

СОДЕРЖАНИЕ

- 951-966 Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии.
4. Математические модели экологических систем.
Э.А.ТРОПП, В.А.ЕГОРОВ, Ю.Г.МОРОЗОВ
- 967 О нахождении смешанной кладки змееяда *Circaetus gallicus* и степной пустельги *Falco naumanni* в Прибалхашье.
Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ, А.С.ЛЕВИН
- 968-969 Кормовые методы, используемые пустельгой *Falco tinnunculus* при добывании мелких воробьиных, А.Г.РЕЗАНОВ
- 969-970 О пищедобывательной деятельности у пустельги *Falco tinnunculus*. Ю.Э.КЕСПАЙК, Р.А.ЛЕХТ
- 971-975 Птицы, наблюдавшиеся в Олонецкой губернии в июне 1911 года. В.Л.БИАНКИ
- 975-977 Опосредованное обучение у животных.
Б.П.МАНТЕЙФЕЛЬ
- 977-978 Горная завирушка *Prunella montanella* в окрестностях Караганды. В.ЛЕНХОЛЬД
- 978 О чёрном жаворонке *Melanocorypha tatarica* в Самарской губернии. А.Н.КАРАМЗИН
-

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

CONTENTS

- 951-966 Mathematical methods for intellectual databases
in biology. 4. Mathematical models for ecosystems.
E.A.TROPP, V.A.EGOROV, Yu.G.MOROZOV
- 967 Mixed clutch of the short-toed eagle *Circaetus gallicus*
and the lesser kestrel *Falco naumanni* in Balkhash region.
N.N.BEREZOVNIKOV, A.S.LEVIN
- 968-969 The feeding methods used by the common kestrel
Falco tinnunculus to hunt small passerines.
A.G.REZANOV
- 969-970 On feeding activity of the common kestrel *Falco*
tinnunculus. Yu.E.KESPAIK, R.A.LEHT
- 971-975 The birds observed in the Government of Olonets
in June 1911. V.L.BIANCHI
- 975-977 Adoption learning in animals. B.P.MANTEIFEL
- 977-978 The Siberian accentor *Prunella montanella*
near Karaganda. V.LENHOLD
- 978 The black lark *Melanocorypha tatarica*
in the Government of Samara. A.N.KARAMZIN
-

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

Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии.

4. Математические модели экологических систем

Э.А.Тропп, В.А.Егоров, Ю.Г.Морозов

Физико-технический институт им. А.Ф.Иоффе РАН, Санкт-Петербург, 194021, Россия

Поступила в редакцию 11 декабря 2001

Возрастная структура популяций

Модели экологических систем, описанные в предыдущей части нашей статьи (Тропп и др. 2002) и основанные на “уравнении материального баланса”, часто подвергаются критике за использование величин численности популяций (либо биомассы, плотности и т.п.). Дальше многих в этой критике идут уже упоминавшиеся выше скептики — авторы книги “Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ” (Тутубалин и др. 1999): “Что в точности понимается под численностью $N_i = N_i(t)$ i -го вида в момент t ?” — задают они риторический вопрос и продолжают — Дело в том, что правые части системы 4.1 [2.1 в: Тропп и др. 2002 — Э.Т.], призваны учесть всё, в том числе, например, и явление размножения особей всех видов. Но размножаться-то живые существа начинают не сразу после рождения, а по достижении определённого репродуктивного возраста, в то время как под численностью особей вида понимается общая численность всех особей, без разделения по возрастам. Небольшое размышление показывает, что кроме разделения по возрастам, необходимо учитывать и пространственное размещение особей изучаемых видов. Таким образом, вполне может получиться так, что необходимо более детальное рассмотрение, при котором одно число N_i превращается в вектор большой размерности, либо вообще в функцию нескольких переменных, описывающую распределение особей данного вида по возрасту, по среде обитания и т.д.”. Заключает этот пассаж суровый приговор, выносимый математической экологии: “Итак, в отличие от классической физики или астрономии, в которых сам смысл переменных обычно достаточно ясен, в принципиально более сложной биологической ситуации может быть не вполне ясным смысл вводимых математических символов” (с. 98).

Не без сожаления приходится констатировать, что цитируемые авторы бьются в открытую дверь, а очередная попытка обнаружить специфику биологии по отношению к физике оказалась неудачной. Методы (пусть и грубые, и “физикалистские”) учёта пространственного распределения особей мы кратко описали в предыдущем пункте. Достаточно давно известны и способы учёта распределения особей по возрастам (и по другим признакам). С другой стороны, в “классической физике”, во всяком случае со времен Л.Больцмана, существует раздел, т.н. физическая кинетика, как раз

имеющая дело с функцией распределения “физических особей” — классических частиц — по различным фазовым переменным, прежде всего по скоростям. С тех же пор известен и смысл “неопределённого” понятия плотности — это интеграл функции распределения по тем переменным, по которым “имеется распределение”. Так, если бы мы поинтересовались суммарной численностью распределённых в пространстве популяций, то мы должны были бы сосчитать интеграл

$$N(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} N(x, y, t) dx dy. \quad (4.1)$$

Если мы будем знать функцию распределения особей по возрасту $u(t, \tau)$, то численность $N(t)$ выразится интегралом

$$N(t) = \int_0^{\infty} u(t, \tau) d\tau \quad (4.2)$$

и т.д. (мы считаем, что читателю ясно, как — при необходимости — “совместить” формулы 4.1, 4.2 и им подобные).

Дополнительную иронию в ситуацию вносит то, что в физической кинетике электронов довольно давно известно т.н. диффузионно-возрастное приближение (см. напр.: Кольчужкин, Учайкин 1978). Для электронов это метафора. Переменной τ (“возрастом”) в некоторых случаях описывается потеря электроном, движущимся в твёрдом теле, своей первоначальной энергии. Тем не менее формальная аналогия соблюдается полностью, и процесс “старения” электрона описывается теми же формулами, что и процесс старения живых существ (другое дело, что “питание”, размножение и прочие “жизненные функции” электрона не имеют ничего общего с биологией). Так что если бы специалисты по математической экологии не догадались бы о том, как учесть возраст особей, то когда-нибудь информация об этом дошла бы до них путем “диффузии идей”. Но они, хотя и сравнительно поздно (в 1945 году), но пришли к этой идее самостоятельно, а “стихийные” (“ремесленные”, “интуитивные”) способы учёта возрастной структуры зафиксированы в одной из отраслей теории популяций — демографии, при математическом моделировании популяции человека — едва ли не столетием раньше. Таким образом, по этому признаку (учёт / не учёт возрастной структуры популяций) математическая физика и математическая биология “не дифференцируются”.

Истратив столько места на дискуссию со скептиками, мы не можем дать вывод “демографического уравнения” (см. напр.: Староверов 1997). Прибегнем к рассуждению по аналогии. Очевидно, что старение — это “таксис” (дрейф) по оси возрастов, причём строго однонаправленный: нельзя попеременно чуть-чуть постареть и чуть-чуть помолодеть. После этого напоминания нетрудно поверить, что уравнение относительно $u(t, \tau)$ — функции распределения по возрасту имеет вид

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial \tau} + du = 0. \quad (4.3)$$

Скорость дрейфа в уравнении (4.3) положена равной единице; это связано с тем, что мы измеряем время и возраст в одних и тех же единицах. Если по каким-либо причинам мы выберем для этих переменных разные масштабы, то перед вторым членом в (4.3) появится “размерный множитель” — “скорость старения”. Нетрудно догадаться, что коэффициент $d(t, \tau)$ перед последним членом описывает относительную смертность особей возраста τ в момент времени t , поскольку рождаются особи только “нулевого” возраста. Процесс рождения описывается соотношением

$$u(t, 0) = \int_{\tau}^{\infty} b(t, \tau) u(t, \tau) d\tau, \quad (4.4)$$

где $b(t, \tau)$ — функция рождаемости. Кроме своеобразного “граничного условия” (4.4), необходимо задать ещё и начальное условие — возрастную структуру популяции в некоторый момент, выбранный за начальный:

$$u(0, \tau) = g_0(\tau). \quad (4.5)$$

И в демографии, и в теории популяций отличных от человека видов применяется также дискретный аналог модели (4.3)-(4.5). При этом выбирается интервал времени Δ — шаг расчёта, этот же интервал служит и для дискретизации распределения по возрастам. Модель (4.3)-(4.5) переходит в рекуррентное соотношение

$$\underline{n}(t + 1) = Z_n(t), \quad (4.6)$$

где $\underline{n}(t)$ — вектор-столбец $\underline{n}(t) = [n_1(t), n_2(t), \dots, n_k(t)]^T$ размерности k , где k — возраст (в единицах Δ), до которого особи никогда не доживают;

$n_i(t) = \int_{i\Delta - \Delta}^{i\Delta} U(t, \tau) d\tau$ — число особей в возрасте от $(i - 1)\Delta$ до $i\Delta$;

T — знак транспонирования.

Матрица L , называемая матрицей Лесли по имени автора, её построившего, имеет вид:

$$L = \begin{pmatrix} 0, 0, & \dots, & 0, b_1, & \dots, & b_p, 0, & \dots, & 0, 0 \\ s_1, 0, & \dots, & 0, 0, & \dots, & 0, 0, & \dots, & 0, 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0, 0, & \dots, & 0, 0, & \dots, & 0, 0, & \dots, & s_{k-1}, 0 \end{pmatrix} \quad (4.7)$$

Здесь $s_i = [1 - d\Delta] \cdot \Delta$, $s_i\Delta$ — доля выживания в i -ом возвратном интервале за время Δ .

Модели (4.3)-(4.5) и (4.6), (4.7) не различают пол особей, за что “очень часто и легко подвергаются критике” (Староверов 1997). Как отмечается в этой работе, упрощающие предположения этих моделей настолько просты, что от них следовало бы отказаться с самого начала. Введение в модель распределения по полам не представляет никакого труда. Вместо одной функции $u(t, \tau)$ вводят две функции — $u_1(t_1, \tau)$ и $u_2(t_2, \tau)$ — для разных полов. Вместо модели (4.3)-(4.5) получаем систему:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial t} + d_1(t, \tau)u_1 &= 0, \\
\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial t} + d_2(t, \tau)u_2 &= 0, \\
u_1(t, 0) &= \int_{\tau}^{\infty} b_1(t, \tau)u_1(t, \tau)d\tau, \\
u_2(t, 0) &= \int_{\tau}^{\infty} b_2(t, \tau)u_2(t, \tau)d\tau, \\
u_1(0, \tau) &= g_{10}(t), \\
u_2(0, \tau) &= g_{20}(t).
\end{aligned} \tag{4.8}$$

Дискретизация модели (4.8) производится аналогично дискретизации модели (4.3)-(4.5) (см.: Староверов 1997). В модели (4.8) сохраняется один существенный недостаток: она не учитывает необходимость обоих полов для воспроизводства популяции. Отсутствие особей женского пола ($u_1 = 0$) приводит к вырождению популяции, а отсутствие особей мужского пола — нет. О.В.Староверов (1997, с. 52) отмечает, что необходимость улучшения этой модели актуальна, например, для популяции комаров: “один из методов борьбы с ними состоит в подготовке и установке ловушек для самцов комаров, уменьшение которых приводит к уменьшению всей популяции”. Для учёта этого явления следует включить в коэффициенты b_1 и b_2 зависимость от числа самцов. О.В.Староверов предлагает зависимости

$$\begin{aligned}
b_1 &= b_{10}(t, \tau) \min(u_1, u_2), \\
b_2 &= b_{20}(t, \tau) \min(u_1, u_2).
\end{aligned}$$

Возможны и другие виды нелинейности, например, множитель, пропорциональный u_2 при малых u_2 и стабилизирующийся при $u_2 \gg 1$ (ср. с гиперболической моделью).

В уравнениях (4.3)-(4.8) коэффициенты рождаемости и смертности считаются функциями времени. Это могут быть и явные функции времени, учитывающие, например, сезонную зависимость рождаемости и смертности. Кроме того, имеется в виду зависимость от времени через факторы, влияющие на рождаемость и смертность (наличие пищи, погодные и другие экологические условия). Если эти зависимости выражаются через численность (4.2), то уравнения (4.3)-(4.8) становятся нелинейными и допускают только численное решение. Если же не учитывать такие нелинейности, то и непрерывные, и дискретные “демографические” модели допускают аналитические решения.

В экологической литературе встречаются и модели, частично учитывающие наличие возрастной структуры популяции только через фактор конечности времени от рождения особи до наступления репродуктивного периода. Это приводит к замене дифференциальных уравнений на уравнения с запаздывающим аргументом (Мэйнард Смит 1976). Первым обратил внимание на важную роль запаздывания в динамике экосистем Хатчинсон (Hutchinson 1948). Он ввёл “логистическое уравнение с запаздыванием”:

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t)[a - bN(t - T)].$$

В монографии Ю.М.Свирижева (1987, гл. 3) рассмотрены линейные модели с запаздыванием и на их основе объясняются колебания численности зелёной назальной мухи, наблюдавшиеся в лаборатории эксперимента Никольсона (Nicholsen 1952).

Дискретные модели. Детерминированный хаос

Одна из двух причин: либо объективная — необходимость учёта дискретности сезонов размножения (Свирижев 1987, гл. 3), либо “операционная” — необходимость решения дифференциальных уравнений на компьютере, — приводит к замене непрерывных моделей на дискретные (см. выше переход от 4.3-4.5 к 4.6-4.7). Дифференциальные уравнения, например, уравнение динамики изолированной популяции

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \quad (5.1)$$

заменяется на конечно разностное соотношение

$$N_{i+1} - N_i = \varphi(N_{i+1}, N_i). \quad (5.2)$$

В теории разностных уравнений различают случай (5.2), когда правая часть уравнения зависит от значений искомой функции в моменты $t = i$ и $t = i + 1$, и более простой случай, когда в правой части уравнения (5.2) зависимости от N_{i+1} нет:

$$N_{i+1} - N_i = \varphi(N_i). \quad (5.3)$$

Случай (5.2) называют явной схемой (или рекуррентным соотношением, или отображением), поскольку из (5.3) по известному N_i явным образом находится N_{i+1} . В случае (5.2), т.н. неявной схемы, чтобы найти N_{i+1} по известному N_i необходимо решить, вообще говоря, нелинейное уравнение (5.2). Очевидно, что явная схема (5.3) несравненно удобнее с вычислительной точки зрения, чем неявная схема (5.2). Однако уже давно известна и плата за это удобство: в явных схемах возможны неустойчивости, раскачка колебаний, не имеющих никакого отношения к процессу, описываемому исходным дифференциальным уравнением. Столь же давно известен и способ борьбы с этим явлением: выбор достаточно малого шага по времени (после чего вычислительные преимущества явной схемы во многом утрачиваются). Такую “оборонительную”, “консервативную” позицию по отношению к неустойчивым рекуррентным уравнениям длительное время занимало большинство специалистов. Но в последние десятилетия у некоторых из них проснулся интерес к тому, что же происходит тогда, когда решение разностного уравнения теряет устойчивость. Оказалось, что такие системы демонстрируют сложное “поведение”, отнюдь не сводящееся только к регулярному росту амплитуды колебаний, а приближающееся по своим свойствам к стохастическому, случайному процессу. Такое поведение простых по своим “законам движения” систем было естественно назвать хаотическим. Этот хаос отличается от, так сказать, “априорной” сто-

хастичности, с которой имеет дело теория вероятностей и теория случайных процессов. В этих дисциплинах случайные величины или случайные функции с их распределениями вероятностей заданы изначально. Обычно его наличие постулируется для больших “коллективов”: молекул газа, особей в популяции и т.п. (“законы больших чисел”). В отличие от этой, уже привычной для учёного сообщества ситуации, “новый” хаос возникает в простых системах. Скажем, к модели популяции мы приходим, отказываясь учитывать вероятностную природу процессов размножения и гибели. Мы отказываемся учитывать флуктуации и записываем детерминированные соотношения относительно средних величин. И вот оказывается, что в таких системах хаос возникает “сам собой”. Неудивительно, что этим явлениям было присвоено парадоксальное название “детерминированный хаос”.

Одним из популярных объектов любителей детерминированного хаоса служит дискретный вариант логистического дифференциального уравнения (1.4) — т.н. логистическое отображение

$$x_{n+1} = f_r(x_n) = rx_n(1 - x_n). \quad (5.4)$$

Оно было введено П.Ф.Ферхюльстом ещё в 1845 году. Рекуррентное соотношение (5.4), как и его непрерывный аналог (1.4), имеет два положения равновесия, или две “неподвижные точки”. При достаточно малом r , в пределах от 0 до 1, устойчивой является неподвижная точка $x = 0$.

При $1 < r < 3$ неподвижная точка $x = 0$ теряет устойчивость, уступая место точке $x = 1 - 1/r$ (собственно, только в этом диапазоне рекуррентное соотношение (5.4) может считаться дискретной моделью непрерывного процесса 1.4). При $r = 3$ и эта точка, в свою очередь, теряет устойчивость. Что при этом происходит? У отображения (5.4) нет неподвижных точек. Но существуют две неподвижные точки у “квадрата” отображения f_r :

$$f_r^2(x) = f_r[f_r(x)].$$

Именно эти точки становятся устойчивыми при $r > 3$. Остановиться в них точка x_n не может, и поэтому она совершает колебания, переходя из одной точки в другую с периодом 2 (рис. 1).

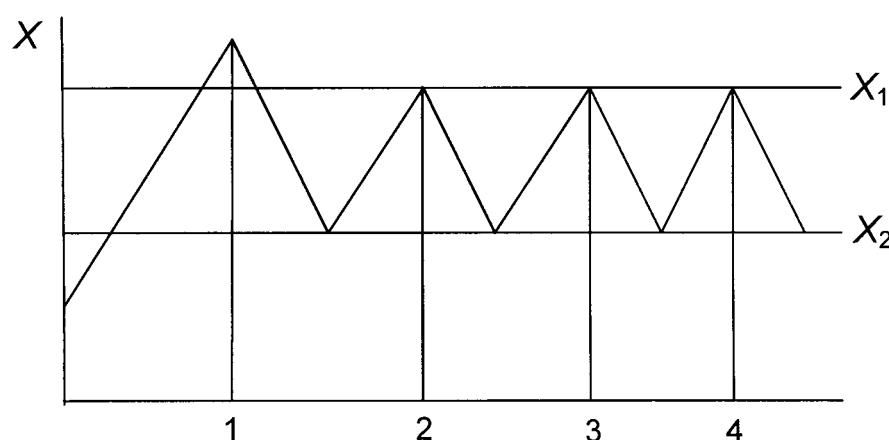


Рис. 1.

Пара точек (x_1, x_2) становится притягивающим множеством (“аттрактором”) отображения (5.4) (такой периодический аттрактор называют циклом). При дальнейшем росте управляющего параметра r теряет устойчивость и цикл. Новые устойчивые точки появляются у итерации

$$F_r^4 = f_r^2[f_r^2(x)],$$

поэтому период цикла удваивается. Бифуркации удвоения периода происходят при значениях r , накапливающихся в окрестности точки r_∞ по закону:

$$n_n = r_\infty - \text{const} \cdot \delta^{-n} \text{ при } n \gg 1. \quad (5.5)$$

При переходе через значение $r = r_\infty$ наступает хаотический режим, впрочем, прерываемый r -окнами, в которых система вновь демонстрирует периодическое движение.

Замечательным открытием М.Фейгенбаума (Feigenbaum 1978) стало установление и самой зависимости (5.5), и её универсальности: ни вид соотношения (5.5), ни численные значения константы δ не зависят от конкретной формы отображения (5.4), а являются общими для всех разностных уравнений первого порядка $x_{n+1} = f(x_n)$, в которых функция $f(x_n)$ имеет единственный максимум на отрезке $0 < x_n < 1$ (т.е. и здесь можно говорить о логистическом в широком смысле отображении).

Естественно, что сложная структура аттракторов нелинейных отображений имеет место и в пространствах большего, чем единица, измерений. Особый интерес представляет, конечно, плоскость из-за своей наглядности. Границы областей притяжения (аттракторов) на плоскости представляют собой фрактальные линии, обладающие свойством самоподобия (повторением структуры в разных, последовательно уменьшающихся масштабах) и связанным с ним свойством дробности т.н. хаусдорфовой размерности. Многочисленные альбомы с цветными изображениями фракталов получили сейчас широкое распространение. Среди них можно снова встретить логистическое отображение, только с заменой действительного числа x_n на комплексное Z_n (Шустер 1988, с. 154). Многие такие структуры напоминают своим видом морских животных (морских коньков, морских звёзд). Особую роль при этом играет “биологическая” симметрия 5-го порядка (Заславский и др. 1991, с. 216-220). Симметрия 5-го порядка и самоподобие объединяются в явлении филотаксиса — структурном упорядочении, проявляющемся у растений в расположении цветков, зёрен, чешуек, листьев и т.п.. Сложные пространственные структуры образуются как в диссипативных (Шустер 1988), так и консервативных (Заславский и др. 1991) системах (в последних — это т.н. стохастические слои, образующие стохастические паутины). В некотором смысле фрактальные “картинки” тоже являются (наглядной!) моделью живых организмов. Ещё один тип пространственных структур, имеющий биологическое значение — это диссипативные структуры, возникающие при потери устойчивости в нелинейно-диффузионных системах (см.: Свирежев 1987, гл. 6, 7).

Хаос в разностном уравнении первого порядка был впервые обнаружен А.Н.Шарковским в 1964 г. (Шарковский 1964). Но ещё за год до этого

сложное поведение было обнаружено для системы трёх обыкновенных дифференциальных уравнений, представлявших собой очень простую модель циркуляции атмосферы. Это открытие принадлежит метеорологу Э.Лоренцу (Lorenz 1963). Открытый им аттрактор был изучен Д.Рюэлем и Ф.Такенсом (Ruelle, Takens 1971). Его сложная структура и, в частности, дробная (фрактальная) размерность, дали основание назвать его “странным аттрактором”. После появления указанной работы в области исследований детерминированного хаоса возник бум, который, естественно, не мог миновать математическую биологию (см.: May, Oster 1976; Свирежев, Логофет 1978; Свирежев 1987; Sverezhev 1984; Svirezhev, Logofet 1985; Шапиро, Луппов 1983; Любецкая, Любенская 1985). Экологический динамический хаос был обнаружен и в дискретных и в непрерывных моделях. В работах, рассматривающих популяционную динамику полёвки Брандта в Восточной Сибири (Svirezhev 1984; Любецкая, Любенская 1985), было достигнуто не только количественное совпадение поведения модели и оригинала. В качестве модели использовалось дискретное логистическое отображение с дополнительным членом, описывающим влияние хищника с плотностью x_t :

$$N_{t+1} - N_t = rN_t(1 - \frac{N_t}{N^*}) - \beta N_t x_t. \quad (5.6)$$

Отдельного уравнения для x_t не составлялось; периодическая (с периодом 3 года) функция x_t была получена из обработки данных наблюдений. При значениях параметров $r = 3$, $N^* = 18$, $\beta = 0.01$ модель (5.6) хорошо описывает реальную динамику популяции (см.: Свирежев 1987, с. 272).

Однако такие простые и удачные интерпретации конкретных эмпирических данных представляют, конечно, большую редкость. Тем не менее динамический хаос был обнаружен и в более сложных, в том числе и непрерывных моделях. В книге Ю.М.Свирежева (1987) можно познакомиться со странным аттрактором в трофической цепи длины 3 (и больше), в замкнутой экосистеме с двумя трофическими цепями, связанными через ресурс, а также с явлением упрощения поведения системы (дестохастизацией) в эксплуатируемой популяции. Таким образом, в математической экологии появилась ещё одна возможность интерпретировать “волны жизни”. Это одна сторона проблемы. Другая, не столь оптимистичная, состоит в том, что детерминированные модели “подпали под подозрение”. Поскольку в них может возникнуть хаотический режим, то их претензия на прогноз поведения (своего и оригинала) поставлена под сомнение. Пессимисты приходят к выводу, что и динамические методы при практическом применении их не в состоянии дать нам приемлемые ответы на некоторые вопросы количественного характера, например, о возможности построения долгосрочных прогнозов (Там же, с. 292). Ограниченность “горизонта прогноза”, следующую из представлений о динамическом хаосе, отмечают и авторы обширного доклада (Малинецкий, Курдюмов 2001). Для восстановления (своего и аудитории) душевного равновесия они добавляют: “однако нелинейная динамика позволила увидеть не только принципиальные трудности, но и новые замечательные возможности. <...> Нелинейная динамика, анализируя системы <...>, позволяет устанавливать, сколько пе-

ременых необходимо для их описания, каким должен быть мониторинг. <...> У нас есть формально очень сложная система, и нам требуется выделить из неё самое главное. Если раньше, в 60-е годы, был моден системный анализ <...>, то сейчас <...> доминирует системный синтез. Такой синтез позволяет из массы переменных извлечь именно то, что нужно для принятия решения” (Там же, с. 213).

На наш взгляд, вопрос о динамическом хаосе в детерминированных системах следует ставить и решать по-разному в зависимости от того, является ли он “паразитным” артефактом (как неустойчивость явной схемы решения дифференциального уравнения) или специально (сознательно) моделируемым свойством оригинала. В первом случае он должен быть устранён при анализе модели, а во втором — с ним надо обращаться примерно так же, как со стохастическими моделями. Посвятим последним следующий параграф, после чего мы сможем вернуться к вопросу о прогнозировании на более широкой базе.

Стохастические модели в математической экологии

Реальные экологические системы подвержены случайным флуктуациям внешнего и внутреннего характера. Первые связаны с колебаниями во времени различных физических характеристик среды, вторые вызваны непосредственно случайным характером взаимодействия между различными компонентами биологического сообщества, связанными, например, со случайностью встреч хищников и жертв, внутрипопуляционными флуктуациями рождаемости и смертности, пространственными и временными колебаниями биомассы продуцентов и т.д. Таким образом, особенности внешней среды и самой системы приводят к тому, что численность отдельных популяций и биологических сообществ в целом испытывает случайные флуктуации, т.е., вообще говоря, представляет случайный процесс (Свирижев 1987, с. 298-299).

Самыми простыми и наиболее изученными из случайных процессов являются т.н. марковские процессы, в которых будущее зависит от прошлого только через настоящее. Задача о численности популяции эквивалентна т.н. процессу с дискретными состояниями, которые можно пронумеровать. Номер состояния в этом случае — это число особей в популяции, т.е. система (популяция) находится в состоянии S_n , если число особей равно n . При анализе процессов с дискретными состояниями удобно пользоваться геометрической схемой — т.н. графом состояний (рис. 2).

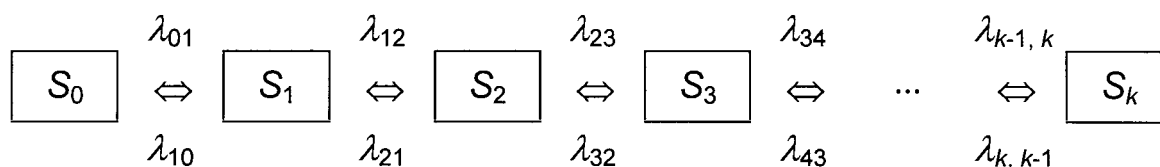


Рис. 2.

Входящие и выходящие стрелки на графе состояний изображают переходы из одного состояния в другое под действием т.н. потока событий,

следующих одно за другим в случайные моменты времени. Примерами потоков событий служат поток вызовов на телефонной станции, поток отказов каких-либо устройств, поток составов, поступающих на сортировочную станцию (всё это — примеры систем массового обслуживания; в теории массового обслуживания как раз и решаются вероятностные задачи для дискретных систем, как на рис. 2). В демографии (и теории популяций) поток событий — это последовательность рождений и смертей людей (или особей других видов). Самая простая (и “самая случайная”, наименее регулярная) модель потока событий — это т.н. простейший поток. Важной характеристикой потока событий является его интенсивность λ . Для простейшего потока с интенсивностью λ интервал T между соседними событиями имеет показательное распределение с плотностью

$$F(t) = \lambda e^{-\lambda t} (t > 0). \quad (6.1)$$

Числа $\lambda_{k,kn}$ и $\lambda_{kn,k}$ ($k = 1, 2, \dots$) на графе состояний означают интенсивность потоков, под действием которых система переходит из одного состояния в другое. Размеченный (т.е. снабженный стрелками с указанием интенсивностей) граф состояний позволяет построить математическую модель процесса. Пусть $p_i(t)$ — вероятность i -го состояния, т.е. вероятность того, что число особей равно i . По графу составляется система уравнений Колмогорова. Графу на рисунке 2 (схеме гибели и размножения) соответствует система

$$\begin{aligned} \frac{dp_0}{dt} &= \lambda_{10} p_1 - \lambda_{01} p_0 \\ \frac{dp_1}{dt} &= \lambda_{kn,k} p_{kn} - \lambda_{k,kn} p_k - \lambda_{k,k-1} p_k + \lambda_{k-1,k} p_{k-1}. \end{aligned} \quad (6.2)$$

В терминах теории популяций $\lambda_{k,kn} = b_k$ — это интенсивность рождений, $\lambda_{kn,k} = d_{k+1}$ — интенсивность смертей; в этих обозначениях система (6.2) принимает вид

$$\begin{aligned} \frac{dp_0}{dt} &= d_1 p_1 \\ \frac{dp_1}{dt} &= d_2 p_2 - b_1 p_1 - d_1 p_1 \\ \frac{dp_k}{dt} &= d_{kn} p_{k+1} - b_k p_k - d_k p_k + b_{k-1} p_{k-1}, \quad k = 2, 3, \dots \end{aligned} \quad (6.3)$$

В системе (6.3) мы положим $\lambda_{01} = b_0 = 0$, отразив тем самым постулат невозможности самозарождения. Вероятность “нулевого состояния” p_0 — это вероятность вырождения популяции. Система (6.3) уравнений Колмогорова для дискретных состояний пригодна для описания малочисленных популяций, для объяснения и предсказания случайного вымирания и анализа явления выживаемости (Сулей 1989). Для моделирования многочисленных популяций естественно, как и в детерминированном случае, перейти от дискретной модели к непрерывной.

Если коэффициенты рождаемости и смертности медленно меняются в зависимости от численности: $b_k = b(k/N_1)$, $d_k = d(k/N_1)$, $N \gg 1$, а вероятные численности сосредоточены вокруг $N_0 \gg N_1$, то система (6.3) преобразуется в уравнение Колмогорова, описывающее “диффузию” и “дрейф” по оси численности

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} [D(x) \frac{\partial p}{\partial x} + Q(x)p],$$

$$x = \frac{k - N_0}{N_1}, \quad D(x) = \frac{b_k + d_k}{2N_1^2}, \quad Q(x) = \frac{d_k - b_k}{2N_0}. \quad (6.4)$$

В уравнении (6.4) дискретная переменная, нумерующая состояния, заменена на непрерывную

$$x = \frac{k - N_0}{N_1},$$

функции $p_k(t) = p(N_{1x} + N_{0,t}) = P(x,t)$, коэффициенты диффузии и дрейфа выражаются через b_k и d_k :

$$D(x) = \frac{b_k + d_k}{2N_1^2}, \quad Q(x) = \frac{d_k - b_k}{2N_0}.$$

При сделанных предположения ($N_0 \gg N_1$) уравнение (6.4) решается на всей оси $-\infty < x < \infty$. Наибольший интерес вызывает случай, когда имеет стационарное распределение вероятностей

$$\frac{\partial p}{\partial t} = 0, \quad \frac{\partial}{\partial x} [D(x) \frac{\partial p}{\partial x} + Q(x)p] = 0. \quad (6.5)$$

Например, случаю устойчивого положения равновесия соответствует $D(x) = D = \text{const}$, $Q(x) = qx$. Из (6.5) при этом следует нормальное распределение

$$P = \text{const} \cdot e^{-\frac{qx^2}{2D}}. \quad (6.6)^*$$

Стационарное распределение вероятностей, доставляемое решением уравнения (6.5), даёт полное статистическое описание модели. Случайной величине, имеющей стационарное распределение, во времени соответствует стационарный случайный процесс. Большим преимуществом такого процесса является то, что его статистические характеристики могут быть определены не по множеству реализаций, а по одной, но достаточно длинной реализации. Таким образом, в случае стационарного случайного процесса “снимается” основное противоречие вероятностного описания, которое, вообще говоря, даёт нам избыточную информацию о поведении рассматриваемой нами системы во множестве “возможных миров”, в то время как

* Обратим внимание читателя на то, что в отличие от уравнения (6.5), система (6.3), описывающая дискретную модель, не имеет стационарного распределения (“финальных вероятностей”), отличных от полного вымирания: $p_0 = 1$; $p_k = 0$; $k = 1, 2, \dots$ Рекомендуем читателю обдумать, как найти выход из этой парадоксальной ситуации (см.: Lewontin, Cohen 1969).

нас интересует поведение уникальной системы в единственном данном нам мире. Благодаря достигаемой полноте описания, стационарный случайный процесс может прогнозироваться (естественно, в статистическом смысле). Заметим, что финальные вероятности могут существовать и для немарковского случайного процесса. Разумеется, можно, в принципе, найти финальные вероятности не только для одной, но и для нескольких связанных между собой случайных величин. К сожалению, намного труднее соблюсти в реальности условия стационарности: все рассматриваемые в математической экологии популяции находятся в средах с флуктуирующими параметрами. Типичное заявление демографов: “Дисперсии в таких моделях мало используются, так как все параметры модели изменяются во времени из-за изменений условий жизни каждого реального поколения, при этом предсказать, как они будут меняться, по сути дела, нельзя. А ошибки от неизвестных изменений параметров много превосходят вычисленные дисперсии” (Староверов 1997, с. 44-45).

Для описания флуктуаций параметров среды прибегают к следующему приёму. Рассматривают детерминированные уравнения и добавляют в их правые части т.н. белый шум — δ -коррелированный случайный процесс:

$$\frac{dN}{dt} = F(N, t) + \delta(N, t)\xi. \quad (6.7)$$

В уравнении (6.7) $\delta(N, t)$ — интенсивность случайных флуктуаций, ξ — производная диффузионного (винеровского) случайного процесса (“белый шум”) (Аверкин 1996). Стохастическое дифференциальное уравнение (1) приводится к тому же уравнению Колмогорова относительно переходных вероятностей (6.4), только теперь коэффициент “дрейфа” определяется “детерминированным сносом”: $Q = F(N)$, а дисперсия — интенсивностью флуктуаций $\delta(N)$. На основе такого подхода удаётся описать динамику популяций и биологических сообществ в экстремальных условиях внешней среды, случайные переходы между различными устойчивыми режимами динамики (Свирижев 1987, гл. 11). Понятие устойчивости, применяемое в детерминированных системах, при стохастическом подходе существенно усложняется (Там же, гл. 12).

Энтузиасты исследования стохастических моделей подчеркивают, что “результаты исследований нетривиальны и достаточно интересны как с теоретической, так и с практической точек зрения”, но вынуждены признать, что исследования “наталкиваются на определённые трудности” (Свирижев 1987, с. 355). Прежде всего — это “проклятие размерности”: для изучения поведения N связанных случайных величин надо решать уравнение Колмогорова в пространстве $N+1$ независимых переменных, т.е. вычислительные трудности, “умеренно” нарастающие при увеличении подробности описания в детерминированном случае, в стохастическом — растут катастрофически. Поэтому стохастические модели могут служить, главным образом, для “понимания” поведения моделей (и оригиналов), использование их для описания сколько-нибудь сложных конкретных систем и прогнозирования невозможно. По этой причине рассматриваемые ниже “портретные” модели строятся как детерминированные.

“Портретные” модели

Для обсуждения моделей конкретных экологических систем мы должны вернуться к материалу предыдущих разделов, поскольку в “портретных” моделях редко используются распределения по возрасту и практически никогда — стохастические модели. Таким образом, “биологическая” часть таких моделей представляет собой систему уравнений диффузионного типа относительно численностей нескольких видов (или “агрегатов” видов, сгруппированных по степени близости их позиций в трофической цепи). Эти уравнения должны быть дополнены уравнениями гидромеханики: в случае водной среды они служат для описания движения биологических объектов, рассматриваемых как пассивные примеси. Кроме того, и в случае водной, и в случае воздушной среды уравнения гидромеханики требуются для расчета абиотических параметров среды: температуры, давления, концентрации неорганических и абиотических органических веществ.

Необходимость решать уравнения гидро- и аэродинамики играет двойственную роль в математической экологии. С одной стороны, задача приобретает дополнительную неопределённость, поскольку в большинстве случаев приходится рассматривать турбулентный режим течения, а турбулентные коэффициенты переноса не могут быть определены “из первых принципов” (т.н. “проблема замыкания” в теории турбулентности). Турбулентная диффузия и турбулентная вязкость определяются из т.н. полуэмпирических теорий, требующих очень большого — для естественных водных и воздушных течений практически недоступного — числа экспериментальных данных. С другой стороны, сложность вычислительной гидродинамики даёт математической экологии своего рода субъективные плюсы, связанные с высокой квалификацией специалистов в этой области, привносящих в коллективы, создающие экологические модели, высокие профессиональные стандарты. Даже скептически настроенные авторы (напр.: Тутубалин и др. 1999) видят в возникновении таких коллективов одно из основных достижений математического моделирования в экологии.

Блестящим примером высококлассного научного коллектива стал коллектив авторов “Системы «Гея»” — глобальной модели биосферы, созданной в начале 1980-х в Вычислительном центре АН СССР (Моисеев и др. 1985). Климатический блок этой модели разрабатывался под руководством В.В.Александрова. Руководителем разработки глобальной модели биоты был Ю.М.Свирежев (см.: Крапивин и др. 1982). Методологические основы проекта были разработаны академиком Н.Н.Моисеевым (1982). Широкую известность системе “Гея” принесло участие в решении проблемы “ядерной зимы” — анализе сценария ядерной войны, предложенного американским астрофизиком К.Саганом, проведённый летом 1983 года. Система “Гея” к тому времени была единственной системой, которая могла провести анализ климатических последствий ядерной войны.

Если результаты вычисления “климатических трендов” удовлетворили авторов системы “Гея”, то относительно модели биоты они, по собственному признанию, ограничились “самыми грубыми феноменологическими моделями балансового типа”, применимыми в “достаточно узком диапазоне

параметров” (Моисеев и др. 1985, с. 255). “Оперировать такими моделями следует очень осторожно, и у нас нет строгих оснований утверждать их пригодность для значений параметров, выходящих за пределы этого интервала”, — констатируют авторы. Это принципиальное затруднение, характерное для всей математической биологии, в которой “мы сталкиваемся с трудностями, не имевшими прецедента в физике. Одна из них — невероятное разнообразие материала” (Там же, с. 256).

С такими же трудностями сталкиваются и авторы проекта существенно меньшего масштаба, но столь же полного и всеохватывающего. Речь идёт об экспертно-информационном моделирующем комплексе “Невская губа” (Алимов и др. 1997). “Самой тяжёлой проблемой в начале работы над проектом «Невская губа» была проблема взаимного непонимания и отсутствия общего языка у исполнителей, заказчиков и пользователей”, — пишут авторы этой коллективной монографии. Данную проблему авторы проекта решили, создав подлинно комплексную, целостную модель гидробиологической системы Ладожское озеро — Нева — Невская губа Финского залива Балтийского моря. Комплекс “Невская губа”, как и другие модели, разработанные под руководством В.В.Меншуткина (1962, 1971), высоко оцениваются специалистами. Тем не менее авторы модели Невской губы (как и авторы системы “Гея”) достаточно критично оценивают существующую версию комплекса. Они отмечают, что “в программном комплексе используется одна из лучших моделей гидродинамики” (руководитель разработки Л.А.Руховец), “только надо соединить её с богатыми фактическими данными” (Алимов и др. 1997, с. 374). Авторы применяют (по причинам, обсуждавшимся выше) детерминированные модели и фиксируют “противоречие между характером исходных данных и результатами исследования моделей. Исходные данные, в частности коэффициенты и параметры моделей, имеют явно статистический характер, а часто и высокую степень неопределённости” (Там же, с. 373). Эта неопределённость относится, как уже отмечалось выше, к гидродинамическому блоку (описание турбулентности) и в ещё большей мере — к гидробиологическим данным и процессам: “например, коэффициент смертности фитопланктона в зависимости от присутствия в воде загрязнения”. Выход из возникшего противоречия авторы видят в использовании одного из методов “мягких вычислений” — теории нечётких множеств и нечёткого логического вывода Л.Заде (Zadeh 1965; Заславский и др. 1991). Они ссылаются на целый том международного журнала (*Ecological Modelling*, 1996, № 85), посвящённый применению нечёткой логики в экологическом моделировании, а также на использование такого подхода в технике и бизнесе (Асам и др. 1993). “Да и вся логика развития информатики ведёт к созданию систем искусственного интеллекта”, — констатируют авторы создания модели Невской губы.

На наш взгляд, “мягкие вычисления”, включая нечёткую логику, следует применять для обработки плохо структурированной информации. Между тем, модели математической экологии обладают ясной структурой: это уравнения, описывающие законы сохранения (материального баланса), биологическое содержание хорошо структурировано “матрицей активностей” И.А.Полетаева. “Зоны неопределённости” в математических моделях чётко

фиксированы и могут, вообще говоря, “сужаться” при дальнейших экспериментальных исследованиях. На наш взгляд, для исследовательских моделей типа проекта “Невская губа” или система “Гея” использование уравнений математической функции по-прежнему остаётся предпочтительным. Что касается степени учёта стохастичности, то это, как и натурный эксперимент, вопрос ресурсов, которыми располагают исследователи.

Как было указано выше, “портретные” модели учитывают пространственную неоднородность изучаемых экосистем. Между тем возможности “осреднённых по пространству” моделей, систем с “сосредоточенными параметрами” ещё не полностью исчерпаны. В частности, при “глобальном моделировании” такой моделью может описываться и вся земная биота. По существу, именно такую модель исследует в своих блестящих работах В.Г.Горшков (1990, 1995). Можно даже сказать, что методологические работы В.Г.Горшкова — это “постановка задачи” моделирования биоты, анализ экспериментальных данных. Тем не менее установленный им результат имеет фундаментальный характер и должен будет учитываться в моделях любой степени подробности. Он состоит в том, что биота не просто адаптируется к существующим физико-химическим условиям на поверхности Земли, но сама их регулирует. Исходя из этих представлений В.Г.Горшков определяет и “запас устойчивости” биоты относительно антропогенного воздействия, что, по существу, является целью экологического моделирования. Вопрос о том, как глобальный “заказчик” реагирует на этот результат, выходит за пределы собственно математического моделирования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ в рамках гранта № 00-07-90181.

Литература

- Аверкин А.Н. 1996. Мягкие вычисления — основа новых информационных технологий // *Искусственный интеллект-96*. Казань, 2: 17-29.
- Алимов А.Ф. и др. 1997. *Невская губа — опыт моделирования*. СПб.: 1-375.
- Асам К., Ватада Д., Ивам С. и др. 1993. *Прикладные нечеткие системы*. М.: 1-368.
- Вернадский В.И. 1960. *Избранные произведения*. М., 5: 1-422.
- Горшков В.Г. 1990. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды // *Итоги науки и техники*. Серия: Теоретические и общие проблемы географии. 7: 1-238.
- Горшков В.Г. 1995. *Физические и биологические основы устойчивости жизни*. М.: 1-470.
- Заславский Г.М. и др. 1991. *Слабый хаос и квазирегулярные структуры*. М.: 1-240.
- Кольчужкин А.М., Учайкин В.Б. 1978. *Введение в теорию прохождения частиц через вещество*. М.: 1-256.
- Крапивин В.Ф., Свирежев Ю.М., Тарко А.М. 1982. *Математическое моделирование глобальных биосферных процессов*. М.: 1-272.
- Любецкая Е.В., Любенская А.К. 1985. Имитационная модель популяции полёвки Брандта // *Биол. науки* 6: 104-108.
- Малинецкий Г.Г., Курдюмов С.П. 2001. Нелинейная динамика // *Вестн. РАН* 71, 3: 210-223.
- Меншуткин В.В. 1962. О каннибализме окуней в Байкале // *Материалы совещания по применению математики в биологии*. Л., 2.
- Меншуткин В.В. 1971. *Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных*. Л.: 1-196.
- Моисеев Н.Н. 1982. *Человек, среда, общество*. М.: 1-240.

- Моисеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.М. 1985. *Человек и биосфера: Опыт системного анализа и эксперименты с моделями*. М.: 1-272.
- Мэйнард Смит Дж. 1976. *Модели в экологии*. М.: 1-184.
- Свирижев Ю.М. 1987. *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии*. М.: 1-368.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. 1978. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: 1-352.
- Староверов О.В. 1997. *Азы математической демографии*. М.: 1-157.
- Сулей М. (ред.) 1989. *Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты*. М.: 1-224.
- Тропп Э.А., Егоров В.А., Морозов Ю.Г. 2002. Математические методы для интеллектуальных баз данных в биологии. 3. Математические модели экологических систем // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **193**: 723-735.
- Тутубалин В.Н., Барабашев Ю.М., Григорян и др. 1999. *Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ*. М.: 1-208.
- Шапиро А.П., Луппов С.П. 1983. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М.: 1-133.
- Шарковский А.Н. 1964. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // *Укр. матем. журн.* **16**, 1: 61-71.
- Шустер Г. 1988. *Детерминированный хаос*. М.: 1-240.
- Feigenbaum M.J. 1978. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations // *J. Stat. Phys.* **19**, 1: 25-52.
- Hutchinson G.E. 1948. Circular causal systems in ecology // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **50**: 221-246.
- Lewontin R.C., Cohen D. 1969. On population growth in a randomly varying environment // *Proc. Nat. Acad. Sci. US* **62**: 1056-1060.
- Lorenz E.N. 1963. Deterministic nonperiodic flow // *J. Atmosph. Sci.* **20**: 130-141.
- May R.M., Oster G.F. 1976. Bifurcation and dynamical complexity in simple ecological models // *Amer. Natur.* **110**: 573-599.
- Nicholsen A.J. 1952. An outline of the dynamics of animal population // *Aust. J. Zool.* **2**: 9-65.
- Ruelle D., Takens F. 1971. On the nature of turbulence // *Comm. Math. Phys.* **20**: 167-192.
- Svirezhev Yu. M. 1984. Applied problems in mathematical ecology // *Proc. Sov.-Finn. Symp. Math. Ecol. Helsinki*.
- Svirezhev Yu. M., Logofet D.O. 1985. Complicated dynamics in simple models of ecological systems // *Math. Res.* **23**: 13-22.
- Zadeh L.A. 1965. Fuzzy sets // *Inform. Contr.* **8**: 338-353.



О нахождении смешанной кладки змееяда *Circaetus gallicus* и степной пустельги *Falco naumanni* в Прибалхашье

Н.Н.Березовиков, А.С.Левин

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан.

E-mail InstZoo@nursat.kz

Поступила в редакцию 16 ноября 2002

При обследовании пустынных гор Архарлы, расположенных между горными массивами Арганаты и Кыскаш в Восточном Прибалхашье, 17 мая 2002 мы впервые за многолетнюю орнитологическую практику столкнулись с уникальным явлением: смешанной кладкой змееяда *Circaetus gallicus* и степной пустельги *Falco naumanni*. Осматривая одно из безводных скалистых ущелий (46°18' с.ш., 79°50' в.д., 580 м н.у.м), густо заросшее спиреей и загромождённое крупными скальными обломками, нами был замечен змееяд, слетевший с обрыва. На высоте 8-10 м в нише скалы находилось крупное гнездо, сооружённое из веток спиреи, по размерам и внешне напоминающее старое гнездо *Buteo rufinus*. С него при нашем приближении слетела самка степной пустельги. В лотке, выстланном сухим разнотравьем и корешками, находилось крупное белое яйцо змееяда, а вокруг него — 3 мелких красновато-коричневых яйца степной пустельги! Вернувшись через полчаса для фотографирования, мы вновь застали самку пустельги, насиживающую кладку. Вылетев, она некоторое время проявляла беспокойство, кружась над ущельем. Змееяд вблизи гнезда больше не появлялся, однако в одном из соседних ущелий позднее мы встретили территориальную пару этих хищников. К сожалению, нам не удалось повторно посетить это гнездо, и судьба необычной кладки осталась неизвестной.

С чем же связано образование этой кладки? Можно предположить, что гнездо первоначально принадлежало змееядам, но после откладки яйца и гибели самки, оно оказалось брошенным. В дальнейшем гнездо заняли пустельги, отложившие в него свои яйца. Встреченный же нами поблизости змееяд, вероятнее всего, был овдовевшим самцом, который продолжал придерживаться своего гнездового участка.



Кормовые методы, используемые пустельгой *Falco tinnunculus* при добывании мелких воробьиных

А.Г.Резанов

Кафедра биологии, Московский городской педагогический университет,
ул. Академика Чечулина, д. 1, Москва, 119004, Россия

Поступила в редакцию 16 ноября 2002

7 июня 2002 самец пустельги *Falco tinnunculus* кружил на высоте 60 м над Голосовым оврагом (Москва, территория музея-заповедника Коломенского) и яблоневым садом с живым полевым воробьем *Passer montanus* в лапах. Воробей, которого пустельга держала за спину, трепетал крыльями. В этот период полевые воробьи в саду продолжали кормить вылетевших из гнёзд слётков. В момент, когда я увидел пустельгу, воробьи в саду интенсивно кричали. Вероятнее всего, воробей был добыт путём броска пустельги сверху в крону одной из яблонь. Был ли обнаружен воробей пустельгой во время поискового полёта или с присады, был ли схвачен с ветки или в воздухе на взлёте, сказать сложно. Возможны любые варианты. Подобные кормовые методы довольно обычны для пустельги (Cramp, Simmons 1982) и применяются ею при добывании мелких воробьиных птиц.

Для Московской области местами охоты пустельги обычно служат поля и обширные луга, граничащие с лесом. Основу диеты составляют мышевидные грызуны. Птицы являются для пустельги лишь замещающим кормом (Птушенко, Иноземцев 1968).

Обширные открытые пространства привлекают этих соколов обилием мышевидных грызунов, разыскиваемых и добываемых наиболее традиционным способом. Традиционным для этого вида методом обычно считают довольно продолжительный поисковый полёт с зависанием в воздухе в трепещущем полёте (hovering) (Cramp, Simmons 1982). Во время зависания, возможно, осуществляется выбор конкретного пищевого объекта и корректировка броска. Естественно, что при таком способе охоты пустельге необходимы обширные открытые пространства, доля которых в современных мегаполисах неуклонно сокращается.

Для пустельги описан также т.н. “вспугивающий полёт” (Резанов 1998а), во время которого птица, патрулирующая фасады современных зданий и старинных замков (Будапешт, март 1996; Чехия, август 1997), выпугивает из различных укрытий мелких воробьиных птиц и начинает их преследовать на манер ястреба (Резанов 1998б). В естественных местообитаниях (окрестности Кисловодска, сентябрь 1999; Кипр, август 2002) пустельга использует подобный кормовой метод при облёте вертикальных стен скальных выходов.

Использование пустельгой адекватных ситуации кормовых методов позволяет ей активно удерживаться на территории, где в результате городской

застройки происходит постепенное сокращение площади открытых пространств. Более того, у “городских” кормовых методов, существуют свои природные аналоги.

Литература

- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-461.
- Резанов А.Г. 1998а. Использование поискового полёта некоторыми соколообразными для визуализации добычи // 3-я конф. по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии. Ставрополь, 1: 101-103.
- Резанов А.Г. 1998б. Эволюция антропогенных кормовых методов птиц // *Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов*. М.: 5-17.
- Cramp S., Simmons K.E.L. 1982. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. II. Hawks to Bustards*. Oxford Univ. Press.: 1-695.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 201: 969-970

О пищедобывательной деятельности у пустельги *Falco tinnunculus*

Ю.Э.Кеспайк, Р.А.Лехт

Второе издание. Первая публикация в 1977*

В работе анализируется структура и временной бюджет последовательности поведенческих актов у пустельги *Falco tinnunculus* при поиске пищи.

Все повадки при поиске пищи наблюдаемых нами в Эстонии пустельг были связаны с добыванием мелких грызунов.

Проанализировано 70 охотничьих полётов, из которых 31 заканчивался успешным захватом добычи. Последовательность поведенческих актов при поиске пищи у этого вида состоит из следующих компонентов: прилёт на охотничий участок (исход), высматривание добычи с воздуха (“висение”), перемещение по участку, парение над участком, нападение на добычу, захват. Минимальная последовательность пищедобывательных актов при поиске следующая: исход — “висение” — успешное нападение на добычу.

Продолжительность “висения” пустельги перед нападением на добычу в среднем составила 27.9 с (58 наблюдений). Если учесть ещё кратковременный полёт по участку и время, затраченное на нападение, то минимальная возможная продолжительность поиска лежит в пределах 30 с. Однако вероятность обнаружения добычи при первом же зависании, а также

* Кеспайк Ю.Э., Лехт Р.А. 1977. О пищедобывательной деятельности у пустельги // *Управление поведением животных*. М.: 140-142.

вероятность схватывания добычи при первом же нападении в реальных условиях далека от максимальной. По нашим наблюдениям, средняя продолжительность однократного поиска пищи у пустельги — 8 мин 45 с. Следовательно, в естественной обстановке происходит удлинение кратчайшей последовательности за счёт повторения отдельных пищедобывательных поведенческих актов либо появления новых компонентов. По существу, образуются периодические последовательности поведенческих актов, порождаемые цепью целей. Образуется три цикла: цикл до обнаружения добычи, цикл при захвате добычи и цикл, содержащий и то, и другое. Циклы завершаются при достижении целей.

Назовём последовательность (либо подпоследовательность) поведенческих актов полной, если цель будет достигнута, и неполной — в противном случае. Проанализируем временной бюджет полной последовательности поведенческих актов по отдельным её циклам.

Достижение визуального контакта (обнаружение добычи) осуществляется обследованием поверхности почвы с воздуха. Основным поведенческий акт при этом — “висение” (трепещущий полёт), который чередуется с перемещениями по охотничьему участку. Средняя продолжительность “висения” при обследовании поверхности почвы в среднем 21.3 с, продолжительность перемещения 17.4 с. До нападения на добычу в среднем регистрировалось 6.9 “висений” (55 наблюдений), что составляет в сумме 2 мин 27 с трепещущего полёта на каждое нападение (удачное и неудачное). Продолжительность целого цикла составляет 4 мин 14 с. Кроме “висения” и перемещения в последовательность включается и кратковременное парение продолжительностью около 1 мин. Следовательно, продолжительность полного цикла, по этим данным, составляет около 5 мин, т.е. в среднем через каждые 5 мин пустельга осуществляет одно нападение. Несомненно, что продолжительность этого цикла определяется плотностью и суточной активностью грызунов.

Достижение непосредственного контакта с добычей начинается с момента обнаружения жертвы и заканчивается её захватом. По нашим наблюдениям, 32.6% нападений были удачными, т.е. каждое третье нападение заканчивалось поимкой грызуна. Максимальное число зарегистрированных “пустых” нападений подряд — 6.

После каждого неудачного нападения последовательность поведенческих актов начинается заново (т.е. большой цикл замыкается), или птица прекращает охоту. Так как время, затрачиваемое на нападение, ничтожно по сравнению со временем, требуемым для обнаружения жертвы, продолжительность однократного прохождения и полной, и неполной последовательности составляет около 5 мин, а на её трёхкратное повторение (при полной последовательности) затрачивается около 15 мин.



Птицы, наблюдавшиеся в Олонецкой губернии в июне 1911 года

В.Л.Бианки

Второе издание. Первая публикация в 1914*

В июне 1911 года, в обществе О.Э. и А.О.Гаген-Торн и моего сына Анатолия, я совершил небольшую орнитологическую экскурсию в Олонецкую губернию по следующему маршруту:

11 июня: Петрозаводск—Лумбачева;

12 июня: Лумбачева, Шуя, Шуйская Чупа, Царевичи, Касалмы,
на лодке по Кончозеру до Кончозерского завода;

13 июня: от Кончозерского завода по Пертозеру до Викшицы и отсюда на Кивач;

14 июня: с Кивача до Сопухи;

15 июня: из Сопухи по западному берегу оз. Сандал, с берега Сандал в Уссуну;

16 июня: из Уссуны на Поор-порог и Гирвас и обратно в Уссуну;

17 июня: из Уссуны в Тивдию и Белую Гору;

18 июня: из Тивдии в Уссуну;

19 июня: из Уссуны на Поор-порог и Гирвас и обратно в Уссуну;

20 июня: из Уссуны в Викшицы, Кончезерский завод и Касалму;

21 июня: из Касалмы через Шую в Петрозаводск.

На этом пути наблюдались следующие птицы.

Corvus corax L. Редок; на берегу Укшозера между Шуйской Чупой и Царевичами выводок из 4 индивидов, уже отделившийся от стариков; мёртвый на берегу р. Суны между Поор-порогом и Гирвасом; выводок из 4 индивидов без стариков ниже Гирваса.

Corone cornix (L.). Довольно обыкновенна на всём пути; молодые выводками, старики отдельно от них.

Coloeus monedula collaris (Drumm.). Почти во всех деревнях выводками и одиночными индивидами.

Pica pica (L.). Довольно редка, чаще от Уссуны к северу; выводков ещё не было, видели стариков поодиночке и парами.

Oriolus galbula L. А.О.Гаген-Торн и мой сын слышали у Викшиц.

Synchramus schoenicius (L.). На одном из островков Кончозера в открытом полудупле осины на высоте 2 аршин найдено 12 июня гнездо с 5 ещё совсем ненасиженными яйцами.

Emberiza rustica Pall. Слышал пение между Петрозаводском и Лумбачева, на перешейке между Укшозером и Кончозером.

Emberiza aureola Pall. Слышал характерную песенку (*тире-тире-ти-ти-ти*) в прибрежных зарослях оз. Сандал, не доходя до Тивдии.

Emberiza citrinella L. На всём пути — одна из обыкновеннейших птиц.

* Бианки В.Л. 1914. Птицы, наблюдавшиеся в Олонецкой губернии в июне 1911 года // Орнитол. вестн. 5, 3: 167-173.

Loxia curvirostra L. В лесу на перешейке между оз. Сандал и Сунозеро; у Поор-порога.

Carpodacus erythrinus (Pall.). Не редок на всём пути.

Passer domesticus (L.). Очень обыкновенен во всех деревнях; местами птенцы ещё в гнёздах; в Тивдии птенцы с хвостом, отросшим наполовину, докармливаются стариками; тут же старики спариваются.

Passer montanus (L.). Почти во всех деревнях.

Chrysomitris spinus (L.). У Кивача.

Fringilla coelebs L. На всём пути, но реже, чем, например, в окрестностях С.-Петербурга.

Fringilla montifringilla L. А.О.Гаген-Торн убил старого самца на западном берегу оз. Сандал на широте Уссуны; беспокоившийся наблюдался между Уссуной и Тивдией.

Alauda arvensis L. Довольно редко на полях на всём пути.

Motacilla alba L. Изредка на всём пути, молодых не видно.

Budytes flava borealis (Sundev.). На сыром лугу к югу от Лумбачевой и в нескольких других местах.

Anthus trivialis (L.). На всём пути довольно часто.

Anthus pratensis (L.). В вереске по вырубленому бору между Уссуной и Поор-порогом, 17 и 19 июня, в одном и том же месте.

Nannus troglodytes (L.). В 2 местах в лесу между Викшицами и Кивачем.

Poecile borealis Selys-Longch. Держится ещё скрытно; выводки замечены лишь по р. Суне ниже Поор-порога.

Lophophanes cristatus (L.). Несмотря на обширные боровые участки, замечена лишь однажды, 16 июня, между Гирвасом и Поор-порогом.

Regulus regulus (L.). В чистом бору, между Поор-порогом и Гирвасом, 16 и 19 июня.

Enneoctonus collurio (L.). Изредка на всём пути.

Sylvia simplex (Lath.). На всём пути; чаще всех остальных славок.

Sylvia atricapilla (L.). Изредка в нескольких местах.

Sylvia curruca (L.). На берегу Кончозера у Касалмы.

Phylloscopus sibilatrix (Bechst.). Изредка на всём пути.

Phylloscopus trochilus (L.). Обыкновенна повсюду.

Phylloscopus rufus (Bechst.). Только между Уссуной и Тивдией, однажды.

Turdus musicus L. Слышал пение однажды, между западным берегом оз. Сандал и Уссуной.

Turdus iliacus L. К югу от Царевичей 12 июня недавно вылетевший из гнезда птенец.

Turdus pilaris L. Между Уссуной и Тивдией.

Ruticilla phoenicurus (L.). Между Поор-порогом и Гирвасом беспокоилась в двух местах; тоже на западном берегу оз. Сандал.

Eruthacus rubecula (L.). На всём пути в подходящих лесах.

Pratincola rubetra (L.). В вереске по вырубленному лесу, между Уссуной и Поор-порогом, в одном и том же месте, 16 и 19 июня; беспокоился.

Saxicola oenanthe (L.). На всём пути изредка; большею частью по каменным изгородям у деревень.

Muscicapa grisola L. Положительно редка, но почти на всём пути.

Hedymela atricapilla (L.). Редка; у Уссуны, между Уссуной и Тивдией, и на пути от Викшиц к Кивачу.

Chelidon urbica (L.). В Викшицах, Тивдии и других деревнях.

Cotile riparia (L.). По р. Суне у Поор-порога.

Hirundo rustica L. Всюду по деревням.

Gecinus canus (Gmel.). Слыхали однажды близ Кончезерского завода.

Dendrocopus major (L.). На всём пути; на западном берегу оз. Сандал на широте Уссуны, в дупле осины на высоте трёх сажен, гнездо с птенцами, которые уже кричали очень энергично. Между Уссуной и Поор-порогом старики перелетали с дерева на дерево на вырубке, как осенью.

Xylocopus minor (L.). На западном берегу оз. Сандал, против Уссуны, семья с только что выбравшимися из гнезда птенцами, которые скликались со стариками и между собой.

Picus martius L. Однажды, по р. Суне выше Уссуны.

Cypselus apus (L.). Часто попадались значительными стайками, но не в деревнях, а в лесу: между Викшицами и Кивачем, а также озером Сандал и Уссуной, ниже Гирваса; кроме того в Петрозаводске.

Urupa erops L. Лесничий Эдмунд Августович Будзанский любезно сообщил мне о случае залёта удода в августе 1898 или 1899 г. между деревнями Лобской и Пелиаки, в Повенецком уезде.

Cuculus canorus L. Слыхали всего раза четыре; последний раз между Уссуной и Тивдией.

Columba livia rustica Bogd. Гнездилился под мостом на Суне несколько ниже Кивча, а затем в Тивдии.

Larus canus L. Обыкновенна по всем озёрам и на многих реках; на последних держатся преимущественно негнездящиеся ещё молодые птицы. Отдельные пары и небольшие колонии на островках Укшозера, Кончозера, Пертозера, и на оз. Сандал; порядочная колония на небольшом болотистом Навдозере у Уссуны; старики вели себя всюду спокойно.

Larus fuscus L. Гнездящуюся и беспокоившуюся парочку наблюдали О.Э. и А.О.Гаген-Торны на оз. Сандал, у Осинового острова, против деревни Товой-Гора, уже в южной половине озера; одна из птиц добыта.

Sterna fluviatilis Naum. На каменистых островках Кончозера, всюду беспокоившиеся; изредка на других озёрах.

Numenius phaeopus (L.). Сильно беспокоившаяся пара с птенцами на лесном болоте к северо-востоку от Кивача по дороге в Сопуху; птицы с криком носились кругами над охотником и садились вдали от него на деревья.

Tringoides hypoleucus (L.). Очень обыкновенен по берегам всех озёр и рек; птенцы повсюду вылупились; особенно беспокоились старики под Кивачем на Суне.

Glottis nebularius (Gunner.). На одном из островков Кончозера и по реке Тивдии между дер. Тивдия и Белая Гора.

Scolopax rusticola L. По дороге из Уссуны в Викшицы одинокий лётный молодой в песочной выемке; он спокойно пропустил экипаж с колокольчиком, а затем слетел от меня шагах в трёх; выводок, по-видимому, уже разбился.

Porzana porzana (L.). Несколько раз слышал крик.

Crex crex (L.). Кричал в нескольких местах.

Lyrurus tetrix (L.). Замечательно редок: тетёрка с голосом (при выводке) между Царевичами и Касалмой; черныш между Гирвасом и Поор-порогом; по-видимому холостая тетёрка между Уссуной и Пялозером, вспугнутая дважды.

Aesalon aesalon (Tunst.). У Кончезерского завода.

Pandion haliaetus (L.). По словам рыбаков, не редка; замечена на западном берегу оз. Сандал на широте Уссуны.

Haliaeetus albicilla (L.). По словам рыбаков, встречается; на одном из островков Кончозера найдено маховое 2-го разряда.

Buteo desertorum (Daud.). Видели в двух местах между Уссуной и Викшицами.

Accipiter nisus (L.). Найдено перо по дороге между Кивачем и Сопухой; наблюдался в окрестностях Тивдии.

Astur palumbarius (L.). Кружил в воздухе над лесом по р. Суне ниже Кивача.

Cygnus cygnus (L.). По словам академика Ф.Ф.Фортунатова, пара держится почти ежегодно н Кончозере в окрестностях Касалмы.

Dafila acuta (L.). На Кончозере между Касалмой и Кончезерским заводом.

Querquedula querquedula (L.). Самцы линяют; перья найдены на одном из островков Кончозера.

Fuligula marila (L.). Одиночные самцы и одна пара на Кончозере.

Fuligula fuligula (L.). Наблюдалась А.О.Гаген-Торн на оз. Сандал.

Clangula clangula (L.). Повсюду на озёрах и реках, но изредка; больших стай самцов не замечено. У Касалмы самка ещё высиживала. На Суне выше Поор-порога плыла самка, а за нею четыре небольших птенца. На одном из островков в юго-западной губе оз. Сандал на дереве был замечен ящик в роде скворечницы; жители Сопухи пояснили, что такие ящики выставляли в прежнее время их деда для приманки гнездящихся уток; виденный ящик уцелел с тех пор; последние два поколения уже не выставляют их. Местное название гоголя — дуплянка.

Merganser serrator (L.). Местное название — *рыбогон*. На нескольких озёрах поодиночке, реже парочками, например, у Касалмы. Близ Осинового острова на оз. Сандал, против деревни Тавой-Гора, О.Э.Гаген-Торн добыл птенца из выводка с маткою; величина его около $\frac{1}{3}$ окончательной.

Pedetaithya griseigena (Bodd.). Отдельные самцы и пары на Кончозере, Пертозере и оз. Сандал; у Касалмы на Укшозере самка, несомненно, ещё высиживала; птенцов нигде ещё нет.

Urinator arcticus (L.). На большинстве озёр, большею частью парами, реже в одиночку; птенцы не замечены.

Мы прошли пешком, считая по дороге, без заходов в стороны от неё, слишком 125 вёрст и на этом пути не встречали, несмотря на подходящие местами условия, следующих легко бросающихся в глаза птиц: *Sturnus sophiae*, *Cannabina cannabina*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Lullula arborea*, *Parus major*, *Sylvia sylvia*, *Phylloscopus borealis*, *Hypolais hypolais*, *Calamodius schoenobaenus*, *Locustella locustella*, *Turdus viscivorus*, *Luscinia philomela*, *Cinclus cinclus*, *Siphia parva*, *Jynx torquilla*, *Caprimulgus europaeus*, *Palumbus palumbus*, *Chroicocephalus ridibundus*, никаких куликов, кроме вышеназванных, *Lagopus lagopus*, *Tetrao urogallus*, *Tetrastes bonasia*, некоторых хищников и уток. В общем авифауна пройденной нами местности бедна как видами, так и индивидами, особенно относительно, по сравнению, например, с С.-Петербургской губернией.



На Свири с парохода мы заметили следующих птиц: *Corone cornix*; *Carpodacus erythrinus*; *Passer domesticus* — обязательно являлись на пароход у всех пристаней; *Alauda arvensis*; *Motacilla alba*; *Luscinia philomela*, особенно обильного, по словам одного местного жителя, у деревни Павловской несколько выше Подпорожья; *Saxicola oenanthe*; *Hirundo rustica*; *Cotile riparia*; *Larus canus*; *Tringoides hypoleucus*; *Gallinula chloropus*, усердно кричавшую в вечерние сумерки против Сермаксы; *Porzana porzana*; *Crex crex*; *Aquila chrysaetos*, долго кружившего над лесами левого берега несколько выше Гак-Ручья; *Mareca penelope* — стая самцов особей в 200, выше Подпорожья; *Dafila acuta* — изредка и *Clangula clangula* — особей 8-10 самцов на камне выше Гак-Ручья.

Ладога и Онега были поразительно бедны птицами; только за Шлис-сельбургом снялась пара *Urinator arcticus*; лишь изредка виднелись вдали от парохода большей частью одинокие утки.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 201: 975-977

Опосредованное обучение у животных

Б.П.Мантейфель

Второе издание. Первая публикация в 1977*

Проблема опосредованного обучения животных в настоящее время приобретает всё большую важность, но в то же время экспериментально она ещё совершенно недостаточно изучена и в ряде случаев представляется весьма сложной и запутанной.

* Мантейфель Б.П. 1977. Опосредованное обучение у животных //Управление поведением животных. М.: 187-188.

Обосредованное научение — приобретение животными в условиях общения новых навыков, новых элементов поведения, повышает устойчивость популяции вида. Оно происходит на основе врождённой способности животных к подражанию, подкрепляется сигнализацией и закрепляется памятью. Способности к подражанию, сигнализации и запоминанию являются важными элементами прогресса поведения. Основное значение опосредованного обучения — приобретение необходимых для животного элементов поведения без непосредственного воздействия безусловного раздражителя, что очень важно в естественных условиях, резко уменьшая элиминацию популяции.

Опосредованное обучение происходит двумя путями: 1) Групповое обучение. 2) Сигнальная преемственность.

В группе (стае, скоплении, территориальной группе) животные как бы обмениваются полученными навыками, создавая условно-рефлекторный фонд группы: одни животные, подражая другим, перенимают их условные рефлексы. Наблюдая за гибелью от хищников некоторых членов группы, другие образуют стойкие условные оборонительные рефлексы.

Сигнальная преемственность — обучение молоди их родителями — очень сильно развита у птиц и млекопитающих. В зачаточной форме она развита у некоторых тропических рыб. В ветви первичноротых её можно предполагать у некоторых членистоногих. В её основе лежит биологический контакт поколений. Сигнальная преемственность весьма обогатила поведенческие особенности животных, имея в себе консервативные черты “врождённости” и в то же время — лабильность “приобретаемости”. Она позволяет молодой генерации вступать в самостоятельную жизнь поведенчески подготовленной к взаимодействиям с окружающими условиями. В начале сигнальной преемственности стоит явление запечатлевания новорождёнными основных признаков их родителей и стремление на некоторый срок им подчиняться и подражать.

У птиц и млекопитающих обучение родителями их молоди ведётся определёнными системами. Многие особенности “видового стереотипа поведения” животных этих классов формируются на базе сигнальной преемственности. Экспериментами с перемещением яиц птиц одних видов в гнёзда других видов это доказано даже для особенностей пения и звуковых сигналов многих видов птиц. Молодые птицы одного вида имитируют песни и другие звуки тех птиц другого вида, которые их кормят. Так же может быть изменён и стереотип гнездования.

Опосредованное обучение у птиц и млекопитающих часто воздействует и на формирование сексуального и материнского поведения. Оно позволяет быстро изменять видовой стереотип поведения популяции путём подражания отдельным членам этой популяции. Оно очень сильно влияет и на создание новых форм поведения части популяции по отношению к человеку, что может значительно облегчить управление поведением животных при их приручении, доместикации и дрессировке.

Опосредованное обучение возможно не только внутри популяции вида, но и при межвидовых взаимоотношениях. На этом основано межвидовое значение некоторых сигналов животных (например, сигналы опасности).

Обосредованное обучение явилось результатом и важным фактором эволюции, направляя прогрессивное развитие поведения позвоночных животных и определяя предысторию психики человека.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 201: 977-978

Горная завирушка *Prunella montanella* в окрестностях Караганды

В.Ленхольд

Второе издание. Первая публикация в 1956*

В списке птиц Казахстана (Долгушин 1948) горная завирушка *Prunella montanella* не упоминается. Нет сведений о нахождении этой птицы в прилегающих к Караганде районах и в позднее опубликованных “Птицах Советского Союза” (1954). Поэтому мои наблюдения над этой завирушкой, произведённые в окрестностях Караганды, представляют некоторый интерес.

Горная завирушка наблюдалась мною в окрестностях Караганды только осенью, на пролёте, в очень небольшом числе. Впервые эта птица встречена 5 августа 1947 на изгороди огорода в пос. Большая Михайловка. Это был, по-видимому, самец, так как он пел[†]. Затем эти завирушки наблюдались в 1950, 1951 и 1952 годах. В 1950 горные завирушки были встречены 8, 15 и 20 октября. Птички держались в ягодниках Ботанического сада и в защитных насаждениях близ Нового города. Дважды наблюдались одиночки, но один раз (20 октября) встречено три птицы. В это время было ещё тепло и в воздухе летали последние стрекозы, лимонницы и другие насекомые. В 1951 горные завирушки наблюдались 21 и 28 октября в ивняках и зарослях джиды близ р. Букпы, первый раз — одиночки, второй раз — две особи. В 1952 эти завирушки наблюдались значительно позднее. Парочка птичек держалась в насаждениях тополей Зелентреста 19 октября, когда близко находящийся пруд покрылся тонким льдом. 16 ноября неподалёку от этого места, в кустарниках поймы р. Букпы, держались также две завирушки. Хотя в этот день было относительно тепло и шёл небольшой снежок, но в предшествующие дни были значительные, до минус 30°C, морозы.

Все наблюдавшиеся завирушки держались всегда обособленно от других пролётных птиц. Кроме упоминавшегося певшего самца, они наблюдались исключительно на земле, где тщательно обыскивали почву, обрывчики,

* Ленхольд В. 1956. Горная завирушка в окрестностях г. Караганды // *Тр. Ин-та зоол. КазССР* 4: 202.

[†] Осеннее пение известно для ряда птиц (крапивник, белобрюхая камышовка и др.), но мне не приходилось встречать указаний на это явление у данной птицы.

пустоты между корнями, основания кустиков травы и т.п. По сравнению с близким видом — черногорлой завирушкой *Prunella atrogularis* — это очень вялая, малоподвижная птица. Голос их слышится редко и ближе всего напоминает мне голос свиристеля *Bombicilla garrulus*, но очень негромкий.

На основании наших наблюдений можно заключить, что горная завирушка принадлежит к немногочисленным, но регулярно летающим в окрестностях Караганды птицам.

Один из добытых экземпляров передан мною в коллекцию Института зоологии АН Казахской ССР.

Литература

Долгушин И.А. 1948. Список птиц Казахстана // *Изв. АН КазССР* 43: 133-156.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 201: 978

О чёрном жаворонке *Melanocorypha tatarica* в Самарской губернии

А.Н.Карамзин

Второе издание. Первая публикация в 1914*

Интересно отметить более редкие за последние десять лет случаи зимних залётов в Бугурусланский уезд чёрного жаворонка *Melanocorypha tatarica* Pall. Птица эта, населяющая киргизскую степь, откочёвывая в суровые и многоснежные зимы на север, в места более населённые, появляется между прочим и в восточной части Бугурусланского уезда. В настоящее время многочисленные посёлки расположились в Темирском, Актюбинском, Кустанайском и Иргизском уездах Тургайской области, где распаханы под посевы хлебов большие площади степи, и, вероятно, поэтому чёрному жаворонку теперь уже нет надобности в многоснежные зимы откочёвывать далеко на север, так как он находит у себя на родине или рядом с ней всё то, что искал прежде в зимнее время в Оренбургской и Самарской губерниях, а именно: много проезжих дорог, омёты соломы и мякины по хлебным токам и заросли бурьянов на брошенных после посева молодых залежах. Интересно было бы узнать, происходят ли в настоящее время залёты чёрного жаворонка на запад, доходившие ранее до Курской и Полтавской губерний, и если происходят, то так же ли часто, как и прежде, они наблюдаются?



* Карамзин А.Н. 1914. К орнитофауне Самарской губернии // *Орнитол. вестн.* 5, 1: 86.

Новые книги Новые книги Новые книги Новые книги

Е.А.Коблик

Разнообразие птиц

(по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ)

В четырёх томах

Издательство Московского университета

2001

Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению и специальности "Биология"



Л.В.Маловичко, В.М.Константинов

Сравнительная экология птиц-норников

Экологические и морфологические адаптации

Издательство Ставропольского университета

Москва-Ставрополь

2000



В.М.Константинов, И.Г.Лебедев, Л.В.Маловичко

Птицы в фольклоре

В мифах, легендах, народных названиях

Издательство Ставропольского университета

Москва-Ставрополь

2000



Красная книга Рязанской области

Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения животные

Ответственный редактор В.П.Иванчев

Рязань

"Узорочье"

2001

