 1973)},$$

где p_{x_i} — доля i-й части определенного ресурса у вида x, p_{y_i} — у вида y. Например, доля деревьев среди различных субстратов, используемых весничкой при кормежке, равняется отношению времени, проведенного данным видом на деревьях, к общему времени кормежки данного вида.

Указанные формулы очень часто используются в экологических исследованиях для расчета ширины экологических ниш и степени их перекрывания у разных видов (Песенко, 1982; Hurlbert, 1978). Показатель разнообразия (B_x) тесно связан с коэффициентом вариации и обратен Симпсоновской мере «концентрации» (Песенко, 1982). Значения показателя изменяются от 0 до 1. Максимальное значение индекс имеет, когда все n частей определенного ресурса представлены в равной пропорции. В данном уравнении подразумевается, что все части ресурса одинаково доступны, поэтому утверждения, касающиеся степени разнообразия использования ресурса, должны быть относительными. То есть мы можем лишь говорить, что, например, представители одного типа питаются более разнообразной пищей, чем представители другого вида. Показатель сходства (0_{xy}) идентичен коэффициенту корреляции как косинусу угла между векторами, отображающими x-ю и y-ю сравниваемые выборки в многомерном пространстве признаков, от начала координат (Песенко, 1982). Он также изменяется от 0 до 1. Этот показатель отражает отношение вероятности встреч особей разных видов при использовании какого-либо ресурса к вероятности встреч между особями одного вида при использовании этого ресурса (Hurlbert, 1978). Например, при подсчете степени сходства мест кормежки пеночек, веснички и таловки, в кроне деревьев полученная величина будет показывать, насколько вероятна при кормежке в кроне встреча друг с другом весничек и таловок относительно встречи двух весничек и двух таловок. Если показатель ниже 0,5, то вероятность межвидовых встреч ниже, чем таковая внутривидовых встреч. Когда показатель равен 0,5, эти вероятности одинаковы. Если показатель больше 0,5, вероятность встречи особей разных видов выше вероятности встреч особей одного

вида. Р. М. Мэй (1981), обсуждая вопрос о пределах допустимого сходства между конкурентами на основе анализа результатов ряда полевых исследований и разностороннего теоретического рассмотрения, говорит, что для того, чтобы виды могли сосуществовать, различие между ними в использовании ресурса должно быть больше, чем разброс в пределах каждого вида, или примерно равно ему. Другими словами, виды могут спокойно сосуществовать, если степень сходства между ними меньше 0,5. Достоверность отличия показателя сходства от 0,5 определялась по t-критерию после z-преобразования этого показателя (Бейли, 1962).

Глава 4

ПИТАНИЕ ПТЕНЦОВ

Дифференциация трофических ниш, как уже говорилось, происходит по трем основным направлениям: составу пищи, месту сбора корма и времени активности. Проанализируем питание птиц.

Следуя принципам, разработанным Д. В. Владышевским (1980), кормодобывание можно подразделить, по крайней мере, на два этапа: обнаружение и добывание. При обнаружении корма наиболее значимое свойство пищевого объекта — его заметность, зависящая от обилия потенциальных жертв, их активности, размера, образа жизни, окраски. Многочисленные беспозвоночные используются всеми птицами, а для видов-эврифагов это единственный источник живой пищи. Поэтому неудивительно, что в рационе птенцов изученных видов преобладают массовые виды членистоногих (рис. 2). У варакушки на Южном Ямале доля их составила по числу экземпляров 65,82 % в 1981 г. и 65,01 % в 1983 г., по биомассе соответственно 63,70 и 63,51, у овсянки-крошки — 80,01 и 81,11, 64,53 и 74,67; у веснички — 82,82 — 90,6 и 59,16 — 80,63; у таловки — 79,42 и 59,68 % соответственно. Большая доля редких насекомых в корме птенцов таловки, вероятно, связана с искажениями, вызванными, как мы уже объяснили, малым объемом материала по питанию этого вида на Южном Ямале. Поэтому случайно пойманные несколько экземпляров малочисленных, но крупных насекомых: гусеницы бабочек-голубянок и две стрекозы Sympetrum flaveolum составили около трети биомассы корма (30, 76%).

Мы не можем говорить о фауне беспозвоночных района исследования на Приполярном Урале, так как результаты энтомологических изучений здесь еще не опубликованы. Фауна беспозвоночных в районе работ на Южном Ямале состоит примерно из 2000 различных видов, массовых — около 70 (Богачева, Ольшванг, 1977; Ольшванг, 1980а). В мохово-лишайниковом ярусе таковыми являлись несколько видов пауков из семейств Clubionidae, Thomisidae и Micryphantidae, панцирные клещи Oribatidae, из насекомых — червецы *Puto borealis*, жужелицы *Pterostichus brevicornis*, стафилины *Olophrum helleni* долгоносики

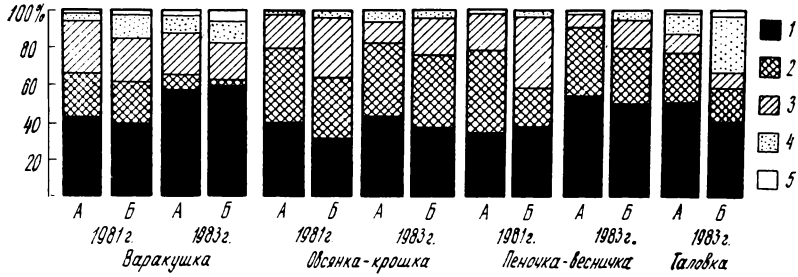


Рис. 2. Содержание различных по численности объектов в питании птенцов на Южном Ямале (*А* — по числу экземпляров, *Б* — по биомассе).

1 — массовые в течение всего времени выкармливания птенцов, *2* — массовые короткое время, *3* — обычные, *4* — резкие, *5* — очень резкие

Otyorhinchus dubius, личинки типулид *Tipula* sp., *Prinocera* sp., из червей — дождевые черви *Eisenia nordenschieldi*. В тундрах и кустарниковых ассоциациях абсолютно преобладают ногохвостки (*Collembola*) и северный пластинчатый червец *Arctorthezia cataphracta* (до 80—90 % по биомассе). В травяно-кустарниковом ярусе наиболее многочисленны отдельные виды цикадок, в частности *Bathysmatophorus reuterii*, личинки клопов *Psallus aethiops*, листоеды *Chrysomela graminis*, бабочки-листовертки (Tortricidae), главным образом *Phiaris obsoletana*, *Ph. turfosana*, гусеницы пядениц, в частности *Entephria polata*, наездники (Ichneumonidae), мошки (Simulidae), сциариды (Sciaridae), агромизиды (Agromyzidae), горбатки (Phoridae), различные виды мух семейства (Empididae) (*Rhamphomyia* sp., *Hilara* sp., *Empis lucidus*), *Anthomoidae* (*Pegomya* sp.) Muscidae (*Spilogona* sp., *Phaonia* sp.). В кустарниково-древесном ярусе преобладали псиллиды *Psylla* sp., тли *Pterocomma* sp., *Euceraphis punctipennis*, долгоносики *Polydruosus ruficornis*, листоеды *Phratora polaris и Gonyoctena pallida*, гусеницы листоверток (Tortricidae), личинки пилильщиков (Nematinae). Во всех указанных семействах многочисленными оказываются обычно один-два вида. Перечисленные объекты являются массовыми в течение всего периода выкармливания птенцов. На короткий промежуток времени (например, после вылета) имаго становятся многочисленными амфибиотические насекомые — поденки (*Ephemeroptera*), вислокрылки (*Sialis* sp.), ручейники (Lymnophilidae) хирономиды (Chironomidae), типулиды, особенно *Tipula excisoides*, *T. tristriata*, *Prionocera turcica*, толстоножки *Bibio* sp., слепни *Chrysops* sp., *Hybomitra* sp. Из перечисленного набора потенциальных жертв такие малозаметные, скрытно живущие, как пауки семейства Thomisidae, червецы, жужелицы; дождевые черви потребляются птицами в незначительном количестве (2 %).

На втором этапе кормодобывания (при поимке добычи) важ-

нейшую роль играет доступность объекта. Она определяется целесообразностью затраты усилий на добывание, сопоставленной с пищевой ценностью ускользающей жертвы. Некоторых хорошо заметных насекомых птицам трудно поймать: листоеды и слоники при малейшей опасности падают, притворяясь мертвыми; летающие бабочки, схваченные за крыло, часто вырываются и тоже падают. Поэтому поедаемость таких объектов, несмотря на многочисленность, низка (<2 %).

На выбор жертвы оказывает влияние и размер добычи. В. Н. Ольшванг любезно предоставил нам данные о встречаемости размерных групп членистоногих на разных типах растительности в пойме р. Хадытаяхи (табл. 3). Сравнение этих данных с встречаемостью размерных групп в корме (рис. 3) показывает, что все изученные виды предпочитают пищевые объекты длиной свыше 4 мм. Это вполне понятно, так как известно (Владышевский, 1980; Keebs, 1980; Carlson, Moreno, 1981; Turner, 1982), что птицы стремятся к максимальному повышению эфтективности кормодобывания. У видов, которые переносят корм для птенцов в клюве и собирают его, активно перемещаясь с места на место, объем порции корма невелик. Им рентабельнее собирать крупные пищевые объекты. Энергетически более выгодно затратить одно добывающее усилие на одну крупную добычу, чем десять таких усилий на мелкие объекты такой же суммарной массы. Поэтому даже среди обычных и малочисленных беспозвоночных в питании изученных видов представлены крупные, активные и заметные виды, например, пауки-крестовики или стрекозы (до 9 %).

Очень мелкие и к тому же не образующие больших скоплений массовые членистоногие, такие как пауки семейства Micryphantidae, панцирные клещи Oribatidae, агромизиды Agromyzidae, горбатки Phoridae, в корме всех исследуемых видов птиц встречаются крайне редко. В сравнительно небольшом количестве представлены в рационе птенцов мелкие насекомые, имеющие локальное топическое или временное обилие: тли *Pterocomma* sp., комары-толстоножки *Bibio* sp. (<2 %).

Крайние значения наиболее часто встречающихся размерных групп жертв у каждого вида определенные: у варакуши 2—20 мм, у овсянки-крошки и таловки — 2—16, у веснички — 2—12 мм. Соотношение размерных групп в пределах этих значений меняется в разные годы и в разных местах. Так, в 1981 г. на Южном Ямале в корме птенцов варакушки преобладали жертвы длиной 4—12 мм, а в 1983 г.— 2—10, на Приполярном Урале резко выделялись по встречаемости объекты длиной 6—10 мм (рис. 4). У овсянки-крошки на Южном Ямале доминировали объекты размером 6—8 мм, а в 1981 г., кроме того, размером 2—4 мм. На Приполярном Урале наибольшую часть пищи птенцов составляли объекты длиной 2—4 мм. У веснички (см. рис. 3) в птенцовом корме на Южном Ямале также доминиро-

Таблица 3

Встречаемость различных размерных групп в природе (по учетам членистоногих), %

Размерная группа, мм	Тип растительности			
	Подстилка в ивняках (без ногохвосток и червей)	Голубика	Береза	Ива
До 2,0	40,91	32,99	67,33	21,6
2,1—4,0	40,91	63,92	26,77	41,16
4,1—6,0	12,5	1,03	5,52	15,63
6,1—8,0	3,4	1,03	0,32	19,47
8,1—10,0	1,14	1,03	0,03	1,45
10,1—12,0	1,14	—	0,03	0,26
12,1—14,0	—	—	—	0,43

Таблица 4

Степень разнообразия питания по размеру жертв

Вид	Южный Ямал		Приполярный Урал
	1981 г.	1983 г.	1982 г.
Варакушка	0,47	0,58	0,33
Овсянка-крошка . . .	0,24	0,40	0,41
Пеночка-весничка . . .	0,26	0,28	0,40
Пеночка-таловка . . .	—	0,43	0,48

Таблица 5

Степень разнообразия питания птенцов

Место, год	Варакушка		Овсянка-крошка		Пеночка-весничка		Пеночка-таловка	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Южный Ямал								
1981 г.	0,12	0,10	0,03	0,09	0,03	0,07	—	—
1983 г.	0,12	0,04	0,12	0,11	0,08	0,10	0,07	0,08
Приполярный Урал								
1982 г.	0,10	0,08	0,10	0,08	0,09	0,06	0,12	0,07

Примечание. А — по числу экземпляров беспозвоночных в корме, Б — по их биомассе.

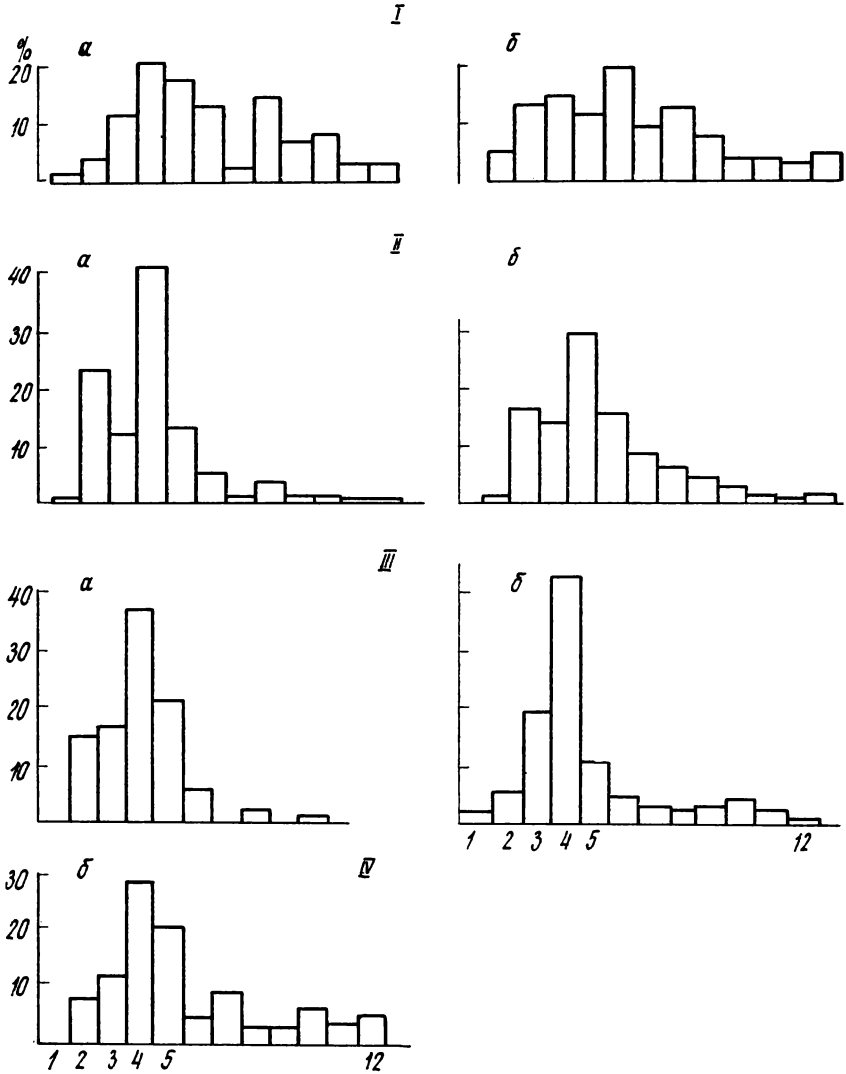


Рис. 3. Соотношение размерных групп (*1—12*) пищевых объектов в питании птенцов на Южном Ямале.

Здесь и на рис. 4: *I* — варакушка, *II* — овсянка-крошка, *III* — пеночка-весничка, *IV* — пеночка-таловка (*а* — 1981 г., *б* — 1983 г.); *1* — до 2 мм, *2* — 2,1—4, *3* — 4,1—6, *4* — 6,1—8, *5* — 8,1—10 и т. д., *12* — свыше 22 мм

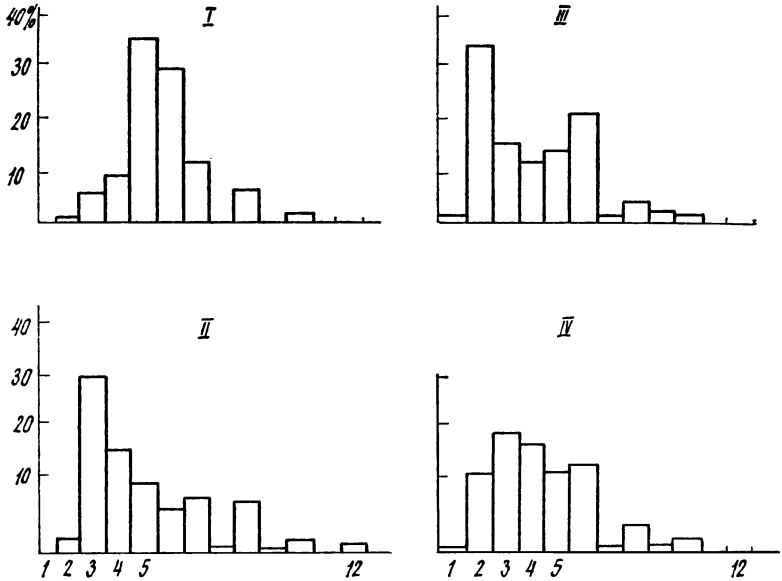


Рис. 4. Соотношение размерных групп пищевых объектов в питании птенцов на Приполярном Урале.

вали объекты длиной 6—8 мм, но в 1981 г. значительную часть пищи составили объекты размером 8—10, а в 1983 г.— 4—6 мм. На Приполярном Урале преобладали в питании размерные группы 2—4 и 10—12 мм. Почти половину всех жертв таловки на Южном Ямале составляли объекты размером 6—10, а на Приполярном Урале — 4—8 мм.

Степень разнообразия пищи по размеру жертв на Южном Ямале была наиболее низкой у пеночки-веснички и овсянки-крошки в 1981 г. (табл. 4). Это обусловлено тем, что у этих видов в пищевом рационе птенцов резко доминировали объекты длиной 6—8 мм. У остальных видов такого резкого преобладания тех или иных размерных групп не было. На Приполярном Урале ярко выраженная диспропорция в распределении размерных групп, а следовательно, и наименьшее разнообразие по размеру жертв наблюдались у варакушки.

Состав корма во многом зависит и от места его сбора. У варакушки, которая собирает корм главным образом с поверхности земли под пологом кустарников, в пище на Южном Ямале преобладают брио-педобионты (35,55—44,79 % по числу экземпляров в разные годы и 40,31—55,28 % по биомассе). На Приполярном Урале, где травянистая растительность развита гораздо сильнее, чем на Ямале, в питании доминировали активные, летающие формы дендро-хортобионтов (41,73 % по числу экземп-

ляров и 43,91 % по биомассе) и хортобионты (соответственно 26,77 и 18,8%). Брио-педобионты составляли 9,37% количества и 15,06 % биомассы корма (рис. 5).

Овсянка-крошка в период выкармливания птенцов основную часть времени разыскивает пищу на земле, но часто кормится на кустарниках и деревьях. На Южном Ямале в рационе птенцов этого вида в большом количестве (44,12% в 1981 г. и 26,73 % в 1983 г.) присутствовали активные летающие формы дендро-хортобионтов; в 1981 г. большую долю (25,58 %) составляли также дендробионты (рис. 6). По биомассе в питании доминировали дендро-хортобионты (29,08—29,17 %), а в 1983 г., кроме того,— брио-педобионты (29,88 %). Помимо этого большую долю по биомассе (19,6—23,51 %) составляли активные летающие формы — аэробионты, главным образом различные типулиды и лимонииды. На Приполярном Урале в питании доминировали дендробионты (32,67 % по числу экземпляров и 38,73 % по биомассе), по числу экземпляров велика была также доля хортобионтов (24,09 %), а по биомассе — дендро-хортобионтов (26,61 %).

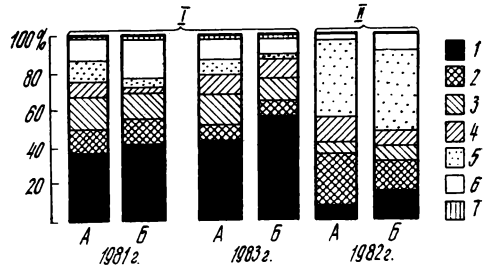
Пеночки собирают корм почти исключительно в кроне деревьев и кустарников. На Южном Ямале в рационе птенцов веснички преобладали активные летающие формы дендро-хортобионтов (39,29—54,6 % по числу экземпляров в разные годы и 29,33—38,12 % по биомассе) и дендробионты (соответственно 21,87—22,43 % и 17,93—27,98 %). На Приполярном Урале более половины всей пищи (58,86 % по числу экземпляров и 64,02 % по биомассе) составляли дендробионты. Таловка на Южном Ямале выкармливает птенцов главным образом дендробионтами и дендро-хортобионтами (соответственно 20,58 и 39,7% по числу экземпляров, 43,09 и 22,06 % по биомассе). Значительную долю (26,47 % по числу экземпляров и 21,55 % по биомассе) составляют в питании активные, летающие формы дендро-хортобионтов (рис. 7). На Приполярном Урале в корме птенцов доминировали те же группы членистоногих: дендробионты — 37,95 % по числу экземпляров и 48,25 % по биомассе, дендро-хортобионты — соответственно 18,29 и 18,27 %, аэро-дендро-хортобионты — 12,06 и 13,94 %. В большом количестве в рационе встречались хортобионты (19,83 %).

Таким образом, из всего набора потенциальных жертв доступными оказываются всего несколько видов беспозвоночных. Именно они и составляют основу питания птиц (от 42 до 84 %). Число их менее десятка у каждого вида, преобладают 1—3 объекта, занимающие от 1/5 до половины объема пищи (Головатин и др., 1989). Поэтому, несмотря на то, что список объектов питания птиц включает около 150 видов, степень разнообразия пищи (табл. 5) очень низкая (до 0,12 при максимально возможных значениях, равных 1).

Следует отметить, что птицы легко переключаются с одного

Рис. 5. Содержание различных по местообитаниям групп беспозвоночных в питании птенцов варакушки.

Здесь и на рис. 6, 7, 25: *А* — по числу экземпляров, *Б* — по биомассе; *1* — брио-педобионты, *2* — хортобионты, *3* — дендро-хортобионты, *4* — дендробионты, *5* — аэро-дендро-хортобионты, *6* — аэробионты, *7* — гидробионты; *I* — Южный Ямал, *II* — Приполярный Урал



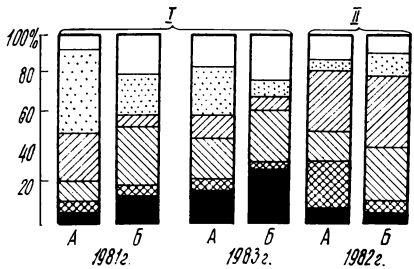


Рис. 6. Содержание различных по местообитаниям групп беспозвоночных в питании птенцов овсянки-крошки.

Условные обозначения см. на рис. 5

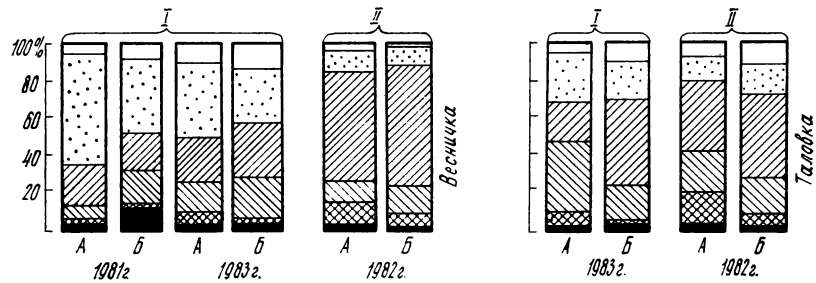


Рис. 7. Содержание различных по местообитаниям групп беспозвоночных в питании птенцов пеночек.

Условные обозначения см. на рис. 5

массового вида корма на другой. Некоторые насекомые становятся многочисленными или очень доступными на короткое время — в момент вылета имаго (например, вислокрылки, ручейники, типулиды). Такие объекты более всего представлены в рационе птенцов овсянки-крошки и веснички (см. рис. 2). При увеличении численности обычных и массовых членистоногих в некоторые годы увеличивается их доля в корме птенцов. Это происходит параллельно сразу у нескольких видов птиц (Головатин и др. 1989). Например, тли *Euceraphis punctipennis* в 1981 г. на Южном Ямале составляли в корме овсянки-крошки 20 % от общего числа беспозвоночных, веснички — 13, варакушки — около 1 %. В 1983 г., когда тлей было мало, их доля уменьшилась до 8 % у овсянки-крошки, до 7 % — у веснички, в корме варакушки они совсем не были встречены. Личинки цикадки *Bathysmatophorus reuteri* в корме птенцов в 1981 г. практически не отмечались. В 1983 г. их доля достигла 12 % у веснички, 4 — у овсянки-крошки и 2 % — у варакушки. Если учесть, что в высоких широтах, в частности, в лесных экосистемах Субарктики, численность беспозвоночных подвержена резко выраженным годичным изменениям (Ольшванг, 1974, 1977, 1979, 1980, 1986; Богачева, 1986), то можно сказать, что в момент выкармливания птенцов птицы каждый год сталкиваются с определенным (отличным от других лет) набором потенциальных жертв. Соответственно меняется и состав пищи год от года. Однако эти изменения все-таки невелики, так как большое значение в питании имеют объекты, численность которых высока в течение всего периода выкармливания птенцов. Кроме того, период выкармливания совпадает с вылетом имаго ряда амфибионтов, которые становятся многочисленными именно в это время. Так, доля хирономид была постоянно высока в корме птенцов овсянки-крошки и веснички.

Сравнение питания птенцов на Южном Ямале (Головатин и др., 1989) и на Приполярном Урале (Головатин, Колбин, 1986) показывает, что состав кормов птиц из разных районов различен. Это вполне понятно, так как хорошо известно, насколько велика у птиц зависимость состава рациона от биотопа (Иноземцев, 1963; Hespenheide, 1971).

В заключение следует сказать несколько слов о специфике питания воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Характер трофических связей определяется главным образом особенностями кормовой базы, поэтому нужно сравнить эти особенности в высоких и более низких широтах. Кормовая база в высоких широтах характеризуется резко выраженными сезонными изменениями в обилии и доступности кормов, сравнительно небольшим набором массовых видов (Данилов, 1966), из которых действительно доступными оказывается ограниченное число. Во всех остальных географических районах, где наблюдаются сезонные изменения климата, также отмечаются ко-

лебания численности и биомассы беспозвоночных (Shelford, 1951; Kendeingh, 1979; Wolda, 1983). Лишь только «бессезонные» тропики обеспечивают большую, чем в умеренных широтах, стабильность численности насекомых (Wolda, 1978). Соответственно и в питании птиц также преобладает ограниченное число многочисленных видов беспозвоночных (Владышевский, 1980; Гермогенов, 1982; Magyar, 1982; Vermeer, 1982; Moermond, Denslow, 1983). Птицы переключаются с одного корма на другой в зависимости от его обилия и доступности (Karr, 1976).

Таким образом, на основе анализа питания птенцов можно сделать следующие выводы: 1) в основе питания птиц лежит небольшой набор многочисленных видов членистоногих, которых они встречают в характерных местах кормежки; 2) изученные виды проявляют избирательность в отношении крупных пищевых объектов; 3) состав пищи изученных видов в значительной степени определяется набором потенциальных жертв, с которыми сталкиваются птицы во время кормежки. Соответственно он меняется год от года и различен в разных районах. Птицы легко переходят с одних кормов на другие в зависимости от их обилия и доступности. При этом увеличение доли каких-либо беспозвоночных в корме происходит параллельно сразу у нескольких видов; 4) нельзя выделить какие-либо специфические особенности питания, за исключением, конечно, состава пищи, у воробьиных птиц в лесах на северном пределе их распространения.

Глава 5

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОРМЯЩИХСЯ ПТИЦ

При изучении трофических ниш наряду с особенностями питания видов важно знать, где кормятся птицы, как меняются их места кормежки в разных условиях кормодобывания.

Бесспорно, что в связи с закономерными фенологическими явлениями или изменением погоды трофическая обстановка в течение года постоянно меняется. Соответственно меняется и пространственное распределение кормящихся птиц. При этом на фоне общих тенденций проявляются и характерные особенности распределения видов. Это вполне понятно, так как выбор места кормежки определяется не только наличием корма и его свойствами, но и видовыми адаптациями птиц к определенной поверхности питания и, в первую очередь, к особенностям субстрата (Владышевский, 1980).

По характеру использования субстрата изученные виды птиц можно разделить на три группы: виды, кормящиеся преимущественно на земле; в кронах деревьев и на земле; в кронах деревьев и кустарников.

5.1. МЕСТА КОРМЕЖКИ ПТИЦ В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ СЕЗОНА РАЗМНОЖЕНИЯ

5.1.1. ВИДЫ, КОРМЯЩИЕСЯ НА ЗЕМЛЕ (ОВСЯНКА-КРОШКА)

Овсянка-крошка, как и другие виды овсянок, ведет преимущественно наземный образ жизни. На условия кормежки птиц-наземников особенно влияет развитие густого травянистого покрова, затрудняющего передвижение птиц по земле (Владышевский, 1980). Развитие травянистого покрова совпадает с появлением птенцов у овсянки-крошки. В этот период время пребывания на земле при поиске корма у нее резко сокращается. Так, в 1980 г. на Южном Ямале во время выкармливания птенцов и вождения слетков овсянка-крошка на поверхности почвы проводила 37,29—39,62 % времени кормежки (рис. 8). Весной

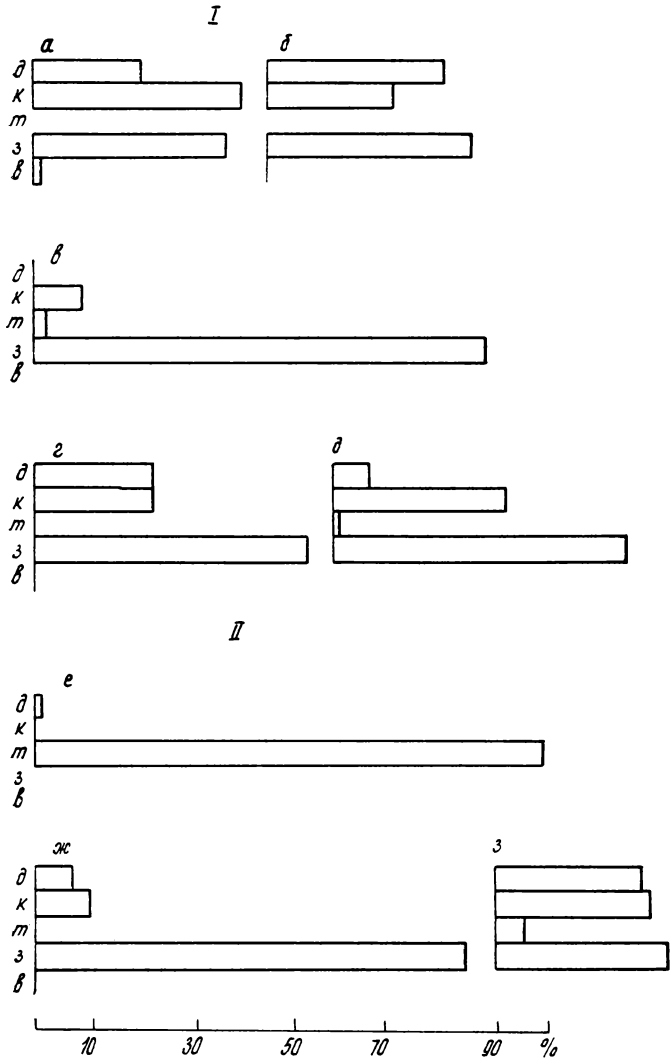


Рис. 8. Использование субстрата овсянкой-крошкой во время кормежки.

Здесь и на рис. 10, 12, 15, 17, 19, 21, 23, 27, 29, 31: д — деревья, к — кустарники, т — трава, з — земля, в — воздух; *I* — Южный Ямал (1980 г.: *а* — 1.07—17.07, *б* — 18.07—20.07; 1983 г.: *в* — 17.06—30.06, *г* — 1.07—9.07, *д* — 10.07—20.07); *II* — Приполярный Урал (1982 г.: *е* — 3.06—8.06, *ж* — 9.06—6.07, *з* — 7.07—20.07)

в 1983 г. на Южном Ямале и в 1982 г. на Приполярном Урале она почти все время кормилась на земле (88,85 и 99,34 % времени кормежки соответственно). С появлением травянистого покрова это время сократилось на Южном Ямале до 52,84 %, а на Приполярном Урале до 83,76, а затем, с его сильным развитием — до 34,07 %.

Сокращение времени кормежки на земле с развитием травяного покрова нельзя объяснить артефактом из-за меньшей заметности птиц в траве, так как слежение за птицами на травянистых участках было особенно тщательным и кормящиеся птицы одинаково хорошо прослеживались как в траве, так и вне ее.

Условия кормежки на поверхности почвы оказывают влияние и на биотопическую приуроченность. Овсянка-крошка кормится на открытых местах там, где условия передвижения благоприятны, т. е. где отсутствуют густая травянистая растительность, высокий моховой покров, толстая подушка из отмерших стеблей (Владышевский, 1980).

На Южном Ямале этим требованиям наиболее отвечают луга в начале вегетации растений, кустарниково-моховые болота и разреженные древостои со слаборазвитым травянисто-кустарничковым покровом. Весной эти биотопы, как правило, на 90 % залиты водой. В это время овсянки наиболее часто кормятся в местах, где раньше всего спадает вода: в лесных рединах, облесенных кустарниково-моховых зарослях, в ольшаниках на небольших гривах, по границам ивняков и леса (табл. 6). По мере спада воды они переходят на луга, болота. В дальнейшем, с развитием густого травянистого покрова, наиболее удобными для кормежки на земле остаются болота, к этому времени полностью освобождающиеся от воды, а также некоторые участки лесных редин, где травяной покров менее выражен. Кроме того, обилие пищи на ивах в это время (Богачева, Ольшванг, 1977) привлекает птиц в ивняки. Именно в этих стациях в период вождения слетков чаще всего и кормится овсянка-крошка.

На Приполярном Урале, где пойма реки не заливается сильно половодьем, овсянка-крошка весной, сразу после прилета, разыскивает пищу на лугах и по берегу реки (табл. 7). С появлением травяного покрова она чаще кормится по границам ивняков, а на лугах реже. Летом, когда травяной покров достигает максимального развития, овсянка разыскивает пищу главным образом в лесных ассоциациях, где он менее развит.

Овсянка-крошка использует для кормежки самые разные виды растительности: весной это ивы, в начале лета, кроме того, ель или береза, в конце лета — на Южном Ямале часто ивы и лиственница, а на Приполярном Урале — ель (табл. 8). Этот малоспециализированный для кормежки на деревьях вид при поисках пищи чаще посещает удобные для ловли добычи (Владышевский, 1980) внутренние части кроны деревьев (рис. 9).

Таблица 6

Распределение овсянки-крошки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Южном Ямале, %

Группы растительных сообществ	1980 г.		1983 г.		
	1.07—17.07	18.07—20.07	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Тундра	—	2,41	0,23	6,68	0,81
Болота и топи	1,19	24,32	5,11	11,49	23,99
Луга	—	0,94	—	16,25	4,39
Заросли кустарников	44,91	23,37	67,70	14,80	47,65
Ивняки	24,91	13,31	39,96	10,18	27,32
Облесенные заросли	16,61	2,83	13,29	0,75	14,55
Ольшаники	—	0,10	13,29	2,50	0,41
Березняки	—	—	2,32	16,62	1,22
Хвойные леса	53,89	48,96	24,63	34,16	21,95
Лиственнично-еловая редина	48,98	10,59	14,73	17,24	11,79

Таблица 7

Распределение овсянки-крошки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале, %

Группы растительных сообществ	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	8,31	12,76	—
Пойменные луга	70,77	20,85	16,17
Злаково-высокотравный луг	2,79	11,27	9,56
Лесные поляны	23,71	0,44	—
Разнотравный луг в комплексе с зарослями ивы	44,27	4,13	4,41
Заросли кустарников	2,10	24,85	7,35
Ивняк осоковый	1,12	14,43	4,29
Пойменные березовые леса	4,40	8,13	8,45
Елово-березовые пойменные леса	—	0,44	42,65
Редколесье на плакоре	14,42	19,84	25,37
Тундры и болото	—	13,13	—

Таблица 8

Использование овсянкой-крошкой во время кормежки различных видов растительности, % всего времени, проведенного на растительности

Вид	1980 г.		1983 г.		
	1.07—17.07	18.07—20.07	17.07—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Южный Ямал					
Лиственница	2,18	50,96	—	8,11	13,05
Ель	32,15	6,96	—	11,44	9,02
Береза	0,55	0,69	0,83	48,00	0,77
Ива	39,51	34,26	73,75	23,67	49,71
Ольха	13,9	0,7	7,5	1,6	11,71
Ерник	11,71	6,43	0,83	6,52	12,86
Трава	—	—	17,08	0,66	2,88

Вид	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Приполярный Урал			
Ель	31,58	10,33	71,75
Береза	—	35,33	10,97
Ива	63,16	52,90	6,13
Можжевельник	—	0,36	1,49
Трава	5,26	1,09	9,66

Таблица 9

Распределение чечетки по различным группам растительных сообществ во время кормежки, %

Группы растительных сообществ	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Тундра	—	—	—
Топи	1,09	8,3	—
Луга (закочкаренный вейниково-осоковый луг) .	42,27	17,69	—
Заросли кустарников . . .	54,17	43,01	—
Ивняки	50,75	43,01	—
Березняки (молодой березняк зеленомошный) .	—	3,93	29,27
Хвойные леса	2,46	27,07	70,73
Лиственнично-еловая редина	1,78	25,98	70,73

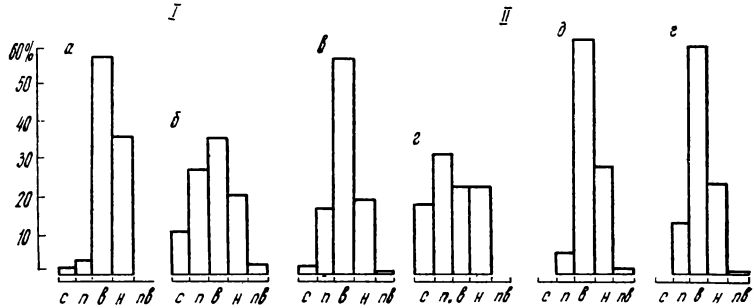


Рис. 9. Использование овсянкой-крошкой различных частей кроны деревьев во время кормежки, % от всего времени, проведенного на деревьях.

Здесь и на рис. 11, 13, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32: с — ствол, п — приствольная часть, в — внутренняя часть, н — наружная часть, пв — периферические веточки; *I* — Южный Ямал (1980 г.: *а* — 1.07—17.07, *б* — 18.07—20.07), *II* — Приполярный Урал (1983 г.: *в* — 1.07—9.07, *г* — 10.07—20.07, *д* — 9.06—6.07, *е* — 7.07—20.07).

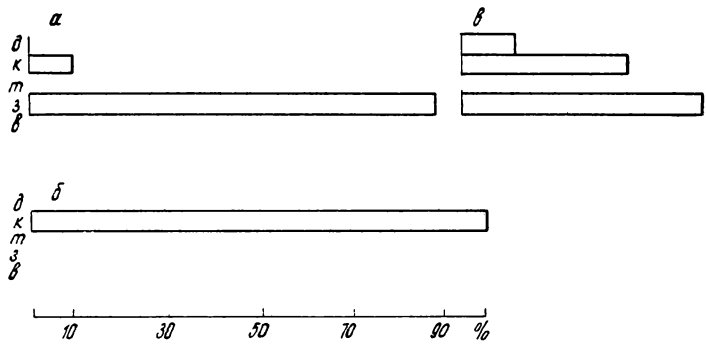


Рис. 10. Использование субстрата чечеткой во время кормежки. 1983 г.: *а* — 17.06—30.06, *б* — 10.07—20.07, *в* — 1.07—9.07

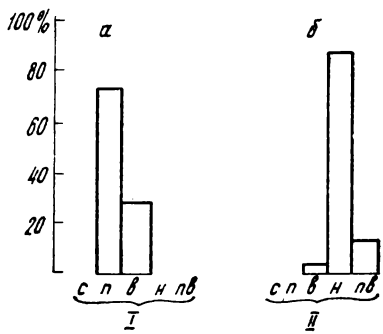


Рис. 11. Использование чечеткой различных частей кроны деревьев во время кормежки, % от всего времени, проведенного на дереве.

1983 г.: *а* — 17.06—30.06 (время кормежки на деревьях (*I*): лиственнице — 27,27 %, ели — 54,55, березе — 18,18 %); *б* — 1.07—9.07 (время кормежки на деревьях (*II*): на ели — 1,90, березе — 98,10 %)

5.1.2. ВИДЫ, КОРМЯЩИЕСЯ НА ДЕРЕВЬЯХ И НА ЗЕМЛЕ

Из изученных нами птиц к этой группе относятся юрок, зяблик и чечетка. Последний вид включен в эту группу потому, что зимой, как известно, кормится главным образом на березах.

5.1.2.1. Чечетка

Чечетка, так же как и овсянка-крошка, очень много времени при поисках пищи проводит на земле (рис. 10). Однако в конце сезона размножения на земле чечетка не была встречена вовсе, а лишь исключительно на кустарниках.

Особенность этого вида, как представителя Carduelinae — развитый подглоточный мешок. Поэтому чечетка использует в пищу преимущественно мелкие пищевые объекты, часто либо массовые, либо локально сконцентрированные в одном месте. На Южном Ямале, например, это семена осоковых, из насекомых — тли, медяницы, червецы, гусеницы листоверток, сциариды, хирономиды (Данилов и др., 1984). В отличие от остальных видов чечетка при сборе корма не перемещается постоянно с места на место, хватая при встрече подходящие объекты питания, а подолгу кормится на одном месте.

На Южном Ямале чечетка кормилась на земле в основном по урезу полых вод, подбирая пищевые объекты, принесенные водой. Весной встречалась главным образом по границам ивняков и на кочках залитого водой вейниково-осокового луга (табл. 9). По мере спада воды и появления листвы на деревьях и кустарниках чечетка переходит в биотопы с обильным подростом из березы: в лиственнично-еловую редину и молодой зеленомошный березняк. В период вождения слетков чечетка встречена только в этих биотопах.

Из различных видов растительности чечетка весной чаще всего кормится на ивах и ольхе (табл. 10), с развитием листвы на деревьях она все чаще для кормежки использует березы. В конце сезона размножения чечетка отмечена только на молодых березах.

На березы чечеток, по-видимому, привлекают тли, появляющиеся в массе раньше других насекомых, практически одновременно с распусканием листьев (Богачева, 1980). На этой породе деревьев чечетка большую часть времени проводит в наиболее облиственных наружных частях кроны (рис. 11), где концентрация насекомых выше. При этом она часто кормится на тонких побегах в периферической части кроны.

В начале лета чечетка очень часто посещает при поисках корма ивы. На них в это время в массе встречаются медяницы (Богачева, 1980), которые, по-видимому, и привлекают птиц.

Таблица 10

Использование чечеткой во время кормежки различных видов растительности, % всего времени, проведенного на растительности

Вид растительности	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Лиственница	3,75	—	—
Ель	7,5	0,46	—
Береза	2,5	31,51	100
Ива	72,5	64,38	—
Ольха	13,75	3,65	—

Таблица 11

Распределение юрка по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале, %

Группы растительных сообществ	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	1,47	13,79	—
Пойменные луга	19,14	6,72	2,78
Лесные поляны	18,63	1,12	—
Заросли кустарников	0,1	7,95	—
Пойменные березовые леса	2,68	17,48	15,64
Березовый злаково-разнотравный	—	9,93	5,35
Березовый лес с примесью ели разнотравный	2,34	4,33	8,95
Смешанные пойменные леса	—	8,20	8,23
Редколесье на плакоре	76,62	50,19	73,35
Тундры и болото	—	—	—

Таблица 12

Использование юрком растительности различной высоты при кормежке на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на растительности

Высота растительности, м	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
16,1—18,0	—	0,14	—
14,1—16,0	31,9	5,81	—
12,1—14,0	0,34	48,24	29,31
10,1—12,0	19,54	21,72	53,66
8,1—10,0	40,21	8,89	7,64
6,1—8,0	4,39	5,95	8,87
4,1—6,0	2,24	4,95	0,41
2,1—4,0	1,38	4,3	—
1,1—2,0	—	—	0,1
До 1,0	—	—	—

5.1.2.2. Юрок

Для юрка, как и для заблика, характерно передвижение по толстым, горизонтальным или слегка наклонным ветвям и по земле (Промптов, 1956; Дольник, 1982). Тонкие ветви (диаметром менее 4 мм) они избегают, так как не удобно удерживаться. В отличие от чечетки они также ограничены в возможности собирать корм с тонких и гибких ветвей кустарников и деревьев. Поэтому эти виды при кормежке очень редко посещали кустарники (особенно юрок) и совсем не кормились на траве (рис. 12).

Летом, когда на Приполярном Урале из-за развития травы передвигаться по земле становится трудно, юрок кормится практически только (99,59 % времени кормежки) на деревьях. В пределах ареала этот вид гнездится в самых различных типах леса, но предпочитает редины, темнохвойные мшистые боры, обычен в смешанных и мелколиственных лесах, особенно в увлажненных, среди высокорослых кустарников в поймах рек (Дементьев и др., 1954; Некрасов, Олигер, 1978; Равкин, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1983; Данилов и др., 1984). На Приполярном Урале юрок чаще всего кормился на плакоре в елово-березовом редколесье и в пойменных березовых лесах, ранней весной много времени проводил на лугах, в основном на лесных полянах, позднее — на берегу реки (табл. 11).

Для кормежки он выбирает высокие деревья с хорошо развитой кроной (табл. 12). Ранней весной это главным образом ели, в остальное время — березы (табл. 13). При кормежке на деревьях юрок примерно в равной степени использует наружные и внутренние части кроны (рис. 13).

5.1.2.3. Зяблик

Зяблик несколько чаще, чем юрок, кормится на кустарниках и в воздухе (см. рис. 12). Весной он большую часть времени проводит на земле, летом, в период выкармливания птенцов,— на деревьях, после вылета слетков — 67,01 % времени кормится на деревьях, 24,3 % — на земле.

Этот вид населяет самые разнообразные биотопы с древесной растительностью. Избегает он молодняков до 10—15-летнего возраста, обширные сырые и темные боры, поселяясь лишь на их опушках (Дементьев и др., 1954; Некрасов, Олигер, 1978; Равкин, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1983). В подзоне средней тайги, в районе исследования, весной и летом зяблик встречался главным образом в светлых сосновых лесах. После вылета птенцов он кормился в березово-еловых лесах и по краю сфагновых болот (табл. 14). Как и юрок, зяблик выбирает для кормежки высокие деревья с хорошо развитой кроной (табл. 15). Весной, после распускания листьев на березах, когда на них в массе появляются насекомые, зяблик очень много времени при

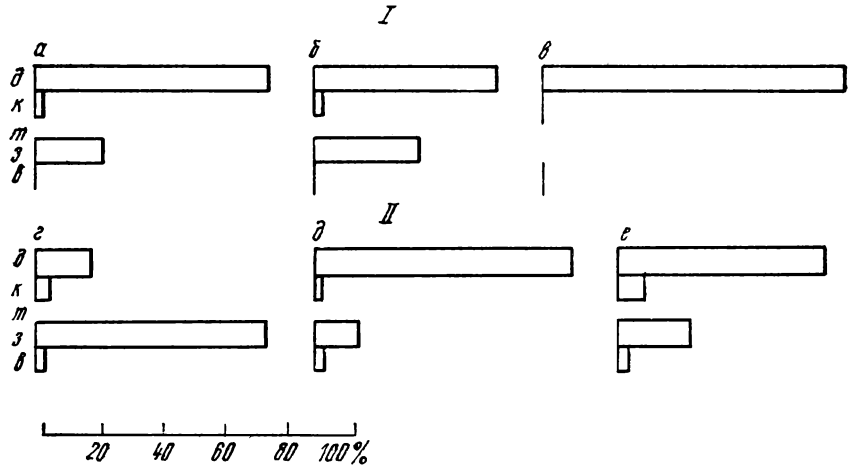


Рис. 12. Использование субстрата юрком (*I* — Приполярный Урал) и зябликом (*II* — Кондо-Сосьвинское Приобье) во время кормежки.
1982 г.: *а* — 3.06—8.06, *б* — 9.06—6.07, *в* — 7.07—20.07; 1981 г.: *г* — 23.05—24.06, *д* — 25.06—12.07, *е* — 13.07—20.07

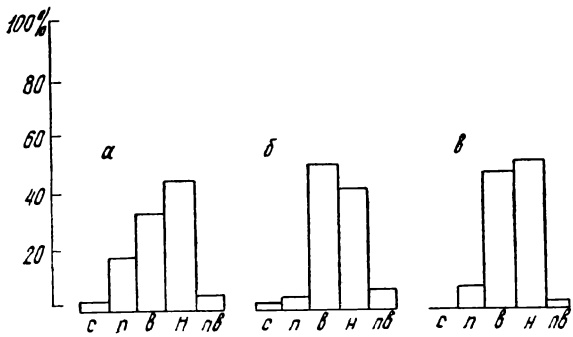


Рис. 13. Использование юрком различных частей кроны деревьев во время кормежки на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на деревьях.
1982 г.: *а* — 3.06—8.06, *б* — 9.06—6.07, *в* — 7.07—20.07

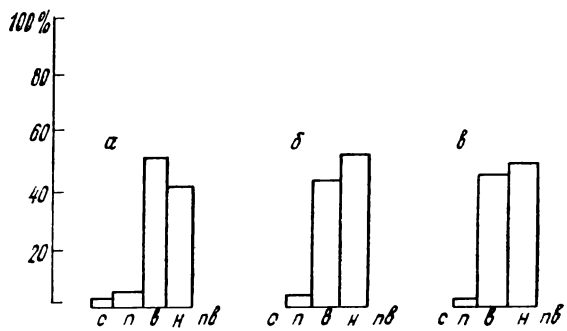


Рис. 14. Использование зябликом различных частей кроны деревьев во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на деревьях.
1981 г.: *а* — 23.05—24.06, *б* — 25.06—12.07, *в* — 13.07—20.07. Условные обозначения см. рис. 9

Таблица 13

Использование юрком растительности различных видов при кормежке на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид растительности	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	95,82	26,09	24,77
Береза	4,18	68,39	73,99
Ива	—	5,52	1,24
Можжевельник	—	—	—
Трава	—	—	—

Таблица 14

Распределение зяблика по различным группам растительных сообществ во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, %

Группы растительных сообществ	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
Луг	—	1,67	—
Березовое редколесье	—	—	2,56
Березняки сомкнутые	—	4,89	—
Березово-еловые леса	11,35	5,45	61,38
Кедрово-березово-еловые леса	8,98	4,45	10,74
Березово-сосновые леса	63,59	30,48	2,3
Сосняк беломошный	16,08	52,84	—
Болота	—	0,22	23,02

Таблица 15

Использование зябликом растительности различной высоты при кормежке в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на растительности

Высота растительности, м	1981 г.		
	23.5—24.6	25.6—12.7	13.7—20.7
24,1—26,0	1,06	—	—
22,1—24,0	—	—	—
20,1—22,0	—	5,10	—
18,1—20,0	1,06	10,99x	5,48
16,1—18,0	27,66	1,70	7,53
14,1—16,0	—	0,39	0,34
12,1—14,0	12,77	26,96	46,58
10,1—12,0	7,45	38,35	4,79
8,1—10,0	9,57	14,27	7,19
6,1—8,0	14,89	0,13	17,81
4,1—6,0	6,38	0,79	—
2,1—4,0	10,64	1,31	0,34
1,1—2,0	8,51	—	4,79
До 1,0	—	—	5,14

Таблица 16

Использование зябликом растительности различных видов при кормежке в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
Сосна	18,08	65,18	8,22
Ель	12,77	7,59	77,74
Береза	50,0	20,55	3,77
Кедр	—	0,13	5,14
Лиственница	—	5,63	—
Ольха	17,02	0,26	1,71
Ива	—	0,65	3,42
Осина	2,13	—	—

Таблица 17

Распределение пеночки-веснички по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Южном Ямале, %

Группа растительных сообществ	1980 г.		1983 г.		
	1.07—17.07	18.07—20.07	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Тундра	—	—	—	—	0,73
Болота и топи	0,57	—	—	0,27	2,9
Луга	—	2,53	9,63	—	8,49
Влажный осоковый	—	2,53	—	—	8,49
Закочкаренный вейниково-осоковый	—	—	9,63	—	—
Заросли кустарников	48,18	34,01	40,14	37,98	45,86
Ивняк	14,40	31,48	33,95	16,71	31,35
Облесенные кустарниково-моховые заросли	31,63	—	5,63	21,27	14,51
Березняки	13,79	11,3	25,49	22,07	5,88
Вейниковый	4,08	3,8	23,16	18,5	0,07
Хвойные леса	39,46	52,14	24,74	39,67	36,14
Лиственнично-еловая редина	28,12	26,41	21,81	29,22	27,65

кормежке проводит на этой породе (табл. 16). В середине лета он очень часто использует для кормежки сосну, а после вылета птенцов, в конце лета, кормится главным образом на ели, березу же посещает очень редко. При кормежке на деревьях он интенсивно использует как внутреннюю, так и наружную части кроны (рис. 14): весной, когда он в основном кормится на березах, зяблик чаще посещает внутреннюю часть кроны, более удобную для присаживания; летом, когда для кормежки использует большей частью сосну, он встречается в наружных, наиболее охвоенных частях кроны; в конце лета, когда выбирает для кормежки ель, в равной степени посещает внутренние и наружные участки кроны.

5.1.3. ВИДЫ, КОРМЯЩИЕСЯ В КРОНАХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

Из изученных видов к этой группе птиц относятся пеночки. Согласно делению рода Phylloscopus, проводимому Гэстоном (1972) на основе морфометрических признаков, все они являются видами, ведущими древесный образ жизни.

5.1.3.1. Пеночка-весничка

По этой классификации относится к группе видов, обитающих преимущественно на лиственных породах деревьев. Во всех районах исследования весной, когда листья на деревьях и кустарниках только начинают появляться, она от 10,74 до 26,01 % времени кормежки проводила на земле (рис. 15). Летом кормилась главным образом на деревьях. На Южном Ямале во второй декаде июля, когда в ивняках в массе появляются личинки пилильщиков (Богачева, Ольшванг, 1977; Ольшванг, 1977; Богачева, 1980), очень часто посещала эти кустарники (47,89—49,81 % времени кормежки в разные годы).

Этот вид, как известно, повсеместно встречается в осветленных лиственных насаждениях: в молодых смешанных и лиственных лесах, рощах и рощицах с густым подлеском, зарослях ивняка с богатым травостоем, на зарастающих вырубках и лесных опушках, в разреженной тайге, залесенных низинных болотах, запущенных садах, криволесье и низкорослых кустарниках (Портенко, 1937; Дементьев и др., 1954; Зацепина, 1978; Равкин, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1983; Преображенская, Лазарева, 1984). В районах исследования также предпочитала светлые, открытые стации. Встречалась в краевых участках пойменных лесных массивов, по опушкам леса, границам ивняков и открытых безлесных участков, открытым берегам водоемов.

На Южном Ямале весной кормящиеся веснички чаще всего отмечались в ивняковых зарослях по краю поймы, в вейниковых березняках по опушкам леса, в лиственнично-еловой редине

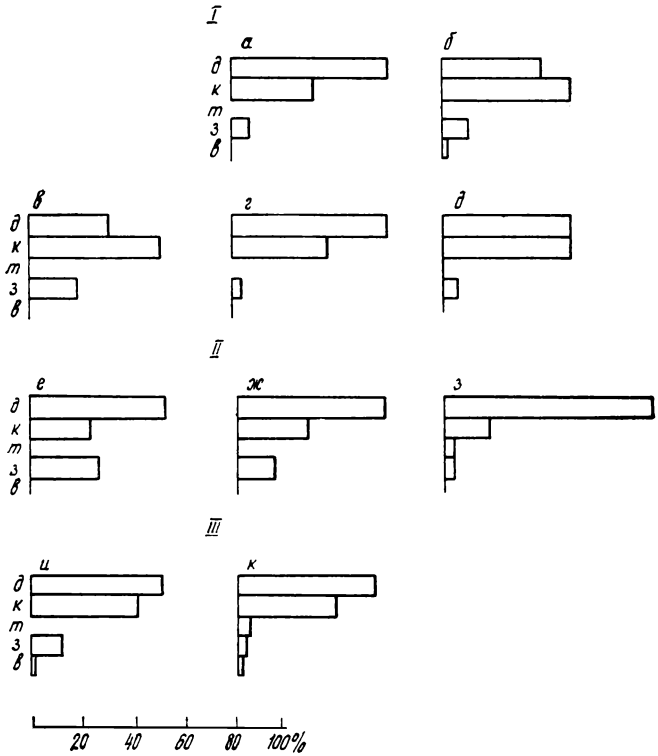


Рис. 15. Использование субстрата пеночкой-весничкой во время кормежки.
I — Южный Ямал (1980 г.: *а* — 1.07—17.07, *б* — 18.07—20.07; 1983 г.: *в* — 17.06—30.06, *г* — 1.07—9.07, *д* — 10.07—20.07), *II* — Приполярный Урал (1982 г.: *е* — 3.06—8.06, *ж* — 9.06—6.07, *з* — 7.07—20.07), *III* — Кондо-Сосьвинское Приобье (1981 г.: *и* — 23.05—24.06, *к* — 25.06—12.07)
Условные обозначения см. на рис. 8

(табл. 17). Именно в этих участках поймы раньше всего появляется листва на деревьях и кустарниках, главным образом на березах и ивах. Почти одновременно с распусканием листьев в массе появляются насекомые: тли, гусеницы пядениц, цикадки, листоеды (Богачева, 1980). Поэтому весной весничка чаще всего кормится на березах и ивах (табл. 18). В начале лета весничка начинает посещать сильно разреженные древостои, облесенные кустарниково-моховые заросли. На березах кормится реже и уже довольно интенсивно использует для кормежки лиственницу и ель. В конце лета пищи на березах становится еще меньше (Богачева, 1980). Время кормежки на этой породе резко сокращается, весничка почти совсем отсутствует в березняках. В этот период в краевых частях массива пойменного леса — местообитаниях веснички — больше всего пищи в ивняках, главным образом за счет личинок пилильщиков (Богачева, Ольшванг, 1977;

Таблица 18

Использование пеночкой-весничкой различных видов растительности во время кормежки на Южном Ямале, % всего времени, проведенного на растительности

Вид	1980 г.		1983 г.		
	1.07—17.07	18.07—20.07	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Лиственница	20,1	23,46	0,69	16,9	14,82
Ель . . .	36,08	11,78	8,59	22,68	30,09
Береза . .	12,11	0,55	48,04	30,76	7,67
Ива . . .	20,7	39,51	39,16	21,30	41,79
Ольха . .	8,11	13,9	3,11	8,26	3,19
Ерник . .	2,91	11,71	0,29	0,09	2,43
Трава . .	—	0,44	0,12	—	—

Таблица 19

Распределение пеночки-веснички по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале, %

Группы растительных сообществ	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	3,25	0,3	—
Пойменные луга	31,10	17,48	16,49
Лесные поляны . . .	12,10	1,17	4,98
Разнотравный луг в комплексе с зарослями ивы	13,84	3,6	3,91
Заросли кустарников . . .	14,24	17,26	10,17
Пойменные березовые леса	11,23	26,5	28,73
Березовый долгомошный	4,32	17,74	8,33
Березовый с примесью ели разнотравный . .	0,64	1,33	11,0
Пойменные елово-березовые леса	3,22	3,7	28,36
Редколесье на плакоре . .	20,58	22,76	11,27
Тундры и болото	16,38	11,98	4,95

Таблица 20

Использование пеночкой-весничкой растительности различных видов при кормежке на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	88,82	32,89	23,2
Береза	2,78	42,26	67,2
Ива	5,93	22,39	7,64
Можжевельник . . .	2,42	2,2	0,29
Трава	0,05	0,25	1,67

Таблица 21

Распределение пеночки-веснички по различным группам растительных сообществ во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, %

Группы растительных сообществ	1981 г.	
	23.05—24.06	25.06—12.07
Луг	—	—
Березовое редколесье	29,75	94,2
Березняки сомкнутые	12,88	5,8
Березово-еловые леса	—	—
Кедрово-березово-еловые леса	—	—
Елово-сосново-березовые леса	1,53	—
Березово-сосновые леса	52,15	—
Сосняк беломошный	3,68	—
Болота	—	—

Ольшванг, 1977; Богачева, 1980). Поэтому весничка очень много времени проводит на ивах. На деревьях в этот период она кормилась в основном на елях. В это время наиболее характерные для нее стации — ивняки и лесные редины, особенно лиственнично-еловая редина. В 1980 г. в самом конце сезона размножения, в жаркую, сухую погоду, весничка часто посещала елово-лиственничную редину (25,73 % времени кормежки), в которой интенсивно развит кустарниковый ярус, состоящий из ольхи, ивы, ерника. В это время она довольно часто кормилась на этих видах растений, а ель посещала реже, чем обычно.

На Приполярном Урале в ранневесенний период весничка предпочитает открытые участки поймы: лесные поляны, пойменный луг, поросший куртинами ив, сфагново-осоковое болото с отдельными кустами ив, а также часто кормится в елово-березовом редколесье на плакоре (табл. 19). Позднее, когда появляются листья на деревьях и кустарниках, начинает чаще кормиться в лесных стациях: в березняках, особенно в небольших рощах долгомошного березняка, в елово-березовом редколесье на плакоре. Довольно много времени проводит в крупных массивах ивняка вдоль ручьев в пойме и по берегам ручьев с открытой болотистой поймой, текущих с гор, по-прежнему часто посещает сфагново-осоковое болото, где кормится на отдельных кустах ив. В этот период весничка очень часто кормится на березах (табл. 20), а летом на них проводит бо́льшую часть времени.

В летний период весничка чаще всего кормилась в высокорослых массивах пойменных лесов: в разнотравном елово-березовом лесу, березовом лесу с примесью ели (см. табл. 19). Как и весной, много времени проводила в небольших рощах долгомошного березняка. В редколесье на плакоре встречалась гораздо реже.

В подзоне средней тайги (Советский район Тюменской обла-

Таблица 22

Использование пеночкой-весничкой различных видов растительности во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от времени, проведенного на растительности

Вид	1981 г.	
	23.05—24.06	25.06—12.07
Сосна	9,79	1,6
Ель	0,7	0,27
Береза	52,1	68,89
Лиственница	35,31	—
Ольха	1,05	—
Ива	1,05	23,12
Осина	—	0,87
Трава	—	5,26

Таблица 23

Распределение пеночки-таловки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Южном Ямале, %

Группы растительных сообществ	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Тундра	—	—	—
Болота и топи	0,51	—	—
Луга	—	—	—
Заросли кустарников	68,77	39,68	6,52
Ивняк	58,15	36,55	4,35
Березняки	2,27	—	32,61
Молодой зеленомошный	1,64	—	32,61
Хвойные леса	28,44	60,31	60,87
Елово-лиственничная редина	17,19	18,8	—
Лиственнично-еловая редина	11,25	41,51	60,87

Таблица 24

Использование пеночкой-таловкой различных видов растительности во время кормежки на Южном Ямале, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Лиственница	4,06	9,37	16,3
Ель	14,29	41,02	58,7
Береза	12,17	35,94	2,17
Ива	62,08	13,67	17,93
Ольха	6,53	—	4,89
Ерник	0,88	—	—

сти) весничка, как обычно, встречалась в светлых, часто разреженных древостоях: весной чаще в березово-сосновых лесах-зеленомошниках со слаборазвитым подростом, возле полян, летом — почти исключительно в березовом редколесье (табл. 21). Более половины всего времени кормежки на растительности она проводила на березах (табл. 22), весной часто отмечалась на подросте лиственницы. Однако последнее обстоятельство вызвано чисто случайными причинами: отдельные молодые лиственницы на всем участке березово-соснового леса росли как раз в том месте, где пела и кормилась весничка — малочисленный вид в этом районе исследования.

Летом, когда весничка концентрировалась в березовом редколесье, очень часто использовала для кормежки иву, которая как раз более всего была представлена именно в этой стации.

На деревьях пеночка-весничка кормится преимущественно в наружных частях кроны (рис. 16). Особенно это проявляется, когда она кормится на березе, например, весной на Южном Ямале или летом на Приполярном Урале и в средней тайге. При кормежке на хвойных породах деревьев может в значительной степени использовать внутренние части кроны, например, на Южном Ямале летом 1983 г.

5.1.3.2. Пеночка-таловка

Так же как весничка, относится к группе пеночек, обитающих преимущественно на лиственных породах деревьев (Gaston, 1972). Аналогично весничке таловка весной при кормежке много времени (11,46—27,81 %) проводит на земле (рис. 17). На Южном Ямале даже в начале лета часто разыскивала пищу на поверхности почвы (31,85 % времени кормежки). Весной, когда листья на деревьях только начинают распускаться, часто кормилась на кустарниках и подросте. На Южном Ямале здесь проводила даже большую часть времени (58,15 %). Летом разыскивала пищу главным образом на деревьях.

В пределах ареала пеночка-таловка выбирает моховые участки средневозрастных или зрелых хвойных лесов с примесью березы, высокорослые кустарники, разнотипную приречную урему с примесью тальников и низкорослых березняков, смешанные полузаболоченные леса, залесенные низинные болота (Портенко, 1937; Дементьев и др., 1954; Воробьев, 1963; Равкин, 1978). На Южном Ямале весной и реже в начале лета таловка для кормежки очень часто использует участки высокорослых ивняков среди пойменного леса, часто посещает елово-лиственичную редину, в которой хорошо развит подрост таких высокорослых кустарников, как ольха, много времени проводит в лиственнично-еловой редине, где в начале лета кормится на березах (табл. 23). Весной, когда распускается листва на березах в основном по опушкам пойменного леса, таловка из всех пород деревьев пред-

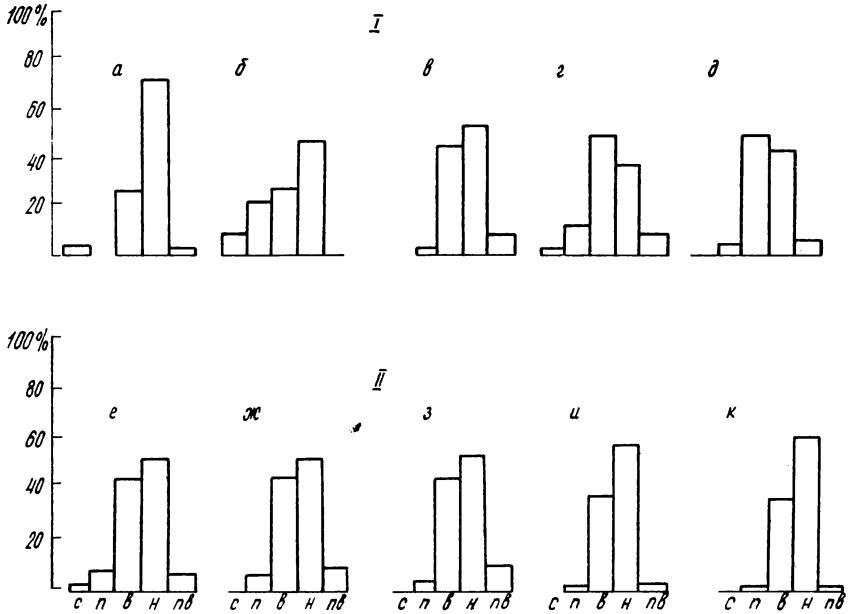


Рис. 16. Использование пеночкой-весничкой различных частей кроны дерева во время кормежки, % от всего времени, проведенного на деревьях. *I* — Южный Ямал (1980 г.: *а* — 1.07—17.07, *б* — 18.07—20.07; 1983 г.: *в* — 17.06—30.06, *г* — 1.07—9.07, *д* — 10.07—20.07), *II* — Приполярный Урал (1982 г.: *е* — 3.06—8.06, *ж* — 9.06—6.07, *з* — 7.07—20.07), *III* — Кондо-Сосьвинское Приобье (1981 г.: *и* — 23.05—24.06, *к* — 25.06—12.07)
Условные обозначения см. на рис. 9

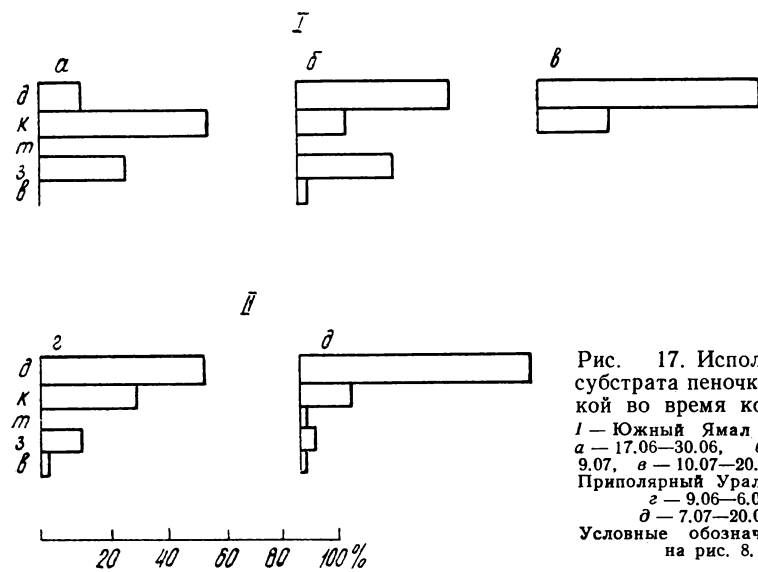


Рис. 17. Использование субстрата пеночкой-таловкой во время кормежки. *I* — Южный Ямал (1983 г.: *а* — 17.06—30.06, *б* — 1.07—9.07, *в* — 10.07—20.07), *II* — Приполярный Урал (1982 г.: *г* — 9.06—6.07, *д* — 7.07—20.07)
Условные обозначения см. на рис. 8.

почитает ель (табл. 24), на взрослых березах почти не кормится (0,88 % всего времени кормежки на растительности). Она использует в основном молодые березы для поиска корма. В начале лета, когда сформировывается листва на березах в глубине пойменного леса и на них в массе появляются насекомые, таловка очень много времени проводит на взрослых березах (35,16 % времени кормежки на растительности). В конце лета таловка сосредоточивается в лиственнично-еловой редине и в молодом березняке, хотя почти не использует березу при поисках пищи.

На Приполярном Урале таловка также выбирает древостои с хорошо развитым высоким подлеском: рощи березового долгомошного леса, березовый лес с примесью ели (табл. 25). Довольно часто ее можно встретить на плакоре, в елово-березовом редколесье. Однако в этой обширной по площади стации таловка выбирает лишь наиболее густые участки. В конце лета много времени проводит в елово-березовом разнотравном лесу, весной же довольно часто кормилась в густых зарослях высоких кустарников: в ивняках с единичной березой вдоль ручьев, текущих с гор, и в можжевеловых зарослях. Весной при поисках корма таловка почти в равной пропорции использует ель, березу и ивы, отдавая некоторое предпочтение березе (табл. 26). Летом более половины времени кормежки на растительности она проводила на березах, большую часть остального времени кормилась на елях.

Характерная особенность этого вида — при поисках пищи использует преимущественно высокие кустарники и деревья среднего возраста. Высокие (более 12 м) деревья посещает редко (табл. 27). Один из самых крупных видов пеночек, морфологически хорошо отличающийся от других представителей этого рода, чаще использует для кормежки наиболее удобные для ловли добычи внутренние части кроны деревьев (рис. 18).

5.1.3.3. Пеночка-зарничка

Относится к группе пеночек, обитающих на лиственных и хвойных породах деревьев. Этот вид характерен для хвойных редколесий с разреженным подростом из лиственных пород (Дементьев и др., 1954; Воробьев, 1963; Кищинский, 1978; Кречмар и др., 1978; Ковшарь, 1979; Данилов и др., 1984; Бурский, 1987; Вахрушев, Вахрушева, 1987). Именно к такой стации — лиственнично-еловой редине — она приурочена в течение всего сезона размножения на Южном Ямале (табл. 28). В остальных районах исследования нами не отмечена. Во время кормежки весной и в начале лета очень часто использовала лиственный подрост и подлесок (соответственно 54,05 % времени кормежки весной и 55,32 % — в начале лета). В конце лета зарничка большую часть времени кормилась на деревьях (рис. 19). Аналогич-

Таблица 25

Распределение пеночки-таловки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале, %

Группы растительных сообществ	1982 г.	
	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	0,07	—
Пойменные луга	21,23	13,38
Полидоминантно-разнотравный	10,51	2,56
Заросли кустарников	20,29	4,17
Пойменные березовые леса	30,37	30,21
Березовый долгомошный	16,48	18,62
Березовый с примесью ели, разнотравный	9,38	9,97
Пойменные елово-березовые леса	7,28	18,99
Елово-березовый разнотравный	6,5	18,99
Редколесье на плакоре	18,67	25,21
Тундры и болото	5,85	4,4

Таблица 26

Использование пеночкой-таловкой растительности различных видов при кормежке на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1982 г.	
	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	30,52	32,99
Береза	39,14	59,03
Ива	27,15	6,6
Можжевельник	3,14	0,63
Трава	0,05	0,75

Таблица 27

Использование пеночкой-таловкой растительности различной высоты во время кормежки, % от всего времени, проведенного на растительности

Высота растительности, м	Южный Ямал, 1983 г.			Приполярный Урал, 1982 г.	
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07	9.06—6.07	7.07—20.07
18,1—20,0	—	—	—	0,21	—
16,1—18,0	—	—	—	—	0,77
14,1—16,0	1,41	0,39	—	4,34	1,69
12,1—14,0	3,35	7,03	2,17	4,87	4,93
10,1—12,0	2,29	16,02	23,91	7,6	20,54
8,1—10,0	5,11	12,11	21,2	14,16	19,99
6,1—8,0	4,41	14,84	17,93	17,04	19,82
4,1—6,0	2,29	27,73	10,33	15,32	14,5
2,1—4,0	6,17	12,89	1,63	18,48	9,34
1,1—2,0	52,91	8,98	21,74	8,68	6,58
До 1,0	22,05	—	1,09	9,3	1,84

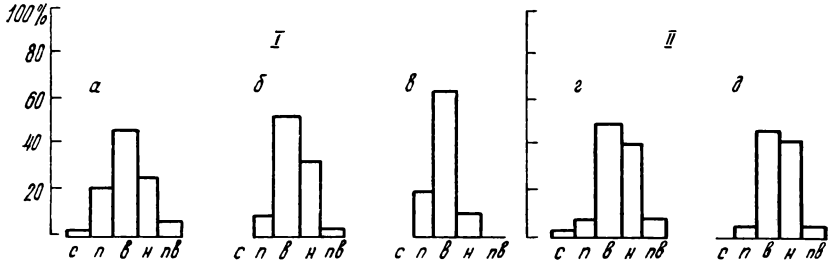


Рис. 18. Использование пеночкой-таловкой различных частей кроны дерева во время кормежки, % от всего времени, проведенного на деревьях.
I — Южный Ямал (1983 г.: *а* — 17.06—30.06, *б* — 1.07—9.07, *в* — 10.07—20.07), *II* — Приполярный Урал (1982 г.: *г* — 9.06—6.07, *д* — 7.07—20.07).
Условные обозначения см. на рис. 9

ным образом кормится и в лиственничной тайге Центральной Эвенкии (Вахрушев, Вахрушева, 1987), т. е. для нее это вполне типичное поведение. Весной в период распускания первых листьев на березах часто кормилась на них (табл. 29), используя преимущественно молодые деревца высотой 2—4 м. Этим она заметно отличается от других пеночек (табл. 30). Весной довольно часто встречается в молодом зеленомошном березняке среди пойменного леса (см. табл. 28). Около 18 % времени кормежки проводила на вейниково-осоковом лугу, где, как и чечетка, кормилась на кочках. В начале лета, когда появляются листья на березах в глубине пойменного леса, зарничка ловит насекомых на этой породе. При этом использует взрослые деревья, на молодых березах в это время кормится мало, и в молодом березняке не встречалась. В этот период часто кормилась на ивах и ольхе в зарослях высокорослых кустарников: в ивняках и ольшаниках в глубине пойменного леса. Кроме того, все чаще отмечалась кормящейся на хвойных породах (см. табл. 29), а в конце лета почти все время кормежки проводила на них, чаще всего разыскивая пищу в елях. При этом использовала взрослые высокие деревья (табл. 31).

Зарничка — одна из самых маленьких пеночек, по некоторым морфологическим признакам сходная с корольками. При кормежке на деревьях для нее очень характерно использование самых тонких, терминальных побегов в периферической части кроны (рис. 20). При розыске пищи на взрослых березах весьма неравномерно использует части кроны. Весной большую часть времени кормится в наружных частях кроны, там, где появляются первые листья и, следовательно, больше корма, летом — внутри кроны на тонких веточках. На лиственнице зарничка кормится по-разному, используя, по-видимому, те участки кроны, где есть корм. На ели зарничка, как и королек (Ulfstrand, 1977), использует главным образом наружные части кроны.

Таблица 28

Распределение пеночки-зарнички по различным группам растительных сообщество во время кормежки на Южном Урале, %

Группы растительных сообществ	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Тундра	—	—	—
Болота и топи	—	1,86	—
Луга (закочкаренный вейниково-осоковый луг)	18,11	—	—
Заросли кустарников	11,89	44,97	16,67
Ивняк	7,57	28,99	16,67
Ольшаник вейниковый	—	14,63	—
Березняки	11,62	1,86	2,47
Молодой зеленомошный	11,62	—	—
Хвойные леса	58,38	51,33	80,87
Лиственнично-еловая редина	56,22	47,34	70,99

Таблица 29

Использование пеночкой-зарничкой различных видов растительности во время кормежки, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
Лиственница	3,51	5,45	29,37
Ель	7,37	19,89	51,25
Береза	61,05	22,89	0,63
Ива	22,11	38,96	13,75
Ольха	5,96	12,81	5,0

Таблица 30

Использование пеночками молодых берез во время кормежки на Южном Ямале, % от всего времени, проведенного на березах

Пеночки	1983 г.	
	Весна (17.06—30.07)	Начало лета (1.07—9.07)
Зарничка	65,52	29,75
Весничка	31,93	15,51
Таловка	92,77	2,17

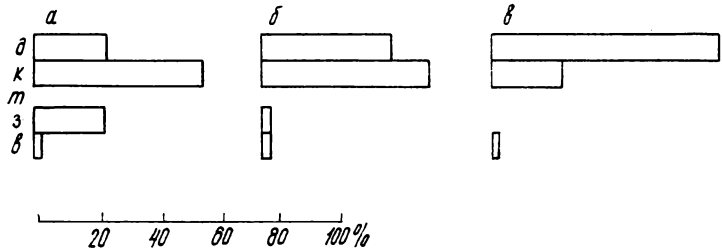


Рис. 19. Использование субстрата пеночкой-зарничкой во время кормежки на Южном Ямале.

1983 г.: *а* — 17.06—30.06, *б* — 1.07—9.07, *в* — 10.07—20.07

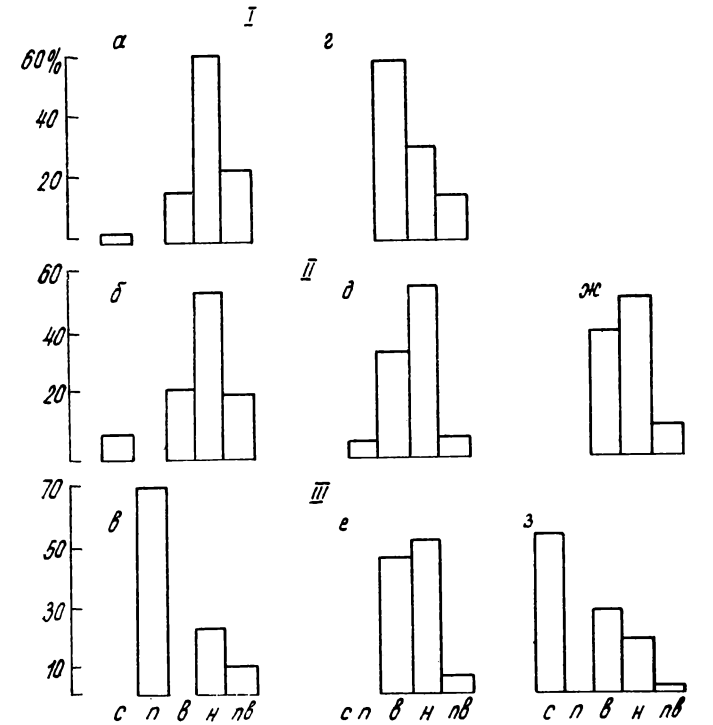


Рис. 20. Использование кормящимися зарничками различных зон в кронах деревьев разных пород на Южном Ямале.

Береза (*I*), ель (*II*), лиственница (*III*); 1983 г.: *а*, *б*, *в* — 17.06—30.06, *г*, *д*, *е* — 1.07—9.07, *ж*, *з* — 10.07—20.07

Таблица 31

Использование пеночкой-зарничкой растительности различной высоты во время кормежки, % от всего времени, проведенного на растительности

Высота растительности	1983 г.		
	17.06—30.06	1.07—9.07	10.07—20.07
14,1—16,0	—	0,54	—
12,1—14,0	0,35	2,72	35,63
10,1—12,0	0,35	6,27	22,5
8,1—10,0	8,42	7,63	12,5
6,1—8,0	3,86	8,99	—
4,1—6,0	16,84	17,17	5,0
2,1—4,0	48,07	11,17	5,63
1,1—2,0	20,0	39,24	16,87
До 1,0	2,1	6,27	1,87

Таблица 32

Распределение пеночки-теньковки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Южном Ямале, %

Группы растительных сообществ	1983 г.	
	17.06—30.06	10.07—20.07
Тундра	—	—
Болота и топи	—	—
Луга	—	—
Заросли кустарников	87,86	—
Ивняк	39,42	—
Облесенные кустарниково-моховые заросли	48,44	—
Березняки	—	—
Хвойные леса	12,14	100
Елово-лиственничная редина	—	4,63
Лиственнично-еловая редина	12,14	95,37

5.1.3.4. Пеночка-теньковка

Относится по классификации Гэстона к третьей группе пеночек, летом ведущих древесный образ жизни, а зимой тяготеющих к земле. И действительно, весной теньковка на Южном Ямале проводила на поверхности почвы 57,26 % времени кормежки, в средней тайге — 13,92 % (рис. 21). На деревьях в это время она практически не кормилась. Однако летом, особенно в конце сезона размножения, здесь она проводила большую часть времени кормежки.

Пеночка-теньковка — вид более адаптированный к жизни в хвойных сообществах, чем в лиственных (Промптов, 1956). Теньковка предпочитает старые, захламленные хвойно-лиственные высокоствольные леса, охотно гнездится на границе взрослых лесов с вырубками, молодняками и поймами ручьев, среди зарастающих вырубов хвойных, в зарослях кустарников среди полей, покосов (Портенко, 1937; Дементьев, и др., 1954; Зацепина, 1978; Равкин, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1983; Преображенская, Лазарева, 1984). В тундре гнездится в высокорослых зарослях ивняка (Данилов и др., 1984 г.)

На Южном Ямале весной теньковка сосредоточивалась для кормежки на освободившихся от воды участках облесенных кустарниково-моховых зарослей и в ивняках в лесу (табл. 32). Летом кормилась практически исключительно в густых участках лиственнично-еловой редины в глубине поймы. При кормежке на растительности весной использовала преимущественно низкорослые кустарники до 1 м высотой (табл. 33), главным образом иву (табл. 34); летом — высокие (8—14 м) хвойные деревья и березы высотой 4—6 м.

В зоне средней тайги тяготела к характерным для нее смешанным березово-еловым лесам. Кроме того, это была единственная пеночка, которая гнездилась и очень часто кормилась на сфагновых болотах, поросших сосной (табл. 35). Ю. С. Равкин (1978) также из всех пеночек лесной зоны Приобья только теньковку встречал на верховых болотах. На растительности она чаще всего кормилась на березах и соснах, летом, кроме того, много времени проводила в траве (табл. 36). В конце лета, во время вождения слетков, теньковка уходит со сфагновых болот (см. табл. 35) и время кормежки на соснах у нее резко сокращается (см. табл. 36). В это время она (как и на Южном Ямале) кормится преимущественно на березах. Весной чаще всего использует для кормежки низкорослую растительность (до 2 м высотой) и деревья средней высоты (6—10 м), в период выкармливания птенцов — высокие (10—14 м) деревья, а в конце лета — средневозрастные и низкие деревья и высокий подрост (табл. 37).

При кормежке на деревьях теньковка, как и весничка, отдавала некоторое предпочтение наружным частям кроны (рис. 22).

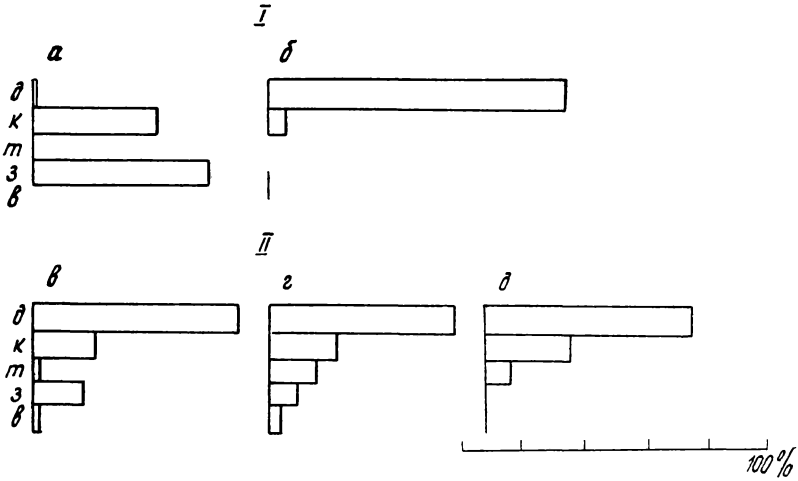


Рис. 21. Использование субстрата пеночкой-теньковкой во время кормежки.

I — Южный Ямал (1983 г.: *а* — 17.06—30.06, *б* — 10.07—20.07), *II* — Кондо-Сосьвинское Приобье (1981 г.: *в* — 23.05—24.06, *г* — 25.06—12.07, *д* — 13.07—20.07)

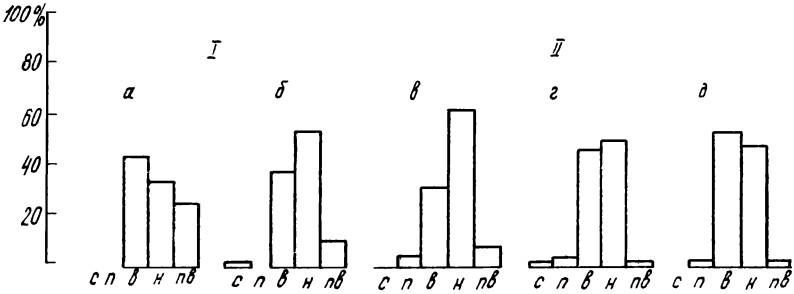


Рис. 22. Использование пеночкой-теньковкой различных частей кроны деревьев во время кормежки, % от всего времени, проведенного на деревьях.

I — Южный Ямал (1983 г.: *а* — 17.06—30.06, *б* — 10.07—20.07), *II* — Кондо-Сосьвинское Приобье (1981 г.: *в* — 23.05—24.06, *г* — 25.06—12.07, *д* — 13.07—20.07)

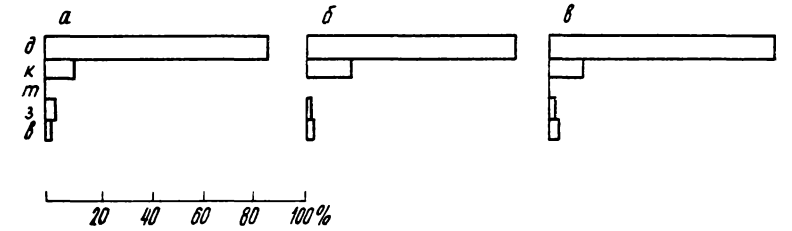


Рис. 23. Использование субстрата зеленой пеночкой во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье.

1981 г.: *а* — 23.05—24.06, *б* — 25.06—12.07, *в* — 13.07—20.07

Таблица 33

Использование пеночкой-теньковкой растительности различной высоты при кормежке на Южном Ямале, % от всего времени, проведенного на растительности

Высота растительности, м	1983 г.	
	17.06—30.06	10.07—20.07
14,1—16,0	—	—
12,1—14,0	—	25,58
10,1—12,0	—	14,42
8,1—10,0	2,91	11,63
6,1—8,0	—	2,79
4,1—6,0	—	41,86
2,1—4,0	10,44	3,72
1,1—2,0	22,33	—
До 1,0	64,32	—

Таблица 34

Использование пеночкой-теньковкой растительности различных видов при кормежке на Южном Ямале, % от всего времени проведенного на растительности

Вид	17.06—30.06	
	17.06—30.06	10.07—20.07
Лиственница	—	28,37
Ель	8,01	22,79
Береза	2,91	48,84
Ива	78,4	—
Ольха	7,04	—
Ерник	3,64	—
Трава	—	—

Таблица 35

Распределение пеночки-теньковки по различным группам растительных сообществ во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, %

Группы растительных сообществ	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
Луг	—	0,73	0,66
Березовое редколесье	—	18,37	—
Березняки сомкнутые	2,75	5,53	11,69
Березово-еловые леса	28,58	20,46	78,45
Кедрово-березово-еловые леса	—	14,93	9,2
Елово-сосново-березовые леса	14,1	0,63	—
Березово-сосновые леса	13,74	9,19	—
Сосняк беломошный	10,44	—	—
Болота	30,4	30,16	—

Таблица 36

Использование пеночкой-теньковкой растительности различных видов при кормежке в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
Сосна	37,2	32,08	3,56
Ель	12,9	8,08	13,19
Береза	37,2	42,09	68,07
Кедр	—	0,68	1,58
Ольха	1,94	0,80	2,64
Ива	2,15	0,57	1,45
Рябина	—	—	1,58
Черемуха	—	0,34	1,71
Ерник	—	1,59	—
Багульник	7,74	—	—
Трава	0,86	13,77	6,2

Таблица 37

Использование пеночкой-теньковкой растительности различной высоты во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на растительности

Высота растительности, м	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
24,1—26,0	2,8	—	—
22,1—24,0	—	—	—
20,1—22,0	—	—	—
18,1—20,0	4,3	0,45	—
16,1—18,0	8,17	4,66	—
14,1—16,0	1,94	8,76	0,26
12,1—14,0	3,01	19,57	12,66
10,1—12,0	7,53	10,69	8,58
8,1—10,0	16,77	5,12	17,28
6,1—8,0	27,53	1,59	17,81
4,1—6,0	7,1	13,65	11,21
2,1—4,0	1,72	5,57	24,67
1,1—2,0	10,11	8,53	1,32
До 1,0	9,03	21,39	6,2

При этом часто разыскивала пищу на тонких, терминальных побегах периферической части кроны. Однако в средней тайге в конце сезона размножения чаще посещала при поисках пищи внутреннюю часть кроны деревьев. Вероятно, это было связано с распределением корма и условиями кормежки в это время, так как известно (Владышевский, 1980), что иногда птицы могут посещать малохарактерные для них, но кормные места.

5.1.3.5. Зеленая пеночка

По классификации Гэстона, она так же, как и теньковка, относится к группе пеночек, зимой ведущих наземный образ жизни, а летом — древесный. В подзоне средней тайги, где этот вид изучался, она кормилась почти исключительно на деревьях (рис. 23). Характерно то, что она устраивает гнезда на небольшой высоте над землей, в выворотнях деревьев или в углублениях естественных и искусственных вертикальных обнажений (Дементьев и др., 1954; Зацепина, 1978). Предпочитает захламленные участки спелого хвойного или хвойно-лиственного леса, тяготеет к темнохвойно-мелколиственным и сосново-березовым лесам (Зацепина, 1978; Равкин, 1978). Именно в таких стациях чаще всего встречалась в районе исследования (табл. 38). В конце лета вообще кормилась почти исключительно в спелых захламленных лесах: кедрово-березово-еловом темнохвойнике и березово-сосновом лесу с обильным подростом ольхи.

Из всех видов растительности зеленая пеночка чаще всего использовала для кормежки березу и ель (табл. 39). На деревьях кормилась главным образом в наружных частях кроны, почти не посещая крайние, периферические части (рис. 24). В конце сезона размножения несколько чаще использовала для кормежки внутренние участки кроны.

5.2. МЕСТА КОРМЕЖКИ ПТИЦ В РАЗНУЮ ПОГОДУ

5.2.1. ВИДЫ, КОРМЯЩИЕСЯ НА ЗЕМЛЕ (ОВСЯНКА-КРОШКА)

Вид-наземник — овсянка-крошка весной при ухудшении погоды предпочитала кормиться на наиболее привычном для нее субстрате, хотя в хорошую погоду часто посещала кустарники, а в поздневесеннее время иногда встречалась и на деревьях (рис. 25). Летом же с развитием густого травяного покрова, мешающего передвижению птиц, на земле кормится значительно реже. Ухудшение погоды в это время, когда от дождя трава намокает, приводит к еще большему сокращению времени кормежки на поверхности почвы.

При разных погодных условиях кормится и в разных стациях (табл. 40). Так, ранней весной в хорошую погоду она большую часть времени проводила на берегу реки, где талыми водами

Таблица 38

Распределение зеленой пеночки по различным группам растительных сообществ во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, %

Группы растительных сообществ	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
Луг	2,41	—	—
Березовое редколесье	3,16	2,52	—
Березняки сомкнутые	7,53	4,32	—
Березово-еловые леса	14,31	7,68	1,35
Кедрово-березово-еловые леса	33,89	29,41	57,07
Елово-сосново-березовые леса	—	—	—
Березово-сосновые леса	21,39	33,85	41,58
Березово-сосновый	1,96	10,8	—
Разнотравный березово-сосновый зеленомошный	19,43	23,05	41,58
Сосняк беломошный	17,17	21,37	—
Болота	0,15	0,84	—

Таблица 39

Использование зеленой пеночкой растительности различных видов при кормежке в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1981 г.		
	23.05—24.06	25.06—12.07	13.07—20.07
Сосна	5,27	9,81	13,37
Ель	17,21	17,92	33,15
Береза	66,98	60,17	40,2
Кедр	3,26	—	4,03
Лиственница	0,31	—	0,73
Ольха	1,4	3,87	6,5
Ива	2,79	1,21	0,73
Осина	—	7,02	0,64
Трава	—	—	0,37
Рябина	0,77	—	0,27
Черемуха	1,24	—	—
Ерник	0,77	—	—

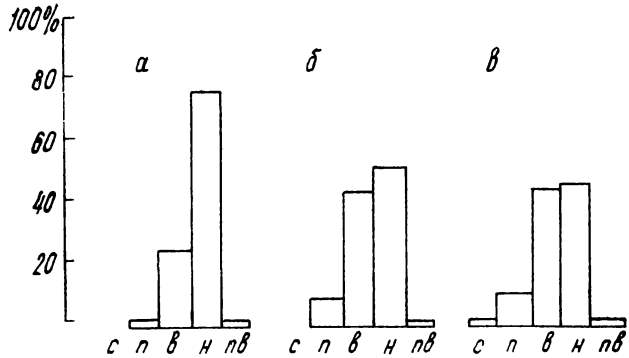


Рис. 24. Использование зеленой ценочкой различных частей кроны деревьев во время кормежки в Кондо-Сосьвинском Приобье, % от всего времени, проведенного на деревьях.

1981 г.: *а* — 23.05—24.06, *б* — 25.06—12.07, *в* — 13.07—20.07

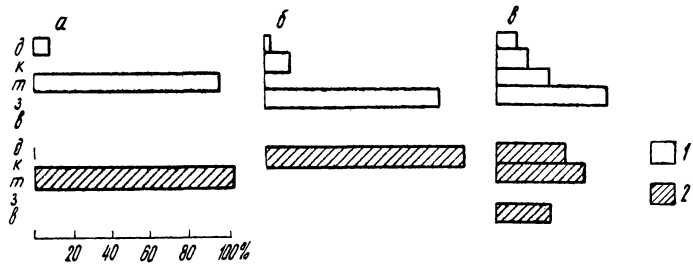


Рис. 25. Использование субстрата овсянкой-крошкой во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду на Приполярном Урале.

1982 г.: *а* — 3.06—8.06, *б* — 9.06—6.07, *в* — 7.07—20.07

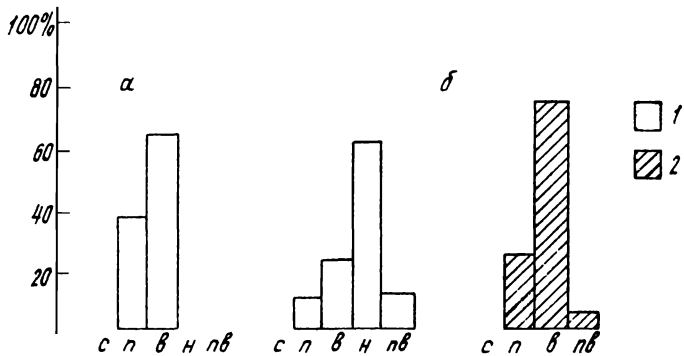


Рис. 26. Использование овсянкой-крошкой различных частей кроны деревьев во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на деревьях.

1982 г.: *а* — 9.06—6.07, *б* — 7.07—20.07

Таблица 40

Распределение овсянки-крошки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале в разную погоду, %

Группы растительных сообществ	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	85/—	—/86,2	—
Пойменные луга	—/84,09	5,61/—	15,86/33,85
Лесные поляны (злаково-разнотравный луг)	—/19,15	—	—
Злаково-высокотравный	—/0,71	—	—/33,85
Разнотравный в комплексе с зарослями ивы	—/64,23	—	15,86/—
Заросли кустарников	15/0,51	17,38/8,84	26,43/—
Прибрежные заросли ивы и березы в комплексе с высокотравными лугами	6,67/—	—/8,84	2,2/—
Ивняк осоковый	8,33/0,51	1,14/—	15,42/—
Ивняк сфагново-осоковый	—	16,24/—	8,81/—
Пойменные березовые леса	—	5,84/—	6,17/—
Елово-березовые пойменные леса	—	—	51,54/47,69
Редколесье на плакоре	—/15,4	43,25/—	—/18,46
Тундры и болото	—	32,47/—	—

Примечание. Здесь и в табл. 41—47, 51: в числителе — в хорошую погоду, в знаменателе — плохую.

Таблица 41

Использование овсянкой-крошкой различных видов растительности при кормежке на Приполярном Урале в разную погоду, % всего времени, проведенного на растительности

Вид	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	—/100	16,31/—	17,76/96,67
Береза	—	7,09/—	2,80/3,33
Ива	100/—	73,05/—	30,84/—
Можжевельник	—	0,71/—	—
Трава	—	2,84/—	48,6/—

Таблица 42

Распределение юрка по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале в разную погоду, %

Группы растительных сообществ	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	51,9/—	—/46,72	—
Пойменные луга	—/23,6	—/2,52	—
Лесные поляны	—/23,03	—/1,26	—
Заросли кустарников (прибрежные заросли ивы и березы в комплексе с высокотравными лугами)	—	—/13,8	—
Пойменные березовые леса	35,12/0,44	—/4,55	—
Березовый с примесью ели разнотравный	35,12/0,44	—	—
Елово-березовые пойменные леса разнотравные	—	—	72,64
Редколесье на плакоре	12,98/75,97	100/37,37	27,36
Тундры и болото	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 43: 7.07—20.07 — только в хорошую погоду.

наносилось много корма. При похолодании перемещалась в глубь поймы: на луга с зарослями ивы по опушке леса, лесные поляны и даже в редколесье на плакоре. По мере развития живого напочвенного покрова в поздневесеннее время и хорошую погоду кормилась главным образом на плакоре и в долине ручья: в ивняках и лишайниковой тундре по склону ручья. Возвращение холодов заставляло ее искать корм по берегу реки и в прибрежных ивняках. Летом в хорошую погоду около половины времени кормежки проводила в смешанных лесах в пойме, а при обильных дождях частично перемещалась на открытые участки: в пойменные луга вдоль реки и в редколесье на плакоре.

При поисках пищи на растительности в хорошую погоду овсянка-крошка большую часть времени проводила на ивах, а летом, кроме того, часто кормилась в траве (табл. 41). В плохую погоду на растительности встречалась почти исключительно на елях. Летом в хорошую погоду при кормежке на деревьях собирала пищу преимущественно в наружных, наиболее кормных (Владышевский, 1980), участках кроны, обыскивая даже тонкие, неудобные для передвижения, периферические веточки (рис. 26). В плохую погоду разыскивала корм внутри кроны, в наиболее удобных для присаживания местах. Здесь кормилась и весной в хорошую погоду.

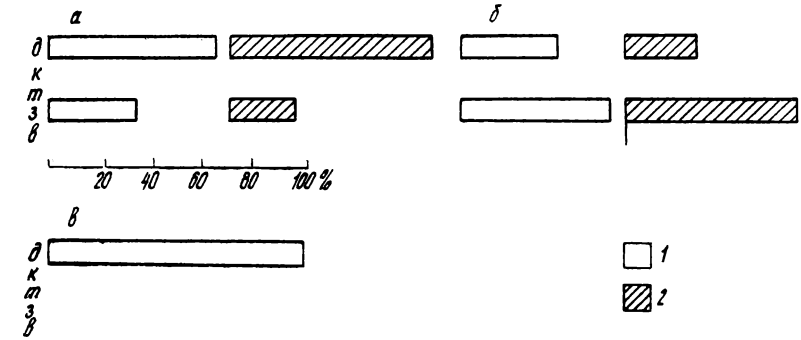


Рис. 27. Использование субстрата юрком во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду (для летней плохой погоды данных нет) на Приполярном Урале.

1982 г.: *а* — 3.06—8.06, *б* — 9.06—6.07, *в* — 7.07—20.07

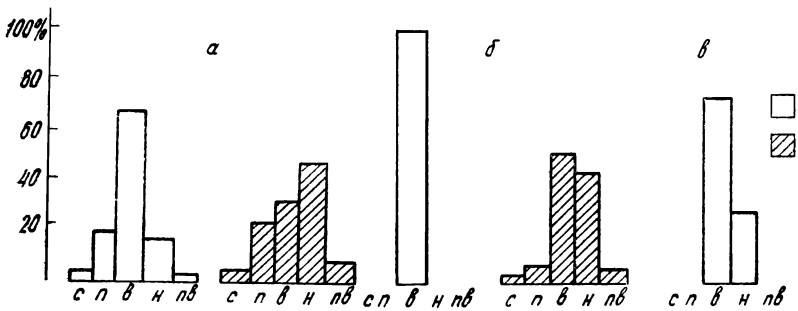


Рис. 28. Использование юрком различных частей кроны деревьев во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на деревьях.

1982 г.: *а* — 3.06—8.06, *б* — 9.06—6.07, *в* — 7.07—20.07

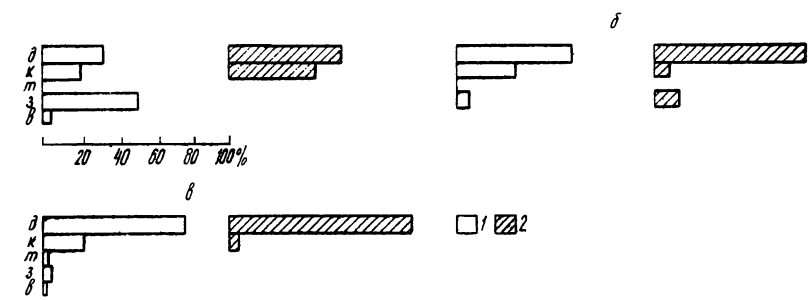


Рис. 29. Использование субстрата пеночкой-весничкой во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду на Приполярном Урале.

1982 г.: *а* — 9.06—6.07, *б* — 7.07—20.07

Таблица 43

Использование юрком различных видов растительности при кормежке на Приполярном Урале в разную погоду, % от всего времени, проведенного на растительности

Вид	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	95,4/96,64	—/97,58	39,62
Береза	4,6/3,36	100/2,42	60,38

5.2.2. ВИДЫ, КОРМЯЩИЕСЯ НА ДЕРЕВЬЯХ И НА ЗЕМЛЕ (ЮРОК)

У юрка при ухудшении погоды существенных изменений в использовании субстрата не наблюдалось (рис. 27). У него менялось стациальное распределение. Ранней весной в хорошую погоду он, как и овсянка, часто кормился по берегу реки, много времени проводил также в чистом березняке в пойме (табл. 42). При снегопадах птицы перемещались в редколесье на плакоре и на лесные поляны в пойме. Поздней весной в хорошую погоду встречался только на плакоре, а при похолодании перемещался на берег реки и в прибрежные кустарники из ивы и березы (в летний период данные о кормежке юрков в плохую погоду отсутствуют).

На растительности ранней весной кормился практически только на елях, и в хорошую и в плохую погоду. Позднее, с появлением листьев на березах, картина резко изменилась. В хорошую погоду встречался исключительно на этой породе, а при возврате холодов снова начинал кормиться на елях (табл. 43).

В хорошую погоду юрок передвигается преимущественно во внутренних частях кроны, в плохую при кормежке на елях часто посещает наружные части (рис. 28).

5.2.3. ВИДЫ, КОРМЯЩИЕСЯ В КРОНАХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

5.2.3.1. Пеночка-весничка

В ранневесенний период в хорошую погоду очень часто разыскивала пищу на земле (рис. 29). В это время встречалась главным образом по берегу реки, как и другие виды, и в зарослях ивняка на лугах (табл. 44). При возврате холодов начинает кормиться исключительно на деревьях и кустарниках. Перемещается в глубь поймы: в разреженные ивняки по опушке леса (разнотравный пойменный луг в комплексе с зарослями ивы),

Таблица 44

Распределение пеночки-веснички по различным группам растительности сообществ во время кормежки на Приполярном Урале в разную погоду, %

Группы растительных сообществ	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	45,09/—	—	—
Пойменные луга	7,36/45,11	27,44/16,77	3,56/38,13
Разнотравный пойменный в комплексе с зарослями ивы	—/41,35	11,53/6,49	0,92/—
Таволгово-вейниковый в комплексе с куртинами берез	5,89/—	—	—/36,44
Заросли кустарников	35,29/25,56	20,00/3,79	17,19/—
Прибрежные заросли ивы и березы в комплексе с высокотравными лугами	5,89/—	19,27/—	3,4/—
Ивняк осоковый	27,93/10,02	—/2,99	0,21/—
Ивняк в лесу	—/15,54	—/0,8	0,08/—
Ивняк сфагново-осоковый	1,47/—	0,73/—	10,44/—
Пойменные березовые леса	8,82/10,78	8,47/8,38	17,53/61,86
Березовый долгомошный	—/10,78	3,07/8,38	3,31/32,2
Березовый с примесью ели разнотравный	8,82/—	—	3,02/29,66
Елово-березовый пойменный лес разнотравный	—	13,14/—	32,3/—
Редколесье на плакоре	3,42/18,55	13,43/68,56	18,2/—
Тундры и болото	—	17,52/2,49	11,2/—
Сфагново-осоковое болото в комплекс с куртинами ивы	—	14,89/—	2,77/—

Таблица 45

Использование пеночкой-весничкой различных видов растительности при кормежке на Приполярном Урале в разную погоду, % всего времени, проведенного на растительности

Вид	1982 г.		
	3.06—8.06	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	50,81/79,70	19,03/87,24	16,8/12,71
Береза	11,29/7,52	58,03/6,09	74,39/83,9
Ивы	33,88/10,02	21,37/6,21	7,9/—
Можжевельник	3,23/2,76	—/0,46	0,04/3,39
Трава	0,81/—	1,56/—	0,87/—

заросли ивняка в лесу, рощи молодого березняка, а также в редколесье на плакоре.

Основные породы, на которых кормится весничка ранней весной,— ель и ивы. В плохую погоду чаще использует для кормежки ель (табл. 45). Позднее весной, когда появляются первые листья на березах, в хорошую погоду много времени проводит на них. Довольно часто посещает также кустарники, главным образом ивы. Основные кормовые стации ее в это время — прибрежные заросли ивы и березы, смешанный пойменный лес, редколесье на плакоре, болотистый берег ручья с куртинами ив, разреженные ивняки по границе пойменного леса. При похолоданиях кормится главным образом на деревьях, используя для кормодобывания ель. В это время сосредоточивается в редколесье на плакоре.

Летом, когда полностью сформировывается листва, кроны деревьев становятся основным местом кормежки, особенно в плохую погоду. Кормится главным образом на березах. В хорошую погоду чаще всего встречалась в смешанном пойменном лесу, на плакоре, в ивняках вдоль ручья с открытой долиной; в дождь — на пойменном лугу с отдельными высокими березами, в молодых березовых рощах, чистом высокоствольном березняке.

На деревьях весной в хорошую погоду весничка разыскивала корм в наиболее облиственных, наружных частях кроны. В плохую погоду, когда условия кормежки в этих частях кроны ухудшались, чаще посещала внутренние части кроны (рис. 30). Летом наблюдалась другая картина. В хорошую жаркую погоду чаще кормилась внутри кроны. По-видимому, здесь в жару (около +30 °С в тени), условия кормодобывания несколько лучше, чем снаружи. По крайней мере, в умеренную погоду, когда температура воздуха была +15—20 °С, весничка, как обычно, кормилась в наружных частях. Дождь летом не влиял существенно на распределение птиц в кроне деревьев: они продолжали более интенсивно обыскивать наружные части кроны.

5.2.3.2. Пеночка-таловка

В районе работ на Приполярном Урале появляется позже веснички, когда на деревьях уже появляются первые листья. Однако эта крупная пеночка использует для кормежки внутренние, наиболее удобные для передвижения, части кроны деревьев, и в наружных частях крон, там, где появляется листва, ей передвигаться сложнее. Поэтому весной в хорошую погоду часто кормится на кустарниках и на земле (рис. 31). При ухудшении погоды разыскивает пищу на деревьях, используя для этого главным образом ель (табл. 46). Ухудшение погоды не влияет существенно на распределение птиц в кронах деревьев: при похолоданиях они чаще обследуют ствол и приствольные участки

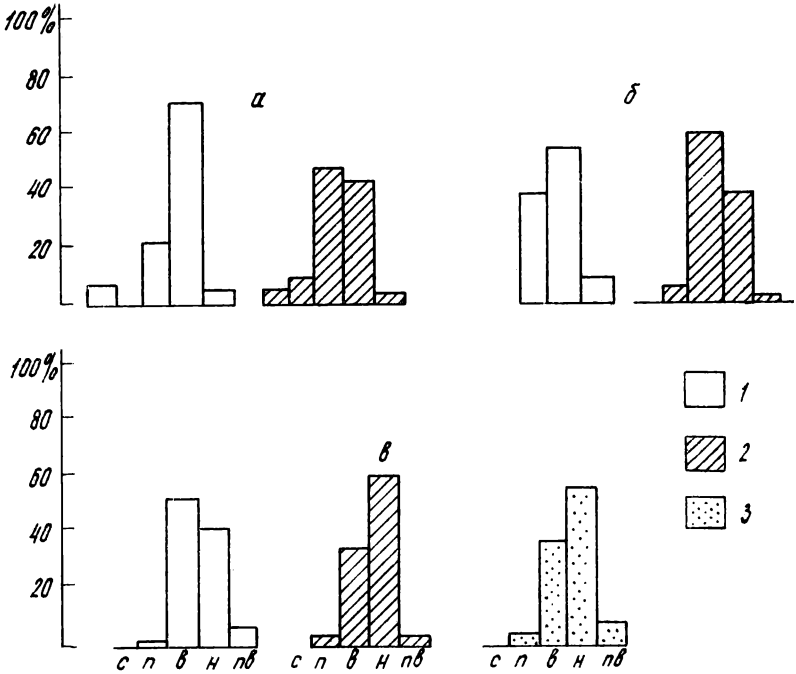


Рис. 30. Использование пеночкой-весничкой различных частей кроны деревьев во время кормежки в хорошую (*1*), плохую (*2*) и умеренную (*3*) погоду на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на деревьях.

1982 г.: *а* — 3.06—8.06, *б* — 9.06—6.07, *в* — 7.07—20.07

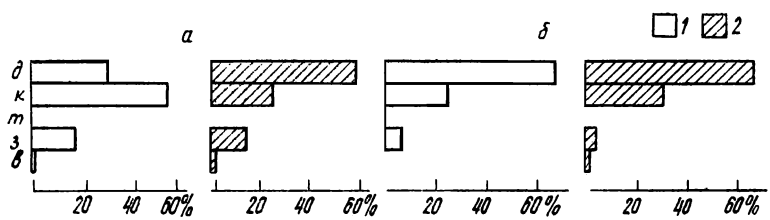


Рис. 31. Использование субстрата пеночкой-таловкой во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду на Приполярном Урале.

1982 г.: *а* — 9.06—6.07, *б* — 7.07—20.07

Таблица 46

Использование пеночкой-таловкой различных видов растительности при кормежке в разную погоду на Приполярном Урале, % всего времени, проведенного на растительности

Вид	1982 г.	
	9.06—6.07	7.07—20.07
Ель	22,77/55,77	36,68/38,31
Береза	34,04/22,49	50,3/49,35
Ива	40,00/16,87	11,94/11,69
Можжевельник	3,09/4,88	0,86/0,65
Трава	0,11/—	0,22/—

Таблица 47

Распределение пеночки-таловки по различным группам растительных сообществ во время кормежки на Приполярном Урале в разную погоду, %

Группы растительных сообществ	1982 г.	
	9.06—6.07	7.07—20.07
Берег реки	—/0,63	—
Пойменные луга	17,84/4,77	6,26/41,51
Злаково-высокотравный	0,26/—	—/10,06
Полидоминантно-разнотравный	9,71/—	2,1/—
Разнотравный в комплексе с зарослями ивы	6,91/4,77	4,16/11,95
Таволгово-вейниковый в комплексе с куртинами берез	36,13/22,24	—/19,5
Заросли кустарников	—	17,44/9,43
Прибрежные заросли ивы и березы в комплексе с высокотравными лугами	0,09/12,81	—
Ивняк осоковый	—/1,26	—/9,43
Ивняк сфагново-осоковый	34,38/—	2,96/—
Можжевеловые заросли	0,35/8,17	12,88/—
Пойменные березовые леса	32,72/13,44	12,22/6,29
Березняк долгомошный	15,22/9,67	7,31/4,4
Березовый с примесью ели разнотравный	17,15/—	4,86/1,89
Пойменные елово-березовые леса	5,86/5,53	21,74/42,77
Елово-березовый разнотравный	5,42/5,53	21,74/42,77
Редколесье на плакоре	4,99/36,31	30,51/—
Тундры и болото	2,45/17,08	11,82/—
Лишайниковая тундра в сочетании с куртинами берез	—/16,33	3,71/—

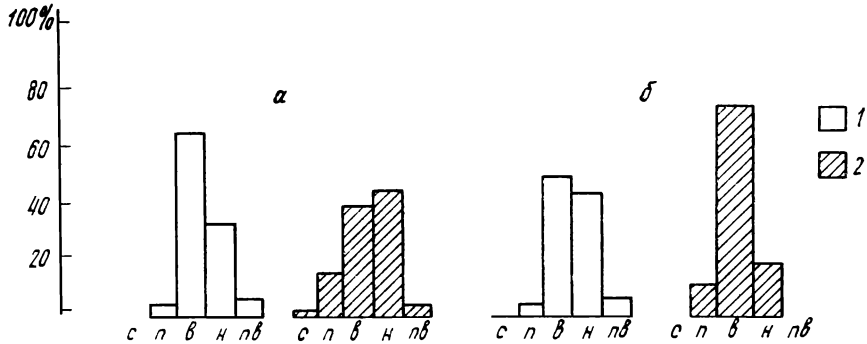


Рис. 32. Использование пеночкой-таловкой различных частей кроны деревьев во время кормежки в хорошую (*1*) и плохую (*2*) погоду на Приполярном Урале, % от всего времени, проведенного на деревьях.

1982 г.: *а* — 9.06—6.07, *б* — 7.07—20.07

(рис. 32). При изменении погоды существенно меняются кормовые стации таловки. В хорошую погоду весной это пойменные березовые леса: рощи молодого долгомошного березняка, высокоствольный березняк, а также ивняк по берегу ручья (табл. 47). При похолоданиях таловка перемещается в прибрежные высокорослые заросли кустарников из ивы и березы, в редколесье на плакоре, тундровое криволесье по склону ручья.

Летом дожди не оказывают существенного влияния ни на распределение кормящихся таловок по субстрату (см. рис. 31), ни на использование породного состава растений во время кормежки (см. табл. 46). В хорошую погоду птицы встречались главным образом в смешанном пойменном лесу и на плакоре, в можжевеловых зарослях по границе леса. Во время дождя они перемещались на пойменные луга вдоль реки, в ивняки в пойме, значительно чаще кормились в смешанном пойменном лесу (см. табл. 47). При кормежке на деревьях в это время таловка обследовала преимущественно внутренние части кроны (см. рис. 32).

На основе анализа пространственного распределения птиц во время кормежки изученные виды можно характеризовать следующим образом. Овсянка-крошка — наземнокормящийся вид, обитатель открытых биотопов с разреженной кустарниковой и древесной растительностью. Распределение ее по местам кормежки зависит от условий передвижения по поверхности почвы, в первую очередь, от развития травяного покрова. На Южном Ямале весной большое влияние оказывает также половодье, во время которого наиболее удобные места кормежки оказываются залитыми водой.

Из видов, кормящихся на деревьях и на земле, чечетка как представитель Carduelinae питается мелкими членистоногими,

образующими скопления, и семенами растений. При сборе корма она не перемещается с места на место, как другие виды, а подолгу остается на одном месте. Кормится там, где наблюдается скопление пищи.

Юрок и зяблик ограничены в возможности собирать корм с тонких ветвей и стеблей растений, поэтому очень редко посещают кустарники (особенно юрок) и совсем не кормятся на траве. На земле зяблик кормится несколько чаще, чем юрок. Юрок — обитатель увлажненных пойменных комплексов, зяблик — светлых сухих лесов. При кормежке на растительности оба вида выбирают высокие деревья с хорошо развитой кроной.

Среди видов, кормящихся в кронах деревьев и кустарников, пеночка-весничка — обитатель открытых кустарниковых и редколесных насаждений, преимущественно из лиственных пород. Особенно тяготеет к березовым древостоям, но сплошных березняков избегает. На березах кормится преимущественно в наружных, наиболее кормных, частях кроны, а на хвойных породах — во внутренних.

Пеночка-таловка населяет разнотипные пойменные комплексы с выраженным подростом и подлеском. При поисках пищи использует главным образом высокие кустарники и деревья среднего возраста не более 12 м высотой. На деревьях кормится большей частью во внутренних, удобных для передвижения, участках кроны.

Пеночка-зарничка — обитатель хвойных редколесий с разреженным подростом из лиственных пород. Во время кормежки характерно использование лиственного подроста и подлеска. На деревьях кормится главным образом в конце сезона размножения, часто использует тонкие, периферические ветви. На елях кормится в основном в наружных частях кроны, на остальных породах — в самых разных частях.

Пеночка-теньковка населяет хвойно-лиственные леса, летом ведет древесный образ жизни, весной тяготеет к земле. При кормежке на растительности весной часто использует низкорослые кустарники, летом — траву, в конце лета — взрослые березы. На деревьях кормится преимущественно в наружных частях кроны.

Зеленая пеночка выбирает захламленные участки спелого хвойного и хвойно-лиственного леса. Для кормежки чаще всего использует ель и березу. На деревьях кормится главным образом в наружных частях крон, но почти не посещает крайние, периферические части.

Глава 6

СТЕПЕНЬ МЕЖВИДОВОГО СХОДСТВА ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ПТИЦ

При решении проблемы дифференциации видов в сообществе очень важно знать величину сходства, или степень перекрывания, трофических ниш. Сами по себе значения сходства ничего не говорят о причинах расхождения видов. Как уже отмечалось (см. гл. 3), они отражают вероятность встречи особей разных видов при использовании какого-либо ресурса и, следовательно, могут свидетельствовать лишь о вероятности конкурентных столкновений между видами. Низкие значения сходства указывают пути, по которым происходит разделение видов.

6.1. СТЕПЕНЬ МЕЖВИДОВОГО СХОДСТВА ПИТАНИЯ ПТИЦ

Подсчет степени сходства питания изученных видов показывает что наибольшим своеобразием состава пищи отличалась варакушка. Овсянка-крошка и пеночки выкармливали птенцов более сходной пищей (табл. 48). Особенно отчетливо это было заметно на Приполярном Урале. Наиболее высокое сходство по составу пищи здесь между весничкой и таловкой: 0,82 по числу экземпляров и 0,94 по биомассе. Эти значения не ниже уровня индивидуальной изменчивости питания отдельных видов (у веснички 0,78±0,02 по числу экземпляров и 0,76±0,02 по биомассе, у таловки — 0,77±0,02 и 0,87±0,01 соответственно). Если учесть, что птицы выкармливают птенцов теми объектами, которые находят в характерных для них местах кормежки, то становятся понятными низкие значения сходства питания варакушки с другими видами. Варакушка собирает пищу на поверхности почвы под пологом кустарников и очень часто во влажных местах (Промптов, 1956), где овсянка-крошка и пеночки практически не кормятся.

Значения сходства могут быть различными в разные годы. Так, в 1981 г. на Южном Ямале состав пищи овсянки-крошки и пеночки-веснички был очень сходным. В 1983 г. по количественному соотношению беспозвоночных питание этих видов также

Таблица 48

Степень межвидового сходства корма птенцов

	Южный Ямал, 1981 г.		
	Варакушка	Овсянка-крошка	Пеночка-весничка
Варакушка	—	0,23	0,17
Овсянка-крошка	0,55	—	**0,95**
Пеночка-весничка	0,3	**0,71**	—

	Южный Ямал, 1983 г.			
	Варакушка	Овсянка-крошка	Пеночка-весничка	Пеночка-таловка
Варакушка	—	0,47	0,3	0,21
Овсянка-крошка	**0,72**	—	**0,87**	0,43
Пеночка-весничка	0,17	0,39	—	**0,65**
Пеночка-таловка	0,17	0,21	0,49	—

	Приполярный Урал, 1982 г.			
	Варакушка	Овсянка-крошка	Пеночка-весничка	Пеночка-таловка
Варакушка	—	0,18	0,22	0,39
Овсянка-крошка	0,26	—	**0,76**	**0,76**
Пеночка-весничка	0,21	**0,78**	—	**0,82**
Пеночка-таловка	0,28	**0,89**	**0,94**	—

Примечание. Здесь и в табл. 49, 51: выделенные цифры — значения степени сходства достоверно выше 0,5 ($p \leqslant 0{,}05$); по вертикали — число экземпляров, горизонтали — биомасса.

Таблица 49

Степень межвидового сходства питания по размеру пищевых объектов

	Южный Ямал, 1981 г.		
	Варакушка	Овсянка-крошка	Пеночка-весничка
Варакушка	—	0,75	**0,84**
Овсянка-крошка	**0,86**	—	**0,96**
Пеночка-весничка	0,69	**0,93**	—
Пеночка-таловка	**0,86**	**0,95**	**0,91**

	Приполярный Урал, 1983 г.		
	Пеночка-таловка	Пеночка-весничка	Овсянка-крошка
Варакушка	**0,84**	0,6	0,57
Овсянка-крошка	**0,84**	**0,95**	—
Пеночка-весничка	**0,85**	—	—

не сильно различалось, но по биомассе различия были существенные. То же самое относится и к рациону птенцов пеночки-веснички и пеночки-таловки на Южном Ямале. Это объясняется, вероятно, тем, что межвидовые различия по составу пищи касаются главным образом крупных объектов, доля которых по числу экземпляров была не велика, но которые составляли довольно заметную часть биомассы корма (например, личинки пилильщиков у веснички, пауки — у овсянки-крошки). У варакушки в 1983 г. пауки составили около половины всей биомассы корма. Отсюда высокие значения сходства по биомассе у этих видов в этот год. Значительные различия между пеночками в питании по биомассе членистоногих вызваны, по-видимому, искажениями, связанными с малым объемом материала по питанию таловки на Южном Ямале. Из-за этого несколько экземпляров редких, но крупных насекомых (гусеницы голубянок), пойманных случайно, дали очень высокий процент по биомассе в пищевом рационе птенцов таловки, а следовательно, и различия в питании этого вида и веснички.

По размеру отлавливаемых жертв значительные различия между видами были только между варакушкой, с одной стороны, и овсянкой-крошкой и пеночкой-весничкой — с другой (табл. 49). Однако на Южном Ямале это наблюдалось не всегда: в 1981 г. существенные различия имелись только между варакушкой и овсянкой-крошкой, весничка же мало отличалась от варакушки; в 1983 г., наоборот, существенные различия наблюдались между варакушкой и пеночкой-весничкой, а у овсянки-крошки и варакушки различия были незначительные. Наиболее экологически близкие виды — весничка и таловка — питаются жертвами примерно одинакового размера (показатель сходства равен 0,85 на Приполярном Урале и 0,91 на Южном Ямале).

Таким образом, у видов, кормящихся в сходных местообитаниях, наблюдаются высокие значения сходства по составу пищи и по размеру отлавливаемых жертв. Особенно это характерно для видов, принадлежащих к одной экологической группе (весничка и таловка).

6.2. СТЕПЕНЬ МЕЖВИДОВОГО СХОДСТВА МЕСТ КОРМЕЖКИ ПТИЦ

Наиболее важным элементом пространства является субстрат. Наибольшее сходство по использованию субстрата отмечается у видов, относящихся к одной экологической группе, «кронников» — пеночек (табл. 50). Внутри этой группы и вероятнее всего ожидать конкурентные отношения. Однако имеющиеся специфические различия в использовании субстрата у пеночек иногда оказываются вполне достаточными для обеспечения сосуществования видов. Степень сходства между ними порой была

Таблица 50а

Величина сходства пространственного распределения кормящихся птиц

	Южный Ямал, 1983 г.						
		Весничка	Таловка	Зарничка	Теньковка	Чечетка	Овсянка-крошка
1.07—9.07	Весничка	—	1+2—3+ 4+5о 6о	1+2о 3о 6о 5+6о	1о 2о 3о 4—5о 6—	1о 2о 3о 4+5о 6о	1о 2+3о 4—5о 6о
	Таловка	1о 2—3— 4о 5+6+	—	1+2о 3о 4о 5о 6о	1о 2о 3о 4+5+6о	1о 2о 3+ 4+5+6о	1о 2+3+ 4+5+6о
	Зарничка	1—2—3о 4—5—6+	1о 2+3о 4о 5о 6+	—	1о 2о 3о 4о 5о 6о	1о 2о 3о 4о 5о 6о	1о 2о 3о 4о 5о 6о
	Теньковка	Нет сведений			—	1о 2о 3о 4+5+6о	1о 2+3о 4+5+6о
	Чечетка	1о 2о 3о 4—5о 6о	1о 2+3о 4о 5о 6о	1о 2+3+ 4—5—6о	Нет свед.	—	1+2о 3+ 4+5+6—
	Овсянка-крошка	1о 2о 3+ 4+5+6+	1о 2о 3о 4о 5о 6+	1о 2о 3о 4+5о 6о	»	1+2о 3о 4+5о 6о	—
17.06—30.06							

Окончание табл. 50а

	Таловка	Зарничка	Теньковка	Чечетка	Овсянка-крошка	
Весничка	1о 2о 3о 4о 5о 6о	1о 2—3о 4о 5о 6—	1о 2о 3о 4о 5о 6+	1о 2о 3о 4о 5о 6—	1о 2+3+ 4+5—6о	10.07—20.07
	Таловка	1+2+3о 4о 5+6о	1+2+3о 4—5о 6о	1о 2+3о 4о 5о 6—	1о 2о 3о 4о 5о 6о	
		Зарничка	1+2+3о 4о 5о 6+	1о 2+3о 4о 5о 6—	1о 2о 3о 4о 5о 6о	
			Теньковка	1о 2+3о 4о 5о 6—	1о 2о 3о 4о 5о 6о	
				Чечетка	1о 2о 3о 4о 5о 6—	

Таблица 50б

	Приполярный Урал, 1982 г.		
	Юрок	Овсянка-крошка	3.06—8.06
Весничка	1—2о 3о 4о 5+6+	1о 2—3о 4о 5о 6—	
	Юрок	1о 2о 3о 4о 5о 6—	

		Весничка	Таловка	Юрок	Овсянка-крошка	
27.07—20.07	Весничка	—	1+2+3+ 4+5+6+	1о 22 3о 4о 5—6+	1о 2—3о 4о 5о 6—	9.06—6.07
	Таловка	1+2+3+ 4+5+6+	—	1о 2о 3о 4о 5—6+	1о 2о 3о 4—5о 6+	
	Юрок	1+2о 3о 4о 5+6+	1+2—3о 4о 5+6+	—	1о 2о 3о 4о 5о 6+	
	Овсянка=крошка	1о 2+3о 4о 5о 6о	1о 2+3о 4о 5о 6—	1о 2о 3о 4о 5о 6о	—	

	Кондо-Сосьвинское Приобье, 1981 г.					
		Весничка	Зеленая пеночка	Теньковка	Зяблик	
25.06—12.07	Весничка	—	1о 2о 3о	1о 2о 3о 4о 5о 6+	1о 2+3о 4о 5—6+	23.05—24.06
	Зеленая пеночка	1о 2о 3— 4о 5+6+	—	1+2о 3о 4+5—6+	1о 2о 3о 4+5+6о	
	Теньковка	1о 2о 3о 4+5о 6+	1+2о 3о 4о 5+6+	—	1о 2о 3о 4+5+6о	
	Зяблик	1о 2о 3о 4о 5о 6+	1+2о 3о 4—5о 6+	1о 2о 3о 4о 5—6+	—	

	Теньковка	Зяблик	
Зеленая пеночка	1+2о 3— 4+5+6+	1о 2о 3о 4+5о 6+	13.07—20.07
	Теньковка	1о 2+3о 4+5о 6+	

Примечание. 1 — величина сходства по использованию субстрата, 2 — кормовой стации, 3 — высоте растительности, 4 — высоте сбора корма, 5 — виду растения, 6 — зон в кроне дерева; (+) — степень сходства выше 0,5 при уровне значимости $p \leqslant 0{,}05$, (—) — при уровне значимости $p \leqslant 0{,}1$, о — не выше 0,5.

примерно такой же, как у видов из разных экологических групп, и достоверно не отличалась от 0,5. То есть вероятность межвидовых встреч особей была равна вероятности внутривидовых встреч, что, по мнению Мэя (1981), вполне обеспечивает нормальное сосуществование видов. Например, пеночка-теньковка весной на Южном Ямале чаще, чем другие представители этого рода, кормилась на поверхности почвы. Степень сходства ее с другими пеночками была такой же, как и с овсянкой-крошкой (0,87), а между теньковкой и весничкой даже заметно ниже (0,74). Другой вид — таловка в начале лета также часто кормился на земле, и сходство мест кормежки этого вида с весничкой и зарничкой было на уровне сходства с овсянкой-крошкой. В Кондо-Сосьвинском Приобье в начале лета весничка и теньковка различались по степени использования кустарников и подроста: теньковка реже кормилась на этом субстрате, чем весничка. В результате сходство между пеночками было таким же, как между теньковкой и зябликом.

Еще один важный элемент пространства — кормовая стация. В разных частях ареала при разной экологической обстановке в одном районе вид выбирает наиболее типичные в данный момент и в данном месте кормовые стации (см. гл. 5). Поэтому неудивительно, что виды, относящиеся к одной экологической группе, часто кормятся в разных стациях, а виды из разных групп — в одной. Соответственно и величина сходства по этому показателю в одних случаях низка, в других велика (см. табл. 50). Причем следует особо отметить, что подобные различия в стациальном распределении видов часто происходят параллельно с различным характером использования субстрата. Например, такая картина наблюдется у теньковки на Южном Ямале весной, у веснички — летом.

В результате из всего набора изученных видов высокое сходство одновременно и в распределении по кормовым стациям, и по характеру используемого субстрата наблюдалось на Южном Ямале между весничкой и таловкой весной, в начале лета — между зарничкой и весничкой, в конце лета — между зарничкой, теньковкой и таловкой; на Приполярном Урале — между весничкой и таловкой; в Кондо-Сосьвинском Приобье виды кормились в разных стациях.

Дальнейший анализ мест кормежки показывает, что весной на Южном Ямале весничка и таловка кормятся на разных породах растительности и в разных зонах в кронах деревьев. Степень сходства по этим показателям у них низка и достоверно не отличется от 0,5 (см. тбл. 50). Между другой парой видов — весничкой и зарничкой в начале лета — существуют значительные различия лишь по высоте используемой растительности. Зарничка, таловка и теньковка летом на Южном Ямале кормились на деревьях практически в одних и тех же стациях главным образом в лиственнично-еловой редине. Но высота используемой

Таблица 51

Степень сходства мест кормежки веснички и таловки на Приполярном Урале в разную погоду

Элемент пространства	Степень сходства, 1982 г.	
	9.06—6.07	7.07—20.07
Субстрат	0,81/**0,95**	**0,99**/0,92
Кормовая стация . . .	0,27/**0,85**	**0,83**/0,32
Высота растительности	0,73/0,69	**0,98**/0,68
Высота сбора корма . .	0,77/0,81	**0,96**/**0,83**
Вид растения	0,86/**0,93**	**0,92**/0,86
Зона в кроне дерева .	0,89/**0,96**	**1,0**/0,67

Примечание. **0,83** — степень сходства выше 0,5 при уровне значимости $p \leqslant 0{,}10$; **0,85** — степень сходства выше 0,5 при уровне значимости $p \leqslant 0{,}05$; в числителе — в хорошую погоду, знаменателе — плохую.

растительности, порода и зона в кроне дерева у этих видов сильно различались.

Места кормежки пеночек (веснички и таловки) на Приполярном Урале совпадали практически полностью по всем показателям во все периоды сезона размножения (см. табл. 50). Однако более детальный анализ показывает; что при разных условиях кормодобывания, в разную погоду, птицы ведут себя по-разному и места кормежки их часто не совпадают (табл. 51).

Таким образом, все изученные виды кормятся в разных местах. Различия между ними вполне достаточны для совместного существования. Совпадение мест кормежки наблюдалось лишь однажды: у веснички и таловки на Приполярном Урале летом в хорошую погоду.

Глава 7

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СТЕПЕНИ СЕГРЕГАЦИИ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ

Основная цель нашей работы заключалась в выяснении того, играют ли межвидовые конкурентные отношения ведущую роль в сегрегации трофических ниш воробьиных птиц. Согласно общепринятым положениям (Одум, 1975; Пианка, 1981), конкуренция возникает тогда, когда два или более вида используют сходные ресурсы (пищу), имеющиеся в недостатке. Вопрос о количестве пищи для птиц в областях с резко выраженной сезонностью климата, в том числе и в высоких широтах, уже обсуждался в гл. 1. В настоящее время нельзя однозначно сказать, достаточно или недостаточно обеспечены птицы кормом в сезон размножения. Поэтому при решении проблемы, как показывает анализ литературы, нужно в первую очередь узнать, имеются ли прямые агрессивные столкновения из-за пищи.

Агрессивные контакты у изученных видов неоднократно наблюдались В. К. Рябицевым (Рябицев, 1977; Рябицев и др., 1980б) и нами только между весничкой и таловкой и только в период занятия территорий и гнездостроения. Однако это были ошибки в опознавании (Рябицев и др., 1980 б), никакого отношения к питанию не имеющие. Они совсем не влияли на распределение птиц по местообитаниям: оба вида имели гнезда, построенные в период, когда их территории перекрывались. Причем часть гнезд была на территории самцов чужого вида, иногда в нескольких метрах от гнезда хозяина территории. В остальные периоды сезона размножения агрессивных столкновений между видами не отмечалось. Напротив, пеночки иногда кормились вместе, не обращая внимания друг на друга. То есть можно сказать, что агрессивные отношения из-за пищи у модельных видов отсутствуют. В таком случае следует остановиться на поиске межвидовых различий и попытаться объяснить их с двух позиций: вызваны ли они присутствием потенциального конкурента или являются просто автономной реакцией видов на специфические условия среды.

Крайне маловероятно, чтобы разные виды были полностью экологически идентичными, поэтому различия между видами

могут быть обнаружены всегда. Важнее знать степень различий, при которых виды способны сосуществовать. Как отмечалось в гл. 3, таковыми можно считать различия, при которых вероятность межвидовых встреч будет ниже или равна вероятности встреч особей одного вида, т. е. если значения выбранного нами показателя сходства будут меньше или равны 0,5.

Разделение трофических ниш, как известно (см. гл. 1), происходит по трем основным направлениям: потребляемой пище, времени активности и местам кормежки. Причем различий по одному из параметров трофической ниши вполне достаточно для совместного существования потенциальных конкурентов. Например, если виды кормятся на разных субстратах (одни — на деревьях, другие — на земле) или на одном субстрате (деревьях), но на разных породах, то становится неважно, имеются ли между ними какие-либо другие различия (по составу пищи, высоте растительности и т. д.). Их ниши уже будут достаточно дифференцированы.

В работе было показано, что состав пищи изученных видов в значительной степени определяется набором потенциальных жертв, с которыми сталкиваются птицы во время кормежки (см. гл. 4). Поэтому неудивительно, что у видов, кормящихся в сходных местах, наблюдаются высокие значения сходства рациона (см. гл. 6.1). Это характерно не только для близких видов, но и для видов из разных экологических групп.

При сходном таксономическом составе пищи один из возможных способов сосуществования видов — использование пищевых объектов разного размера. При этом предполагается, что различия в размерах отлавливаемых жертв тесно связаны с различиями в размерах клюва (Schoener, 1965); экологически сходные виды должны различаться по размеру тела или по размеру клюва в некоторой, относительно постоянной, пропорции для того, чтобы сосуществовать (Hutchinson, 1959; Diamond, 1975); мелкие животные обладают большей пищевой специализацией, чем крупные.

По длине клюва, измеренной от ноздри, изученные нами виды можно расположить в сторону увеличения размеров клюва в следующей последовательности: весничка (6,40±0,05), овсянка-крошка (7,13±0,06), таловка (7,20±0,04), варакушка (8,61±0,10). В размерах клюва достоверных различий нет только между овсянкой-крошкой и таловкой. Достоверность определялась по t-критерию.

Сравнение разнообразия состава пищи, как таксономического, так и по размерам жертв (см. гл. 4), с длиной клюва показывает, что, вопреки гипотезе Д. М. Имлена, степень разнообразия не увеличивается с увеличением размера клюва. Какой-либо существенной связи между размером жертвы и длиной клюва также не обнаруживается. Значительные различия по длине жертвы были только между варакушкой, с одной сто-

роны, и овсянкой-крошкой и пеночкой-весничкой — с другой. Однако и это наблюдалось не всегда (см. гл. 6.1).

Отношения длины клюва варакушки с длиной клюва овсянки-крошки и пеночки-веснички составили соответственно 1,21 и 1,35. Эти отношения соответствуют отношениям, при которых, как считают Д. Э. Хатчинсон и его последователи (Hutchinson, MacArthur, 1959; Diamond, 1975), должны наблюдаться различия в размерах потребляемых жертв. Однако эти различия отмечены лишь в отдельные годы. Кроме того, отношения клювов варакушки и таловки лишь на сотую долю меньше, чем между варакушкой и овсянкой-крошкой, а значения степени сходства гораздо выше (например, на Приполярном Урале), т. е. нет никаких подтверждений гипотезы Хатчинсона. Наиболее экологически близкие виды — весничка и таловка — питаются жертвами одинакового размера.

Другое направление дифференциации видов — разделение времени их активности. Суточная активность кормодобывания у воробьиных птиц совпадает, поэтому остается возможность разграничения времени пребывания в одном районе и сроков размножения. Действительно, у некоторых близких видов это наблюдается. Так, весничка прилетает на места гнездования раньше других пеночек. Сроки гнездования у нее также несколько отличны. Но, как было отмечено В. К. Рябицевым (Рябицев и др., 1980б), подобные случаи расхождения сроков размножения не связаны с влиянием потенциальных конкурентов: в тех частях ареала, где эти конкуренты отсутствуют, смещение сроков не происходит. Кроме того, более позднее гнездование видов не избавляет их от присутствия рано гнездящихся, выводки которых продолжают кочевать по своим гнездовым биотопам до отлета.

При сходных питании и времени активности первоочередное значение для совместного существования видов приобретают различия в пространственном распределении. И действительно, наши исследования показывают (см. гл. 6.2), что места кормежки всех изученных видов значительно различаются. Совпадение наблюдалось лишь однажды: у веснички и таловки на Приполярном Урале в хорошую погоду. Эти различия тесно связаны с биологическими особенностями видов. Так, совершенно естественно, что представители разных экологических групп, например, овсянка-крошка и пеночка, кормятся на разных субстратах. В значительной степени видоспецифичным является и выбор кормовой стации, поэтому неудивительно, что некоторые виды, даже относящиеся к одной экологической группе, часто кормятся в разных стациях. Особенно отчетливо это проявлялось в средней тайге Кондо-Сосьвинского Приобья, где мозаичность ландшафта менее выражена, чем на Южном Ямале или на Приполярном Урале.

Связь различий с особенностями биологии видов сама по

себе еще не говорит об отсутствии влияния потенциальных конкурентов на распределение видов. Под действием межвидовой конкуренции птицы как раз и должны выбирать наиболее типичные для них места кормежки, в которых, как считается, они наиболее конкурентоспособны. Это вполне понятно, если учесть, что птицы стремятся к максимальному повышению эффективности кормодобывания. Обследование наиболее удобных (с позиции вида) мест требует меньших энергетических затрат. Однако с этих же позиций можно объяснить выбор места кормежки и как автономную, независимую от присутствия других видов, реакцию на конкретную трофическую обстановку. Эта реакция будет выражаться в том, что птицы выберут наиболее кормные и в то же время отвечающие их экологическим требованиям, т. е. более энергетически выгодные, места сбора пищи. При этом они могут кормиться и в неудобных местах, если эффективность кормежки здесь выше, чем в привычных. Соответственно динамика их распределения в пространстве должна иметь общие черты, и уже на этом фоне должны разворачиваться специфические, закономерные особенности поведения видов.

Анализ пространственного распределения кормящихся птиц (см. гл. 5) показывает, что это действительно так. Например, чечетка как представитель Carduelinae приспособлена к питанию на соцветиях и соплодиях растений. Она использует в пищу главным образом мелкие, локально сконцентрированные, пищевые объекты. При этом весной и в начале лета она, как и овсянка-крошка, часто кормится на земле. Но в отличие от последней не перемещается при сборе корма с места на место, а подолгу кормится на одном месте: в основном по урезу полых вод, т. е. там, где скапливается принесенная водой пища.

Пеночки на Южном Ямале весной также дифференцируются по разным стациям (см. гл. 6.2). Весничка и зарничка кормятся в типичных для них местообитаниях: одна — в ивняках и березняках вдоль пойменного леса, на опушках лиственнично-еловой редины, другая — в глубине леса, в лиственнично-еловой редине. Распределение таловки, казалось бы, сходно с распределением веснички: она более 50 % времени проводит в ивняках. Однако это ивняковые заросли в глубине пойменного леса по берегам небольших водоемов, которые весничкой посещаются очень редко. Теньковка, в свою очередь, сосредоточивается на участках облесенных кустарниково-моховых зарослей в лесу и по границам ивняков.

Этот выбор кормовых стаций вполне понятен. Весной вегетация растений, а следовательно и массовое появление корма (Богачева, 1980), в первую очередь начинается на открытых, прогреваемых краевых участках поймы, т. е. в местообитаниях веснички. Остальные пеночки — обитатели внутренних участков лесного массива — здесь не встречаются. Листва раньше всего появляется на березах и ивах, и птицы кормятся главным обра-

зом на этих видах растений. Однако для таловки — одной из самых крупных пеночек — характерно использование при кормежке наиболее удобных для ловли добычи внутренних частей кроны деревьев (см. гл. 5.1.3.2), а первые листья, следовательно и корм, появляются в наружных, периферических частях кроны. Поэтому на взрослых березах в этот период таловка практически не встречается (0,88 % времени, проведенного на растительности), а использует для кормежки ивы. На березах она кормится позднее, когда листва на деревьях достаточно сформировывается. Отличительная черта зарнички — повышенное использование лиственного подроста и подлеска в хвойных редколесьях (см. гл. 5.1.3.3). Весной она заметно чаще других видов кормится на березах, но большей частью на молодых (2—4 м) деревцах, а не на взрослых деревьях, как весничка. Для этого она даже специально посещает молодой березняк среди лиственнично-еловой редины. Теньковка, по классификации Гэстона, основанной на морфологических особенностях птиц, принадлежит к пеночкам, летом ведущим древесный образ жизни, а зимой — тяготеющим к земле. Поэтому весной, сразу после прилета, она значительно чаще других представителей этого рода кормится на поверхности почвы, выбирая такие участки леса, где условия передвижения наиболее благоприятны: раньше всего спадает вода, отсутствуют высокий моховой покров и толстая подушка из отмерших стеблей. Приуроченность к поверхности земли отражается и на типе используемой растительности: теньковка разыскивает пищу на низкорослых (менее 1 м) кустиках ив.

По мере формирования листвы на деревьях и развития живого напочвенного покрова кормовая обстановка меняется. Количество пищи на деревьях, ее подвижность и заметность увеличиваются, тогда как с развитием травостоя, напротив, ухудшаются условия передвижения по поверхности почвы и повышаются защитные условия для беспозвоночных (Владышевский, 1980). В связи с этим птицы, в том числе и наземники, все реже кормятся на земле и чаще используют деревья при поиске пищи. Появление массового корма на деревьях в глубине пойменного леса привлекает сюда многие виды птиц. Соответственно возрастает степень сходства кормовых стаций (см. гл. 6.2). Однако корма на деревьях, по-видимому, еще не вполне достаточно, и птицы вынуждены использовать другие субстраты при поисках пищи. При этом в результате своеобразных реакций видов на данную кормовую ситуацию между ними снова возникают различия.

Так, весной пеночка-таловка много времени проводит в ивняках, а в начале лета последние, вероятно, перестают привлекать птиц, судя по тому, что и другие виды (весничка, овсянка-крошка) начинают реже посещать эту стацию. И таловка, в отличие от остальных пеночек, много времени проводит на зем-

ле. Зарничка, как обычно, часто кормится в подросте и подлеске и заметно отличается от других видов по высоте используемой растительности (см. гл. 6.2). Но если весной она кормится на молодых березах, то в начале лета здесь, как и другие пеночки (см. гл. 5.1.3.3.), практически не встречается, а разыскивает пищу в подлеске из ив и ольхи. При этом зарничка посещает небольшие участки ивняка и ольшаника среди лиственнично-еловой редины, которые мы отнесли к сообществу ивняков и вейникового ольшаника, хотя по площади они значительно уступают настоящим зарослям этих кустарников.

В конце лета возрастает обилие пищи в ивняках по краю лесного массива, главным образом за счет личинок пилильщиков (Богачева, Ольшванг, 1977; Ольшванг, 1977), и пеночка-весничка, как и весной, много времени проводит здесь при поисках пищи. Остальные пеночки в этот период кормятся преимущественно на деревьях, в основном в лиственнично-еловой редине — типичной стации пойменного леса. При этом теньковка около половины времени кормежки проводит на березах, тогда как другие пеночки на этой породе кормятся очень мало. Но точно так же теньковка ведет себя и в средней тайге, где пеночки приурочены к разным стациям и где на нее не сказыватся влияние потенциальных конкурентов. То есть можно считать, что усиленное использование березы в этот период является просто особенностью этого вида. Кроме того, высота берез в пойменном лесу на Южном Ямале, как правило, 4—6 м, и посещение их теньковкой приводит к возникновению различий по высоте используемой растительности (см. гл. 6.2). Зарничка и таловка также кормятся на разных по высоте деревьях: зарничка — на высоких елях и лиственницах, а таловка — на средневозрастных (не выше 12 м), что вполне характерно для этого вида (см. гл. 5.1.3.2). Помимо этого, зарничка и таловка разыскивают пищу в разных частях кроны деревьев. Зарничка по некоторым морфологическим признакам сходна с королькамн и при кормежке на елях, как королек, посещает главным образом наружные, часто периферические, части кроны, тогда как таловка (как уже отмечалось) использует внутренние. Такая дифференциация одновременно по нескольким элементам пространства, хотя различий по любому из них достаточно для расхождения видов, еще раз говорит о том, что эта дифференциация не связана с присутствием потенциальных конкурентов.

На Приполярном Урале различия между близкими видами (весничкой и таловкой) особенно отчетливо проявляются при разных метеоусловиях. Весной, когда в район исследования прилетает таловка, начинается вегетация растений, и в первую очередь ив и берез. На этих породах в основном и кормятся птицы в хорошую погоду. При этом, как и на Ямале, таловка посещает березы значительно реже, чем весничка, а чаще разыскивает пищу на ивах и на земле (см. гл. 5.2.3). Кроме того, виды отли-

чаются разными кормовыми стациями. Весничка по вполне понятным причинам чаще встречается в открытых (типичных для нее) местообитаниях: на пойменных лугах и болотах, в прибрежных зарослях березы и ивы, в редколесье на плакоре. Сомкнутых березняков с развитым подростом из ели она, как и в средней тайге, избегает. Для таловки же, например, разнотипные пойменные комплексы с выраженным подростом и подлеском — очень характерные стации. Поэтому она много времени проводит здесь при поисках пищи, часто кормится в высокорослом болотистом ивняке по берегу ручья.

При резком ухудшении условий кормодобывания весной, в дождь или мокрый снег, с позиций конкурентного исключения следует ожидать еще больше расхождения видов. Наблюдается же совсем противоположная картина: сходство мест кормежки увеличивается. При этом, однако, сохраняются различия по высоте используемой растительности (см. гл. 6.2), обеспечивающие разделение видов. Эти различия вполне понятны и закономерны. Плохая погода в первую очередь влияет на кормовую обстановку в открытых биотопах. Поэтому весничка на ухудшение погоды реагирует гораздо резче, чем таловка: она практически полностью исчезает из поймы и сосредоточивается в елово-березовом редколесье на плакоре, с берез переходит кормиться на ели, начинает использовать высокие деревья с развитой кроной. Таловка реагирует аналогичным образом, но реакция ее выражена значительно слабее. Высота используемой растительности у нее так же повышается, но на высоких деревьях она, как всегда, кормится редко и использует в основном средневозрастные деревья и высокий подрост, т. е. увеличение сходства между этими видами вызвано ограниченностью удобных мест кормежки.

Летом в хорошую погоду птицы кормятся в основном на деревьях и встречаются главным образом в древостоях: в смешанном пойменном лесу и на плакоре. Сходство мест кормежки у них велико (см. гл. 6.2). Оно еще более усиливается тем, что в этот период весничка чаще, чем обычно, разыскивала пищу во внутренних частях крон деревьев, т. е. там, где преимущественно кормится таловка. Такое поведение, по всей вероятности, вызвано влиянием высоких температур, около +30 °С в тени (см. гл. 5.2.3.1). Это еще раз говорит о том, что распределение видов по местам кормежки носит независимый характер и является реакцией на конкретные условиях кормодобывания.

Неблагоприятные погодные условия летом, как и весной, в большей степени сказываются на весничке: она начинает кормиться практически только на деревьях. Летом обе пеночки разыскивают пищу главным образом на березах, весничка, как обычно, несколько чаще, чем таловка. В сильный дождь она еще больше времени проводит на этой породе. В такую погоду

обе пеночки покидают плакор и переходят в пойму: весничка — в характерные для нее открытые стации (на луга с куртинами берез, в небольшие рощи долгомошного березняка возле лугов, на опушки высокорослого березняка); таловка — в смешанный пойменный лес (на луга с развитым кустарником, часто кормится вместе с весничкой на куртинах берез среди таволгово-вейникового луга, обрамленного ивняками). Параллельно с этим сильнее очерчиваются различия между видами в использовании различных зон в кронах деревьев.

Таким образом, из всего сказанного можно заключить, что сосуществование изученных видов обеспечивается в первую очередь разделением их по разным местам кормежки, выбор которых является автономной реакцией вида на конкретную трофическую обстановку. Видовые особенности проявляются на фоне общих тенденций динамики мест сбора корма птиц. При этом различия между видами могут то усиливаться и наблюдаться сразу по нескольким элементам пространства (хотя различия по любому из них порой вполне достаточно для совместного существования), то уменьшаться, вплоть до значительного совпадения (между весничкой и таловкой на Приполярном Урале в хорошую погоду). Уменьшение различий может наблюдаться как при относительно благоприятных (летом в хорошую погоду), так и при плохих условиях кормодобывания (при возврате холодов весной) и зависит от конкретной ситуации. Например, при весенних снегопадах оно было вызвано ограниченностью мест кормежки, а летом в жаркую погоду — действием высоких температур.

В конечном счете можно подчеркнуть, что выбор места кормежки происходит независимо от присутствия других видов, следовательно, межвидовая конкуренция не влияет на разделение трофических ниш. Это наблюдается во всех районах исследования, поэтому каких-либо специфических особенностей разделения трофических ниш между членами сообщества птиц лесов на северной границе их распространения обнаружить не удалось.

ВЫВОДЫ

1. Состав пищи изученных видов в значительной степени определяется набором потенциальных жертв, с которыми сталкиваются птицы во время кормежки. В основе питания лежит небольшое число многочисленных видов членистоногих. Изученные виды проявляют избирательность в отношении крупных пищевых объектов и легко переходят с одних кормов на другие в зависимости от их обилия и доступности. В связи с этим между ними наблюдаются иногда высокие значения сходства по составу пищи и по размеру отлавливаемых жертв. Особенно высокое сходство отмечено между экологически близкими видами — пеночкой-весничкой и пеночкой-таловкой. Оно было не ниже индивидуальной изменчивости питания отдельных видов.

2. Сосуществование изученных видов обеспечивается в первую очередь разделением их по разным местам кормежки.

3. Выбор места кормежки — результат автономной реакции вида на конкретную трофическую обстановку. Видовые особенности проявляются на фоне общих тенденций динамики пространственного распределения кормящихся птиц. При этом различия между видами могут то усиливаться и наблюдаться сразу по нескольким элементам пространства, то уменьшаться, вплоть до значительного совпадения (между весничкой и таловкой на Приполярном Урале в хорошую погоду).

4. Выбор места кормежки происходит независимо от присутствия других видов, следовательно, межвидовая конкуренция не влияет на разделение трофических ниш.

5. Каких-либо специфических особенностей разделения трофических ниш между членами сообщества птиц лесов на северной границе их распространения обнаружить не удалось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Коми АССР / Под ред. В. А. Панасенко. Л.: Гидрометеоиздат, 1973.

Бардин А. В. Структура смешанных синичьих стай // Тезисы докладов и стендовых сообщений 18-го Международного орнитологического конгресса. М., 1982. С. 126—127.

Бейли Н. Статистические методы в биологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1962.

Богачева А. И. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 45—68.

Богачева И. А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности растительноядных насекомых Субарктики // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 10—25.

Богачева И. А., Ольшванг В. Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара «Хадыта» // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 72—84.

Бурский О. В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М., 1987. С. 108—142.

Вахрушев А. А., Вахрушева Г. В. О фауне и населении птиц Центральной Эвенкии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М., 1987. С. 78—90.

Владышевский Д. В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биогеоценотическое значение). Новосибирск: Наука, 1980.

Воробьев К. А. Птицы Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1963.

Гермогенов Н. И. Анализ питания воробьиных птиц долины р. Лены // Миграция и экология птиц Сибири. Новосибирск, 1982. С. 74—87.

Головатин М. Г., Алексеева Н. С., Ольшванг В. Н. Трофические связи воробьиных птиц в Южной Субарктике // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах: Тез. Всесоюз. совещ. Сыктывкар, 1989. С. 88—89.

Головатин М. Г., Колбин В. А. Влияние трофических отношений на численность некоторых воробьиных в северной тайге Приполярного Урала // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 119—129.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Птицы: Ср. Института биологии. Свердловск, 1966. Т. 2, вып. 56. С. 147.

Данилов Н. Н. Птицы и членистоногие в биогеоценозах стационара «Харп» // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 158—161.

Данилов Н. Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики // Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 3—30.

Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984.

Дементьев Г. П., Гладков Н. А., Благосклонов К. Н. и др. Птицы Советского Союза. Т. 5—6. М.: Сов. наука, 1954.

Дольник Т. В. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом // Популяционная экология зяблика. Л., 1982. С. 18—40.

Дорогой И. В. Экология поморников // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток, 1981. С. 38—55.

Ельшин С. В., Шубин С. Е. О питании и распределении птиц-миофагов в тундрах Ямала при низкой численности леммингов // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1983. Т. 88, № 2. С. 30—36.

Зацерина Р. А. Семейство славковые, Sylviidae // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978. С. 94—134.

Зубцовский Н. Е. К методике прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц // Экология. 1976. № 6. С. 85—87.

Иваницкий В. В. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок *(Oenanthe, Turdinae, Passeriformes)*. Сообщение 1. Экологические предпосылки конкуренции и пространственная структура смешанной популяции // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 4, С. 5—11.

Иваницкий В. В. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных // Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Зоология позвоночных. М., 1986. Т. 14. С. 127—180.

Иноземцев А. А. Оценка степени воздействия мухоловки-пеструшки на насекомых // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 3, С. 409—424.

Иноземцев А. А. Элективность питания птиц и некоторые причины ее изменчивости // Орнитология. 1963. Вып. 6. С. 424—450.

Кищинский А. А. Птицы Колымского нагорья. М.: Наука, 1968.

Кищинский А. А. Трофические взаимоотношения птиц и некоторых беспозвоночных в тундровых экосистемах // Журн. общей биологии. 1978. Т. 39, № 2. С. 212—226.

Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (очерки летней жизни фоновых видов). Алма-Ата: Наука, 1979.

Корзун Л. П. Некоторые аспекты биомеханики подъязычного аппарата и его роли в пищевой специализации птиц // Зоол. журн. 1978. Т. 58, № 10. С. 1545—1554.

Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. Я. Экология и распространение птиц на северо-востоке СССР. М.: Наука, 1978.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957.

Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц // Зоол. журн. 1953. Т. 32, № 2, С. 227—282.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий (История, биология, охрана). Т. 2. Певчие птицы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983.

Мэй Р. М. Эволюция экологических систем // Эволюция. М., 1981. С. 172—193.

Некрасов Б. В., Олигер Т. И. Семейство вьюрковые, Firngillidae // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М., 1978. С. 175—203.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.

Ольшванг В. Н. Эколого-фаунистический обзор членистоногих мезофауны стационара «Харп» (Приобская лесотундра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1974.

Ольшванг В. Н. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре // Биоцентрическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 31—55.

Ольшванг В. Н. Исследование населения беспозвоночных на Южном Ямале // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1979. С. 30—31.

Ольшванг В. Н. Биомасса и обилие беспозвоночных в пойме р. Хадыта-яха // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980а. С. 21—22.

Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980б. С. 3—37.

Ольшванг В. Н. К оценке влияния метеорологических факторов на динамику численности и биомассы членистоногих Южного Ямала // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 3—9.

Панов Е. Н., Булатова Н. Ш. О совместном обитании и взаимоотношениях пустынных снегирей (*Bucanetes githagineus* Licht., B. *mongolicus* Swink). в Закавказье // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1972. Т. 77, № 4. С. 86—94.

Панов Е. Н., Иваницкий В. В. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки-плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 9. С. 1357—1370.

Панов Е. Н, Иваницкий В. В. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в Южной Туркмении // Зоол. журн. 1979. Т. 58, № 10, С. 1518—1527.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травянистый покров полигонов // Биоцентрическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 134—145.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981.

Плотников В. В. Динамика лесных экосистем Субарктики (на примере бассейна р. Хадытаяхи). Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1984.

Портенко Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937.

Потапова Е. Г., Панов Е. Н. Особенности строения челюстного аппарата каменок рода *Oenanthe (Turdidae, Passeriformes)* в связи с вопросами о путях снижения конкуренции между близкими видами // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 5. С. 743—752.

Преображенская Е. С., Лазарева Н. С. Биотопическое распределение четырех видов пеночек: роль границ растительных сообществ // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 2. Млекопитающие, птицы. Свердловск, 1984. С. 77—78.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.

Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья (пространственная организация летнего населения). Новосибирск: Наука, 1978.

Рябицев В. К. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 2. С. 232—242.

Рябицев В. К., Головатин М. Г., Якименко В. В. Территориальность воробьиных в условиях весеннего половодья и экспериментального изъятия самцов // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980а. С. 49—60.

Рябицев В. К., Шутов С. В., Ольшванг В. Н. Анализ конкурентных отношений пеночки-веснички и пеночки-таловки (с обсуждением специфики экосистем) // Экология. 1980б. № 1. С. 83—92.

Рябицев В. К., Шутов С. В., Пасхальный С. П. О популяционном резерве и взаимном влиянии на распределение по биотопам пеночки-веснички и пеночки-таловки // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 24.

Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. Вып. 17.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980.

Шишкин В. С. Роль птиц в наземных экосистемах // Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Зоология позвоночных. М., 1982. Т. 11. С. 6—96.

Шутов С. В., Рябицев В. К., Рыжановский В. Н. Ежегодное

перераспределение пеночки-веснички и пеночки-таловки в северной части ареала // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 2. Млекопитающие, птицы. Свердловск, 1984. С. 89—90.

Abbot I. Theories dealing with the ecology of landbirds on islands // Adv. Ecol. Research. 1980. N 11. P. 329—371.

Ainley D. G., Anderson D. W., Kelly P. R. Feeding ecology of marine cormorants in southwestern North America // Condor. 1981. V. 83, N 2. P. 120—131.

Alatalo R. V. Seasonal dinamics of cesourse partitioning among foliage-gleaning passerines in Northern Finland // Oecologia. 1980. V. 45, N 2. P. 190—196.

Alatalo R. V. Interspecofic competition in tits Parus spp. and the gold-crest Regulus: foraging shifts in multispecifics // Oecologia. 1981. V. 36, N 2. P. 130—136.

Alatalo R. V. Evidence for interspecific competition among european tits Parus spp.: a review // Amn. zool. fenn. 1982. V. 19, N 4. P. 309—317.

Alerstam T., Ulfstrand S. Niches of tits Parus spp. in two tyresof african woodland // Ibis. 1977. V. 119, N 4. P. 521—524.

Arthur W. The evolutionary consequences of interspecific competition // Adv. Ecol. Research. 1982. V. 12. P. 127—187.

Askemno C. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher, Ficedula hypoleuca // Ardea. 1982. V. 70, N 2. P. 189—196.

Avery M. I., Krebs J. R. Temperature and foraging success of Great Tits Parus major hunting for spiders // Ibis. 1984. V. 126, N 1. P. 33—38.

Barnard C. J., Stephens H. Costs and benefits os Single and mixed species flocking in fieldfares (Turdus pilaris) and Redwings (T. iliacus) // Behavoiur. 1983. V. 84, N 1—2. P. 91—123.

Bell H. L. Information on New Guinean kingfishers, Alcedinidae // Ibis. 1981. V. 123, N 1. P. 51—61.

Bibby C. J., Green R. E. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands // Ring. and Migr. 1983. V. 4, N 3. P. 175—184.

Brandlo R., Schmidtke K. Invasion by the turted duck Aythya fuligula into a pond area: implications of diffuse competition // Oecologia. 1983. V. 59, N 2—3. P. 397—401.

Brooke M. de L. Ecological segregation of woodcreepers (Dendrocolaptidae) in the state of Rio de Janeiro, Brasilia // Ibis. 1983. V. 125, N 4. P. 562—567.

Brotherson J. D., Szyska L. A., Evenson W. E. Bird community composition in relation to habitate and season in Betatakin Canyon. Navajo National Monument, Arizona // Great Basin Natur. 1981. V. 41, N 3. P. 298—309.

Brown W. N., Wilson E. O. Character displacement // Syst. Zool. 1956. N 5. P. 48—64.

Caldwell G. S. Attraction to tropical moxed-species heron flocks: proximate mechanism and consequences // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1981. V. 8, N 2. P. 99—103.

Carlson A., Moreno J. Central place foraging in the wheatear Oenanthe: an experimental test // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50, N 3. P. 917—924.

Cody M. L. Competition and the structure of bird communities. Princeton: Princeton University Press. 1974.

Cody M. L. Towards a theory of continental species diversities // Ecology and evolution of communities. Cambridge, 1975. P. 214. 257.

Cody M. L. Resounce allocation patterns in Palaearctic warblers (Sylviidae) // Fortscher. Zool. 1979. V. 25, N 2—3. P. 223—234.

Confer J. L., Khapp K. Golden-winged warblers and Blue-winged warbless: the relative success of a habitat specialist and a generalist // Auk. 1981. V. 98, N 1. P. 108—114.

Connell J. H. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past // Oikos. 1980. V. 35. P. 131—138.

Conner R. N. Seasonal changes in woodpecker foraging patterns // Auk. 1981. V. 98, N 3. P. 562—570.
Crockett A. B., Hansley P. L. Apparent response of Picoides Woodpecers to outbreaks of the pine beetle // West. Birds. P. 1978. V. 9, N 2. P. 67—70.
Diamond J. M. Distributional ecology of New Guinean Dirds // Schience. 1973. V. 179. P. 759—169.
Diamond J. M. Assembly of species communities // Ecology and evolution of communities. Cambridge, 1975. P. 342—444.
Dittami J. Observations on wintering wheatears in burned grass areas at lake Nakuru, Kenya // Vogalwarte. 1981. V. 31, N 2. P. 177—178.
Drent R. H., Daan S. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding // Ardea. 1980. V. 68, N 1—4. P. 225—252.
Drobney R. D., Fredrickson L. H. Protein acquisition: a possible proximate factor limiting clutch size in wood ducks // Wildfowl. 1985. N 36. P. 122—128.
Earlé R. A. Foraging R. A. Foraging overlap and morphological similarity among some insectivorous arboreal birds in an eastern Transvaal forest // Ostrich. 1983. V. 54, N 1. P. 36—42.
Ebbinge B., Joseph A. S., Prokosch P., Spaans B. The importance of spring staging areas for arctic-breeding goose, wintering in western Europe // Aquila, 1982. N 89. P. 249—258.
Eisenmann E., Short L. L. Systematics of the avian genus Embre rizoides (Emberizidae). Amer. Mus. Novit. 1982. V. 2740.
Eiserer L. A. Effects of grass length and mowing on forcaging behavior of the American Robin (Turdus migratorius) // Auk. 1980. V. 97, N 3. P. 576—580.
Elton C. S. Animal ecology. L.: Sidgwick and Jackson, 1927. Feinsinger P., Colwell R. K. Community organization among neotropical nectar-feeding-birds // Amer. Zool. 1978. V. 18, N 4. P. 779—795.
Fischer D. H. Breeding biology of curve-billed thrashers and longbilled thrashers in southern Texas // Condor. 1980. V. 82, N 4. P. 392—397.
Fjeldsoa J. Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae // Ibis. 1983. V. 125, N 4. P. 463—481.
Frakes R. A., Johnson R. E. Niche convergence in Empidonax flycatchers // Condor. 1982. V. 84, N 3. P. 286—291.
Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934.
Gochfeld M. Interspecific territoriality in red-breasted meadowlarks and a method for estimating the mutuality of their participation // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1979. V. 5, N 2. P. 159—170.
Graber J. W., Graber R. R. Freeding rates of warblers in Spring // Condor. 1983. V. 85, N 2. P. 139—150.
Grant P. R. Convergent and divergent character displacement // Biol. J. Linn. Soc. 1972, N 4. P. 39—68.
Grant P. R. The classical case of character displacement // Evol. Biol. 1975. V. 8. P. 237—337.
Greenberg R. Body size, breeding habitat and winter exploitation systems in Dendroica // Auk. 1979. V. 96, N 4. P. 756—766.
Grinnell J. The niche relationships of the California transher // Auk. 1917. N 21. P. 364—382.
Grinnell J. Geography and evolutions // Ecology. 1924. V. 5. P. 225—229.
Grinnell J. The presence and absence of anumals // Univ. Calif. Chronicle. 1928. N 30. P. 429—450.
Haila Y. Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology // Ann. Zool. Fennici. 1982. V. 19, N 4. P. 255—263.
Henry C. Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers // Alauda. 1982. V. 50, N 2. 92—107.

Herrera C. M. Niche-shift in the genus Parus in southern Spain // Ibis. 1978. V. 120, N 2. P. 236—240.
Hespenheide H. A. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference too the Tyranidae // Ibis. 1971. V. 113, N 1. P. 59—72.
Hespenheide H. A. Ecological inferences from morfological date // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. N 4. P. 213—229.
Hespenheide H. A. Prey characteristics and predator niche width // Ecology and evolution of communities. Cambridge, 1975. P. 159—180.
Hogstad O. Differentiation of foraging niche among tits, Parus spp. in Norway during winter // Ibis. 1978. V. 120, N 2. P. 139—146.
Houston A. I., Krebs J. R., Erichsen J. T. Optimal prey choice and discrimination time in the great tit (Parus major L.) Behav. Ecol. and Sociobiol. 1980. V. 6, N 3. P. 169—175.
Hurlbert S. H. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V. 59, N 1. P. 65—77.
Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415—427.
Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Natur. 1959. V. 93, N P. 145—159.
Hutchinson G. E. An introduction to population ecology. New Haven. L.: Yale Univ. Press, 1978.
Hutchinson G. E., MacArthur R. H. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals // Amer. Natur. 1959. V. 93. P. 117—125.
Jue A. Ground-feeding methods and niche separation in thrushes // Wilson Bull. 1981. V. 93, N 1. P. 112—114.
Karr J. R. Seasonality, resource availability and community diversity intropical bird communities // Amer. Natur. 1976. V. 110, N 976. P. 973—994.
Kendeigh S. C. Invertebrate populations of the deciduous forest: fluctuations and relations to weather // Illin. biol. Monogr. 1979. V. 50. P. 3—107.
Koplin J. R. Measuring predator impact of woodpeckers on spruse beetles // J. Wildlife Manag. 1972. V. 62, N 2. P. 308—320.
Krebs J. R. Territory and breeding density in the Great Tit, Parus major L. // Ecology, 1971. V. 52. P. 2—22.
Krebs J. R. Optimal foraging, predation risk and territory de fence // Auk .1980. V. 68, N 1—4. P. 83—90.
Lack D. Population studies of birds. N.-Y.: Oxford Univ. Press. 1956.
Laursen K. Intercpecific relationships between Some insectivorous passerine species, illustrated by their diet during spring migration // Ornis Scand. 1978. V. 9. P. 178—192.
Leisler B., Heine G., Siebenrock K.-H. Einnischung und interspezifische territorialität überwinternder steinschmätzer (Oenanthe isabellina, O. oenanthe, O. pleschanka) in Kenia // Ornithol. 1983. V. 124, N 4. P. 393—413.
Leisler B., Thaler E. Differences in morphology and foraging behaviour in the goldcrest Regulus and firecrest R. ignicapillus // Ann. zool. Fennici. 1982. V. 19, N 4. P. 277—284.
Levins R. Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Princeton: Princeton Univ. Press, 1968.
MacArthur R. H. Geographical ecology, patterns in distribution of species. N.-Y.: Harper and Row,' 1972.
MacArthur R. H., Diamond J. M., Karr J. R. Density compensation in island faunas // Ecology. 1972. V. 53. P. 330—343.
MacArthur R. H., Levins R. The limiting similatity, convergence and divergence of coexisting species // Amer. Natur. 1967. V. 101, P. 377—385.
Magyar L. Feeding ecological investigatoins in the district of the nature conservation-area Mártély-Körtvélyes // Tiscia. 1982. V. 17. P. 199—205.
Maiorana V. C. An explanation of ecological and developmental constants // Nature. 1978. V 273. P. 375—377.

Malte A. Central place foraging in the whinchat Saxioola rubetra // Ecology. 1981. V. 62. V. 62, N 3. P. 538—544.
Manuwal D. A. Feeding locations of coniferous forest birds during a spruce budworm outbreak in Western Montana // Murrelet. 1983. V. 64, N 1. P. 12—17.
Maurer B. A., Whitmore R. C. Foraging of fice bird species in two torests with different vegetation structure // Wilson Bull. 1981. V. 93, N 4. P 478—490.
Moermond T. C., Denslow J. S. Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity // J. Anim. Ecol. 1983. V. 52, N 2. P. 407—420.
Morse D. N. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during winter // Ibis. 1978. V. 120, N 3. P. 298—312.
Murray B. G. The ecological consequences of interspecific territorial behaviour in birds // Ecology. 1971. V. 52, N 3. P. 414—423.
Murray B. G. A critique of interspecific territoriality and character convergence // Condor. 1976. V 78, N 4. P. 518—523.
Newton I. The role of food in limiting bird numbers // Ardea. 1980. V 68, N 1—4. P. 11—30.
Nudds T. D. Ecological separation of greebs and coots: interference competition or microhabitat selection? // Wilson Bull. 1982. V. 94. P. 505—514.
Nuechterlein G. L. Courtship behaviour and reproductive isolation between western grebe color morphs // Auk. 1981. V. 98, N 2. P. 335—349.
Olsson V. Förändringar i varfagelns, Lanius excubitor, utbredning i Sverige under de senaste artiondena // Fauna och flora. 1980. V. 75, N 5. P. 247—255.
Oniki Y., Willis E. O. Breeding records of birds from Manaus, Brazil: 4. Tyrannidae to Vireonidae // Rev. Bras. biol. 1983 a. V. 43, N 1. P. 45—54.
Oniki Y., Willis E. O. Breeding records of birds from Manaus, Brazil: 5. Icteridae to Fringillidae // Rev. Bras. biol. 1983 b. V. 43, N 1. P. 55—64.
Oniki Y., Willis E. O. A study of breeding birds of the Belem area, Brazil: 6. Tyrannidae // Cienc. e cult. 1983 b. V. 35, N 12. P. 1880—1885.
Pianka E. R. The structure of lizard communities // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. V. 4. P. 53—74.
Pierce V., Grubb T. C. J. Laboratory studies of foraging in four bird species of deciduous woodland // Aik. 1981. V. 98, N 2. P. 307—320.
Post W., Greenlaw J. S. Comparative costs of promiscuity and monogamy: a test of reproductive effort theory // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1982. V. 10, N 2. P. 101—107.
Pöysä H. Resource utilization pattern and quild structure in a waterfowl community // Oikos. 1983. V. 40, N 2. P. 295—307.
Prince P. A. The food and feeding ecology of Grey-headed Albatross Diomedea chrysostoma and Black-Browed Albatross D. melanophris // Ibis. 1980. V. 122, N 4. P. 476—488.
Pulliainen E. Food selection in the tetraonid hybrids Lyrurus tetrix × Tetrao urogallus, Lyrurus tetrix × Lagopus, Tetrao urogallus × Lagopus lagopus // Ornis fenn. 1982. V. 54, N 4. P. 170—174.
Rabe D. L., Prince H. H., Goodman E. D. The effect of weather on bioenergetics of breeding American woodcock // J. Wildlife Manag. 1983. V. 47, N 3. P. 762—771.
Rotenberry J. T. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition of opportunism in a variable environment ? // Ecol. Monogr. 1980. V. 50, N 1. P. 93—110.
Savard J. P. Territorial behaviour of common goldeneye, barrow's goldeneye and bufflehead in areas of sympatry // Ornis scand. 1984. V. 15, N 4. P. 211—216.
Schluter D. Distributions of Galàpagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply // Ecology. 1982. V. 63, N 5. P. 1504—1517.

Schoener T. W. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds // Evolution. 1965. V. 19. P. 189—213.
Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities // Science. 1974. V. 185. P. 27—39.
Sealy S. C. Reproductive responses of nothern orioles to a changing food supply // Can. J. Zool. 1980. V. 58, N 2. P. 221—227.
Shelford V. E. Fluctuation of forest animal population in east central Illinois // Ecol. Monogr. 1951. V. 21. P. 183—214.
Simberloff D., Boecklen W. Santa Rosalia reconsidered: size ration and competition // Evolution. 1981. V. 35. P. 1206—1228.
Sjöberg K., Danell K. Feeding activity of ducks in relation to diel emergence of chironomids // Can. J. Zool. 1982. V. 60, N 6. P. 1383—1387.
Smith-Greig P. W. Interprecific aggression between chats // Bird Study. 1982. V. 29, N 2. P. 162—164.
Soni V. C., Rawal U. M. Bony elements of feeding apparatus in certain quails // Geobios. 1981. V. 8, N 6. P. 271—272.
Soni V. C. The role of kinesis and mechanical anvantage in the feeding apparatus of som e partridges and quails // Ann. Zool. 1979. V. 15, N 3. P. 103—109.
Southern H. N., Lowe V. P. W. Predation by Tawny owls (Strix aluco) on Bank voles (Tlethriomomys glareolus) anf wood mice (Apodemys silvaticus) // J. Zool. 1982. V. 198, N 1. P. 83—102.
Tiainen J., Vickholm M., Pakkala T., Piiroinen J., Virolainen E. The habitat and spatial relations of breeding Phylloscopus warblers and the goldcrest, Regulus regulus, in southern Finland // Ann. zool. fenn. 1983. V. 20, N 1. P. 1—12.
Tinbergen J. M. Foraging decisions in starlings (Sturnus vulgaris L.) // Ardea. 1981. V. 69, N 1. P. 1—67.
Toft C. A., Trauger D. L., Murdy H. W. Tests for species interactions: breeding phenology and habitat use in subarctic ducks // Amer. Natur. 1982. V. 120, N 5. P. 586—613.
Trivelpiece W., Volkman N. J. Feeding strategies of sympatric South Polar Catharacta maccormicki and brown skuas C. lönbergi // Ibis. 1982. V. 124, N 1. P. 50—54.
Turner A. K. Optimal foraging by the swallow (Hirundo rustica L.): prey size selaction // Anim. Behav. 1982. V. 30, N 3. P. 862—872.
Turner A. K. Food selection and the timing of breeding of the blue-and-white swallow Notiochelidon cyanoliuca in Venezuela // Ibis. 1983. V. 125, N 4. P. 450—462.
Ulfstrand S. Foraging niche dinamics and overlap in a quild of passerine birds in a South Swedish coniferous woodland // Oecologia. 1977. V. 27. P. 23—45.
Uotila H., Helminen M., Nyholm E. S. Kiirunan ja riekon ekologiasta Enontekiön käsivarressa // Luonnon tutkija. 1980 a. V. 84, N 1. P. 39—42.
Uotila H., Nyholm E. S., Helminen M. Kiirunan ja riekon taviravinnosta Kilpisjärvellä // Suomen riista. 1980 b. N 28. P. 59—66.
Vassallo M. I., Rice J. C. Ecological release and ecological flexibility in habitat use and foraging of an insular avifauna // Wilson Bull. 1982. V. 94, N 2. P 139—155.
Vermeer K. Coparison of the diet of the Glaucous-winged Gull on the East and West Coasts of Vancouver Island // Murrelet. 1982. V. 63, N 3. P. 80—85.
Vermeer K., Cullen L., Porter M. A. A provisional explanation of the reproductive failure of Tufted Puffins Lunda cirrhata on Triangle Island, British Columbia // Ibis. 1979. V. 121, N 3. P. 348—354.
Village A. The diet of kestrels in relation to vole abundance // Bird Study. 1982. V. 29, N 2. P. 129—138.
Walters J. Interspecific aggressive behaviour by long-toed lapwings (Vannellus crassirostris) // Anim. Behav. 1979. V. 24, N 4. P. 969—981.

Waugh D. R., Haols C. J. Foraging ecology of a tropical aerial feeding bird guild // Ibis. 1983. V. 125, N 2. P. 200—217.

Wiens J. A. On competition and variable environments // Amer. Sci. 1977. V. 65. P. 587—590.

Wiens J. A. On size rations and sequences in ecological communities: are there no rules // Ann. zool. fenn. 1982. V. 19, N 4. P. 297—308.

Wiens J. A., Rotenberry J. T. Diet niche relationships among North American grasslang and shrubsteppe birds // Oecologia. 1979. V. 42, N 3. P. 253—292.

Wiens J. A., Rotenberry J. T. Morphological size rations and competition in ecological communities // Amer. Natur. 1981. V. 117. P. 592—599.

Wiley R. H. Multispecies antbird societies in lowland forest of Surinam and Ecuador: stable membership and foraging differences // J. Zool. 1980. V. 191, N 1. P. 127—145.

Willis E. O. The behavior of Black-banded Woodcreepers (Dendrocolaptes picumnus) // Condor. 1982. V. 84, N 3. P. 272—285.

Wilson D. S. The adequacy of body size as a niche difference // Amer. Natur. 1975. V. 109. P. 769—784.

Wolda H. Fluctuations in abundance of tropical insecta // Amer. Natur. 1978. V. 112. P. 1017—1045.

Wolda H. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals // Trop. Rain. Ecol. and Manag. Symp. Leeds, Apr. 1982. Oxford, 1983. P. 93—105.

Yeaton R. I., Cody M. L. Competitive release in island song sparrow populations // Theoret. Pop. Biol. 1974. V. 5. P. 42—58.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Глава 1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОЛИ МЕЖВИДОВЫХ КОНКУРЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ В РАЗДЕЛЕНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ СОСУЩЕСТВУЮЩИХ ВИДОВ . . . 4

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ 14

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА 17

Глава 4. ПИТАНИЕ ПТЕНЦОВ 24

Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОРМЯЩИХСЯ ПТИЦ 34

5.1. Места кормежки птиц в различные периоды сезона размножения 34

5.1.1. Виды, кормящиеся на земле (овсянка-крошка) 34
5.1.2. Виды, кормящиеся на деревьях и на земле 40
5.1.2.1. Чечетка 40
5.1.2.2. Юрок 42
5.1.2.3. Зяблик 42
5.1.3. Виды, кормящиеся в кронах деревьев и кустарников 46
5.1.3.1. Пеночка-весничка 46
5.1.3.2. Пеночка-таловка 51
5.1.3.3. Пеночка-зарничка 53
5.1.3.4. Пеночка-теньковка 59
5.1.3.5. Зеленая пеночка 63

5.2. Места кормежки птиц в разную погоду . . 63

5.2.1. Виды, кормящиеся на земле (овсянка-крошка) 63
5.2.2. Виды, кормящиеся на деревьях и на земле (юрок) 69
5.2.3. Виды, кормящиеся в кронах деревьев и кустарников 69
5.2.3.1. Пеночка-весничка 69
5.2.3.2. Пеночка-таловка 71

Глава 6. СТЕПЕНЬ МЕЖВИДОВОГО СХОДСТВА ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ПТИЦ 76

6.1. Степень межвидового сходства питания птиц 76
6.2. Степень межвидового сходства мест кормежки птиц 78

Глава 7. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СТЕПЕНИ СЕГРЕГАЦИИ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ 84

ВЫВОДЫ 92

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 93

Михаил Григорьевич Головатин

ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛЕСОВ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН
по плану выпуска 1992 г.

Редактор С. С. Гаврилова
Художник М. Н. Гарипов
Техн. редактор Е. М. Бородулина
Корректор Н. В. Каткова

НИСО № 199(90)—1750
Сдано в набор 11.09.61. Подписано в печать 21.02.92.
Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2.
Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл.
печ. л. 6,5. Уч.-изд. л. 7,5. Тираж 600 экз.
Цена 2 р. 30 к.

620219, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202.
Институт экологии растений и животных.

Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Екатеринбург, пр. Ленина, 49.