

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Экспресс-выпуск • Express-issue

2001 № 150

СОДЕРЖАНИЕ

- 547-555** К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц. А.С.МАЛЬЧЕВСКИЙ
- 555-563** О путях и методах изучения популяционной структуры вида у птиц.
А.С.МАЛЬЧЕВСКИЙ
- 564-575** Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц).
А.С.МАЛЬЧЕВСКИЙ
-
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Express-issue

2001 № 150

CONTENTS

547-555 The question of site fidelity and dispersal in birds.
A.S.MALTACHEVSKY

555-563 On means and methods of studying
populational structure of species in birds.
A.S.MALTACHEVSKY

564-575 Attitude to space as a factor of animal evolution
(using birds as an example).
A.S.MALTACHEVSKY

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц

А. С. Мальчевский

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*Второе издание. Первая публикация в 1973**

Изучение территориальных связей у животных, в частности у птиц, имеет первостепенное значение как для развития теоретических представлений о природе локальных популяций и выяснения закономерностей микроэволюции, так и для решения важных задач прикладной зоологии. Несмотря на то, что вопрос о степени постоянства территориальных связей у птиц давно привлекает внимание орнитологов, он ещё недостаточно изучен. Основная сложность этой проблемы, как всегда в зоологии, заключается в разнообразии изучаемых объектов. Виды птиц слишком различны по своей экологии и истории, а особи одного и того же вида нередко обитают в слишком разных условиях и численных соотношениях и, главное, в различном биотопическом окружении, чтобы решать вопрос о территориальных связях у птиц однозначно.

Существенное влияние должны оказывать экологические условия местности, окружающие тот участок, на котором ведётся изучение территориальных отношений у птиц. Характер этих отношений во многом может зависеть от того, в какой степени опытный участок удалён от другого ближайшего места концентрации вида; представляет ли он островной тип угодья или является частью очень большой территории, однородной по экологическим условиям. Отношение особей и их потомков к территории в колониях альбатросов *Diomedea* при значительной концентрации всех особей вида в одном или немногих местах и в поселениях многих лесных воробыиных птиц, например, пеночек-весничек *Phylloscopus trochilus*, имеющих большие возможности выбора места гнездования в сравнительно однородных условиях биотопов таёжной полосы, вряд ли одинаково.

В орнитологии, с одной стороны, установлено множество фактов, свидетельствующих о значительном постоянстве территориальных связей у птиц. С другой стороны, имеется большое количество указаний на значительную подвижность территориальных связей, на наличие у очень многих видов большого количества свободных особей, каждую весну заново выбирающих себе место для гнездования. Эти противоположные по своему характеру и значению факты, наблюдаемые в жизни птиц, мы должны каким-то образом объяснить, увязывая их вместе.

* Мальчевский А. С. 1973. К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц // *Ориентация и территориальные связи популяций птиц*. Рига: 73-84.

При широких многолетних эколого-зоогеографических исследованиях или детальном изучении биологии птиц на ограниченных территориях с применением массового индивидуального маркирования особей и их потомков всегда обнаруживается и подвижность территориальных связей птиц. К фактам, которые указывают на значительную подвижность территориальных связей птиц, следует отнести, во-первых, все случаи быстрого расширения границ ареала (они, как известно, зарегистрированы у многих видов) и, во-вторых, все многочисленные случаи быстрого заселения разными видами птиц биотопов, вновь возникших в результате хозяйственной деятельности человека. Они указывают на способность птиц быстро перераспределяться внутри ареала. Приходится лишь поражаться тому, как птицы иногда быстро реагируют на возникновение новых мест, благоприятных для гнездований. Отмечено, что даже сравнительно консервативные виды, как, например, береговая ласточка *Riparia riparia*, иногда быстро реагируют на новые места, благоприятные для гнездования. Точно так же некоторые виды речных уток проявляют способность быстро заселять вновь возникающие водоёмы, пригодные для их существования. Например, в первый же год образования Кременецкого водохранилища на реке Оредеж (Ленинградская область) в 1959 году численность кряквы *Anas platyrhynchos* и чирка-свистунка *Anas crecca* сразу же возросла во много раз. Если до образования водохранилища в течение многих лет далеко не на каждом километре поймы р. Оредеж можно было обнаружить гнездящуюся крякву, то после 1959 года, по наблюдениям Ю.Б.Пукинского, на один километр поймы насчитывалось в среднем 10 выводков этого вида. Аналогичная картина наблюдалась также и при образовании Верхне-Свирского водохранилища и других искусственно возникших водоёмов.

На подвижность территориальных связей указывают все факты быстрой положительной реакции птиц на меры по их привлечению, а также многочисленные случаи резких годовых колебаний численности или нерегулярного гнездования некоторых видов птиц в одних и тех же местах в связи с изменением кормовых или каких-либо других условий. Это характерно для многих выюрковых, дроздовых и, в частности, ряда видов речных уток. По данным С.П.Хорева (1965), количество выводков кряквы и чирка-свистунка на одних и тех же озёрах, протоках и реках в Лужском районе Ленинградской области может колебаться в зависимости от уровня паводка в шестикратном пределе. Так, например, в 1962 году (год высокого паводка) на опытных участках было зарегистрировано 117 выводков кряквы (70) и свистунка (47), а в 1964 году всего 19 (10 — кряквы и 9 — свистунка).

Противоположная картина территориальных отношений у уток была выявлена на оз. Энгурес в Латвии (Михельсон и др. 1968) и на прудах Аскании-Нова (Андреевский 1959), где, при известной стабильности условий, происходило закономерное нарастание численности с последующим выселением части особей из родного района, но в основном лишь после достижения предельной плотности населения. Эти примеры указывают на зависимость поведения особей от общей экологической обстановки, складывающейся по-разному на разных участках ареала.

Таким образом, при объяснении сравнительно быстрых перемещений птиц внутри гнездовой части ареала, а также случаев, свидетельствующих о том, что птицам свойственно быстро находить вновь возникающие благоприятные для их жизни места, возможно несколько допущений. Большая подвижность территориальных связей у птиц может возникнуть либо в тех, в общем немногих, случаях, когда общая численность особей того или иного вида в природе намного превосходит количество мест, благоприятных для их размножения и существования, либо появление птиц в новых местах возникает из-за частых изменений природных условий. В последнем случае большую подвижность мест размножения, отмечаемую у целого ряда видов, следует расценивать как особое приспособление к постоянно меняющимся условиям существования (Данилов 1970).

Механизмы этого приспособления у разных видов могут быть, однако, различными. Поиск мест, наиболее благоприятных для размножения, иногда приводит к перемещению большого числа особей или целых стай из одного района в другой, но он может осуществляться также и в процессе ежегодного расселения и оседания в различных местах молодых и части старых птиц, наиболее подвижных, не установивших ещё твёрдых связей с определённой территорией, или их по какой-либо причине потерявших.

Это предположение согласуется с результатами специальных наблюдений на участках многолетнего кольцевания мелких лесных воробьиных птиц, проводившихся в 60-х годах орнитологами ЛГУ в различных пунктах Ленинградской области, и ранее совместно с Н.П.Кадочниковым в Савальском лесхозе Воронежской области (Мальчевский 1957). Они позволяют говорить, во-первых, о чрезвычайно низкой возвращаемости молодых птиц многих видов на контрольные участки, даже при массовом кольцевании местного приплода, во-вторых, о ежегодном появлении большого количества вновь прилетающих, неокольцованных особей, всегда составляющих основу населения участка в течение всех лет наблюдения, и в-третьих — о перемещении некоторой части старых птиц, уже гнездившихся здесь ранее. Подобного рода результаты были получены нами во всех местах работы с мелкими лесными воробьиными птицами. Из 4568 окольцованных птенцов 37 видов различных птиц на участках, где впоследствии в течение нескольких лет все половозрелые птицы специально обследовались у их гнёзд, удалось обнаружить всего 16 птиц, вернувшихся в район своего рождения: *Parus major* — 3 (из 391 окольцованных птенцами), *Turdus iliacus* — 2 (из 708), *Phylloscopus trochilus* — 2 (из 277), *Ph. sibilatrix* — 1 (из 85), *Anthus trivialis* — 1 (из 92), *Phoenicurus phoenicurus* — 2 (из 57), *Garrulus glandarius* — 1 (из 47), *Passer montanus* — 0 (из 489), *Muscicapa striata* — 0 (из 81), *Sylvia borin* — 0 (из 68) и т.п. Интересно отметить, что очень слабая привязанность к месту рождения наблюдается не только у многих свободногнездящихся лесных воробьиных, но также и у птиц, гнездящихся в дуплах, у которых вообще можно ожидать повышенную привязанность к дому. Специальные исследования Г.А.Носкова и О.П.Смирнова выявили значительную подвижность и рассредоточение от мест рождения молодых *Parus major*, что подтвердило прежние наблюдения, а также подвижность *Parus montanus*.

Орнитологическая литература последних десятилетий посвящена, в основном, характеристике второй группы фактов поведения птиц. Явление строгого гнездового консерватизма, т.е. регулярного возвращения на старые места размножения, а также на места рождения, подтверждено множеством фактов и доказано для многих колониальных видов, для части оседлых и некоторых перелётных птиц-дуплогнездников. Эти виды птиц по своей биологии оказались удобными для индивидуального контроля и использовались в связи с этим как модельные виды для изучения явления гнездового консерватизма. Таким образом, консервативная сторона поведения многих птиц не вызывает сомнений и разногласий. Скорее есть основания опасаться её переоценки и стремления искать её ведущего значения у всех видов при всех обстоятельствах. Переоценка явления гнездового консерватизма, с нашей точки зрения, может возникнуть из-за несовершенства методики и под воздействием традиционных теоретических представлений, играющих немаловажную роль в нашей научной работе.

Касаясь методической стороны, следует прежде всего говорить не о трудностях, с которыми встречаются орнитологи, применяя различные методики индивидуального маркирования птиц в процессе своей работы, а о неточностях, могущих возникнуть при оценке и обработке результатов кольцевания, когда приходится характеризовать, с одной стороны, меру консервативности и, с другой — степень подвижности особей; когда в цифрах выражают стремление птиц к месту рождения и широту их разлёта при выборе района гнездования.

Естественно, что далёкие находки окольцованных птиц более случайны, чем близкие. Степень трудности их обнаружения для видов с равномерным распространением возрастает пропорционально квадрату расстояния, в связи с чем получаемые показатели меры консерватизма и дисперсности популяций неравноценны по степени их точности. Более или менее полно отражается обычно лишь одна из двух сторон, которыми должна характеризоваться жизнь популяций,— сторона консервативная.

Вполне естественно, что птиц с кольцами повторно обнаруживать приходится прежде всего в тех же местах или около тех мест, где проводилось их кольцевание на гнёздах. Найти далёкие разбросы — дело случая. Подчас приходится даже поражаться тому, каким образом вообще становятся известны повторные находки гнездящихся птиц за сотни километров от мест их рождения. В общей сложности таких случаев отдалённого гнездования может оказаться значительно больше, чем обычно считают. В результате “мера дисперсности” оказывается по-настоящему не выясненной даже у таких в общем консервативных по отношению к месту рождения видов, как *Delichon urbica*, *Riparia riparia* и др., по которым в этом плане накопилось достаточное количество обстоятельных работ.

Определённым шагом вперёд в разработке вопроса отношения птиц к территории явились укоренение в орнитологической литературе, помимо давно существовавшего термина **гнездового консерватизма**, понятия **дисперсии особей**, учитывающего степень удалённости места размножения птицы от места её рождения. Это понятие практически заменило то, что в терио-

логии принято называть “расселением молодняка”. Очень важно, что теперь считают целесообразным различать также “ближнюю” и “дальнюю” дисперсии (Виксне 1970). По всей видимости, оба эти явления (ближняя и дальняя дисперсии) возникают на различной этологической основе на противоположных категориях внутривидовых отношений.

Характеристики “ближней” дисперсии, с эволюционной точки зрения, являются и характеристиками гнездового консерватизма, так как они отражают степень оседания птиц при возврате их на места размножения в целом районе их рождения или около него. Во всяком случае, к существенному обмену генной информации между популяциями она может привести лишь с течением очень длительного времени и то при отсутствии территориально-механической изоляции. Что касается “дальней” дисперсии, то именно она практически и остаётся всегда невыясненной до конца. Орнитология лишь постепенно накапливает факты в этом направлении, в связи с чем о размахе и эволюционном значении дальней дисперсии приходится судить в основном по косвенным показателям.

Обычная обработка поступающих из центров кольцевания данных о распределении молодых половозрелых птиц далеко не всегда позволяет в полной мере охарактеризовать объём “дальней” дисперсии. В результате места систематического кольцевания птиц значительно лучше контролируются, нежели районы отдалённые, где находки окольцованных птиц всегда более или менее случайны. Поэтому полученные по “ближней” и “дальней” дисперсии данные могут оказаться мало сопоставимыми.

Особенно затруднён сбор данных по воробыиным птицам, тем более в районах малонаселённых. В лучшем положении находятся промыслово-охотничьи виды, в частности, утки. Однако и в отношении этих птиц не всегда можно получить однородные и сравнимые показатели их территориальных связей. Несмотря на то, что осенняя охота на уток часто бывает разрешена повсеместно, степень интенсивности выявления птиц, имеющих кольца (т.е. отстрела), в разных местах, естественно, различна. В значительном удалении от охотничьих хозяйств и, соответственно, в удалении от пунктов кольцевания уток степень интенсивности отстрела должна быть ниже хотя бы вследствие резкого увеличения размеров территории. Неизвестным, кроме того, обычно остаётся и общее количество добывших уток на единицу площади угодий по каждому району, что необходимо знать для того, чтобы судить о частоте встречаемости особей с кольцами в разных местах. Таким образом, сама по себе картина распределения возвратов колец по территории, полученная на основании лишь “пробы”, взятой охотниками, как бы она ни была интересной и важной, ещё недостаточна для полной характеристики явления дальней дисперсии у уток. Тем не менее, если даже судить только по данным центра кольцевания, то показатель дисперсии у *Anas platyrhynchos* в европейской части СССР в целом оказывается достаточно высоким: 35% уток, окольцованных на первом году жизни, по достижении половозрелости удается обнаружить в угодьях, находящихся в 120 км, а иногда значительно дальше от места их кольцевания (Шевырёва 1969).

Таким образом, при выяснении изолированности и самовоспроизведимости так называемой “местной популяции” чаще всего приходится огра-

ничиваться лишь показателями степени консервативности молодых птиц, руководствуясь их отношением к местам рождения. Эта мера обычно определяется по степени возвращаемости молодых птиц на опытные участки, размеры которых, естественно, должны соответствовать возможностям ежегодно проводимого полного учёта гнездящихся птиц.

И в этом отношении у разных видов и отдельных популяций иногда выявляются противоположные тенденции. В одних случаях птицы местного происхождения составляют основную часть местной популяции, как это, например, наблюдается у *Aythya fuligula* и *Anas clypeata* на оз. Энгурес (Михельсон и др. 1970). В других — местные молодые птицы почти не улавливаются на участках систематического кольцевания гнездовых птенцов, а неокольцованные особи, прилетающие со стороны, из года в год наполняют лесные массивы и парки, контролируемые орнитологами. Таким образом, возникает необходимость соответствующей оценки разных видов и отдельных популяций птиц по степени их консервативности и дисперсности и различия крайних типов развития популяций — **дисперсного и консервативного** (Мальчевский 1968), существующих на основе широкого или узкого генетического обмена между особями.

Переходя к обсуждению теоретической стороны вопроса, необходимо обратить внимание на то, что явление дисперсии не обязательно должно быть обусловлено недостатком мест, пригодных для гнездования, и конкурентными отношениями на местах рождения. Возможны также и другие внешние и внутренние причины расселения молодых птиц, на которые мы уже обращали внимание (Мальчевский 1969). Этот вопрос также не должен решаться однозначно, однако тенденции к решениям такого рода существуют и основываются на традиционных представлениях, нередко переоценивающих явление консерватизма, принцип территориализма и внутривидовую конкуренцию из-за мест гнездования. Разграничить причину и следствие бывает не всегда легко. Например, по результатам работы Я.Балтвилкса (1970), молодые окольцованные в Восточной Прибалтике *Corvus corax* по достижении половозрелости к весне расселились на расстояния до 100-200 км от места их рождения. Столь дальние перемещения птиц могли возникнуть, как и полагает автор, из-за очень больших гнездовых участков, характерных для воронов, в связи с чем молодые птицы и были изгнаны так далеко за пределы родной территории. Однако, с нашей точки зрения, можно предположить, что ворон — птица вообще крайне редкая на гнездование и что отлетать далеко от места, где она родилась, её вынуждает необходимость контакта между особями в период образования пар или в период размножения. Естественно, что объяснение фактов подобного рода во многом определяется исходными теоретическими представлениями.

Результаты исследования некоторых колониальных видов птиц показывают, что явление ближней и дальней дисперсии, например у *Larus ridibundus* (Виксне 1968), возникает в основном в старых колониях, численность особей в которых уже стабилизировалась и достигла определённой плотности. Однако далеко не у всех видов птиц дисперсия особей происходит при таких же условиях.

У очень многих свободногнездящихся лесных воробыиных птиц такую закономерность в развитии популяций усмотреть не удаётся. На огромных пространствах таёжной зоны вообще нельзя говорить о предельных плотностях очень многих видов. Необходимо искать причины, объясняющие чрезвычайно низкую их плотность на этих территориях. В силу крайней малочисленности трудно предположить наличие у них конкурентных отношений. И тем не менее отмечают процесс расселения этих птиц внутри ареала и за его пределами (*Acrocephalus dumetorum*, *Sylvia nisoria*, *Phylloscopus viridanus*, *Emberiza aureola*, *Emberiza hortulana*), а также появление птиц в новых местах, где их раньше не было (*Pyrrhula pyrrhula*, *Merula merula*, *Coccothraustes coccothraustes*).

То, что многие из упомянутых выше видов птиц при крайне низкой их численности часто поселяются небольшими “колониями”, ни в коей мере, на наш взгляд, не может служить свидетельством ограниченности условий существования для них в данном месте. Конкурентные взаимоотношения тоже при этом не обязательны. Скорее наоборот, имея широкие возможности выбора места гнездования, птицы, тем не менее, нередко стремятся селиться друг возле друга. Особи, прилетающие в гнездовую область раньше, как бы извещают песней других птиц того же вида о своём присутствии. Затем они оседают на каком-либо одном микроучастке и образуют маленькую колонию. При гибели одного из партнёров какой-либо пары в таких условиях может иметь место бигамия, или быстрое перераспределение либо образование новой пары. Очень интересно проследить жизнь такой группы птиц при условии многолетней сплошной маркировки особей и их потомков, особенно в отношении степени постоянства состава и изолированности отдельных мелких поселений птиц.

На то, что расселение молодых особей возникает само по себе и его следует понимать как возрастную особенность поведения, а не как следствие конкурентных отношений, указывает, наконец, существование у многих видов специальных массовых перемещений молодых птиц, начинаяющихся иногда вскоре после окончания гнездового периода. Правда, осеннее повышение активности, в частности у *Passer montanus*, их драки у гнёзд и тому подобные факты иногда расцениваются как явление, биологический смысл которого состоит в том, чтобы ещё с осени противодействовать перенаселению в одних местах и способствовать быстрому заселению свободных, незанятых мест. В результате молодые птицы, не получившие места на родном участке, бывают вынуждены мигрировать (Pinowski 1965). Такие особи, по мнению этого автора, и осуществляют дисперсию.

Полевые воробы, гнездящиеся в Ленинградской области, начинают летнюю миграцию задолго до того, как возникает так называемое осеннее оживление птиц у гнездовых ящиков. По данным Г.А.Носкова, на всех стационарных наблюдательных пунктах в самых различных районах области во все годы наблюдений (с 1962 по 1969) активная миграция молодых *Passer montanus* отмечалась уже с первой декады июля, т.е. до всяких столкновений воробьёв из-за гнёзд. Так же ведут себя и молодые *Parus montanus*. Миграция возникает у них как возрастная особенность поведения. На ос-

новании данных периодических отловов птиц у кормушек и гнездовых ящиков Г.А. Носковым и его помощниками получены материалы, которые позволяют говорить о том, что стайки молодых *Passer montanus* и *Parus montanus* очень текучи по своему составу. В зависимости от сложившихся обстоятельств птицы первогодки выбирают себе будущую территорию в течение неопределённого промежутка времени: с осени до конца зимы. А полевые воробы и пухляки в условиях пригородной зоны Ленинграда крайне редко поселяются в районе своего рождения. Оседлость особей и гнездовой консерватизм устанавливаются после первого года размножения.

Итак, территориальные связи у птиц изменчивы. Они определяются видовыми и возрастными особенностями птиц, экологическими условиями местности и географическим положением ареала популяции или вида. Характер их складывается из двух явлений — территориального консерватизма и дисперсии особей. Эти явления характеризуют соответствующие стадии постнатального онтогенеза птиц в период их самостоятельного существования. Территориальный консерватизм типичен для взрослых, удачно размножавшихся особей, дисперсия характерна для молодых птиц. В то же время оба явления представляют собой неразрывно связанные, обычно находящиеся в гармоническом равновесии две стороны одного и того же процесса — процесса микроэволюции. По своему эволюционному значению эти стороны обычно равнозначны, по биологическому смыслу — противоположны. Консерватизм сохраняет эволюционные достижения вида, явление дисперсии обуславливает возможности его дальнейших завоеваний, поддерживает гетерозиготность, необходимую для процветания вида. При определённых экологических условиях и положении ареала равновесие двух сторон может быть нарушено. Если какая-нибудь из сторон начинает преобладать, то либо происходит экспансия вида, либо наступает его стабилизация. Преобладание консервативной тенденции в течение длительного времени может привести при усугублении условий к угасанию вида или популяции и даже их вымиранию.

Поскольку у разных видов или популяций одного вида явления территориального консерватизма и дисперсии особей могут быть выражены неодинаково, мы считаем целесообразным различать как крайние варианты консервативный и дисперсионный типы развития видов и популяций (Мальчевский 1968).

Литература

- Андреевский И.В. 1959. К динамике поселения крякв в Аскании-Нова // Тр. З-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс: 13-19.
- Балтвиликс Я. 1970. Дисперсия врановых (Corvidae) восточного побережья Балтийского моря // Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1: 17-20.
- Виксне Я.А. 1968. О значении послегнездовых кочевок в территориальном размещении гнездящихся озерных чаек (*Larus ridibundus*) (на примере восточно-прибалтийской популяции) // Экология водоплавающих птиц Латвии. Рига: 167-205.
- Виксне Я.А. 1970. Связь с местом рождения у озерной чайки (*Larus ridibundus*) // Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1: 41-44.

- Данилов Н.Н.** 1970. Территориальные связи птиц и регуляция энергетических отношений в биогеоценозах // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 45-46.
- Мальчевский А.С.** 1957. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 58-70.
- Мальчевский А.С.** 1968. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // *Зоол. журн.* 47, 6: 833-842.
- Мальчевский А.С.** 1969. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // *Орнитология в СССР*. Ашхабад, 1: 111-124.
- Михельсон Х.А., Лейныш Г.Г., Меднис А.А., Климиньш В.А.** 1968. Демография популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) озера Энгурес // *Экология водоплавающих птиц Латвии*. Рига: 109-152.
- Михельсон Х.А., Лейныш Г.Г., Меднис А.А.** 1970. Роль местных птиц и иммигрантов в возобновлении гнездящейся популяции широконоски и хохлатой чернети на озере Энгурес (Латвийская ССР) // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 51-54.
- Хорев С.П.** 1965. О динамике численности водоплавающих птиц на юге Ленинградской области и причинах, влияющих на неё // *География ресурсов водоплавающих птиц СССР, состояние запасов, пути их воспроизведения и правильного использования*. М., 1: 64-67.
- Шевырёва Г.П.** 1969. О постоянстве и смене мест гнездования, линьки и зимовки водоплавающими птицами // *Сообщ. Прибалт. комиссии по изуч. миграций птиц* 6: 13-38.
- Pinowski J.** 1965. Overcrowding as one of the causes of the dispersal of young Tree Sparrows // *Bird Study* 12, 1: 18-28.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2001, Экспресс-выпуск 150: 555-563

О путях и методах изучения популяционной структуры вида у птиц

А.С. Мальчевский

Кафедра зоологии позвоночных, биологического факультета, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*Второе издание. Первая публикация в 1975**

Решение вопроса о популяционной структуре вида у животных во многом зависит от накопления данных по демэкологии. Имеется в виду сравнительное изучение отношения отдельных особей и их ближайших потомков к определённым условиям и занимаемой территории. При этом наибольший интерес должно представлять определение степени постоянства или степени подвижности этих отношений в области размножения. Чем больше будет накоплено сведений о том, где и в каких условиях появляется

* Мальчевский А.С. 1975. О путях и методах изучения популяционной структуры вида у птиц // *Исследование продуктивности вида в ареале*. Вильнюс: 77-86.

Статья представляет собой текст доклада, сделанного на совещании “Вид и его продуктивность в ареале” 7 марта 1974 в Ленинграде.

на свет, а затем размножается потомство тех особей, места и условия рождения которых нам известны, тем ближе мы подойдём к пониманию истинной природы локальных популяций и решению вопроса о реальности их существования или к определению размеров, границ и степени их генетической изолированности на различных участках видового ареала.

Наиболее объективным методом при такого рода исследованиях надо признать метод индивидуального маркирования особей в их раннем возрасте.

Возможности применения этого метода к разным группам животных, как известно, неодинаковы. В силу вполне понятных методических трудностей изучение территориальных отношений на уровне отдельной особи и её потомства не может быть в должной мере осуществлено при работе с большинством систематических групп животных. Птицы, наоборот,— один из наиболее удобных объектов в этом отношении, в связи с чем метод меченых особей нашёл в орнитологии наиболее раннее и широкое применение. Тем не менее, и в орнитологии накопление точных данных, в связи с ограниченными возможностями исследователей, идёт очень медленно. Поэтому при выделении той или иной популяции или определении границ между так называемыми “смежными популяциями” учёные в своих предположениях нередко основываются не на прямых, а на косвенных показателях. При этом чаще всего используются бросающиеся в глаза признаки групповой изменчивости, природа которой, однако, часто бывает неясной, а во многих случаях в конечном счёте оказывается фенотипической. В орнитологической литературе обычны, например, указания на местные (“популяционные”) особенности питания, гнездования, сроков размножения птиц, а также (у певчих птиц) на вариации диалектов видовой демонстративной песни. Однако наблюдения и результаты экспериментов показывают на обратимость подобного рода уклонений у потомства. Фенотипическая групповая изменчивость экологических признаков, формирующихся в онтогенезе, очень часто создаёт лишь видимость существования так называемых “локальных популяций”, “экотипов” и т.п. внутривидовых группировок, не могущих, с нашей точки зрения, иметь самостоятельное эволюционное значение. Выясняется, например, что у многих видов певчих птиц в каждом, даже достаточно крупном, лесном массиве, парке и другом типе угодий чаще всего имеем дело лишь с определённой возрастной группой особей — носителей местной традиции, которая сама по себе может быть весьма гетерогенной по своему территориальному происхождению (Мальчевский 1957, 1968).

При определении границ локальных популяций часто руководствуются, кроме того, общим характером биотопического распределения вида, предположительно принимая за границу популяции естественную границу биотопа и также предположительно считая, что потомство наблюдавшихся особей будет жить в тех же условиях, как и их предки.

Такой подход возможен лишь при большой разбросанности участков ареала и при очень консервативном отношении всех особей к той территории, на которой происходит их размножение. Длительный консерватизм влечёт за собой усиление генетической разобщённости популяций, и в

этом случае изучение популяционной структуры вида может проводиться с помощью простого картографического метода. В случае изолированного поселения, например, уларов *Tetraogallus* в горах или альбатросов *Diomedea* на океанических островах, этот метод должен быть, очевидно, исходным и основным при изучении популяционной структуры вида.

Однако полностью доверять лишь картографическому методу во всех случаях островного распределения вида по ареалу у птиц нельзя. Необходимы дополнительные исследования, специально выясняющие степень подвижности и характер перемещений особей, причём в первую очередь таких перемещений, которые связаны с процессом расселения потомства, т.е. с явлением дисперсии. На эту сторону биологии животных вообще обращалось и обращается мало внимания, главным образом, в связи с трудностью её изучения. В результате этого консервативная сторона поведения, в частности у птиц, оказалась изученной значительно лучше, нежели дисперсия (разлёт особей от места рождения), эволюционное значение которой столь же велико, как и значение территориального консерватизма, но противоположно по своему характеру и действию.

При изучении популяционной структуры вида фактор возможной подвижности особей и их потомков часто совсем не принимается во внимание, и в этом немаловажную роль играет известная традиционность установившихся представлений о дробной популяционной структуре вида вообще, в том числе и у птиц. Существование такой структуры почти для любого вида животных принимается часто как исходное, само собой разумеющееся положение, а обнаружение межпопуляционных различий считается лишь “вопросом мастерства и трудолюбия исследователя” (Шварц 1974). На самом деле, для каждого вида вопрос требует специального изучения. У птиц, по всей видимости, существует значительное большее количество панмиктических видов и подвидов, чем это принято считать.

Изучение популяционной структуры вида невозможно без сравнительного подхода, без учёта специфики биологии и особенности эволюции изучаемых видов и групп животных. Как известно, полёт и большая подвижность птиц — это изначальная и наиболее общая черта биологии, определившая основное направление эволюционного развития всего класса. У отдельных видов птиц, а также на разных участках ареала одного и того же вида степень подвижности особей может быть выражена в разной степени, на что уже обращалось внимание (Мальчевский 1968). Например, на размах панмиксии большое влияние может оказывать характер миграционной активности вида. В этом отношении интересна работа Г.А.Носкова (1975), показывающая, что далеко не всегда, как это обычно принято считать (Дубинин 1953; Тимофеев-Ресовский и др. 1969), у так называемых оседлых и кочующих видов птиц наблюдается меньшая “репродуктивная подвижность особей” (Тимофеев-Ресовский и др. 1969), чем у перелётных. Часто наблюдается даже обратная закономерность. Весьма полезный обзор литературы по вопросу влияния перелётов на динамику и структуру популяций недавно был осуществлён Б.Стефаном (Stephan 1973). Таким образом, даже в пределах самого класса птиц вопрос о популяционной структуре вида нельзя решать однозначно. Тем более необходим сравнительный

подход, с учётом специфики общих черт биологии больших групп, при изучении проблемы популяционной структуры вида у животных в целом. Естественно предположить, что у птиц, отличающихся большой подвижностью, и, например, у наземных моллюсков, степень дробности популяционной структуры вида может быть принципиально различной.

В связи с этим полезно вспомнить известное выражение Э.Майра, впоследствии развитое Д.Лэком (1949), высказанное в их ранних работах, которое, с нашей точки зрения, сильно повлияло и по традиции, видимо, продолжает ещё влиять на общие представления о популяционной структуре вида у птиц: “Птицы, хотя и способны летать на большие расстояния, склонны, однако, пользоваться своими крыльями для того, чтобы возвращаться «домой»; по этой причине популяции птиц часто гораздо более изолированы друг от друга, чем можно было бы ожидать” (Лэк 1949, с. 136). Говоря об изолирующем значении локальных вариаций так называемого “дождевого сигнала” зяблика *Fringilla coelebs* и комментируя при этом оригинальную работу Сика (Sick 1939), Э.Майр обосновывает свой, с нашей точки зрения, неправильный вывод опять-таки тем, что молодой зяблик “остаётся или всегда возвращается в ту местность, где он родился” (Майр 1947, с. 101). Представление о строгом гнездовом консерватизме птиц, возникшее, несомненно, под влиянием книги Говарда (Howard 1920), было характерно для целого периода развития полевой орнитологии, и оно не могло не повлиять на теорию популяционной структуры вида и, в частности, на преувеличченное представление о степени её дробности у птиц.

Многолетнее кольцевание различных видов птиц, в частности, многих лесных воробьиных, в конечном счёте не подтвердили строгой привязанности большинства молодых птиц к местам их рождения. Территориальный консерватизм оказался характерным, главным образом, для взрослых особей, ранее успешно гнездившихся в данной местности. Лишь незначительная часть молодых птиц оседает в районе гнездования их родителей. Большинство же птиц нового поколения рассредотачивается. Если судить по ряду косвенных данных, речь о которых будет идти ниже, а также по отдельным, по существу случайным, находкам ранее окольцованных птиц, гнездование особей в районах, значительно удалённых от мест их рождения, у многих видов птиц довольно частое явление, с которым нельзя не считаться. Поскольку, однако, регистрировать такие случаи с помощью кольцевания очень трудно, подчас просто невозможно, то они и не принимаются во внимание большинством исследователей. В результате выявляется по сути лишь консервативная сторона поведения птиц, размах же возможной дисперсии остаётся почти всегда до конца не выясненным. Нам хотелось бы обратить специальное внимание на это обстоятельство, ибо так называемый “радиус индивидуальной активности особей” или степень их “репродуктивной подвижности” (Тимофеев-Ресовский и др. 1969) — эти основные показатели, с помощью которых обычно сейчас определяют размеры и степень генетической изолированности локальных популяций, у птиц почти всегда оказываются существенно заниженными.

Существуют, однако, другие показатели большой подвижности птиц, прежде всего молодого поколения, которые необходимо использовать на-

ряду с данными возвратов колец при определении характера популяционной структуры вида. Прежде всего это негативный показатель, который мы почти всегда получаем при массовом кольцевании птенцов в гнёздах — невозвращение преобладающего большинства молодых окольцованных особей на участки массового кольцевания, на которых они родились, и одновременное появление на этих участках других, неокольцованных птиц, явно прилетевших сюда со стороны.

Оценивая фактор подвижности птиц и, в частности, явление дисперсии с эволюционной точки зрения, необходимо учитывать и действие фактора времени. Дисперсия, пусть даже и не очень большого размаха в одном поколении, при отсутствии преград к расселению в ряде поколений может дать громадный панмиктический эффект. Иногда как пример вида, у которого наблюдается незначительная подвижность особей, приводят так называемый оседлый вид — большую синицу *Parus major*. На самом деле это “ложнооседлый” вид, у которого по-настоящему оседлый образ жизни ведут лишь старые особи, уже установившие свои территориальные связи. Молодые особи данного года рождения в массе исчезают из мест рождения, и лишь единицы их выводят своё потомство поблизости. Часто считают (Михельсон, Виксне 1973), ссылаясь на данные кольцевания, что молодые синицы разлетаются и оседают на гнездовые в радиусе лишь до нескольких десятков километров. На основании этого показателя обычно и делаются попытки определить размеры локальных популяций у этого вида. Такой подход вряд ли правомерен. Во-первых, у большой синицы часть особей (к сожалению, мы никогда не знаем какая) разлетается значительно дальше. Имеются данные о дисперсионных залётах молодых синиц за сотни и, по устному сообщению Г.А. Носкова, даже за тысячу (Белгородская — Ленинградская области) километров. Во-вторых, если даже принять за средний “радиус репродуктивной активности” большой синицы величину в несколько десятков километров, то этот показатель будет отражать только один “шаг” дисперсии одного поколения за один год. Как ведут себя и где оказываются в конечном счёте молодые особи, принадлежащие ко второму, третьему и т.д. поколениям, мы пока не знаем. Однако вполне законно предположить, что у большой синицы они будут вести себя так же, как и особи первого поколения. Таким образом, полезные генетические уклонения могут в этом случае быстро распространяться по обширным участкам ареала. Это может происходить даже при островном характере поселений вида. Достаточно широкие безлесные пространства не являются преградами для расселения больших синиц. Так, в Савальском изолированном лесостепном массиве (Воронежская область) восполнение и увеличение численности больших синиц, после развески искусственных гнездовий в 50-х годах, шло не за счёт их собственного потомства, а за счёт особей, прилетавших со стороны (Мальчевский 1957).

Дрозды-белобровики *Turdus iliacus*, ежегодно поселяющиеся в парке Старого Петергофа (Ленинградская область) в количестве 20-30 пар, несмотря на исключительное своеобразие их местного напева, характерного почти только для данного парка, как показали результаты многолетних кольцеваний их птенцов в 60-х годах, также не представляют собой группу

родственных семей (Мальчевский 1968; Нанкинов 1970). Постоянство их численности поддерживается здесь ежегодным притоком особей со стороны, прилетающих на смену местному потомству.

По наблюдениям Т.А.Рымкевич (устное сообщение), по существу так же ведёт себя сейчас в Ленинградской области и садовая овсянка *Emberiza hortulana*, впервые появившаяся здесь в 50-х годах (Лукина, Носков 1966). Она заселяет северо-запад области очень выборочно, встречается лишь местами, поселяясь отдельными территориально разобщёнными колониями, но отдельные её поселения, как выяснилось в результате кольцевания, не являются самовоспроизводящимися единицами. Расчёты показали, что примерно две трети всех птиц, считая молодых и старых, ежегодно разлетаются и примерно такое же количество птиц пополняет колонию, прилетая из других районов.

Число подобных примеров можно было бы увеличить. Они свидетельствуют о том, что у многих видов птиц происходит постоянный и широкий обмен генетической информацией между особями и их потомками, населяющими смежные районы. Ссылки на то, что у многих птиц, в частности у большой синицы, описано большое количество подвидов, вряд ли может служить доказательством наличия дробной популяционной структуры в пределах каждого подвида. Если же понятие "локальная популяция", например, у большой синицы, в конечном счёте окажется близким к понятию "подвид", тогда, естественно, отпадут и споры о размерах территорий, занимаемых отдельными "популяциями" этого вида.

В природе постоянно приходится наблюдать птиц, выбирающих себе новые места для гнездования. Примером могут служить все довольно многочисленные и хорошо известные орнитологам случаи быстрого расширения границ видового ареала многими видами птиц. В этом отношении показателен, в частности, опять же дрозд-белобровик. В последние два десятилетия отдельные, хотя и мелкие, но уже достаточно стойкие поселения этого вида были обнаружены в европейской части ареала на севере и западе, причём довольно далеко за пределами его обычных границ распространения (Мальчевский 1968). Начиная с 60-х годов этот дрозд стал гнездиться и в учлесхозе Ленинградского университета "Лес на Ворскле", где раньше никогда не наблюдался. Здесь, как и в других местах, освоение новых территорий происходит путём оседания отдельных особей, по той или иной причине гнездящихся вдали от места своего рождения.

Множество фактов свидетельствуют о частых случаях перемещений птиц внутри ареала. Полезащитные лесные насаждения в степи, искусственные водоёмы, а также другие биотопы, вновь возникающие под влиянием хозяйственной деятельности человека, обычно быстро заселяются птицами. Естественно, что процесс их заселения возможен лишь благодаря тому, что в природе постоянно имеется большое количество свободных особей, не связанных с какой-либо определённой территорией. На это обстоятельство в своё время обратил внимание Н.П.Дубинин (1955). Откуда же берутся в природе такие "свободные" особи?

Перемещение птиц внутри ареала иногда бывает следствием закономерно повторяющихся нарушений нормальных условий жизни в одних

местах и, наоборот, возникновения благоприятных условий в других. Однако случаи такой “вынужденной дисперсии” (Berndt, Sternberg 1968) характерны далеко не для всех видов птиц, а лишь для определённых групп (совы, утки, зерноядные выорковые), эволюция которых происходила при постоянно меняющихся кормовых условиях или условиях водного режима. В связи с этим у представителей таких групп и выработалась высокая степень территориальной подвижности, и эта особенность их биологии не может не отразиться на популяционной структуре.

Существуют, однако, и другие причины, нарушающие постоянство территориальных связей у птиц. Это, во-первых, процесс **выселения** особей за пределы так называемой “родной” территории и, во-вторых, процесс нормального их **расселения**. Нам хотелось бы здесь специально подчеркнуть, что “выселение” и “расселение” птиц мы понимаем как разные по своей этологической природе явления. Выселение, как об этом чаще всего пишут, происходит в результате переуплотнения и борьбы птиц за лучшие гнездовые участки. Эта борьба приводит к вынужденному поиску новых мест. При объяснении явления дисперсии большинство зоологов считает эту причину основной. Эта точка зрения неоднократно излагалась во многих книгах и статьях и, в частности, была ещё раз недавно подробно изложена Л.Хаартманом (Haartman 1971). Не отрицая эволюционного значения этого явления, нам, однако, хотелось бы указать на то, что оно применимо далеко не ко всем случаям. Более всего оно характерно для колониальных видов, а также для случаев островного поселения птиц в исключительно благоприятных условиях. Такой процесс выселения особей обычно происходит с известной пульсирующей закономерностью, время от времени, и поэтому не может явиться столь постоянно действующим фактором, как ежегодно повторяющийся процесс расселения преимущественно молодых особей. Ему мы придаём значение основного механизма, обеспечивающего постоянно происходящий в природе процесс перераспределения особей внутри ареала и способствующего появлению отдельных птиц в новых для вида местах. Кстати, явление переуплотнения в природе наблюдается не так уж часто, гораздо чаще приходится констатировать обратную картину — недоселение, наличие свободных, слабо заселённых угодий. Расселение птиц, в частности свободно гнездящихся воробынных, в большинстве случаев происходит независимо от степени плотности их населения, и его следует понимать как присущую виду подвижную стадию онтогенеза, а не только как наследственное свойство отдельных особей (Berndt, Sternberg 1968).

Итак, видоизменя выражение Э.Майра и Д.Лэка, которое приводилось выше, мы можем сказать, что птицы имеют крылья не только для того, чтобы возвращаться “домой”, на прежние места размножения, но и для того, чтобы разлетаться от мест их рождения; поэтому их популяции часто значительно менее разобщены, нежели это сейчас принято считать. Поскольку степень подвижности особей может быть различной на разных участках видового ареала, сравнительное изучение этого показателя должно быть одной из задач исследователей, занимающихся выяснением популяционной структуры вида.

В заключение возвратимся снова к высказанному ранее положению о необходимости при изучении популяционной структуры вида учитывать те особенности биологии птиц, которые определяют основное направление эволюционного развития изучаемой группы животных. Биология обыкновенной кукушки *Cuculus canorus*, а также других гнездовых паразитов в этом отношении весьма примечательна. Известно, что у обыкновенной кукушки возможна не только внутривидовая географическая дифференциация (описано 7 подвидов), но и дифференциация по виду-воспитателю. Отдельные самки кукушки и их женское потомство имеют тенденцию паразитировать на определённых видах певчих птиц, так как молодые кукушки, выросшие в гнезде какой-либо певчей птицы, достигнув половозрелости, весной ищут гнёзда именно того вида, которым они были воспитаны. Это и обуславливает возможность возникновения у кукушки внутривидовых биологических рас (Newton 1893; Промптов 1941; Southern 1954; Мальчевский 1954), отличающихся, в частности, по цвету откладываемых яиц. Каждая раса или “генетическая линия” кукушек имеет свои закономерности расселения и свой ареал, причём ареалы разных рас частично налегают друг на друга (Southern 1954; Мальчевский 1958). Распределение местообитаний отдельных рас в пределах видового ареала имеет, кроме того, пятнистый и, по всей видимости, “кочующий” характер, так как экологические связи гнездового паразита и вида-воспитателя могут быть временными по причине дисперсии молодых самок. Определение популяционной (расовой) структуры у этого вида осложняется ещё и тем, что у кукушки существуют “универсальные” хозяева, принимающие в свои гнёзда яйца различных типов окраски и воспитывающие кукушат разного происхождения. В каждом месте, кроме того, существуют и случайные виды-воспитатели, которые в совокупности могут выкормить довольно значительную часть потомства кукушки. Неясна, наконец, и генетическая роль самцов кукушки, которые, вероятно, могут спариваться с самками, принадлежащими к разным расам, что может существенно препятствовать изоляции рас. Одним словом, вопрос гнездовой биологии кукушки во многом ещё загадчен, и решение вопроса о популяционной (расовой) структуре у этого вида требует дальнейшего интенсивного изучения его биологии на уровне отдельных особей и их потомков.

Подводя итоги всему изложенному выше, отметим, что изучение популяционной структуры вида у птиц, как и у других животных, должно вестись прежде всего с учётом особенностей биологии вида и условий его обитания на всём пространстве ареала.

В целом популяционная структура вида у птиц весьма изменчива и определяется характером поселения и закономерностью распределения особей в пределах гнездового ареала, а также степенью их территориального консерватизма или дисперсности. Эти демэкологические особенности в первую очередь требуют детального изучения. Необходим и экспериментальный путь исследования, с помощью которого выясняются возможная широта “нормы реакции” вида, а также природа групповой морфологической и физиологической изменчивости особей и их потомков в различных частях ареала.

Итак, при изучении популяционной структуры вида необходим комплексный подход, в котором гармонично сочетались бы, взаимно дополняя друг друга, демэкологический, картографический и экспериментально-физиологический методы исследования.

Литература

- Дубинин Н.П. 1953. Птицы лесов нижней части долины реки Урал. Часть 1 // *Tr. Ин-та леса АН СССР* 18: 33-126.
- Дубинин Н.П. 1955. О проблемах изменения фауны птиц в лесах юго-восточной части СССР // *Сообщ. Ин-та леса АН СССР* 4: 3-30.
- Лэк Д. 1949. *Дарвиновы выюрки*. М.: 1-196.
- Лукина Е.В., Носков Г.А. 1966. К орнитофауне Колтушских высот // *Материалы 6-й Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 96-97.
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога*. М.: 1-404.
- Мальчевский А.С. 1954. О взаимоотношениях кукушки (*Cuculus canorus*) и горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) в период их размножения // *Вестн. Ленингр. ун-та* 7: 3-18.
- Мальчевский А.С. 1957. Явление гнездового консерватизма у воробынных птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 58-70.
- Мальчевский А.С. 1958. О биологических расах обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus* L.) на территории европейской части СССР // *Зоол. журн.* 37, 1: 87-94.
- Мальчевский А.С. 1968. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // *Зоол. журн.* 47, 6: 833-842.
- Михельсон Х.А., Виксне Я.А. 1973. К вопросу об изучении территориальных связей у птиц // *Ориентация и территориальные связи популяций птиц*. Рига: 85-94.
- Нанкинов Д. 1970. Возвращаются ли на места своего рождения молодые дрозды? // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 55-59.
- Носков Г.А. 1975. К вопросу об эколого-физиологической целостности вида у птиц // *Исследования продуктивности вида в ареале*. Вильнюс: 106-117.
- Промптов А.Н. 1941. Современное состояние изучения гнездового паразитизма птиц // *Успехи совр. биол.* 14, 1: 30-51.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: 1-397.
- Шварц С.С. 1974. *Экология и эволюция*. М.: 1-64.
- Berndt R., Sternberg H. 1968. Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion // *Ibis* 110: 256-269.
- Haartman L. von. 1971. Population dynamics // *Avian Biology*. New York; London, 1: 391-459.
- Howard H. 1920. *Territory in Bird Life*. London: 1-208.
- Newton A. 1893. *A Dictionary of Birds*. Part 1. London.
- Sick H. 1939. Dialektbildung beim Regenruf des Buchfinken // *J. Ornithol.* 87: 568-592.
- Southern H.N. 1954. Mimicry in cuckoos' eggs // *Evolution as a Process*. London: 220-232.
- Stephan B. 1973. Populationsdynamik und Vogelzug // *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 49, 1: 175-183.



Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц)

А.С.Мальчевский

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*Второе издание. Первая публикация в 1974**

Развитие теоретических представлений о природе локальных популяций животных и выявление закономерностей микроэволюционного процесса невозможно без детального изучения отношения животных к занимаемой ими территории. При этом наибольший интерес должны представлять такие исследования, которые выясняют степень постоянства или подвижности территориальных связей не только на видовом, подвидовом или популяционном уровнях, но прежде всего на уровне отдельной особи и её потомства. Такие исследования могут дать исключительно ценный материал, необходимый для правильного суждения о широте нормы реакции, размахе панмиксии или степени генетической изолированности отдельных групп животных, населяющих различные участки видового ареала. Однако следить за тем, где появляются на свет отдельные особи и где оставляют они своё потомство, и выяснить куда, в свою очередь, попадает это потомство, к каким условиям оно может приспособливаться и как в связи с этим изменяться или изменять своё поведение, невозможно без широкого использования различных вариантов метода меченых особей — индивидуального маркирования животных.

Единицей теоретических построений при такого рода исследованиях должна быть история жизни отдельной особи и её ближайшего потомства. Речь, по существу, должна идти о составлении своеобразных родословных животных в природе, с описанием их демэкологических особенностей. Такая работа, естественно, сложна и чрезвычайно трудоёмка. Возможности же зоологов, работающих в указанном направлении, как известно, весьма ограничены, в связи с чем накопление точных документированных фактов идёт постепенно и в целом очень медленно. Тем не менее в использовании такого метода и должен заключаться современный уровень полевых экологических исследований, ставящих своей целью изучение размеров, границ и самой природы так называемых “местных популяций”, реальность существования которых у видов со сплошным ареалом и совершенными средствами к расселению, хотя и не подвергается сомнению большинством зоологов, тем не менее, с нашей точки зрения, ещё не может считаться доказанной.

* Мальчевский А.С. 1974. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // Вестн. Ленингр. ун-та 3: 5-15.

Сдана в печать 15 марта 1973.

В силу вполне понятных методических трудностей, связанных с индивидуальным маркированием животных в их раннем возрасте, а именно такое мечение необходимо для получения принципиально важных данных, этот уровень исследования пока что ещё не достигнут или не получил широкого распространения при изучении громадного большинства групп животных, особенно беспозвоночных.

При определении нормы реакции особей и видов и выяснении истинной природы естественных популяций или биологических рас, учёным в своих предположениях чаще всего приходится пользоваться косвенными данными или идти по пути лабораторного либо полевого экспериментов, которые, однако, ни в коем случае не могут заменить наблюдения за экспериментами самой природы с помощью меченых особей.

В орнитологии, в связи со спецификой её объектов, применение этого метода имеет наиболее давнюю историю, и хотя полноценных “единиц измерения” (данных по истории жизни особи и её ближайшего потомства) получено в общем немного, тем не менее именно в орнитологии более всего, пожалуй, накопилось таких фактов, которые могут способствовать пониманию значения различных форм территориальных отношений в процессе микроэволюции. Вполне закономерно, поэтому, что данная статья и написана в основном на орнитологическом материале.

Накопленные орнитологами данные обращают на себя внимание прежде всего своей противоречивостью. С одной стороны, собрано множество фактов, свидетельствующих о постоянстве территориальных связей и мест гнездования птиц, с другой — имеется большое количество указаний на значительную их подвижность, на наличие у очень многих видов большого количества “свободных” особей, каждую весну заново выбирающих себе гнездовой участок. Эти противоположные по своей природе и значению факты, как мы увидим в дальнейшем, теснейшим образом связаны между собой.

Подвижность территориальных связей птиц отчётливо выступает при проведении многолетних эколого-фаунистических исследований. Она же выявляется и при детальном изучении биологии птиц на ограниченных территориях с применением массового индивидуального мечения особей. К фактам, указывающим на значительную подвижность территориальных связей птиц, следует отнести прежде всего все случаи быстрого расширения границ видового ареала. Это явление, как известно, отмечено уже у очень многих видов, и по мере интенсификации орнитофаунистических работ количество такого рода примеров всё время увеличивается. Таким образом, сравнительно быстрое движение границ ареала в целом характерно для птиц и особенно типично для многих так называемых “сильных видов” из отряда воробьиных, переживающих период экспансии (Мальчевский 1968). Наиболее примечательно в истории расселения таких видов то, что быстрое освоение ими новых территорий первоначально происходит при чрезвычайно низкой численности вида в районах расселения, а не путём постепенного продвижения вследствие переуплотнения на границе ареала, как это обычно принято считать. Например, дрозд-белобровик *Turdus iliacus* в последнее десятилетие был отмечен впервые на гнездовые в

различных местах Восточной Европы, в частности в Польше (Jablonski 1963; Okulewicz 1967) и ГДР (Wilke, Marling 1965; Maschke 1967). Во всех известных случаях он гнездится там редкими парами на значительном удалении от основной части ареала. В начале 60-х годов этот дрозд загнездился и на юге Белгородской области в лесостепной дубраве “Лес на Ворске” (Новиков и др. 1963). До этого он никогда не наблюдался там гнездящимся — ни в “Лесу на Ворске”, ни в смежных районах. Теперь он регулярно выводит птенцов, ежегодно поселяясь в количестве нескольких пар (устное сообщение Н.П.Овчинниковой). В данном случае мы имеем хороший пример так называемой “дальней дисперсии”. Освоение новой территории произошло здесь путём оседания отдельных особей, по той или иной причине начавших гнездиться вдали от места их прежнего гнездования или места рождения. Таким же путём, по-видимому, в Восточной Европе шло расселение на запад зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides*, дубровника *Emberiza aureola*, чечевицы *Carpodacus erythrinus*, синехвостки *Tarsiger cyanurus* и некоторых других птиц.

О подвижности территориального поведения птиц свидетельствует и их способность быстро перераспределяться в пределах ареала и успешно осваивать биотопы, вновь возникшие в результате хозяйственной деятельности человека. Например, процесс формирования орнитофауны полезащитных полос и других искусственно возникших в степи лесонасаждений, как известно, шёл и идёт в целом чрезвычайно быстро (Волчанецкий, Медведев 1950; Мальчевский 1950; Дубинин 1955 и др.) и объяснить этот процесс невозможно, если не предполагать наличие в природе значительного количества резервных, свободных особей, не “привязанных” к местам своего рождения или прежним местам гнездования. Приходится лишь поражаться тому, как иногда быстро реагируют на возникновение новых благоприятных для гнездования мест, например, каменки *Oenanthe oenanthe* или даже такие, казалось бы, весьма консервативные колониальные птицы, как береговые ласточки *Riparia riparia*, обычно сразу же появляющиеся на новых карьерах после завершения земляных работ.

Точно также некоторые виды речных уток проявляют удивительную способность быстро заселять вновь возникающие водоёмы, пригодные для их существования. Например, в первый же год образования Кременецкого водохранилища на р. Оредеж (Ленинградская область), в 1959 г. численность кряквы *Anas platyrhynchos* и чирка-свистунка *Anas crecca* сразу же возросла во много раз. Если до образования водохранилища, в течение многих лет, далеко не на каждом киломetre поймы р. Оредеж можно было обнаружить гнездящуюся крякву, то после 1959 г., по наблюдениям Ю.Б.Пушкинского, на один километр поймы насчитывалось в среднем 10 выводков этого вида. Сходная картина наблюдалась также и при образовании Верхнесвирского водохранилища и других искусственно возникших водоёмов.

На подвижность территориальных связей указывают, кроме того, все факты быстрой положительной реакции птиц на мероприятия по их привлечению, а также многочисленные случаи резких годовых колебаний численности или нерегулярного гнездования многих видов в пределах опреде-

лённых областей или районов. Эта черта биологии, как известно, характерна для многих групп птиц — для некоторых выорков, сов и, в частности, для ряда видов уток. На резкие изменения численности водоплавающих птиц в зависимости от степени наполнения степных озёр водой в Западной Сибири уже давно обратил внимание А.Н.Формозов (1934, 1937). По данным С.П.Хорева (1965), количество выводков кряквы и чирка-свистунка на одних и тех же озёрах, протоках и реках в Лужском районе Ленинградской области может колебаться в зависимости от уровня паводка в 6-кратном пределе. Так, например, в 1962 г. (год высокого паводка) в районе наблюдений было зарегистрировано 117 выводков кряквы (70) и чирка-свистунка (47), а в 1964 г. — всего 19 (10 кряквы и 9 свистунка). Особенно подвижны молодые утки, часто гнездящиеся на значительно удалении от мест их рождения. Так, например, многие из молодых чирков-свистунков, окольцованных в Средней Англии, через год оказались на гнездовые в самых различных местах северо-западной Европы (Тимофеев-Ресовский и др. 1969).

При объяснении причин сравнительно быстрого перемещения птиц внутри гнездового ареала возможно несколько допущений. Нарушение территориальных связей и выселение части особей за пределы определённой территории могут возникнуть, во-первых, в тех случаях, когда общая численность вида в природе, в целом или в отдельных биотопах, начинает превосходить количество мест, благоприятных для размножения, что, с нашей точки зрения, бывает, однако, сравнительно редко и характерно для немногих видов. Во-вторых, перемещение птиц и появление их в новых местах является следствием резких изменений природных условий, в частности кормовых. В этом случае большую подвижность мест размножения, наблюдающуюся у многих выорковых, некоторых сов и других инвазионных птиц, следует, действительно, расценивать как особое приспособление к постоянно меняющимся условиям существования (Данилов 1970). У таких птиц, однако, поиск мест, благоприятных для размножения, происходит путём перемещения многих особей или даже целых стай из одного района в другой.

Существует, наконец, и третий, с нашей точки зрения основной, механизм, обеспечивающий постоянное перераспределение особей внутри ареала и способствующий обнаружению новых мест обитаний. Речь идёт о явлении “дисперсии”, характеризующем степень удалённости места размножения птицы от места её рождения, т.е. о закономерном, ежегодно повторяющемся процессе расселения молодых птиц, вообще более подвижных, не установивших ещё твёрдых связей с определённой территорией и выбирающих для себя постоянное место гнездования обычно в первый год своей жизни. Известны случаи появления в новых местах и старых особей, потерявших связь со своей первоначальной территорией. Они наблюдались даже у колониальных видов, вообще более консервативных (Nehls 1969).

Процесс дисперсии не бросается сразу в глаза, как консервативное поведение птиц. Он протекает незаметно и обнаружить его удаётся лишь с помощью методики индивидуального маркирования особей и систематических наблюдений на постоянных стационарах.

Результаты специальных наблюдений на участках многолетнего кольцевания птенцов мелких лесных воробынных птиц, проводившихся в 50 и 60-х годах сотрудниками и студентами Ленинградского университета в Савальском лесхозе Воронежской области (Мальчевский 1957), а также в различных пунктах Ленинградской области (Носков, Гагинская 1969; Лапшин 1970; Нанкинов 1970 и др.), позволяют говорить в целом о слабой привязанности молодых птиц большинства видов лесных воробынных к местам своего рождения. Ежегодное появление большого количества прилетавших со стороны неокольцованных особей, всегда составлявших основу населения воробынных птиц опытного участка, отмечалось нами во всех местах в течение всех лет наблюдений. Возврат молодых птиц в районы кольцевания варьировал от 0 и долей процента до 4-5%. Например, на восточном побережье Ладоги у пос. Гумбарицы (Ленинградская область), где установлены крупногабаритные ловушки для массового отлова птиц, позволяющие наряду с учётом гнёзд контролировать окольцованных местных птиц на значительной территории (установлены они на пути интенсивного пролёта мелких воробынных), возврат молодых пеночек-весничек *Phylloscopus trochilus*, по подсчётам С.П.Резвого, по трём годам наблюдений составил всего 1.4% (51 возврат) от общего числа (3800) окольцованных здесь с июня по август гнездовых птенцов, а также лётных и начавших уже кочёвку молодых птиц данного года рождения.

Наибольший процент возврата молодых птиц наблюдался у садовой овсянки *Emberiza hortulana*. Этот вид появился в Ленинградской области очень недавно, лишь в 50-х годах нынешнего столетия, и за сравнительно короткий срок стал в некоторых местах, например на Колтушских высотах, даже многочисленным (Лукина, Носков 1966). Распространение садовой овсянки в Ленинградской области имеет ярко выраженный островной характер. Она представлена здесь отдельными изолированными поселениями, что облегчает регистрацию возврата окольцованных птиц. Результаты трёхлетних наблюдений за одной из наиболее многочисленных колоний птиц на Колтушских высотах, проведённых Т.А.Рымкевич, показали, что такие изолированные поселения вида на границе ареала, даже если численность особей в них остаётся стабильной, не являются самовоспроизводящимися единицами ("популяциями"), а существуют на основе широкого генетического обмена с особями, населяющими другие участки ареала. Лишь 10% молодых птиц после зимовки оказываются в соей колонии, остальные разлетаются, а их место занимают другие птицы, прилетевшие со стороны.

Интересно отметить, что слабая привязанность к месту рождения наблюдалась не только у большинства открытогнездящихся перелётных лесных воробынных, но также и у некоторых оседлых птиц, гнездящихся в дуплах, у которых вообще можно ожидать повышенную привязанность к дому в связи с ограниченностью мест гнездования. Так, например, специальные исследования Г.А.Носкова и О.П.Смирнова, проведённые в Ленинграде и его окрестностях, выявили значительную подвижность и широкий разлёт от мест рождения молодых больших синиц *Parus major* и, наоборот, сильную привязанность к прежнему месту гнездования старых птиц. Эти дан-

ные согласуются с результатами исследователей, изучавших территориальные отношения у большой синицы в других районах и областях (Промптов, Лукина 1937; Лихачёв 1957; Мальчевский 1957). Сходная картина различия в поведении старых и молодых птиц была выявлена и у других так называемых оседлых видов-дуплогнездников — у полевого воробья *Passer montanus* и пухляка *Parus montanus*. На основании данных периодических отловов птиц у специально размещённых кормушек и гнездовых ящиков Г.А.Носковым и А.Р.Гагинской (1969) были получены материалы, которые позволяют говорить о большой текучести молодых полевых воробьёв по их составу. В зависимости от сложившихся обстоятельств молодые полевые воробы выбирают себе будущую территорию в течение длительного промежутка времени — с осени до конца зимы. Оседлость особей и достаточно строгий гнездовой консерватизм устанавливаются у них после первого гнездования. При большой оседлости старых особей сходная картина высокой подвижности молодых птиц была обнаружена А.В.Бардиным у синицы-пухляка. Для синиц, очевидно, вообще характерен широкий разлёт молодых птиц от места их рождения. Из 6482 окольцованных птенцов лазоревки *Parus caeruleus* возвраты удалось получить только от 10 особей (Berndt, Henze 1963). На основании этих данных авторы отнесли лазоревку к числу инвазионных птиц.

Факты, указывающие на постоянство территориальных связей, известны с давних пор у самых различных видов. Их накопилось очень много, и они общепризнаны. Например, серые вороны *Corvus cornix* каждый год, начиная с 1946 г., когда за ними стал наблюдать автор, по настоящему время, т.е. более 27 лет подряд, выводят птенцов, устраивая гнёзда всегда на одной и той же группе деревьев в саду Менделеевской линии у здания Ленинградского университета. Вполне вероятно, что вороны жили здесь и до 1946 г. и будут продолжать гнездиться ещё много лет. Трудно предположить, что всё время здесь живут одни и те же птицы. Однако как объяснить столь большое постоянство гнездования? Связано ли оно с особыми, подчас неуловимыми для нас условиями микрорайона, всегда привлекающими сюда ворон, или первостепенное значение имеют элементы их консервативного поведения? Вряд ли здесь возможен однозначный ответ.

Известен случай, когда единственный в округе соловей *Luscinia luscinia*, певший в определённой куртине кустов, был пойман птицеловом, а через несколько дней в тех же кустах пел уже другой соловей (устное сообщение Г.А.Носкова). Очевидно, условия этого микрорайона чем-то привлекали сюда соловьёв. Также и у ворон вид старого гнезда и общий удобный характер его местоположения могут послужить сигналом для занятия гнездовой территории посторонней вороной, не обязательно местного происхождения. Для поддержания же длительной преемственности места гнездования вполне достаточно, чтобы один из партнёров, самец или самка, хотя бы на один год (или на ряд лет, что вполне возможно) остался бы на прежнем месте. Второй член пары, совсем не обязательно, чтобы это был прямой потомок, всегда может быть привлечён сюда со стороны. В дальнейшем новая особь сама становится “хранителем” территории и т.д.

При угрожающе низкой численности вида консервативное поведение может привести к полному его исчезновению на значительном участке ареала. В этом отношении показательна судьба беркута *Aquila chrysaetos*, например, в Ленинградской области. По наблюдениям Ю.Б.Пукинского, последнее из известных жилых гнёзд этого орла было зарегистрировано в нескольких километрах к северо-западу от пос. Вериговщина. Оно существовало здесь длительное время. Однако за 11 лет наблюдений у этого гнезда охотниками было убито 4 взрослых самки беркута и 2 молодых. Тем не менее остававшийся в живых орёл каждый год находил себе новую пару, приводил её к своему старому гнезду, и орлы вновь начинали здесь гнездиться. Лишь после 1966 г. орлы совсем перестали посещать гнездо. Возможно, что старый орёл на этот раз сам погиб, либо он не смог подыскать себе самку. В настоящее время точных данных о гнездовании беркутов в Ленинградской области уже нет.

Известно множество примеров, когда окольцованные птицы возвращались точно на старые места гнездования или на место своего рождения. Эти факты послужили основанием для установления “правила гнездового консерватизма” — регулярного возврата птиц на родину. После выхода в свет книги Х.Говарда (Howard 1920), сформулировавшего свою “теорию гнездовой территории”, появилось особенно много работ, характеризующих именно консервативную сторону поведения птиц, и наметилась, как нам кажется, определённая тенденция к её переоценке и признанию за ней основной роли в процессе микроэволюции. На противоположную сторону поведения птиц — на явление дисперсии — стали обращать внимание сравнительно недавно. Однако сам процесс дисперсии до сих пор принято понимать как следствие перенаселения и борьбы птиц за гнездовой участок, за территорию (Kalela 1954; Lack 1954, 1966; Wynne-Edwards 1962; Armstrong 1965; Pinowski 1965 и др.). С нашей точки зрения, дисперсия у многих видов птиц не зависит от плотности населения и её надо понимать как присущую виду подвижную стадию онтогенеза.

Переоценка явления консерватизма в жизни птиц характерна для многих современных работ. Она может возникнуть по двум причинам — методической и по причине традиционности теоретических взглядов. Последняя часто приводит к тому, что исследователь невольно всё внимание обращает на одну сторону явления, а иногда даже, в качестве доказательства, использует ссылку на авторитет.

Касаясь методической стороны, следует обратить внимание на неизбежные трудности, которые возникают при оценке результатов кольцевания, когда количественно характеризуют, с одной стороны, степень консервативности и, с другой — дальность перемещений половозрелых птиц от места их рождения и характер распределения их по гнездовой области.

Естественно, что далёкие находки окольцованных птиц более случайны, чем близкие. Степень трудности их обнаружения для видов с равномерным распространением возрастает пропорционально квадрату расстояния от места кольцевания и контроля, в связи с чем получаемые показатели меры консерватизма и дисперсности популяций неравноценны по степени их точности. Более или менее полно отражается обычно лишь одна

из двух сторон, которыми должна характеризоваться жизнь популяций,— сторона консервативная. Подчас приходится даже поражаться тому, каким образом вообще становятся известны повторные находки гнездящихся птиц за сотни километров от мест их рождения. В общей сложности случаев отдалённого гнездования может оказаться значительно больше, чем считают. В результате “мера дисперсности” по-настоящему остаётся не выясненной даже у такого в общем хорошо поддающегося контролю вида, как городская ласточка *Delichon urbica*, наблюдения за которой были обобщены в недавно опубликованной работе (Rheinwald, Gutscher 1969).

Очень важно, что теперь стали различать “ближнюю” и “дальнюю” дисперсии (Berndt, Sternberg 1969; Виксне 1970). По всей видимости, они возникают на различной экологической основе и на противоположных категориях внутривидовых отношений — конкурентных в местах переуплотнения и контактных — на участках ареала с низкой численностью. Основная функция так называемого “территориального поведения” птиц (пения и т.п.), с нашей точки зрения, не может заключаться лишь в лимитировании оптимальной плотности населения в соответствии с ресурсами того или иного биотопа (Wynne-Edwards 1962). Привлечение особей своего вида, находящихся в стадии дисперсии, в новые или слабонаселённые места с помощью песни и других форм гнездового поведения имеет не меньшее значение для процветания вида. Поэтому многие редкие в той или иной части ареала одиночно гнездящиеся виды воробьиных птиц и поселяются первоначально небольшими “колониями”.

Мера ближней дисперсии, с нашей точки зрения, то же самое, что и мера гнездового консерватизма, так как она отражает характер оседания птиц при возврате их на места размножения в целом в районе их рождения или около него. Во всяком случае, к существенному обмену генетической информации между популяциями она может привести лишь с течением очень длительного времени и то при отсутствии территориально-механической изоляции. Что касается меры дальней дисперсии, за счёт которой и осуществляется панмиксия, то именно она практически и остаётся всегда невыясненной до конца. Орнитологи лишь очень медленно накапливают факты в этом направлении, в связи с чем о размахе и эволюционном значении дальней дисперсии приходится судить в основном по косвенным показателям.

Особенно затруднён сбор данных по воробьиным птицам, на которых вообще мало обращают внимания, тем более в районах малонаселённых. В лучшем положении находятся промыслово-охотничьи виды, в частности утки. Однако даже и по ним не всегда можно получить однородные и сравнимые показатели. Несмотря на то, что осенняя охота на уток часто бывает разрешена повсеместно, степень интенсивности выявления птиц имеющих кольца (т.е. отстрела), в разных местах, естественно, различна. В значительном удалении от охотничих хозяйств и, соответственно, в удалении от пунктов кольцевания уток, степень интенсивности отстрела должна быть ниже, хотя бы по причине резкого возрастания размеров территории. Неизвестным, кроме того, обычно остается и общее количество добытых уток на единицу площади угодий по каждому району, что необходимо

знать для того, чтобы судить о частоте встречаемости особей с кольцами в разных местах. Таким образом, сама по себе картина распределения возвратов колец по территории, полученная на основании лишь “пробы”, взятой охотниками, как бы ни была интересной и важной, недостаточна для полной характеристики явления дальней дисперсии у уток. Тем не менее, если даже судить только по данным Центра кольцевания, то показатель дисперсии кряквы *Anas platyrhynchos* в европейской части СССР в целом оказывается достаточно высоким: 35% уток, окольцованных на первом году жизни, по достижении половозрелости удаётся обнаружить в угодьях, находящихся в 120 км, а иногда и значительно дальше, от места их кольцевания (Шевырёва 1969).

Таким образом, при определении степени изолированности так называемой “местной популяции” орнитологи чаще всего руководствуются, по существу, лишь показателем консервативного поведения птиц. Поэтому в своё время и возникло представление, будто бы популяции птиц гораздо более изолированы друг от друга, чем можно было бы ожидать (Lack 1947).

В то же время необходимо отметить, что у разных видов и отдельных популяций иногда выявляются противоположные тенденции. Как всегда в зоологии, основная трудность решения проблемы заключается в чрезвычайном разнообразии изучаемых объектов. Виды птиц слишком различны по своей экологии и истории, а особи одного и того же вида нередко обитают в слишком разных условиях и, главное, в различном биотическом окружении, с тем чтобы вопрос о территориальных отношениях решать одинаково. Характер этих отношений во многом зависит от того, в какой степени опытный участок удалён от другого ближайшего места концентрации вида, представляет ли он основной тип угодья или является частью большой территории, более или менее однородной по своим экологическим условиям.

В одних случаях молодые птицы местного происхождения постепенно становятся основной частью производителей, как это, например, наблюдалось у уток на оз. Энгурес в Латвии (Михельсон и др. 1968, 1970), на изолированных прудах Аскании-Нова (Андреевский 1959) и на городских прудах в Познани (Graczyk, Meisnerowski 1966); в других — они почти не отлавливаются на участках систематического кольцевания гнездовых птенцов, о чём говорилось выше. Таким образом, возникает необходимость соответствующей оценки разных видов и отдельных популяций птиц по степени их консервативности и дисперсности и различия крайних типов развития популяций — дисперсного и консервативного (Мальчевский 1968), развивающихся на основе широкого или узкого генетического обмена.

Переходя к обсуждению теоретической стороны вопроса и влияния традиционных представлений на исследователя, хочется ещё раз указать на то, что явление дисперсии не обязательно должно быть обусловлено недостатком мест, пригодных для гнездования, и конкурентными отношениями на местах рождения. Возможны также и другие внешние и внутренние причины расселения молодых птиц, на которые мы уже обращали внимание (Мальчевский 1969). Этот вопрос также не должен решаться однозначно.

Разграничить причину и следствие бывает не всегда легко. Например, по результатам работы Я.Балтвилкса (1970), молодые, окольцованные в восточной Прибалтике вороны *Corvus corax*, по достижении половозрелости к весне оказались расселившимися на расстоянии 100-200 км от места их рождения. Столь дальние перемещения птиц могли возникнуть, как полагает автор, из-за очень больших гнездовых участков, характерных для воронов, в связи с чем молодые птицы и были изгнаны далеко за пределы родной территории. Однако без меньшего основания можно предположить, что ворон — птица вообще редкая и что отлетать далеко от места, где она родилась, её вынуждает необходимость контакта с другими особями своего вида в период образования пар. Естественно, что объяснение фактов подобного рода во многом определяется исходными теоретическими представлениями.

Работы с некоторыми колониальными видами птиц, например с обыкновенной чайкой *Larus ridibundus*, показывают, что явление ближней и дальней дисперсии возникает, в основном, в старых колониях, численность особей в которых уже стабилизировалась и достигла определённой плотности (Виксне 1968). Однако далеко не у всех видов птиц дисперсия особей происходит при таких же условиях.

У очень многих свободногнездящихся лесных воробыиных птиц такую закономерность в развитии популяций усмотреть не удается. На колоссальных пространствах таёжной зоны вообще не приходится говорить о предельных плотностях населения очень многих видов. Скорее надо искать причины, объясняющие чрезвычайно низкую плотность их населения. В силу крайней малочисленности на значительной части ареала у них трудно предполагать наличие конкурентных отношений. И тем не менее у многих из них, например, у снегиря *Pyrrhula pyrrhula*, зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides*, садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum*, дубровника *Emberiza aureola* происходит постоянный процесс расселения как внутри ареала, так и за его пределами.

Итак, отношение птиц к территории определяется, в первую очередь, их видовыми и возрастными особенностями. Оно может зависеть также от экологических условий, географического положения и размеров ареала вида или популяции. В целом для вида или популяции территориальные связи складываются из двух явлений — территориального консерватизма и дисперсии особей. Эти явления следует в основном понимать как возрастные особенности поведения птиц. Понимать дисперсию лишь как следствие перенаселения и больбы птиц за территорию нельзя. Дисперсия может иметь место и при низких плотностях населения. Консерватизм типичен для взрослых, удачно размножавшихся особей, использующих преимущество своего опыта в привычных для них условиях. Дисперсия характерна в основном для молодых птиц-первогодков, более подвижных и склонных к расселению. Оба явления — две неразрывно связанные стороны процесса микроэволюции. По биологическому смыслу и эволюционному значению они противоположны. Консерватизм сохраняет эволюционные достижения вида, явление дисперсии обуславливает возможность новых завоеваний.

Консервативное поведение птиц, способствуя изоляции популяций, создаёт условия для внутривидовой дифференциации и видообразования. Явление дисперсии препятствует изоляции, осуществляет панмиксию и тем самым повышает общий уровень экологической пластиности особей и всей организации вида на широких пространствах ареала. Таким образом, дисперсия — фактор видопреобразования.

При нарушении равновесия между территориальным консерватизмом и дисперсией возникает либо экспансия вида и расширение ареала, либо наступает “консервативный” период его существования. Преобладание консервативной стороны поведения птиц в течение длительного времени при усугублении условий и разбросанности популяций может привести к постепенному сокращению ареала, ослаблению вида и его угасанию.

Литература

- Андреевский И.В. 1959.** К динамике поселения кряквы в Аскании-Нова // *Труды 3-й Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 13-19.
- Балтвилкс Я. 1970.** Дисперсия врановых (Corvidae) восточного побережья Балтийского моря // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 17-20.
- Виксне Я.А. 1968.** О значении послегнездовых кочевок в территориальном размещении гнездящихся озерных чаек (*Larus ridibundus*) // *Экология водоплавающих птиц в Латвии.* Рига: 167-205.
- Виксне Я.А. 1970.** Связь с местом рождения у озерной чайки (*Larus ridibundus*) // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 41-44.
- Волчанецкий И.Б., Медведев С.Н. 1950.** К вопросу о формировании фауны полезащитных полос // *Учен. зап. Харьк. ун-та* 33: 7-31.
- Данилов Н.Н. 1970.** Территориальные связи птиц и регуляция энергетических отношений в биогеоценозах // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 45-46.
- Дубинин Н.П. 1955.** О проблемах изменения фауны птиц в лесах юго-восточной части СССР // *Сообщ. Ин-та леса* 4: 3-30.
- Лапшин Н.В. 1970.** К вопросу о степени постоянства населения птиц о. Селькъя-марьянсаари (Ладожское озеро) // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 47-50.
- Лихачёв Г.Н. 1957.** Оседлость и миграции большой синицы (*Parus major*) // *Пр. Бюро кольцевания* 9: 242-272.
- Лукина Е.В., Носков Г.А. 1966.** К орнитофауне Колтушских высот // *Материалы 6-й Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 96-97.
- Мальчевский А.С. 1950.** Гнездование птиц в лесных полосах Заволжья // *Учен. зап. Ленингр. ун-та* 134: 208-227.
- Мальчевский А.С. 1957.** Явление гнездового консерватизма у воробыниных птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 58-70.
- Мальчевский А.С. 1968.** О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // *Зоол. журн.* 47, 6: 833-842.
- Мальчевский А.С. 1969.** Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // *Орнитология в СССР.* Ашхабад, 1: 111-124.
- Михельсон Х.А., Леиньш Г.Г., Меднис А.А., Климиньш В.А. 1968.** Демография популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) озера Энгурес // *Экология водоплавающих птиц Латвии.* Рига: 153-166.
- Михельсон Х.А., Леиньш Г.Г., Меднис А.А. 1970.** Роль местных птиц и иммигрантов в возобновлении гнездящейся популяции широконоски и хохлатой чернети на озере Энгурес (Латвийская ССР) // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 51-54.

- Нанкинов Д.** 1970. Возвращаются ли на места своего рождения молодые дрозды? // *Материалы 7-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига, 1: 55-59.
- Новиков Г.А., Мальчевский А.С., Овчинникова Н.П., Иванова Н.С.** 1963. Птицы "Леса на Ворскле" и его окрестностей // *Вопр. экол. и биоценол.* 8: 9-118.
- Носков Г.А., Гагинская А.Р.** 1969. Ювенильная линька и миграции полевых воробьев в условиях Ленинградской области // *Вопр. экол. и биоценол.* 9: 48-58.
- Промитов А.Н., Лукина Е.В.** 1937. Изучение оседлости синиц (Paridae: Aves) методом кольцевания // *Зоол. журн.* 16, 4: 688-699.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.** 1969. *Краткий очерк теории эволюции.* М.: 1-407.
- Формозов А.Н.** 1934. Озерная лесостепь и степь Западной Сибири как область массового обитания водяных птиц // *Бюл. МОИП* 43, 2: 256-284.
- Формозов А.Н.** 1937. Материалы к экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах Гос. Наурзумского заповедника // *Памяти академика М.А.Мензбира.* М.; Л.: 551-595.
- Хорев С.П.** 1965. О динамике численности водоплавающих птиц на юге Ленинградской области и причинах, влияющих на нее // *География ресурсов водоплавающих птиц в СССР.* М., 1: 64-67.
- Шевырёва Т.П.** 1969. О постоянстве и смене мест гнездования, линьки и зимовки водоплавающими птицами // *Сообщ. Прибалт. комиссии по изуч. миграций птиц* 6: 13-38.
- Armstrong J.T.** 1965. Breeding home range in nighthawk and other birds: its evolutionary and ecological significance // *Ecology* 46: 619-629.
- Berndt R., Henze O.** 1963. Die Blaumeise, *Parus c. caeruleus* L., als Invasionsvogel // *Vogelwarte* 22, 2: 93-99.
- Berndt R., Sternberg H.** 1969. Über Begriffe, Ursachen und Auswirkungen der Dispersion bei Vögeln // *Vogelwelt* 90, 2: 41-53.
- Graczyk R., Meisnerowski S.** 1966. Kazka krzyzowka (*Anas platyrhynchos* L.) w parku Sotackim w Poznaniu // *Raczniki Wydzszej Szkoły Rolniczej w Poznaniu* 32: 5-27.
- Howard H.** 1920. *Territory in the Bird Life.* London: 1-208.
- Jablonski B.** 1963. Observacie drozdika *Turdus musicus* L. na Nizu Polskim w okresie logowym // *Notatki Ornithol.* 4, 4: 38-41.
- Kalela O.** 1954. Über den Revierbesitz bei Vögeln und Säugetieren als populationsökologische Factor // *Ann. zool. soc. Vaname* 16: 1-48.
- Lack D.** 1947. *Darwin's Finches.* Cambridge Univ. Press: 1-208.
- Lack D.** 1966. *Population Studies of Birds.* Oxford: 1-341.
- Maschke H.J.** 1967. Eine Rotdrossel-brut in der Niederlauzitz // *Falke* 5: 160-161.
- Nehls H.W.** 1969. Zur Umsiedlung, Brutortstreue und Brutreife der Brandseeschwalbe (*Sterna sandvicensis*) nach Ringfunden auf Langenweeder // *Vogelwarte* 25, 1: 52-57.
- Okulewicz J.** 1967. Nowestanowiska legowe drozdika *Turdus iliacus* L. w prowieceke trzynskim na Mazurach // *Przegl. Zool.* 11, 1: 75-78.
- Pinowski J.** 1965. Overcrowding as one of the causes of dispersal of young Tree Sparrows // *Bird Study* 12, 1: 18-28.
- Reinwald G., Gutscher H.** 1969. Dispersion und Ortstreue der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*) // *Vogelwelt* 90, 4: 121-140.
- Wilke H., Merling K.** 1965. Brut der Rotdrossel, *Turdus iliacus* L., in der Niederlauzitz // *Beitr. Vogekunde* 11, 1/2: 32-33.
- Wynne-Edwards V.C.** 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour.* Edinburg; London: 1-653.

