

На правах рукописи



Батова Ольга Николаевна

/  
**КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО РОЛЬ В  
ЭКОЛОГИЧЕСКОМ РАЗДЕЛЕНИИ СЕМИ  
СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ПЕНОЧЕК  
(РОД *PHYLLOSCOPUS*)**

*Батова*

03.00.08 – зоология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва

2007

Работа выполнена в институте проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Светлана Александровна Шилова

Официальные оппоненты доктор биологических наук, профессор  
Евгений Николаевич Панов

доктор биологических наук  
Владимир Викторович Иваницкий

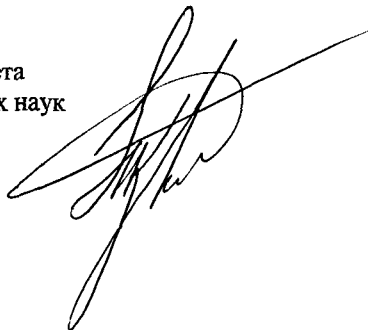
Ведущее учреждение: Московский педагогический государственный  
университет

Защита диссертации состоится «27 февраля»... 2007 года  
в 14 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002 213.01 в  
Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу:  
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, телефон/факс (495) 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии  
РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33

Автореферат разослан «26» февраля... 2007г.

Ученый секретарь  
Диссертационного Совета  
кандидат биологических наук



Т.П. Крапивко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Проблема сегрегации близкородственных видов занимает центральное положение в эволюционной экологии сообществ. Традиционно эти вопросы решаются путем детального описания параметров экологических ниш (Шенброт, 1986). Однако учесть все параметры адекватно с «точки зрения» объектов исследования крайне сложно, поэтому результаты могут быть неполными. Другой подход к проблеме – использование методов сравнительной экоморфологии (Роговин, 1986). Он позволяет значительно расширить представления об особенностях видовой специализации, но дает возможность описать лишь компромиссный результат приспособительных адаптаций, не вскрывая поведенческие стереотипы, реально формирующие уникальный «портрет» вида.

Ряд известных примеров позволяет предположить, что ключевые адаптации, обуславливающие видовую специализацию у воробьиных птиц, часто следует искать в сфере кормового поведения (например, Partridge, 1976, Leisler, Thaler, 1982, Price, 1991; Richman, Price, 1992; Преображенская, 1998). Адаптивная радиация почти всех систематических групп птиц носила ярко выраженную направленность на использование ранее малодоступных кормов (Владышевский, 1978).

Кормовое поведение птиц активно изучается с самых разных сторон. Во многих работах исследуется внутривидовая изменчивость кормового поведения – реакция птицы на конкретную трофическую обстановку. (Владышевский, 1978; Панов, 1999; Gaston, 1974; East, 1980, Robinson, Richard, 1982, Ford et al, 1990; Sakai, Noon, 1990; Petit et al, 1990, Price, 1991). Однако нет сомнений в том, что каждый вид обладает определенным стереотипом кормового поведения, основанным на морфологических адаптациях. Такой видовой стереотип должен выражаться в предпочтении определенных элементов биотопа и соответствующих им кормовых приемов (Владышевский, 1978, Хлебосолов, 1997; Резанов, 2000).

В качестве модельной группы для данной работы выбраны пеночки рода *Phylloscopus*. Это представительная однородная группа видов, весьма сходных по морфологии и объектам питания, но сильно различающихся по предпочтению местообитаний. Существует ряд работ, посвященных сравнительно-экологическому анализу нескольких видов пеночек (Gaston 1974, Tiainen 1982; Cody, 1985; Price 1991; Leisler, Winkler 1991; Хлебосолов, 1995, Bourski, Forstmeier, 2000, Forstmeier, Kessler, 2001, Конторщиков, 2001; Конторщиков, Бурский, 2001). Достаточно полно описан выбор местообитаний разными видами пеночек в разных регионах (Бурский, 1987; Паевский, 1994; Украинская и др., 1993; Вартапетов, 1998). При этом даже для наиболее обычных видов не существует удовлетворительного объяснения различий в их биотопических предпочтениях и других особенностях экологии.

Продуктивным подходом к решению подобных проблем может стать сравнительный анализ кормодобывательного поведения видов, позволяющий выявить взаимосвязь морфологических характеристик с выбором определенных местообитаний (Winkler, Leisler, 1985, Конторщиков, 2001). В то же время,

исследования стереотипов поведения птиц обычно ограничиваются полевыми наблюдениями. При этом помехи, вносимые изменчивостью условий, затрудняют сбор материала и его интерпретацию. Экспериментальные исследования дают возможность получить результаты, касающиеся видовых стереотипов поведения, и трактовать известные особенности экологии видов с этой точки зрения (Промптов, 1954; Partridge, 1976; Greenberg, 1990).

Данное исследование посвящено изучению кормового поведения и его роли в экологической сегрегации 7-ми видов пеночек – таловки (*Phylloscopus borealis*), зеленой (*P. trochiloides*), зарнички (*P. inornatus*), корольковой (*P. proregulus*), веснички (*P. trochilus*), теньковки (*P. collybita*) и бурой (*P. fuscatus*), – симпатрично обитающих в енисейской средней тайге.

**Цель и задачи исследования:** Цель работы – выявить основы экологического разделения семи симпатрических видов пеночек (р *Phylloscopus*). Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) На основе детального описания сравнить кормовое поведение видов поисковую тактику, кормовые приемы, поверхности питания
- 2) Найти связь кормового поведения с особенностями внешней морфологии видов и степенью филогенетического родства внутри группы
- 3) Описать влияние кормовой специализации видов на выбор местообитаний и особенности годового цикла
- 4) Оценить роль кормового поведения в экологическом разделении видов.

**Научная новизна:** Впервые проведено детальное описание кормового поведения 7 симпатрических видов пеночек. По наблюдениям в природе и эксперименте найдены достоверные различия в тактике кормодобывания изученных видов. На основе литературных и оригинальных данных особенности кормового поведения впервые сопоставлены с представительным комплексом иных признаков видовой специализации.

Оригинальные наблюдения, дополненные литературными данными, позволили составить целостную характеристику биологии изученных видов. Сопоставление такой характеристики с особенностями кормового поведения дало возможность по-новому оценить его роль в сегрегации видов.

**Теоретическое и практическое значение:** Материалы работы значительно расширяют уже имеющиеся данные об особенностях кормового поведения пеночек. Работа углубляет наши представления о роли кормового поведения в экологическом разделении видов.

На основании полученных данных о специфике кормового поведения пеночек может быть выявлено их биоценотическое значение в лесных экосистемах Средней Сибири, что впоследствии может быть использовано для оценки биологических ресурсов этого региона.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Каждый вид внутри исследованной группы обладает определенным стереотипом кормового поведения, состоящим из уникального набора предпочитаемых способов поиска, приемов добычи, кормовых субстратов и объектов
2. Найденные различия в тактике кормодобывания хорошо согласуются с особенностями внешней морфологии видов и близостью филогенетического родства внутри исследованной группы.
3. Особенности кормового поведения находят отражение в выборе местообитаний и структуре годового цикла.
4. Кормовое поведение играет ведущую роль в экологическом разделении симпатрических близкородственных видов пеночек

**Апробация работы:** Результаты исследований были представлены на конференциях молодых ученых ИПЭЭ РАН (Москва, 2004, 2006), на научных семинарах Группы популяционной экологии ИПЭЭ РАН (2004, 2005, 2006).

**Публикации:** по теме диссертации опубликовано 3 работы, 4 работы приняты к печати.

**Структура и объем диссертации:** Основной текст диссертации изложен на 142 страницах и состоит из введения, шести глав и выводов. Работа содержит 11 таблиц, 30 рисунков. Список литературы включает 146 источников, в т.ч. 88 на иностранных языках

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Обзор исследований кормового поведения птиц и биологии исследованных видов**

В главе приводится основанный на анализе литературы обзор современных исследований кормового поведения птиц и биологии изучаемых видов.

#### **1.1 Изучение кормового поведения птиц.**

В разделе приводится описание основных направлений исследования кормового поведения птиц. Рассмотрена актуальность изучения кормодобывания у птиц в связи с особенностями внешней морфологии и экологии видов

#### **1.2 Методы изучения кормового поведения птиц.**

Описаны два основных подхода к изучению кормодобывания у птиц. Для каждого подхода приводятся особенности применения и специфика обработки. Рассмотрены также возможности экспериментальных исследований

#### **1.3. Общая характеристика объектов исследования.**

##### **1.3.1. Морфологические характеристики и филогения группы**

Приводятся основные особенности внешней морфологии исследуемых видов, такие как размер тела, длина крыла, ширина клюва, длина ног и пальцев и т.д. Описано по литературным данным разделение видов на три близкородственные группы: (1) таловка, зеленая пеночка, (2) зарничка, корольковая пеночка, (3) весничка, теньковка, бурая пеночка, – на основе морфологических параметров и анализа митохондриальной ДНК.

### 1.3.2. Выбор местообитаний и особенности годового цикла.

В разделе описаны биотопические предпочтения видов в районе исследований Таловка достигает наибольшего обилия в густых зарослях ольховника в составе лесокустарниковых пойменных комплексов. Зеленая пеночка гнездится в пойменных и приречных лесах, еловых или смешанных. Зарничка населяет гари и редколесья – светлые леса с мелколиственным подростом, в отдельные годы гнездится в пойменном лесу. Корольковая пеночка – обитатель коренной тайги, гнездится и кормится высоко в кронах, активно использует хвойные виды деревьев. Весничка селится в тальниках. Теньковка территориально сопутствует таловке, однако выбирает опушки, максимальной плотности достигает в прирусловом ивовом лесу, по берегам озер, краям пойменных лугов. Бурая пеночка – вид нелесных местообитаний, селится в травяно-кустарниковых зарослях среди лугов и болот, а также в прирусловых тальниковых зарослях поймы Енисея.

Приводятся также сроки прилета, отлета и гнездования пеночек в районе проведения работы. Раньше всех, в первой-второй декаде мая прилетает теньковка, несколько позже, в конце мая, появляются весничка, зарничка, корольковая пеночка. Поздний прилет (начало июня) характерен для таловки, зеленой и бурой пеночки. Ранее гнездование свойственно весничке, зарничке и теньковке. Позднее гнездование отмечено для корольковой пеночки, бурой пеночки, таловки и зеленой пеночки. Осенний пролет раньше всех заканчивается у таловки и зеленой пеночки – последние встречи отмечены в первых числах сентября. Несколько позже покидают районы гнездования весничка, зарничка и корольковая пеночка. Позже всех, в конце сентября, улетают бурая пеночка и теньковка (Рогачева, 1988, Рогачева и др., 1991).

### 1.3.3. Питание и кормовое поведение

В разделе приводится обзор литературных данных по питанию и кормовому поведению различных видов пеночек. Основу рациона составляют мелкие беспозвоночные, преимущественно насекомые (Insecta Ephemeroptera, Plecoptera, Homoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera и др.). Виды различаются по предпочитаемому размеру жертв, а не по систематической принадлежности объектов питания. Пеночки кормятся преимущественно в древесно-кустарниковом ярусе, сочетая приемы собирания и охоты. (Gaston, 1974; Украинская и др., 1993, Паевский, 1994) Птицы отдают предпочтение сбору насекомых на листьях, чем отличаются от других экологических групп (Владышевский, 1978; Бурский, 1987). Виды используют одинаковый набор кормовых приемов и различаются по соотношению разных элементов кормового поведения в репертуаре. В то же время, на фоне внутривидовой изменчивости кормодобывания различия между видами зачастую остаются невыясненными.

## Глава 2. Материалы и методы исследований

В основу работы положены полевые и, преимущественно, экспериментальные данные. Исследования проводили в Туруханском районе Красноярского края, в окрестностях д. Мирное (62° 20' с.ш., 89° в.д.)

## 2.1. Описание района работ

Коренная растительность енисейской средней тайги на плакорах представлена елово-кедровыми (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*) зеленомошно-долгомошными лесами. На большей части территории эти леса в той или иной мере изменены пожарами. Низовые пожары, более распространенные на полого-волнистых плакорах, приводят к частичному, мозаичному вывалу темнохвойного древостоя и замене его на осиново-березовый (*Populus tremula*, *Betula alba*). На отдельных участках в результате сплошного выгорания происходит полная смена древостоя на мелколиственный. Резкий контраст с местообитаниями коренной тайги составляет растительность поймы Енисея. Здесь преобладают многоярусные смешанные леса с густым подлеском из ольховника (*Alnus fruticosa*) и других кустарников, перемежающиеся с озерами, сплавинами, высокотравными полянами и прибрежными тальниковыми (*Salix dasyclados*) зарослями. Элементы пойменной растительности - главным образом, еловые леса с ольховником - встречаются также в долинах мелких рек.

## 2.2. Методы изучения биотопического размещения видов.

Для оценки числа гнездящихся пар использовался площадочный метод учета птиц с картированием встреч и последующим определением границ гнездовых территорий на основании одновременных регистраций птиц из соседних пар (Tomialojc, 1980). Учеты на каждой площадке повторялись не менее 8 раз за период гнездования. Помимо оригинальных материалов автора (1994-1999гг) в работе использованы данные, полученные О.В. Бурским и сотрудниками экспедиции в период с 1978 по 1999 гг. на 18 пробных площадях (450 га в сумме). Для анализа биотопического размещения видов проведено подробное картирование и описание площадок. При обработке использовали коэффициент корреляции Пирсона и множественный регрессионный анализ пакета программ STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc. 2004).

## 2.3. Описание экспериментов.

Эксперименты проводили в открытой сетчатой вольере оригинальной конструкции размером 3\*3\*3м, расположенной под пологом пойменного леса, в условиях, приближенных к естественным.

Материал собран в 1999-2004гг. В течение этого периода в экспериментах участвовало по 10-12 особей каждого вида в возрасте 30-45 дней. Птицы были взяты из гнезд в возрасте 5-9 дней и содержались в отдельных одинаковых клетках размером 60\*33\*45 см, достаточно просторных для нормального развития. Кормовой рацион состоял наполовину из насекомых и включал витаминные добавки. Условия содержания позволяли поддерживать птиц в состоянии, не отличимом от природного, продолжительное время, до выпуска перед отлетом.

В ходе эксперимента каждую птицу после получасовой выдержки без корма помещали в вольеру и в течение 10 минут наблюдали за ее кормодобыванием. Кормовыми объектами для птиц были насекомые и паукообразные, принесенные вместе с ветками деревьев, а также постоянно присутствующие летающие кровососущие двукрылые (*Diptera: Culicidae, Chironomidae, Tipulidae* и др.), – дополнительной подкормки не было.

Во время наблюдений отмечали следующие параметры кормового поведения. Учитывались все **перемещения**, сделанные птицей за время наблюдения. Их длину оценивали визуально, выделяя классы со средними значениями 2, 5, 10, 20, 50, 100 и 200 см. **Кормовые приемы** (маневры) относили к одному из 5 типов: склевывание, дотягивание, бросок, преследование, зависание. При обработке склевывание и дотягивание относили к субстратным приемам, а остальные – к воздушным. Характеристика приема включала 5 параметров: начальный и конечный субстраты, тип, дальность и направленность относительно горизонтали.

Различали три типа **субстратов** (присад): растительность, земля и сетка стен вольеры. Растительные присады в экспериментах с выбором пород классифицировались по видовой принадлежности растения (6 видов) и высоте над землей (2 градации: выше и ниже 1,5 м) В других случаях качество присады по 4 категориям: листья (хвоя), побеги, ветки, сучья. Время, проведенное птицей на субстрате, высчитывали по числу регистраций ее местоположения через каждые две секунды – временных срезов.

Проведено 2 серии экспериментов. В первой серии в вольеру помещали фрагменты одной из шести древесно-кустарниковых пород, преобладающих в регионе: ивы, черемухи, ольховника, березы, ели или кедра. В задачу входило оценить использование видами основных древесных пород и частей их кроны. Во второй серии птицам предлагали в качестве субстрата фрагменты всех 6 пород одновременно, в равном объеме. Эта серия дала возможность охарактеризовать использование перемещений, кормовых приемов, ярусов растительности

Всего в экспериментах участвовали 75 птиц 7-ми видов, сделано 910 опытов общей продолжительностью более 150 часов

При обработке данные по каждой особи усреднялись, что позволило считать каждое такое среднее независимым наблюдением. Для параметрических сравнений исходные данные были нормализованы. Для сравнения видов по простым характеристикам кормодобывания использовали критерий *t* Стьюдента. По каждой комбинированной переменной проведен двухфакторный дисперсионный анализ данных (*ANOVA*) В отдельных случаях использовали метод главных компонент.

#### **2.4. Оценка затрат энергии на кормовое поведение.**

Для оценки затрат энергии на отдельные поведенческие акты использовали литературные данные о мощности различных типов активности (обзор: Дольник, 1995) и оригинальные данные о длительности отдельных приемов. Длительность оценивали по видеосъемке основных типов приемов, с последующим хронометрированием по кадрам. В процессе обработки использовали методы оценки параметров нелинейной связи переменных (*Nonlinear Estimation*) и регрессионный анализ (*STATISTICA 6.0*)

### **Глава 3. Оценка структуры энергозатрат на кормодобывание.**

Изучение структуры затрат энергии на кормодобывание позволяет адекватно сравнивать значимость различных форм поведения в репертуаре



вида. Показано (Дольник, Гаврилов, 1971; Ильина, 1982, Дольник, 1995 и др.), что затраты энергии в единицу времени при различных формах поведения могут различаться на порядок и более. Таким образом, суммарные затраты определяются соотношением этих форм поведения по времени использования. Вместе с тем, интервалы, в течение которых активность остается неизменной, очень малы. Поэтому использование метода временных срезов для их оценки (Дольник, 1982, Morrison, 1984) приводит к большой ошибке. Вместе с тем, кормовое поведение складывается из стереотипных актов: кормовых приемов и перемещений, подсчет которых представляется реальной задачей. Такой подсчет позволяет отслеживать изменение числа однотипных актов при изменении условий, но не дает возможности сравнивать значимость различных форм поведения в бюджете времени и энергии

Эталонные замеры с использованием видеосъемки позволили оценить длительность приемов. При этом была установлена связь длительности с типом и дальностью приемов и показано, что межвидовые различия пренебрежимо малы. Затем, с использованием литературных данных о мощности разных форм активности у птиц, составлен алгоритм для расчета затрат на основные типы кормовых приемов (табл.1). Это позволило преобразовать данные по числу элементов поведения в их энергетический эквивалент.

Таблица 1

Расчет энергетической стоимости элементов кормовой активности пеночек

Кормовые акты	Работа, $ВМ^*c=$ усл. ед
Перемещение на $d$ м	$9,42\sqrt{d+0.88}$
Собирание	0,15
Дотягивание	0,42
Бросок на $d$ м	$11.77\sqrt{d+1.1}$
Погоня	24,4
Бросок на $d$ м с зависанием	$11.77\sqrt{d+8.3}$

Разработанная система оценки энергозатрат на кормовое поведение включает ряд допущений. В то же время, она позволяет изучать структуру бюджета энергии в течение коротких промежутков времени, когда мощность постоянно меняется. В свою очередь, это дает возможность адекватно сравнивать кормовые стереотипы близких видов

## Глава 4. Кормовое поведение семи видов пеночек

### 4.1. Использование перемещений различной дальности

Для обработки были взяты только опыты с предъявлением экспозиции из 6 пород деревьев, поскольку в этом случае птица имеет возможность выбора удобного субстрата кормодобывания

Проведенный анализ показывает (табл.2), что для теньковки и особенно бурой пеночки более характерны и, следовательно, эффективны прыжки, и менее значимы дальние перемещения. Короткие перелеты активнее всего используются зеленой пеночкой, весничкой и таловкой, но малоэффективны для зарнички. Кроме того, средняя длина перемещений и приемов

определенным образом связаны между собой. У зарнички и королевской пеночки средняя дальность перемещений превышает среднюю дальность приемов, а у остальных видов – наоборот. Средняя дальность маневров рассматривается как показатель радиуса обзора при поиске корма

Таблица 2.

Затраты энергии на перемещения различной дальности за 10 мин у пеночек.

Виды	Затраты энергии, усл. ед.					
	Прыжки 2-5см	SE	Короткие перелеты 10-50см	SE	Дальние перелеты 100-200см	SE
Таловка	277	45	774	58	366	164
Зеленая	306	31	726	40	321	158
Зарничка	275	90	679	47	368	135
Королевская	279	86	719	56	278	111
Весничка	323	67	734	78	264	63
Теньковка	354	53	739	93	198	92
Буряя	444	89	695	89	167	51

#### 4.2. Особенности использования кормовых приемов

Изучив роль приемов каждого типа в поведенческом репертуаре видов, мы отметили следующие особенности (рис 1)

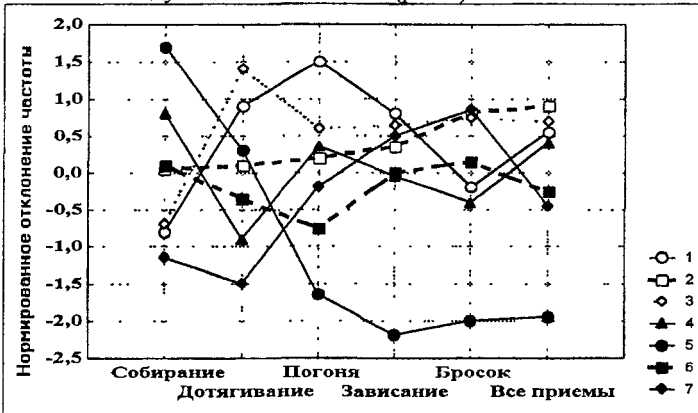


Рис.1. Сравнительная частота использования субстратных и воздушных приемов различных типов пеночками. 1 – таловка, 2 – зарничка, 3 – зеленая пеночка, 4 – теньковка, 5 – буряя пеночка, 6 – весничка, 7 – королевская пеночка.

Наиболее равномерно использует различные кормовые приемы зарничка. Приближается к ней по этому показателю весничка, для этого вида нехарактерны только погони. Буряя пеночка и теньковка отдают предпочтение субстратным приемам, в первую очередь, простому склевыванию. При этом буряя пеночка дополняет такой способ сбора корма дотягиванием, а воздушные приемы использует значительно реже остальных видов. Теньковка чаще бурой пеночки использует воздушные приемы, среди которых особое место занимают

погони. Остальные виды отдают явное предпочтение приемам охоты. Корольковая пеночка практически равномерно демонстрирует все воздушные приемы и реже других видов – собирание. Характеристическим приемом для таловки служит преследование, а зеленая пеночка наряду с полетными приемами часто использует дотягивание, собирая насекомых с нижней поверхности листьев.

### 4.3. Выбор субстрата кормодобывания

Сравнение активности видов на основных типах субстратов проведено при высаживании птиц в вольеру с фрагментами 6 различных древесных пород одновременно.

Использование разными видами 2-х ярусов растительности в вольере обнаруживает следующие закономерности. Зеленая пеночка отдает предпочтение верхнему ярусу, достоверно отличаясь по этому показателю от всех остальных видов (группа попарных сравнений,  $F(1,1) > 5.4$ ;  $p < 0.01$ ). Следующую группу составляют весничка и зарничка, которые также значительно чаще используют верхний ярус и значимо отличаются от видов, активность которых распределена более равномерно – теньковки, таловки и особенно бурой пеночки.

По соотношению использования кроны и дополнительных субстратов – земли и сетки – виды различаются следующим образом: бурая пеночка намного чаще других использует дополнительные субстраты, значимо отличаясь от всех остальных видов ( $F(1,1) = 10.37$ ;  $p < 0.001$ ). Зеленая пеночка, наоборот, избегает кормиться не в кроне, и достоверно ( $F(1,1) = 4.06$ ,  $p < 0.05$ ) отличается от всех, кроме таловки и корольковой пеночки. При более подробном рассмотрении кормодобывания на дополнительных субстратах выяснено, что показательным оказывается не только время пребывания на субстрате, но и интенсивность кормодобывания на нем. Так, весничка и особенно таловка садятся на сетку обычно для склевывания жертвы, теньковка и бурая пеночка, напротив, активно перемещаются по сетке, используя ее так же, как крону деревьев. Зарничка, по-видимому, может действовать обоими описанными способами. По преимущественному использованию земли бурая пеночка достоверно отличается от всех остальных видов.

Виды проявляют определенные предпочтения в отношении субстрата, на который направлена атака. С сетки добычу чаще всего склевывают зарничка и корольковая пеночка, но если зарничка часто производит осмотр сетки, перемещаясь по ней, то корольковая пеночка, как правило, не передвигается по сетке, а берет добычу броском или зависанием с дерева. В воздухе достоверно меньше всех кормится бурая пеночка. Бурая пеночка и теньковка чаще других склевывают добычу с земли. Листья чаще всех использует зеленая пеночка, а наименее охотно – бурая пеночка.

Направленность приемов по высоте характеризует особенности активного поля зрения у сравниваемых видов. У теньковки и бурой пеночки доля маневров, направленных вниз, наиболее значительна и достоверно отличается от таковой прочих видов. В основном, этот эффект дает кормежка на земле, где

для этих двух видов характерен сбор насекомых с поверхности земли. Важно отметить, что вверх приемы максимально ориентированы у веснички, зеленой пеночки и особенно корольковой пеночки Таловка и зарничка отличаются широким полем зрения, не имеющим преимущественной направленности.

### Использование древесно-кустарниковых пород.

Использование основных видов растений-эдификаторов региона оценивалось в экспериментах с фрагментами каждой из этих пород в отдельности. В условиях, когда растительность определенной структуры занимала значительную часть объема вольеры, птица «решала», насколько предложенная структура адекватна ее морфологии. Сетка и утоптанная земля предоставляли стандартную возможность для альтернативного выбора. Сравнительный анализ проводили по доле времени, проведенного на растительности в каждом наблюдении (рис 2)

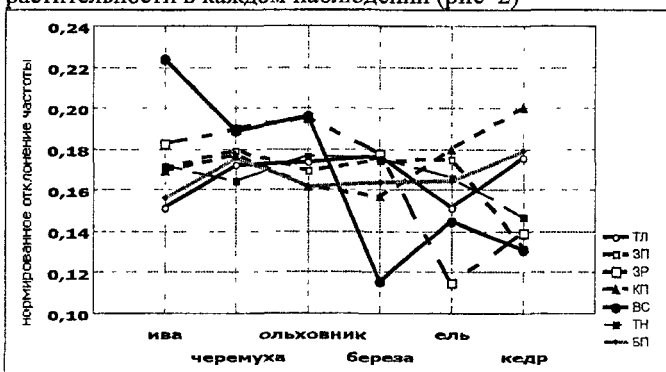


Рис. 2. Распределение времени активности пенок по древесным породам в экспериментах без выбора породы. По оси Y – отношение времени на породе к времени в кроне ТЛ – таловка, ЗП – зеленая пеночка, ЗР – зарничка, КП – корольковая пеночка, ВС – весничка, ТН – теньковка, БП – бурая пеночка

Таловка не делает значимых предпочтений по времени пребывания на разных породах, при этом она довольно широко использует и альтернативные субстраты независимо от экспозиции. Бурая пеночка, корольковая пеночка и теньковка тоже относительно равномерно используют все предлагаемые породы деревьев. При этом бурая пеночка значительно чаще использует землю, чем два других вида. Теньковка и корольковая пеночка отличаются использованием хвойных, особенно кедра, которого теньковка скорее избегает по сравнению с лиственными породами, а корольковая пеночка – наоборот. Зеленая пеночка реже использует кедр, а на всех остальных породах кормится достоверно дольше прочих видов. Зарничка не делает значимых различий между лиственными породами, но достоверно реже использует хвойные. У веснички предпочтения выражены наиболее четко. Этот вид значительно предпочитает породы деревьев начала экологического ряда (ольховник, черемуху и особенно иву). При этом она легко переходит на землю, когда порода дерева оказывается неудобной.

Эксперименты без предоставления выбора пород дали возможность охарактеризовать тактику использования кроны пеночками (рис. 3). Весничка, несмотря на крупные размеры, чаще всех остальных видов кормится на периферии кроны. Мелкие виды – зарничка и особенно корольковая пеночка – используют побеги и листья охотнее, чем таловка и зеленая пеночка. Теньковка и особенно бурая пеночка передвигаются по сучьям значительно чаще, чем остальные виды.

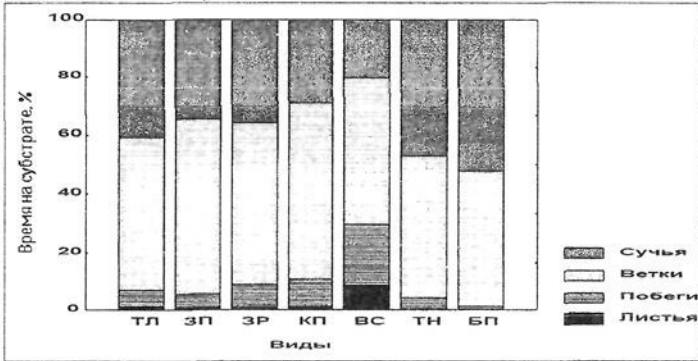


Рис. 3. Распределение времени активности пеночек по разновидностям субстрата в экспериментах без выбора породы. ТЛ – таловка, ТН – теньковка, ЗП – зеленая пеночка, БП – бурая пеночка, ЗР – зарничка, КП – корольковая пеночка, ВС – весничка.

#### 4.4. Структура кормового стереотипа.

Кормовой стереотип – это врожденная совокупность приоритетов в действиях, направленных на поиск и добывание пищи. Стереотип не зависит от местообитания, но может не соответствовать ему и влиять на выбор. Он также не зависит от жертв, доступных в данный момент, и т.п. Он проявляется в разных условиях, и поэтому доступен для изучения. Его эффективность различна, зависит от адекватности условий тем, в которых он вырабатывался. Эксперименты позволяют охарактеризовать стереотип как таковой (но не его эффективность) достаточно полно.

На основе проведенных исследований выяснено, что кормовой стереотип имеет определенную структуру и состоит из 4-х блоков (рис. 4).

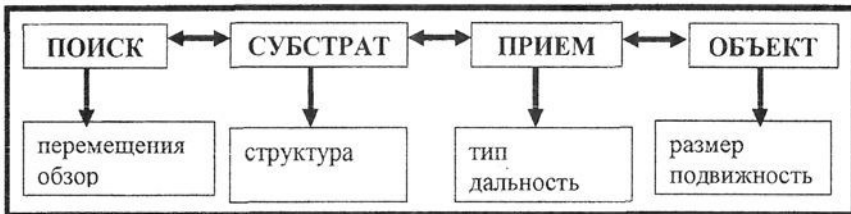


Рис. 4. Структура кормового стереотипа. Схема.

Особенности поисковой тактики оценены с помощью таких показателей, как дальность и частота перемещений, дальность и направленность приемов.

Особенности структуры предпочитаемых субстратов охарактеризованы как совокупность следующих показателей: использование ярусов растений, положение в кроне, древесно-кустарниковые породы, субстрат взятия добычи. Способ добычи корма имеет две основные характеристики: тип и дальность. Косвенная оценка характеристик кормовых объектов проведена на основе данных о частоте использования и типах кормовых приемов.

Характеристики кормового стереотипа изучены для каждого вида пеночек (табл. 3).

Таблица 3

Особенности кормового стереотипа 7 видов пеночек

Вид	Поиск	Субстрат	Приемы	Объекты
Таловка	Обзор, ожидание	Ольховник, Нижний ярус	Погони, дальние броски	Крупные, летающие
Зеленая	Обзор, перемещение	Ольха, ель, Верхний ярус	Броски на субстрат	Подвижные, н а листьях
Зарничка	Перемещение по тонким веткам	Береза, периферия кроны	Широкий спектр	Любые
Корольковая	Осмотр с воздуха	Темнохвойные, верхний ярус	Броски, зависания	Любые
Весничка	Балансирование на листьях	Ива, внешняя часть кроны	Собирание, броски	Любые
Теньковка	Прыжки, подробный осмотр	Внутренняя часть кроны	Собирание	Мелкие неподвижн
Бурая	Прыжки в зарослях, по земле	Заломы травы, кустарники, земля	Собирание	Крупные неподвижн

Совокупность найденных особенностей кормового стереотипа позволяет однозначно характеризовать каждый исследованный вид в сравнении с другими. В стереотип входят тактики осмотра поверхности и добывания пищи. Эти тактики проявляются в предпочтении перемещений определенной дальности, разных типов приемов, выборе субстрата кормодобывания.

#### 4.5. Комплексная характеристика кормового поведения 7 видов пеночек

Результаты экспериментальных наблюдений обнаруживают ряд особенностей кормового поведения каждого из семи исследованных видов пеночек.

**Таловка** тратит относительно много энергии на кормодобывание, редко использует для обновления поля зрения короткие прыжки и часто – перелеты, как средние, так и дальние. Среди приемов много таких энергозатратных форм активности, как зависания и погони, активно используются дальнедистантные маневры. Такие особенности характеризуют этот вид как активного охотника, нацеленного на крупные и подвижные жертвы. Таловка широко использует дополнительные субстраты (земля, сетка). Активность этого вида равномерно распределена по ярусам растительности. В качестве субстрата взятия добычи используется и растительность, и воздух без определенных предпочтений, поле зрения также широко. Различные породы деревьев таловка использует практически равномерно, не избегая хвойных. Однако на таких породах

деревьев, как ольховник и ива, значительно увеличивается доля субстратных приемов, а ель и кедр используются, в основном, как присада для охоты в воздухе. Таловка передвигается, в основном, в средней части кроны, обследуя периферию с помощью воздушных приемов. Этот вид ориентирован на высокое обилие крупных летающих насекомых, кроме того, таловке необходимо пространство для большого радиуса обзора и использования дальнедистантных приемов.

**Зеленая пеночка** обследует поверхность в основном с помощью средних перелетов. Она использует как субстратные, так и энергоемкие воздушные маневры, тоже средней дальности. Для этого вида характерно достоверное предпочтение верхнего яруса кроны. Зеленая пеночка практически не использует дополнительные субстраты, особенно землю. Кроме того, она чаще остальных ловит насекомых на листьях и реже – на сетке и в воздухе, предпочитаемая дистанция, вероятно, говорит о том, что жертвы более мелкие, чем у таловки. Активное использование приемов, направленных вверх – характерная черта кормодобывания этого вида. Таким образом, зеленая пеночка ориентирована на использование растительных субстратов, преимущественно листовенных, и ее кормовой стереотип направлен на широкий поиск и охоту в верхнем ярусе леса, где полог значительно разрежен, мало летающих насекомых. Это характеризует зеленую пеночку как «древесный» вид, меньше связанный с кустарником, чем таловка.

**Зарничка** предпочитает дальние перемещения и широкий спектр маневров. Она часто использует броски и зависания и редко преследует ускользящую добычу. Значимым субстратом в эксперименте для нее служит сетка – как для перемещения, так и для взятия добычи: и то, и другое для нее более характерно, чем для других видов. Можно предполагать, что в природе она успешно использует неудобные для посадки и перемещений субстраты. В вольере этот вид значимо предпочитает верхний ярус, использует тонкие побеги. Зарничка равномерно использует листовенные породы деревьев и явно избегает хвойных: хотя тактика кормодобывания на них значимо не меняется, время пребывания значительно сокращается. В целом вид использует стратегию охотника на не слишком подвижные жертвы в широкой полосе поиска. Она активно перемещается в кроне, что исключает возможность подробного исследования субстрата. Вероятно, это компенсируется за счет осмотра большого объема пространства и охоты в недоступной для многих видов периферии кроны. Важную роль для этого вида играет береза, которая используется как кормовой субстрат, по крайней мере, чаще, чем другими видами. Условия в кроне этого дерева отвечают особенностям кормового поведения зарнички: отсутствие четкой структуры благоприятно для быстрого перемещения и беглого осмотра поверхности. Для этого вида существует два масштаба сканирования поверхности – «ближний поиск» для обнаружения жертв и «дальний» – для выбора элементов субстрата.

**Корольковая пеночка** использует самые короткие прыжки, перелеты и приемы средней дальности. Этот вид часто использует броски, много энергии тратит на зависания и реже остальных использует субстратные приемы.

Дополнительные субстраты для передвижения использует неохотно – сетку без перемещений (хотя часто склевывает с нее добычу), землю – как присаду для осмотра воздуха и сетки. Больше кормится в верхнем ярусе растительности, маневры чаще, чем у других видов направлены вверх. В отличие от большинства пойменных видов пеночек, не избегает хвойных. Таким образом, вид приспособлен к активной охоте с воздуха в разреженных кронах. Особенности распределения насекомых в этих кронах определяют использование преимущественно верхних ярусов, осмотр веток снизу с помощью зависаний.

**Весничка** использует перемещения и приемы средней дальности, в целом тратя значительно меньше энергии на кормодобывание, чем предыдущие виды. Для нее более характерны броски, менее обычны зависания и особенно погони. Этот вид в условиях эксперимента часто кормится на земле, но приемы при этом направлены на кормовые объекты в воздухе и на сетке. Сетка используется как присада для взятия добычи, весничка практически не перемещается по ней. В кроне этот вид активно использует верхний ярус, маневры тоже часто направлены вверх. Весничка наиболее избирательна по отношению к породам деревьев: на черемухе, ольховнике и особенно иве она проводит много времени и активно кормится, тогда как березы и хвойных явно избегает. Характерная особенность этого вида – использование густой периферии кроны с внешней стороны, перемещения по тонким побегам и листьям. Видимо, для веснички важно хорошее освещение для успешной охоты.

Для **теньковки** наиболее эффективен подробный осмотр субстрата с использованием коротких прыжков и субстратных приемов. Она ориентирована на сбор мелких кормовых объектов, хотя ускользящую или упавшую добычу этот вид часто преследует, а броски и особенно зависания для теньковки менее характерны, поэтому она тратит относительно немного энергии на кормодобывание. Нет определенных предпочтений ярусов и пород деревьев. Этот вид часто кормится на земле, причем теньковку привлекают именно наземные объекты. Кроме того, теньковка активно перемещается по сетке, склевывая насекомых, что подтверждает доступность и важность педальной локомоции для вида. Теньковка чаще кормится внутри кроны, передвигаясь по сучьям и обследуя субстрат в непосредственной близости от себя. Этот вид склонен к собирательству, использованию относительно бедных местообитаний и «неудобных» - мелких и неподвижных – объектов.

У **бурой пеночки** тактика собирателя еще более выражена. Этот вид тратит меньше всех энергии на кормодобывание, практически не использует погони и зависания, а по субстратным маневрам превосходит другие виды. Бурая пеночка часто кормится на земле и на сетке, перемещаясь по этим субстратам длинными прыжками и склевывая крупную неподвижную добычу, реже других кормится на листьях. Земля, по-видимому, играет для этого вида важную роль и в природе, что не характерно для других видов. Этот вид активнее остальных использует нижний ярус и предпочитает передвигаться по толстым ветвям, как горизонтальным, так и вертикальным. Такой стереотип



кормового поведения эффективен в густых зарослях кустарников и травы, где освещение недостаточно, нет пространства для дальнедистантных воздушных маневров, есть возможность кормиться непосредственно на земле.

## **Глава 5. Связь кормового поведения, внешней морфологии видов и филогении группы.**

### **5.1. Кормовое поведение и особенности внешней морфологии**

Известные для птиц общие экоморфологические закономерности (Гладков, 1949; Промптов, 1956; Gaston, 1974; Karr, James, 1975; Norberg, 1979; Leisler, Winkler, 1985; Moermond, 1990) позволяют связать обнаруженные специфические особенности кормовых стереотипов с особенностями внешней морфологии. Строение нижних конечностей, в первую очередь, длина цевки и пальцев, определяет способность вида перемещаться без использования крыльев или удерживаться на неудобных субстратах – вертикальных побегах, тонких, свисающих ветках и т.д. В эксперименте к таким субстратам добавляется сетка вольеры. Соответственно, виды, обладающие длинными ногами и цепкими пальцами (теньковка, зарничка и особенно бурая пеночка) используют тактику собирателей, перемещаясь прыжками в густой растительности. В противоположность им, виды, имеющие короткие ноги и пальцы (таловка, корольковая пеночка), больше времени тратят на охоту в разреженных кронах. Между точками осмотра поверхности эти виды перемещаются с использованием крыльев.

Противоположная ситуация наблюдается с размером клюва. Обладатели большого широкого клюва – охотники, напоминающие мухоловок по способу кормодобывания. Среди исследованных видов это, в первую очередь, таловка и зеленая пеночка. Широкий радиус обзора, относительно длительное высматривание жертв с одной точки – вот характерные черты кормового поведения этих видов.

На межвидовом и внутривидовом уровнях размеры тела, длина и заостренность крыла у пеночек положительно коррелируют с дальностью миграций (Gaston, 1974; Tjainen, 1982; Marchetti et al., 1995). Эти же показатели отличают виды пеночек, склонные к охоте с помощью дальних бросков в воздух. Настоящее исследование подтверждает эти закономерности. Обладатели коротких и закругленных крыльев – теньковка и бурая пеночка – значительно реже остальных видов используют воздушные маневры. При этом они имеют возможность кормиться в густой растительности, в том числе за счет маневренности. Противоположную тенденцию демонстрируют таловка, зеленая пеночка и весничка.

Отмеченные в других работах закономерности, связанные с размером тела, менее очевидны. Например, есть указания на то, что зависание чаще используют мелкие виды (Forstmeier, Kessler, 2001). Однако полученные нами результаты говорят о том, что таловка использует этот прием почти так же часто, как зарничка, а теньковка – реже, чем зеленая пеночка.

## 5.2. Связь кормового поведения с филогенией группы.

В работе Л.А. Портенко (1960) исследованные виды разделены на 4 рода на основе морфологических данных. Более поздние работы, проведенные на основе анализа митохондриальной ДНК, в целом подтверждают такое разделение: виды делятся на три основных кластера (Richman, Price, 1992; Forstmeier, Kessler, 2001). Первую группу составляют таловка и зеленая пеночка, вторую – зарничка и корольковая пеночка, в третью входят теньковка, весничка и бурая пеночка. Метод главных компонент дает возможность оценить основные различия между группами в использовании кормовых приемов (рис. 5)

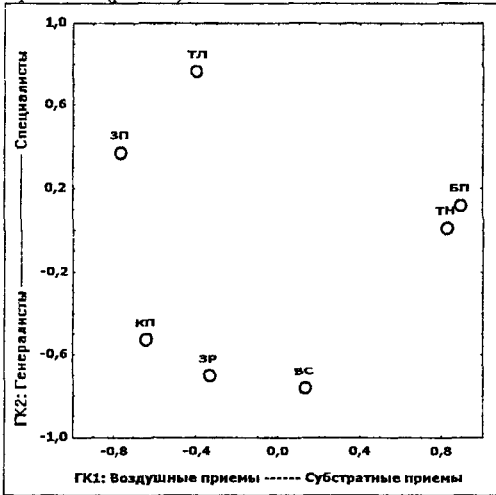


Рис 5 Основные различия видов по использованию кормовых приемов, выявленные методом главных компонент. ТЛ – таловка, ЗП – зеленая пеночка, ЗР – зарничка, КП – корольковая пеночка, ВС – весничка, ТН – теньковка, БП – бурая пеночка.

С помощью этого анализа были выделены два основных фактора, по которым виды расходятся друг с другом. Первая компонента отражает соотношение собирательства и охоты. Вторая компонента связана с избирательностью кормового поведения и противопоставляет виды, демонстрирующие широкий спектр приемов, тем, которые специализированы на приемах определенного типа.

Связанные тесным родством таловка и зеленая пеночка образуют в пространстве этих осей одну группу. Их кормовое поведение в целом сходно тактика охотников в продуктивных местообитаниях свойственна обоим видам. При этом таловка демонстрирует более широкий охват и субстратов, и приемов, и поля зрения. Этот вид кормится в кустарниковой растительности, часто ловит крупные подвижные жертвы в воздухе, совершая дальние броски и погони. Зеленая пеночка ориентирована на охоту в разреженных верхних частях кроны деревьев, сбор насекомых на листьях с использованием приемов средней дальности.

Во вторую группу, связанную тесным родством, входят зарничка и корольковая пеночка. Эти виды также используют преимущественно тактику активной охоты, но приспособлены к кормодобыванию в более бедных условиях. средняя длина перемещений превышает радиус обзора. Использование широкого спектра приемов также сближает эти два вида. Зарничке важны листовые породы деревьев, она широко перемещается, исследует относительно богатую насекомыми и хорошо освещенную густую периферию кроны, в том числе осматривая ее в трепещущем полете. Корольковая пеночка демонстрирует тактику, эффективную в условиях таежных местообитаний: осмотр нижней поверхности веток с зависанием, охоту в воздухе, преимущественное использование верхних ярусов растительности.

Третью филогенетическую группу составляют теньковка, весничка и бурая пеночка. Среди этих видов теньковка применяет преимущественно тактику собирателя мелких, неподвижных беспозвоночных, которая позволяет ей успешно приспосабливаться к жестким условиям, использовать сезонно малопродуктивные местообитания. Бурая пеночка более специализирована в выборе микростаций, но тоже использует тактику собирателя, еще реже демонстрируя приемы активной охоты, неудобные в густых зарослях и на земле. Жертвы бурой пеночки, по-видимому, крупные и неподвижные, что подтверждается низкой интенсивностью кормового поведения в целом и прямыми наблюдениями. Весничка – вид, использующий широкий спектр кормовых приемов, что сближает ее с зарничкой и корольковой пеночкой. По-видимому, «образ жертвы» у этого вида в достаточной степени генерализован. Тем не менее, тактика собирателя на предпочитаемых породах весничке тоже свойственна, и в этом она сходна с теньковкой и бурой пеночкой.

Таким образом, различия между тремя группами близкородственных видов более значительны, чем внутри этих групп, и касаются основных параметров кормодобывания. Можно предполагать, что кормовое поведение как лабильная структура лежит в основе ключевых адаптаций, приводящих к расхождению видов и надвидовых группировок в процессе эволюции. Выработка кормового стереотипа должна приводить к последовательному изменению морфологии, освоению соответствующих местообитаний и, в конечном итоге, к обособлению видов.

## **Глава 6. Взаимосвязь кормового поведения с выбором местообитания и особенностями годового цикла.**

### **6.1. Выбор местообитаний у пеночек**

Качественные характеристики местообитаний пеночек в Средней Сибири описаны ранее (Бурский, 1987, 2002; Рогачева и др., 1991). По многолетним материалам учетов на 53 пробных площадях оценены коэффициенты корреляции гнездового обилия избранных видов с элементами структуры растительности. Множественный регрессионный анализ позволил описать размещение каждого вида несколькими факторами, характеризующими структуру растительности. Обилие таловки определяется главным образом развитием яруса ольховника, при этом полнота объяснения составляет 84%

( $p < 0.0001$ ). Важными факторами гнездового размещения этого вида выступает также обилие остальных кустарников и ивы. Обилие таловки возрастает в продуктивных сообществах. Это косвенно подтверждается высокой корреляцией плотности популяции таловки с суммарным обилием других птиц. Размещение **зеленой пеночки** зависит от обилия ольхи ( $\beta = 0.727$ ,  $p < 0.01$ ), ели и в меньшей степени – от объема и сомкнутости древесного яруса. При этом полнота объяснения изменений обилия составляет 83% ( $p < 0.001$ ). Кроме того, распределение зеленой пеночки коррелирует с обилием ольховника. Гнездовое распределение **зарнички** зависит от объема и густоты березового полога ( $p < 0.001$  для каждого из трех факторов) Эти факторы объясняют 77% вариации обилия данного вида. Достоверная отрицательная корреляция с общим обилием воробьиных птиц характеризует зарничку как обитателя относительно бедных плакорных местообитаний. Обилие **корольковой пеночки** определяется наличием хвойных пород деревьев - кедра ( $\beta = 0.622$ ,  $p < 0.01$ ) и ели ( $\beta = 0.329$ ,  $p < 0.05$ ). Вариация, объясняемая этими двумя факторами, составляет 74% ( $p < 0.0001$ ). **Весничка** избегает лесных массивов. Общие черты заселяемых этим видом биотопов – открытость, наличие кустарников (ивы, кустарниковой березы, ерника) или куртинного подроста березы. Размещение веснички коррелирует с суммарным обилием всех светолюбивых древесно-кустарниковых форм ( $r = 0.51$ ;  $p = 0.0001$ ). Обилие **теньковки** определяется главным образом наличием и количеством ивы ( $\beta = 0.504$ ,  $p < 0.001$ ) и ольхи ( $\beta = 0.395$ ,  $p < 0.01$ ). Эти два фактора объясняют 77% вариации ( $p < 0.001$ ). Кроме того, для нее важно обилие соответствующих видов (ольховника и ив) в кустарниковом ярусе. Распределение **бурой пеночки** связано с развитием кустарникового и травянистого ярусов. Среди кустарников значение имеют светолюбивые, нелесные виды: кустарниковая береза, ива, спирея. В прирусловой пойме их роль играют заломы подрастающих ивовых деревьев, прямых ледоходом

Выявленные особенности кормового поведения находят отражение в выборе местообитаний и структуре годового цикла пеночек.

**Таловка** связана с лесными местообитаниями поймы Енисея, характеристическим признаком которых служит обилие ольховника. Это местообитание характеризуется высокой продуктивностью, развитым кустарниковым ярусом, основу которого составляют ольховник, черемуха, ивы. Характерные черты кормового поведения таловки отвечают этим особенностям. Таловка чаще охотится в пространстве от нижних частей крон деревьев и кустарников до травянистого яруса включительно и во внутренних частях крон. Структура таких деревьев и кустарников, как ольховник и ольха, обладают всеми необходимыми для таловки особенностями. Их ветки с листьями образуют горизонтальные плоскости, удобные для передвижения и разделенные пространством, создающим условия для расширенного радиуса осмотра и воздушных маневров. Этот вид ориентирован на активную охоту с использованием энергозатратных дальнедистантных приемов. Такая тактика кормодобывания эффективна в стабильных условиях при высокой продуктивности местообитания. Эти ограничения отражаются не только на

выборе микростаций, но и на особенностях годового цикла: таловка поздно прилетает на места гнездования и рано улетает, погибшие кладки практически не возобновляются. Период размножения приурочен к пику продуктивности сообщества.

**Зеленая пеночка** заселяет продуктивные приречные леса, но, в отличие от таловки, больше связана с древесной растительностью. Структура растительности в таких лесах благоприятна для использования верхних, наиболее освещенных и, вероятно, богатых насекомыми участков кроны. Путь, пройденный в единицу времени, у зеленой пеночки велик по сравнению с таловкой. Этот факт свидетельствует о том, что обилие насекомых в используемых видом микростациях по крайней мере ниже, чем в местообитаниях таловки. Зеленая пеночка ориентирована на использование разреженной кроны, в первую очередь, деревьев, сбор насекомых с нижней поверхности листьев с использованием воздушных приемов. Структура гнездового цикла этого вида напоминает таковую у таловки, но таловка за счет использования самых продуктивных местообитаний имеет более широкий ареал. Поверхность питания, адекватная стереотипу зеленой пеночки, не распространяется на север дальше средней тайги.

Распределение **зарнички** в районе исследований связано с березой, что характерно и для других регионов. Зарничка в гнездовой период населяет гари и редколесья с мелколиственным (особенно березовым) подростом или древостоем. Такие предпочтения отвечают характеристическим особенностям кормодобывания: осмотру периферических частей кроны изнутри с использованием трепещущего полета и посадки на тонкие свисающие ветки, дальнедистантные перемещения и приемы, сбор относительно мелких кормовых объектов. Структура кроны березы отвечает всем особенностям кормового поведения зарнички: обилие тонких, свисающих ветвей, недоступных для многих других видов, представляют собой удобный для зарнички кормовой субстрат. Для этого вида характерна сезонная смена местообитаний, отсутствие гнездового консерватизма, мобильность поселений. Это, по-видимому, результат приспособленности к низкопродуктивным, малопредсказуемым условиям.

**Корольковая пеночка** – единственный среди исследованных видов, обитающий в коренной тайге, малопродуктивном стабильном местообитании с преобладанием высоких хвойных деревьев. Особенности кормового поведения полностью отвечают требованиям микростаций: средние и дальние перемещения, охота в воздухе с использованием бросков и осмотр нижней поверхности веток с помощью зависаний, использование верхних ярусов кроны, связанное с особенностями распределения насекомых, делают кормодобывание эффективным. Тактика собирателя, которую корольковая пеночка демонстрирует реже всех остальных видов, не может быть использована в условиях малопродуктивного местообитания. Приспособленная к добыванию пищи в верхней части кроны хвойных деревьев, корольковая пеночка никак не связана с подростом и подростом.

В целом и для зарнички, и для корольковой пеночки можно отметить, что эти виды вынуждены тратить больше энергии на поиск и меньше – на добывание жертв относительно других пенок. Средняя длина перемещений превышает радиус осмотра, что характеризует эти виды как обитателей микростаций с бедной древесной растительностью. Для них характерен беглый осмотр поверхности, который, в условиях бедных местообитаний оборачивается преимуществом, тк позволяет находить разрозненные скопления насекомых. В то же время, такой выбор местообитаний обуславливает широкое распространение зарнички и корольковой пеночки по сравнению с остальными видами.

Район работ находится в средней части ареала **веснички**, между двумя зонами оптимума: лесостепной и лесотундровой. Тем не менее, основные закономерности размещения этого вида сохраняются: весничка связана с такими мелколиственными видами кустарников, как ива и береза. По всей видимости, крона этих кустарников соответствует требованиям, которые вид предъявляет к кормовому субстрату. Весничка наиболее требовательна в выборе субстратов, а следовательно, и местообитаний. При этом плотность кроны и освещение для нее важны больше, чем состав древесных пород. Тактика этого вида предполагает наличие хорошо освещенных участков кроны, особенно активно используется периферия: несмотря на крупные размеры, весничка охотно перемещается по тонким концевым побегам. Весничка тяготеет к продуктивным местообитаниям. В гнездовое время это пойменные ивняки и края зарастающих болот, где хорошо выражен сезонный пик продуктивности. Затененные пойменные леса непригодны для этого вида. Сложная структура годового цикла, включающая долгие периоды дальних миграций, подчинена задаче своевременной смены районов пребывания в соответствии с сезонным изменением продуктивности.

Тактика собирателя, характерная для **теньковки**, предполагает наличие растительности, удобной для подробного обследования субстрата. При этом сбор мелких, неподвижных жертв указывает на приспособленность сезонным перепадам в местообитаниях с относительно высокой и стабильной продуктивностью, что предполагает широкий выбор биотопов. В районе проведения работ **теньковка** занимает разнообразие местообитания, селится как в различных пойменных сообществах, так и на опушках таежных лесов. Наибольшей численности этот вид достигает в пойменных ивовых лесах и на опушках, что хорошо объясняется полученными результатами. Относительно частое использование **теньковкой** преследования, по-видимому, связано с высокой маневренностью и дополняет собирательство в неблагоприятных условиях. Такая тактика делает возможным ранний прилет и поздний отлет, длительный период гнездования и легкое возобновление кладки.

Распределение **бурой пеночки** связано с развитием кустарникового и травянистого ярусов. Типичные местообитания этого вида – травяно-кустарниковые заросли среди лугов и болот, а также в прирусловых тальниковых заросли поймы Енисея. Бурая пеночка приспособлена к сбору корма в густой растительности. Возможность перемещаться по вертикальным

побегам, склевывая жертвы в непосредственной близости от себя, частое использование травянистой растительности как субстрата кормодобывания – эти признаки сближают бурую пеночку с камышевками. Но, в отличие от камышевок, бурая пеночка приспособлена к перемещению непосредственно по земле, которая сама по себе важна как субстрат кормодобывания для этого вида. Эти особенности дают объяснение выбору местообитаний. Для этого вида характерны поздний прилет и поздний же отлет, вероятно, связанный с ростом травы и появлением крупных жертв в достаточном количестве.

Таким образом, особенности кормового поведения, выявленные в эксперименте, помогают трактовать выбор местообитаний пеночками, объясняют предпочтения микростаций с определенной структурой растительности, распределением и обилием жертв. Практически все особенности кормового стереотипа каждого вида, так или иначе, находят отражение в использовании характерных местообитаний и особенностях годового цикла. Полученные результаты демонстрируют важность для пеночек таких параметров местообитания, как состав древесно-кустарниковых пород, освещение, продуктивность, особенности распределения потенциальных жертв.

Активные охотники, таловка и зеленая пеночка, обитают в продуктивных приречных и пойменных лесах. В то же время, тонкие различия в выборе местообитаний этими видами во многом объясняются спецификой кормовых субстратов. Обитатели бедных плакорных лесов, зарничка и корольковая пеночка, приспособлены к беглому осмотру субстрата. При этом каждый из этих видов обладает характерными особенностями кормового поведения, которые позволяют наиболее эффективно использовать, соответственно, зарастающие гари и коренную тайгу. Типичные собиратели, теньковка и бурая пеночка, находят благоприятные условия в густой растительности. При этом теньковка за счет нетребовательности к размеру жертв занимает широкий спектр местообитаний, а бурая пеночка приспособлена к травяно-кустарниковым зарослям. Весничка, сочетая приемы собирательства и активной охоты, находит благоприятные условия в продуктивных местообитаниях с хорошим освещением.

Настоящая работа показывает, что специфика кормодобывания, отражающая места поиска и способы добывания корма, может рассматриваться как важный фактор экологического разделения морфологически сходных близкородственных видов пеночек. Использование адекватной морфологическим характеристикам тактики кормодобывания позволяет разным видам эффективно использовать самые разнообразные местообитания. В то же время, разделение ресурсов при совместном обитании, вероятно, определяется не набором предпочитаемых разными видами кормовых объектов, а такими характеристиками потенциальных жертв, как заметность и доступность. Разнообразие кормовых тактик внутри рассмотренной группы позволяет пеночкам осваивать широкий спектр биотопов и избегать конкуренции при совместном обитании.

## ВЫВОДЫ

1. Каждый вид пеночек внутри исследованной группы обладает определенным стереотипом кормового поведения, состоящим из набора предпочитаемых субстратов, объектов питания, способов поиска и приемов добычи корма. Выявлены специфические особенности, характеризующие кормовой стереотип каждого из исследованных видов. Показано проявление различных видовых элементов кормового стереотипа у молодых птиц, не имеющих опыта кормежки в природных условиях.
2. Найденные различия в тактике кормодобывания хорошо согласуются с особенностями внешней морфологии видов. Активных охотников (таловка, зеленая пеночка) характеризуют длинные острые крылья и широкий клюв. Для собирателей (теньковка, бурая пеночка) важны длинные, цепкие ноги и пальцы. Полученные результаты соответствуют описанным для птиц общим экоморфологическим закономерностям.
3. Сходство кормового поведения видов коррелирует с близостью филогенетического родства внутри исследованной группы. Различия в кормодобывании между тремя группами близкородственных видов (таловка, зеленая пеночка – зарничка, корольковая пеночка – весничка, теньковка, бурая пеночка) более значительны, чем внутри этих групп, и касаются основных характеристик кормодобывания. Кормовое поведение представляется как лабильная структура, лежащая в основе ключевых адаптаций.
4. Использование определенной тактики кормового поведения находит отражение в выборе местообитаний и структуре годового цикла. Полученные результаты демонстрируют важность для пеночек таких параметров местообитания, как состав древесно-кустарниковых пород, освещение, продуктивность, особенности распределения потенциальных жертв. Особенности кормового стереотипа, выявленные в эксперименте, позволяют причинно объяснить выбор местообитаний пеночками.
5. Важную роль в экологической сегрегации пеночек играет кормовое поведение. Использование определенной тактики кормодобывания позволяет близкородственным видам разделять ресурсы в условиях симпатрического обитания.

**Благодарности.** Особую благодарность хочется выразить моему научному консультанту О.В.Бурскому, под чутким руководством которого осуществлялся сбор материала и его обработка. Без помощи и искреннего участия Олега Владиславовича работа вряд ли состоялась бы. Я глубоко признательна моему научному руководителю С.А. Шиловой за всестороннюю помощь и поддержку. Спасибо сотрудникам экспедиций А.И. Панаиотиди, А.Ю. Кузьмичеву, В.О. Бурской, Е.Ю. Демидовой, Е.В. Ворцепневой, И.Б. Шефтель, М.Д. Рахимбердиевой и другим, которые в течение многих лет участвовали в сборе материала и делили со мной заботы по подготовке и проведению экспериментов. Я хочу особо поблагодарить В.В. Конторщикова, который во



многим оказал влияние на выбор направления исследований и чью помощь трудно переоценить. Спасибо всем сотрудникам и аспирантам Лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН за конструктивные дискуссии и поддержку. И наконец, хочется поблагодарить моих друзей и особенно моих родителей за участие и терпение.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации

Опубликовано.

1. Бурский О.В., Контрощиков В.В., Батова О.Н., 2004. Стереотипы кормового поведения пеночек веснички (*Phylloscopus trochilus*) и теньковки (*Phylloscopus collybita*). – Зоол журн. Т.83. № 7. С.839-850
2. Батова О.Н. 2004. Сравнительный анализ кормового поведения 7-ми симпатрических видов пеночек (*p. Phylloscopus*). – Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. С 18-22.
3. Батова О.Н., 2006. Взаимосвязь кормового поведения и выбора местообитаний у 7-ми симпатрических видов пеночек (*p. Phylloscopus*). – Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН С 49-56.

В печати:

1. Батова О.Н. Сезонная изменчивость кормового поведения теньковки (*Phylloscopus collybita*) – сб «Экосистемы Центральносибирского заповедника и их охрана», Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, ЦСГБЗ, 2007
2. Батова О.Н. Выбор кормовых приемов у пеночек (*p. Phylloscopus*). Известия РАН, сер. Биологическая. 8 стр.
3. Батова О.Н. Оценка структуры энергозатрат на кормовое поведение у пеночек (*p. Phylloscopus*) в условиях эксперимента Зоол. журн
4. Батова О.Н., Бурский О.В. Гнездовые местообитания пеночек (*p. Phylloscopus*) в Центральной Сибири. Бюлл. МОИП.

**Заказ №523. Объем 1 п.л. Тираж 100 экз.**

**Отпечатано в ООО «Петроруп».**

**г. Москва, ул. Палиха-2а, тел. 250-92-06**

**[www.postator.ru](http://www.postator.ru)**