

На правах рукописи

Шукшина

ШУКШИНА МАРИЯ СЕРГЕЕВНА

**ЭКОЛОГИЯ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ДРОЗДОВ РОДА *TURDUS* В
КАЛИНИНГРАДЕ: ФОРМИРОВАНИЕ, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СЕГРЕГАЦИЯ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ростов-на-Дону – 2018

Работа выполнена в Институте живых систем Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта»

Научный руководитель: **Гришанов Геннадий Викторович**,
кандидат биологических наук, доцент,
ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет
им. И.Канта», доцент

Официальные оппоненты: **Опарин Михаил Львович**,
доктор биологических наук, доцент,
Саратовский филиал ФГБУН Института проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук, директор

Марова Ирина Михайловна,
кандидат биологических наук,
ФГБОУ ВО «Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова», биологический
факультет, кафедра зоологии позвоночных,
ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: **ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский)
федеральный университет», г. Казань**

Защита диссертации состоится **21 декабря 2018 г. в 13:00** на заседании диссертационного совета Д 212.208.32 по биологическим наукам на базе Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, к. 603.

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке им. Ю.А. Жданова Южного федерального университета по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, ул. Р. Зорге, 21Ж и на сайте <http://hub.sfedu.ru/diss/>.

Объявление о защите и текст автореферата размещен на официальном сайте Южного федерального университета www.sfedu.ru и на сайте Министерства образования и науки Российской Федерации www.vak.ed.gov.ru.

Отзывы на автореферат в 2-х экз., заверенные печатью, просим направлять по адресу: 344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1, к.803а, ученому секретарю совета Д212.208.32 Акименко Ю.В. e-mail: jvakimenko@sfedu.ru.

Автореферат разослан «__» ноября 2018 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Акименко Юлия Викторовна

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В настоящее время проблема сохранения биологического разнообразия становится все более актуальной. Экосистемы с малым числом видов нестабильны, в них происходят значительные колебания плотности популяций, а сокращение численности и исчезновение биологических видов могут привести к катастрофическим последствиям. Уменьшение разнообразия ведёт к снижению устойчивости экосистем, они разрушаются и лишают человека источников жизнеобеспечения [Акимова, Хаскин, 1998; Горелов, 2008]. Поэтому при выборе способа управления окружающей средой человек должен учитывать последствия уменьшения видового разнообразия [Горелов, 2008]. Особенно важно это для сильно изменённых человеком урбанизированных территорий.

Текущий период истории характеризуется возрастающей урбанизацией окружающей среды (ростом числа городов, их увеличением, возрастанием доли городского населения) [Сиденко, 2004; Дементьев, 2005; Резанов, 2005; Куранов, 2008]. По прогнозу специалистов Организации Объединенных Наций к 2050 г. доля городского населения нашей планеты возрастет до 66%, т. е. будет составлять две трети жителей Земли [Рамирес-Джумена, 2014; World Urbanization..., 2014]. В России уже сейчас 74,0% населения проживает в городах [Демографический ежегодник..., 2015; Численность и состав населения..., 2017].

Деятельность человека приводит к уничтожению естественных местообитаний животных и появлению на их месте новых – урбанизированных территорий, которые отличаются более тёплым климатом, близким соседством с человеком, фрагментарностью и динамичностью среды, разреженностью участков, близких к исходным местам обитания, наличием новой кормовой базы. Динамичность среды выражается в том, что структура городов постоянно меняется: осуществляется застройка, производится вырубка и посадка зелёных насаждений, изменяется уровень шумового и иных загрязнений [Зукопп и др., 1981; Скильский, 2001; Сиденко, 2004; Корбут, 2005; Резанов, 2005; Partecke et al., 2006; Schratte, 2006].

Процесс перехода животных к жизни рядом с людьми начался давно [Клауснитцер, 1990]. Новые виды птиц, млекопитающих и т. д. осваивают города и формируют в них специализированные городские популяции [Фридман и др., 2000].

Многими авторами отмечается, что фауна городов, в том числе орнитофауна, имеет важное значение для формирования устойчивых, безопасных в экологическом и санитарно-эпидемиологическом отношении условий в этих ландшафтах. Поэтому животных, обитающих в городах, следует рассматривать и как основу для создания комфортной жизни человека в городской среде, и как рекреационный фактор, а также как фактор, имеющий огромное значение для сохранения биоразнообразия городских экосистем [Морозова, 2010; Зайцев и др., 2011; Закиров и др., 2014; Трубникова, 2015]. Кроме того, представители городской фауны в свою очередь становятся активными потребителями ресурсов антропогенного происхождения, закономерности распределения которых в урбанизированных ландшафтах значительно отличаются от природных [Барановский, 2014].

Знание особенностей экологии животных, проживающих на урбанизированных территориях, детальной характеристики их экологических ниш важно для наиболее рационального подхода к управлению городами в плане градостроительства, благоустройства (в том числе озеленения и др.), поддержания и оптимального

использования различных факторов, ресурсов в условиях урбанизированной среды [Акимова, Хаскин, 1998; Зайцев и др., 2011; Закиров и др., 2014].

Птицы наряду с другими позвоночными животными издавна являются частью городских экосистем. Способность к активному полёту дала им преимущества, приведшие к широкому распространению и разнообразию на урбанизированных территориях представителей этого класса, отличающихся целым рядом специфических адаптаций к различным экологическим факторам [Ганя, Зубков, 1988; Сиденко, 2004; Куранов, 2008].

Условия городов оказывают влияние на обитающих в них птиц: изменяется их биология, поведение, сезонные ритмы [Ганя, Зубков, 1988; Скильский, 2001; Сиденко, 2004; Резанов, 2005; Shochat, 2010]. Урбанизированные территории являются как местами обитания животных, так и ареной инвазий некоторых видов в новые для них регионы [Хляп, Варшавский, 2010].

Виды одного рода могут заселять городскую среду с разным успехом: некоторые осваивают её быстро, другие, прежде многочисленные, исчезают [Фридман, 2000; Скильский, 2001; Сиденко, 2004; Резанов, 2005]. В связи с этим неудивительно, что одним из приоритетных направлений биологических исследований является изучение экологических особенностей близкородственных видов [Майр, 1974; Иваницкий, 1997; Хлебосолов, 2002]. Это позволяет выявлять механизмы экологической сегрегации видов с близкими требованиями к факторам среды, входящими в одни экологические группы, в случае совместного обитания. Такие механизмы могут реализовываться различными способами, в связи с этим необходимо накопление информации по всем аспектам экологии изучаемых животных в различных районах их ареала [Герасимчук, 2011].

Процессу синантропизации некоторых видов птиц способствует их широкая пластичность по отношению к факторам антропогенной среды [Ганя, Зубков, 1988; Табачишин и др., 1996; Сиденко, 2004; Bonier et al., 2007]. При этом экологически близкие виды, обитающие на одной территории, должны отличаться своими требованиями к условиям среды [Gause, 1934].

Исследование орнитофауны урбанизированных ландшафтов представляет интерес как в теоретическом, так и в практическом плане. Важность и актуальность изучения городских популяций птиц не вызывает сомнений [Владышевский, 1975; Табачишин и др., 1996; Андреев, 2003; Chase, Walsh, 2004; Лыков, 2006а, 2006б; Vasilaşcu et al., 2010]. С этим связан тот факт, что начавшееся с конца XIX – начала XX вв. активное исследование орнитофауны городских территорий во второй половине XX в. было выделено в отдельное, самостоятельное направление орнитологии [Владышевский, 1975; Chase, Walsh, 2004; Лыков, 2006а, 2009].

Весьма многочисленной группой городских птиц являются дрозды (род *Turdus*). Они широко распространены, встречаются во многих природных местообитаниях, в городах России и европейских стран. Разные виды этой группы демонстрируют разнообразные приспособления к изменённым человеком территориям, неодинаковую степень формирования и состояния городских популяций [Snow, 1955, 1956; Luniak, 1990; Тельпова, 2005, 2006; Лыков и др., 2009 и др.].

При изучении особенностей экологии животных надо учитывать, что согласно современным представлениям, наиболее устойчивый, системный признак, определяющий развитие всех остальных признаков вида и целостно выражающий

специфику его ниши, – это кормовое поведение [Хлебосолов, 2002; Птицы Рязанской Мещёры, 2008]. Как и разнообразие местообитаний, кормовое поведение и состав пищевых объектов являются важными факторами, по которым идет разделение ресурсов и, соответственно, расхождение видов по экологическим нишам [Schoener, 1974; Пианка, 1981; Одум, 1986]. Не случайно, что таким аспектам поведения птиц, в том числе и дроздов, посвящён ряд исследований [Покровская, 1956; Иноземцев, 1960; Нейфельдт, 1961; Луговой, Луговой, 1986; 2006; Баккал, 1988; Хлебосолов, 1993; 2005; Прокофьева, 2004, 2006, 2007, 2008; Барановский и др., 2007 и мн. др.].

Концепция экологической ниши объединяет различные направления экологических исследований, является теоретической основой для изучения взаимоотношений организмов в природных сообществах. Понятие экологической ниши используется при характеристике образа жизни организмов и часто применяется при проведении анализа специализации близкородственных видов, для отражения взаимосвязи видов в сообществе и их требований к абиотическим факторам окружающей среды [Одум, 1975; Перевозкин, Гордеев, 2004].

Степень разработанности темы исследования. В настоящее время накоплено большое количество информации по птицам городов Европы и европейской части России [Стравинский, 1962; Идзелис, 1976, 1983, 1986; Благосклонов, 1977, 1981; Нанкинов, 1981; Sasvári, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Дончев, Янков, 1989; Храбрый, 1991; Czeszczewik, Wołk, 1993; Idzelis, 1993; Biaduń, 1994, 2005; Птицы Москвы..., 2000; Благосклонов, Авилова, 2002; Андреев, 2003; Воронежский, Рахилин, 2003; Савицкий, 2003; Луняк, 2004; Сиденко, 2004; Witt et al., 2005; Харламова, Новиков, 2006; Різун, 2006; Тищенко, 2006а; Тимошкин, Тимошкина, 2008; Яновский, 2008; Brauze, Kurkowski, 2008; Бехтерева, 2009; Фисун, 2009; Коріj, Zendwelewicz, 2009; Kraft, 2009; Роотсмяз, 2010 и мн. др.].

Много работ посвящено сравнительной экологии дроздов рода *Turdus* в природных местообитаниях [Захарова, 1959, 1999; Черенков и др., 1995; Головань, 1996, 1997а, 1997б, 2003, 2004, 2006, 2008; Черенков, 1996; Прокофьева, 2003а, 2003б, 2007; Барановский и др., 2007; Мищенко, 2009]. В результате ряда исследований установлено, что видовые различия в распространении, биотопической приуроченности, гнездовой экологии существенным образом влияют на формирование городских популяций дроздов в различных регионах. Поэтому виды рода *Turdus* являются удобной моделью для исследования особенностей приспособления животных к антропогенно трансформированной среде [Тельпова, 2005, 2006; Лыков, 2006а, 2006б].

Дроздам посвящено значительное количество публикаций, в которых рассматриваются самые различные аспекты их биологии – систематика, морфология, физиология, географическое распространение, генетика, размножение, динамика численности, хозяйственное значение и др., в том числе в условиях города [Snow, 1955, 1956; Batten, 1973; Нанкинов, 1981; Erlinger, 1982; Ebemann, Karlsson, 1984; Reise, 1990; Nowakowski, 1994; Ludvig et al., 1995; Талпош, 1996; Grégoire et al., 2002, 2003; Wysocki, 2002, 2004, 2005; Mason, 2003; Luniak, 2004; Partecke et al., 2006; Ибатуллин, 2007; Geue, Partecke, 2008; Москвичёв и др., 2009; Пискунов, Давиденко, 2009; Паевский, 2010; Герасимчук, 2011]. Однако целостное представление о структурах экологических ниш дроздов в условиях урбанизированных территорий не сформировано. Недостаточно исследованы некоторые отдельные аспекты их образа жизни, обуславливающие место этих видов в условиях города, в том числе кормовое

поведение и иные адаптации, которые ведут к формированию специализированных городских популяций.

Целью данной работы является выявление особенностей формирования и механизмов экологической сегрегации популяций дроздов рода *Turdus* в городе Калининграде.

Исходя из указанной цели, были поставлены следующие задачи:

1) исследовать особенности формирования и современного состояния городских популяций дроздов рода *Turdus* в Калининграде;

2) установить особенности биотопического и микробиотопического распределения чёрного дрозда *T. merula* и рябинника *T. pilaris* в Калининграде;

3) выявить особенности биологии чёрного дрозда *T. merula* и рябинника *T. pilaris* в Калининграде, включая детальный анализ гнездостроительной деятельности и кормового поведения;

4) изучить механизмы экологической сегрегации чёрного дрозда *T. merula* и рябинника *T. pilaris* в условиях совместного обитания в урбосреде.

Научная новизна. В ходе исследований был собран новый материал, расширяющий представление о механизмах экологической сегрегации двух видов дроздов рода *Turdus*, формирующих в Калининграде специализированные городские популяции: чёрного дрозда и рябинника. Впервые в Калининградской области изучены особенности кормового поведения чёрного дрозда и рябинника в условиях урбанизированной территории. Выявлены особенности биологии этих видов в Калининграде. Проанализированы основные факторы, влияющие на современное состояние городских популяций дроздов в урболандшафте.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования вносят определённый вклад в понимание механизмов экологической сегрегации близкородственных видов в специфических условиях урбанизированных территорий, в развитие теории экологической ниши, расширяют представление о процессах урбанизации и синантропизации птиц. Получены актуальные данные по особенностям фенологии, пространственного распределения, плотности населения, гнездостроительной деятельности, кормового поведения и процессов адаптации к урбанизированным территориям чёрного дрозда (*T. merula*) и рябинника (*T. pilaris*).

Практическая значимость работы заключается в возможности использования её при разработке и проведении мероприятий по сохранению биологического разнообразия Калининграда, по благоустройству его территории с целью восстановления и создания новых объектов природно-экологического каркаса, формирования зелёных насаждений с учётом необходимости поддержания уровня биологического разнообразия в городе. Также возможно использовать работу в учебном процессе при подготовке и проведении учебных занятий по зоологии, экологии и полевой практике, при выполнении квалификационных работ студентов и магистерских диссертаций.

Методология и методы исследований. В ходе работы использовались методы, применяемые многими исследователями при изучении птиц [Мальчевский, Кадочников, 1953; Зверев, 1954; Приедниекс и др., 1986, 1989; Авилова и др., 1994; Дубровский и др., 1995; Хлебосолов, 1999; Барановский, 2004; Марочкина и др., 2006; Барановский и др., 2007 и мн. др.]. Статистическая обработка материалов производилась с использованием компьютерных программ по апробированным методикам [Лакин, 1990], анализ параметров экологической ниши осуществлялся на

основании специальных индексов [Пианка, 1981; Акимова, Хаскин, 1998; Леонова, 2014].

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Экологическая сегрегация городских популяций чёрного дрозда и рябинника в Калининграде реализуется через топические и трофические стратегии, определяемые видовыми особенностями их гнездостроительной деятельности и кормового поведения.

2. В случаях совместного обитания в репродуктивный период в Калининграде гнездовые станции чёрного дрозда и рябинника разделены, но основные кормовые станции совпадают. Конкуренция между видами снижается через различия в размерах кормовых объектов и способах кормодобывания.

3. В осенне-зимний период экологическая сегрегация достигается за счёт использования различных кормовых объектов и, соответственно, кормовых станций и субстратов.

Личный вклад автора. Непосредственно автором осуществлялось планирование, организация и осуществление работ по всем разделам диссертационного исследования, обработке данных литературных источников, обобщению и анализу полученной информации. Преобладающая часть материалов, представленных в диссертации, собраны автором или при его непосредственном участии.

Степень достоверности и апробация. Основные результаты работы были представлены на Международной научно-практической конференции «Первые Международные Беккеровские чтения» (Волгоград, 2010 г.), II Международной научной конференции «Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии» (Воронеж, 2010 г.), XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Алматы, 2015 г.), II Международной научной конференции «Популяционная экология животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 2016 г.).

Публикации результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 9 работ. Из них в журналах опубликовано 5 научных статей, в том числе 4 – в изданиях, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации. 4 публикации размещены в сборниках международных конференций. На иностранном языке опубликована 1 статья.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 188 страницах машинописного текста, в том числе на 154 страницах основного текста, включает 11 таблиц и 53 рисунка. Работа состоит из следующих разделов: «Введение», «Глава 1. Обзор литературы», «Глава 2. Материал и методы исследований», «Глава 3. История и современное распространение городских популяций дроздов в России и странах Европы», «Глава 4. Характеристика городских популяций дроздов в Калининграде», «Глава 5. Кормовое поведение дроздов городских популяций», «Глава 6. Механизмы экологической сегрегации дроздов», «Выводы», «Список литературы». Список литературы включает 306 источников, из них 82 – на иностранных языках. Все фотографии представлены в авторском исполнении.

Благодарности. Автор выражает глубокую и искреннюю признательность своему научному руководителю, к.б.н., Г.В. Гришанову за всестороннюю помощь и

поддержку в ходе всех исследований, при подготовке квалификационной работы. Также благодарит Ю.Н. Гришанову, Т.Ю. Хохлову за неоценимую помощь и содействие в работе, Е.Л. Лыкова, U. Alex, Т.В. Астафьеву, К.В. Чайку за предоставленную информацию, К.А. Лоос за поддержку в полевых исследованиях. Отдельная благодарность автора – близким за поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

В разделе дано обоснование актуальности темы исследования, определены степень разработанности темы, цель и задачи, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, описаны методология и методы диссертационного исследования, сформулированы основные положения, выносимые на защиту, определены личный вклад автора, степень достоверности и апробация результатов, указаны публикации результатов исследований, объем и структура диссертации.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Экологическая ниша. В разделе представлены сведения о развитии представления об экологической нише, об актуальности исследования кормового поведения [Одум, 1975; Пианка, 1981; Гиляров, 1990, 2011; Реймерс, 1994; Резанов, 1996, 2000, 2003; Хлебосолов, 1996, 2002, 2009; Пушкарь, 2003; Хлебосолов, Хлебосолова, 2003; Барановский, 2004; Барановский и др., 2007; Фиолина, 2008; Розенберг, 2010; Герасимчук, 2011 и др.].

1.2. Урбанизация, городские популяции птиц: общая информация. В разделе отражены основные понятия, касающиеся урбанизации птиц, сведения об изменении особенностей биологии птиц, освоивших городские территории [Стравинский, 1962; Владышевский, 1975; Гладков, Рустамов, 1975; Благосклонов, 1981; Белик, 1989; Клауснитцер, 1990; Кучерук, 2000; Константинов, 2001; Рахимов, 2002; Тищенко, 2006б; Фридман и др., 2006, 2007, 2008; Марков, 2008 и др.]. Приведен ряд работ по птицам городов России: Москвы [Благосклонов, 1977, 1981; Птицы Москвы..., 2000; Благосклонов, Авилова, 2002; Воронежский, Рахилин, 2003], Санкт-Петербурга [Нанкинов, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Храбрый, 1991, 2005], Ростова-на-Дону [Сиденко, 2004], Мурманска [Харламова, Новиков, 2006] и др. Указаны аналогичные работы для городов стран Европы: Торуни [Стравинский, 1962; Czeszczewik, Wołk, 1993 и др.], Ольштына [Okulewich, 1971; Nowakowski, 1996], Варшавы [Луняк, 2004; Witt et al., 2005], Люблина [Biaduń, 1994, 2005], Вроцлава [Korij, Zendwelewicz, 2009], Львова [Різун, 2006; Бокотей, 2008], Черновцов [Скильский, 1998, 2001], Бонна [Erhard, Wink, 1987], Берлина и Гамбурга [Witt et al., 2005], городов Литвы [Идзелис, 1976, 1983, 1986; Idzelis, 1993], Финляндии [Huhtalo, Järvinen, 1977], Венгрии [Sasvári, 1981], Болгарии [Дончев, Янков, 1989].

Представлена информация о степени изученности дроздов рода *Turdus*, в том числе их городских популяций, в России: Санкт-Петербурге [Нанкинов, 1981; Паевский, 2010], Перми [Матвеева, Павленко, 2003], Снежинске [Ибатуллин, 2007], Ульяновске [Москвичёв и др., 2009], в европейских странах: Польше [Nowakowski, 1994; Wysocki, 2002, 2004, 2005], Украине [Галпош, 1996; Чаплыгина, Кривицкий, 1996 и др.], Великобритании [Batten, 1973; Groom, 1993; Mason, 2003], Швеции [Ebemann, Karlsson, 1984], Франции [Grégoire et al., 2003], Венгрии [Ludvig et al., 1995], Австрии [Straka, 2005; Steiner, Holzer, 2008], Германии [Reise, 1990; Burkhard, 1999] и др. Приведены работы по отдельным аспектам биологии городских дроздов:

гнездовой экологии [Ludvig et al., 1995; Grégoire et al., 2003; Wysocki, 2005; Kurucz, 2010 и др.], возрастной структуре популяций [Wysocki, 2004], влиянию хищничества [Groom, 1993; Grégoire et al., 2003], биометрическим показателям [Wysocki, 2002], вопросам генетических и фенотипических различий [Partecke et al., 2004, 2006] и др. Рассмотрена ситуация, сложившаяся с изучением дроздов в Калининградской области [Tischler, 1914, 1941; Гришанов, 1981; Лыков, 2006а, 2009; Лыков и др., 2009, 2011; Лыков, 2011 и др.].

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Природно-географическая характеристика исследуемой территории.

Калининградская область относится к юго-восточной части Балтийского региона, на севере и востоке граничит с Литвой, на юге – с Польшей, с запада – с Балтийским морем. Региональный центр – Калининград – расположен на берегах реки Преголя при впадении её в Вислинский залив. По ряду источников [Калининградская область ... , 1999; Баринава, 2002; Генеральный план..., 2004; Концепция благоустройства набережных..., 2010; Концепция развития парков..., 2010; Доклад Правительства ... , 2015 и др.] дана характеристика условий района исследований.

2.2. Место и сроки проведения работ. Исследования проводились в период с 2009 по 2016 гг. на территории Калининграда во всех городских биотопах – парках, скверах, зелёных насаждениях жилых кварталов, селитебных и промышленных зонах, на улицах. Общая площадь территории исследований составила около 200 км². Основными местами для учётов методом картографирования были выбраны шесть парков с различной степенью антропогенной трансформации территории. Также в рамках исследований проводились регулярные учёты по маршруту, включающему в себя различные виды биотопов: парки, центральные и периферические улицы с различными видами застройки и зелёных насаждений.

2.3. Объекты исследования. Для изучения были выбраны три вида дроздов (род *Turdus*). Два из них: чёрный дрозд (*T. merula*) и рябинник (*T. pilaris*) – встречаются в Калининграде как в гнездовой период, так и вне сезона размножения. Указанные виды вызывают особый интерес в связи с тем, что чёрный дрозд представлен в Калининграде издавна сформированной относительно стабильной городской популяцией, а рябинник – относительно молодой городской популяцией [Гришанов, Беляков, 2000]. Третий вид – певчий дрозд (*T. philomelos*) – в городе гнездится редко и не наблюдается в нём вне сезона размножения.

2.4. Методы исследований. Сбор данных в период гнездования осуществлялся путём регулярных учётов методом картографирования территорий, который дает близкие к абсолютным данные о плотности популяций гнездящихся птиц на небольших по размерам пробных площадках, а также с применением маршрутных учётов и иных стандартных методических подходов к количественной оценке популяций дроздов [Приедниекс и др., 1986, 1989]. Учёты проводились 3–4 раза в месяц, наиболее часто – в течение периода гнездования дроздов (март – июль). За период исследований было проведено 587 учётов. Общее учётное время составило 1568 часов. Дистанция вспугивания определялась как минимальное расстояние, на которое птица подпускает к себе человека [Авилова и др., 1994]. Гнездостроительную деятельность дроздов изучали путём поиска и описания мест расположения гнёзд. Всего изучено 120 мест размещения для гнёзд чёрного дрозда и 120 – для гнёзд рябинника.

В ходе исследований в Калининграде были выделены такие биотопы, как центральные и периферические парки, лесопарки, центральные и периферические улицы, придомовые территории и др. При изучении распределения дроздов проводилось подробное описание городских территорий, регистрировались следующие показатели: тип и высота застройки, их назначение, доля свободной от построек территории, покрытой асфальтом, доля свободной от построек территории, занятой открытой землей и травянистой растительностью, наличие и состав кустарниковой и древесной растительности и др. [Барановский, 2004]. Получены данные по распределению 1028 особей чёрных дроздов и 1254 особей рябинников.

В рамках исследований во всех биотопах Калининграда, где наблюдалось кормление дроздов, отмечалась частота использования дроздами разных кормовых субстратов. Применялась биоценотическая рамка, разделённая на квадраты со стороной 5 см, подробно описывался участок поверхности, по которому птицы двигались в ходе поиска корма и с которой они его склёвывали [Барановский, 2004]. При кормлении дроздов на земле регистрировались следующие показатели: наличие и размер неровностей субстрата, наличие и видовой состав травянистой растительности, в том числе высота, густота, степень равномерности распределения травянистой растительности. При поиске пищи на деревьях и кустарниках отмечались высота растения, направление роста, толщина веток и др. в месте поиска, добычи корма [Барановский, 2004; Марочкина и др., 2006; Барановский и др., 2007]. При обработке результатов определялось процентное соотношение дроздов каждого вида, кормившихся на разных кормовых субстратах [Барановский, 2004]. Питание дроздов изучалось в период с 2011 по 2016 гг. с использованием нескольких методов.

Применение дроздами различных кормовых актов изучалось путём визуальных наблюдений и регистрации актов при помощи фотоаппарата (фото- и видеосъёмка) и диктофона. Алгоритм описания кормового поведения соответствовал подробно описанному в литературе [Барановский и др., 2007]. Использовались такие показатели, как виды используемых кормовых актов, частота и последовательность их применения, соотношение различных видов кормовых актов, используемых в единицу времени (за 1 минуту). Кормовое поведение зарегистрировано для 522 особей чёрного дрозда (зарегистрировано 537 кормовых последовательностей) в период гнездования и для 506 особей в осенне-зимний период (зарегистрировано 516 кормовых последовательностей), для 684 особей рябинника (зарегистрировано 696 кормовых последовательностей) в период гнездования и для 570 особей в осенне-зимний период (зарегистрировано 583 кормовых последовательности).

При изучении последовательности выполнения кормовых актов результаты наблюдений за поведением особей рассматриваемого вида выписывались в ряд, для анализа которого использовалась матрица кормового поведения [Хлебосолов, 1999]. На основе матрицы строилась графическая схема кормового поведения, представляющая собой обобщённую картину кормового поведения для каждого вида, которая содержала информацию о наборе, частоте применения кормовых актов, последовательности их выполнения [Дубровский и др., 1995; Хлебосолов, 1999]. Для упрощения, выделения наиболее важных последовательностей в схему включались лишь те, которые следовали друг за другом с частотой не менее 9–10%. При изучении кормового поведения определялось количество выполняемых дроздами кормовых актов за 1 минуту, соотношение разных актов, использованных за это время [Барановский, 2004; Марочкина и др., 2006; Барановский и др., 2007]. Все

перечисленные показатели кормового поведения дроздов изучали при кормлении птиц в каждой из используемых кормовых станций во все сезоны года.

Статистическая обработка материалов, полученных в результате исследований, производилась с использованием стандартной компьютерной программы Microsoft Office Excel 2007 и пакета IBM SPSS Statistics 19. Основные вычисления проводились по апробированным методикам [Лакин, 1990]. При обработке данных использовалось среднее арифметическое значение, ошибка средней, среднее квадратическое отклонение, процентные соотношения. Для определения достоверности различий, в зависимости от объёма выборки, нормальности распределения, использовались критерий Фишера, χ^2 Пирсона, критерий Манна-Уитни. В качестве наблюдаемых использовались значения соответствующего показателя, полученные для одного из видов изучаемых дроздов, в качестве ожидаемых – для другого. Достоверным считался результат при $p < 0,05$.

Степень (индекс) перекрытия, сходства отдельных показателей экологической ниши у чёрного дрозда и рябинника рассчитывалась по формуле Э. Пианки [Пианка, 1981; Леонова, 2014]:

$$Q = \frac{\sum pij * pik}{\sqrt{(\sum pij^2 * \sum pik^2)}}, \quad (1)$$

где Q – перекрытие показателей ниши, pij – частота использования ресурса i одним видом, pik – частота использования ресурса i вторым видом, $\sum_{i=1}^n p_i = 1$.

Ширина отдельных показателей ниши каждого вида была рассчитана по формуле индекса разнообразия Е. Симпсона [Акимова, Хаскин, 1998]:

$$D_s = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 \quad (2)$$

где p_i – относительная численность (частота встречаемости) i -й разновидности элементов в совокупности n разновидностей, $\sum_{i=1}^n p_i = 1$.

ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ДРОЗДОВ В РОССИИ И СТРАНАХ ЕВРОПЫ

В главе дано описание истории формирования и современного состояния городских популяций чёрного дрозда и рябинника в России и на сопредельных территориях, в Европе [Идзелис, 1976, 1983, 1986; Huhtalo, Järvinen, 1977; Мальчевский, Пукинский, 1983; Luniak, 2004; Witt et al., 2005; Фридман и др., 2007, 2008; Лыков, 2009; Kraft, 2009; Паевский, 2010; Роотсмяз, 2010; Москвичёв и др., 2011; Барановский, Иванов, 2016 и мн. др.]. Представлена характеристика формирования городских популяций дроздов в Кёнигсберге/Калининграде [Tischler, 1914, 1941; Гришанов, 1981, 2011; Шукшина, Гришанов, 2014; Grišhanov, Šukšina, 2014; Гришанов, Шукшина, 2015 и др.]. Отмечено, что чёрный дрозд в Калининграде представлен давно сформированной специализированной городской популяцией (Таблица 1) [Grišhanov, Šukšina, 2014], городскую популяцию рябинника в Калининграде можно оценивать как не до конца сформированную и отражающую специфику формирования и существования урбанизированных популяций именно у этого вида [Шукшина, Гришанов, 2014], певчий дрозд в Калининграде представлен только «формально городской популяцией» и не формирует устойчивых функциональных связей со специфическими элементами урбосреды [Гришанов, 2011; Гришанов, Шукшина, 2015].

Таблица 1 – Характеристика процесса формирования городских популяций дроздов в Кёнигсберге/Калининграде [по: Шукшина, Гришанов, 2014; Grišhanov, Šukšina, 2014; Гришанов, Шукшина, 2015]

Период времени	Чёрный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	Рябинник (<i>Turdus pilaris</i>)	Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)
Конец XIX в.	Редкий вид в окрестностях Кенигсберга	-	-
Первая половина XX в.	1919–1921 гг., 1933 г. – первые случаи гнездования. 1934–1938 гг. – частое гнездование в парках, на кладбищах; гнездование на улицах, вблизи застройки	1901 г. – единичные гнездящиеся пары в лесопарке на окраине города. К 1920 г. – вид заселил парки, сады, кладбища	Гнездование единичных пар на кладбищах и в Ботаническом саду, слабый рост численности
Вторая половина XX в.	Многочисленный гнездящийся и зимующий вид в городе	1974 – 1984 гг. – вид в городе не гнезвился. С 1985 – 2000 гг. – рост численности	Нерегулярное гнездование единичных пар в крупных лесопарках
XXI в.	Стабильный многочисленный гнездящийся и зимующий вид в городе	Значительный рост численности, обычный гнездящийся вид	Гнездование 5–12 пар в зелёных зонах города

В Калининграде у городской популяции рябинника единственным отличием от природной можно считать большую антропоотолерантность особей, обитающих в урболандшафте, хотя и не такую, как у чёрного дрозда (Таблица 2) [Шукшина, Гришанов, 2014; Grišhanov, Šukšina, 2014]. Певчий дрозд не проявляет признаков антропоотолерантности, остаётся на стадии начальной синантропизации [Гришанов, 2011; Гришанов, Шукшина, 2015].

Таблица 2 – Сравнительная характеристика городских популяций дроздов в Калининграде [по: Шукшина, Гришанов, 2014; Grišhanov, Šukšina, 2014; Гришанов, Шукшина, 2015; Лыков, Гришанов, 2018]

Параметр	Чёрный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	Рябинник (<i>Turdus pilaris</i>)	Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)
1	2	3	4
Возраст городской популяции	Более 80 лет (с 40-х гг. XX века)	Не менее 50 лет, с перерывом	-
Плотность гнездования в оптимальных биотопах	8–14 пар/10 га	1,1–3,7 пары/10 га	Единичное гнездование
Плотность гнездования на центральных улицах	0,9–1,8 пар/10 га	До 1,0 пары/10 га	0
Общая численность в городе, гнездящихся пар	Около 1400 пар	Около 180 пар	Без учета пригородных лесов до 12 пар
Плотность в период зимовки	До 6–8 особей/10 га	До 6,1 особей/10 га	0

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4
Продолжительность репродуктивного цикла	3-я декада февраля – 3-я декада июля	1-я декада марта – 2-я декада июля	3-я декада апреля – 2-я декада июня
Антропотолерантность (дистанция вспугивания в период гнездования/осенне-зимний период; ночная активность)	$2,1 \pm 1,2$ м (n = 70)/ $1,7 \pm 1,4$ м (n = 32); отмечена ночная активность	$3,2 \pm 1,7$ м (n = 70)/ $3,5 \pm 1,9$ м (n = 34); ночная активность не установлена	Признаков антропотолерантности не проявляет
Постройка гнёзд на сооружениях человека / искусственные материалы в гнёздах	Встречается редко/ n>10	Не отмечено	Не отмечено
Использование кормов антропогенного происхождения	Отмечено в осенне-зимний период	Не отмечено	Не отмечено

ГЛАВА 4. ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ДРОЗДОВ В КАЛИНИНГРАДЕ

Установлено, что чёрный дрозд в Калининграде преимущественно заселяет участки с наличием кустарниковых зарослей, подлеска и подроста – улицы с малоэтажной застройкой, слабокультуренные парки, сады и аллеи. Ключевые местообитания рябинника в городе – участки разреженного древостоя среди открытых пространств (газонов, лужаек, пустырей). В Калининграде этот вид заселяет преимущественно окультуренные парки и крупные скверы [Шукшина, Гришанов, 2014].

Чёрный дрозд и рябинник в различных биотопах Калининграда проявляют неодинаковые тенденции к изменению плотности гнездования. В парках, расположенных по периферии города, отмечается незначительное снижение данного параметра у обоих видов. Наиболее характерна эта тенденция для рябинника, в то время как у чёрного дрозда в отдельные годы наблюдаются «всплески» плотности населения в таких парках. В центральных парках плотность гнездования рябинника испытывает тенденцию к возрастанию, которая у чёрного дрозда выражена гораздо меньше. Плотность гнездования чёрного дрозда на улицах относительно стабильна. Рябинник тенденции к гнездованию на улицах города не проявляет.

В сезонной динамике плотности населения чёрного дрозда и рябинника в парках города Калининграда можно выделить четыре периода. В целом основные векторы в годовой динамике плотности населения у обоих исследуемых видов практически идентичны. Оба вида отмечены в городе на зимовке. Тем не менее, в динамике плотности населения в течение года имеются и некоторые различия, причины которых, возможно, кроются в особенностях современного состояния городских популяций чёрного дрозда и рябинника [Шукшина, 2010а].

Дистанция вспугивания для чёрного дрозда в Калининграде в период гнездования составляет в среднем $2,1 \pm 1,2$ м (n = 70, min = 0,5 м, max = 7 м), в зимний период – $1,7 \pm 1,4$ м (n = 32, min = 0,5 м, max = 5 м), в природных местообитаниях средние значения выше на порядок и более [Grišhanov, Šukšina, 2014]. У рябинника в Калининграде дистанция вспугивания в гнездовой период составляет в среднем $3,2 \pm$

1,7 м (n = 70, min = 1,0 м, max = 8,0 м), в зимний период – $3,5 \pm 1,9$ м (n = 34, min = 1,0 м, max = 8,0 м) [Шукшина, Гришанов, 2014]. Также у чёрного дрозда в Калининграде отмечено несколько случаев поиска корма на газонах в условиях искусственного освещения в осенний период. Для рябинника ночная активность не установлена [Шукшина, Гришанов, 2014; Grišhanov, Šukšina, 2014].

В результате исследований установлено, что в Калининграде имеются существенные отличия в особенностях гнездостроительной деятельности чёрного дрозда и рябинника (Таблица 3).

Таблица 3 – Характеристика особенностей гнездостроительной деятельности дроздов в Калининграде

Показатель	Чёрный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	Рябинник (<i>Turdus pilaris</i>)
Высота размещения гнёзд	$1,8 \pm 1,7$ м (n=120)	$9,8 \pm 2,0$ м (n=120)
Разнообразие объектов, используемых для постройки гнёзд	21 вид деревьев и кустарников, сооружения человека	11 видов деревьев
Количество используемых типов расположения гнёзд	12 вариантов	4 варианта

В ходе исследований установлено, что разнообразие используемых видов деревьев и кустарников у обоих исследуемых видов в Калининграде велико (Рисунок 1): индекс разнообразия составляет 0,90 и 0,80 для чёрного дрозда и рябинника соответственно. Перекрывание спектра использования древесно-кустарниковой растительности для размещения гнёзд незначительно: индекс перекрывания достигает 0,31. Но достоверность отличий между дроздами по этому параметру не находит подтверждения статистической проверкой ($F_{\phi} = 2,70 > F_{кр} = 2,05$, $U_{\phi} = 195 > U_{кр} = 189$).

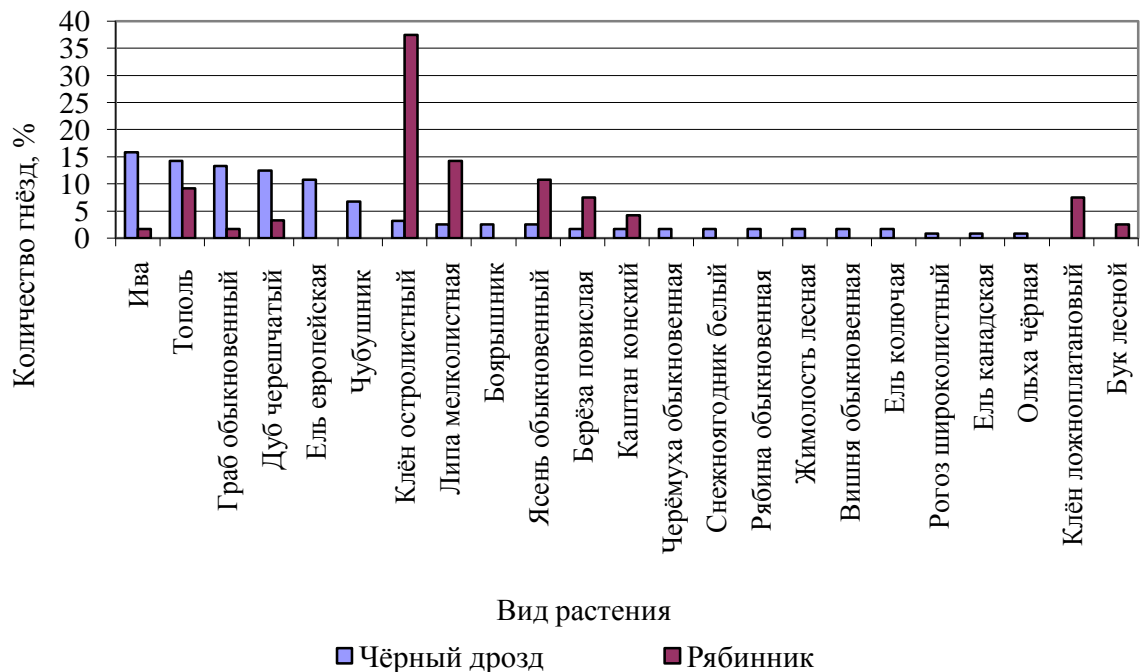


Рисунок 1 – Частота расположения гнёзд чёрного дрозда (*Turdus merula*) и рябинника (*Turdus pilaris*) в Калининграде на различных видах растений

Также для чёрного дрозда в Калининграде, в отличие от рябинника, отмечены случаи расположения гнёзд на объектах антропогенного происхождения [Griřhanov, Šukřina, 2014].

Степень вариабельности типов расположения гнёзд у чёрного дрозда и рябинника также значительна (Рисунок 2) – индекс разнообразия составил 0,85 и 0,49. Сходство экологических ниш у дроздов по этому параметру существенно: индекс перекрытия – 0,71. При этом различия в использовании типов размещения гнёзд дроздами статистически достоверны ($F_{\phi} = 6,29 > F_{кр} = 2,82$, $U_{\phi} = 34,5 < U_{кр} = 42$).

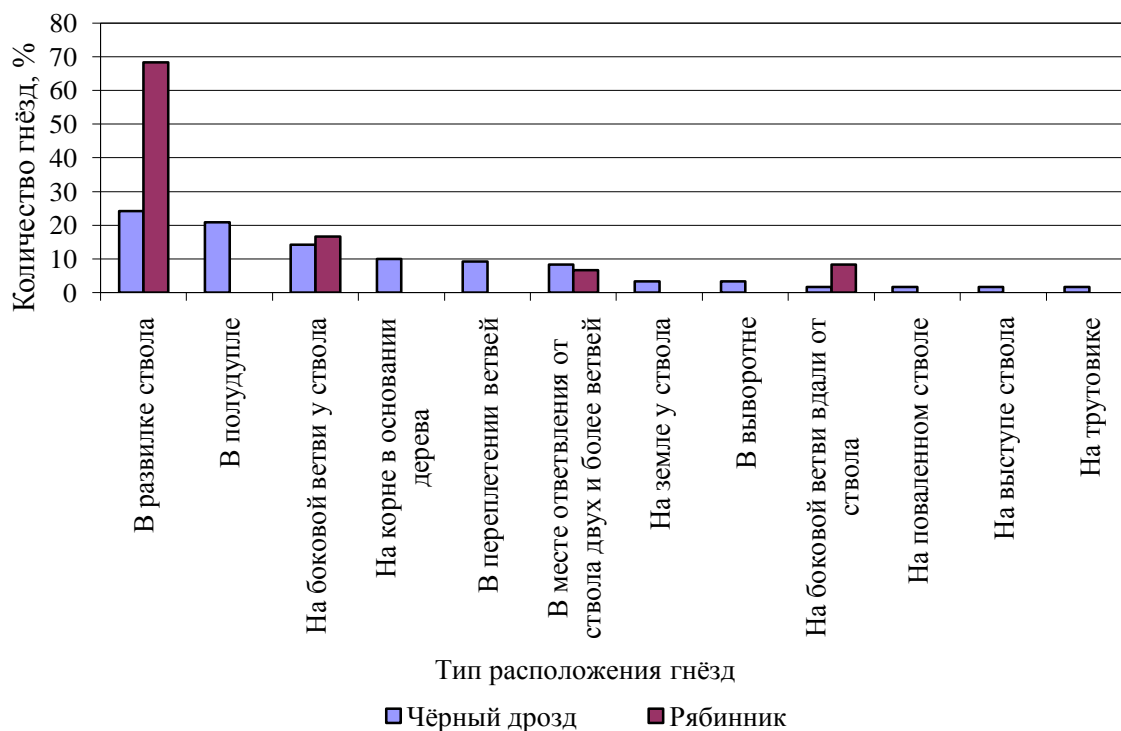


Рисунок 2 – Частота встречаемости различных типов расположения гнёзд чёрного дрозда (*Turdus merula*) и рябинника (*Turdus pilaris*) в Калининграде

Наибольшие отличия в характере гнездостроительной деятельности установлены для высоты размещения гнёзд (Рисунок 3): перекрытие экологических ниш у чёрного дрозда и рябинника по этому параметру крайне мало (индекс перекрытия – 0,02). Достоверность отличий по этому показателю статистически достоверна ($F_{\phi} = 2,58 > F_{кр} = 2,33$, $\chi^2_{\phi} = 42,35 > \chi^2_{кр} = 3,84$). Индекс разнообразия по высоте расположения гнёзд составил 0,66 для чёрного дрозда и 0,83 для рябинника.

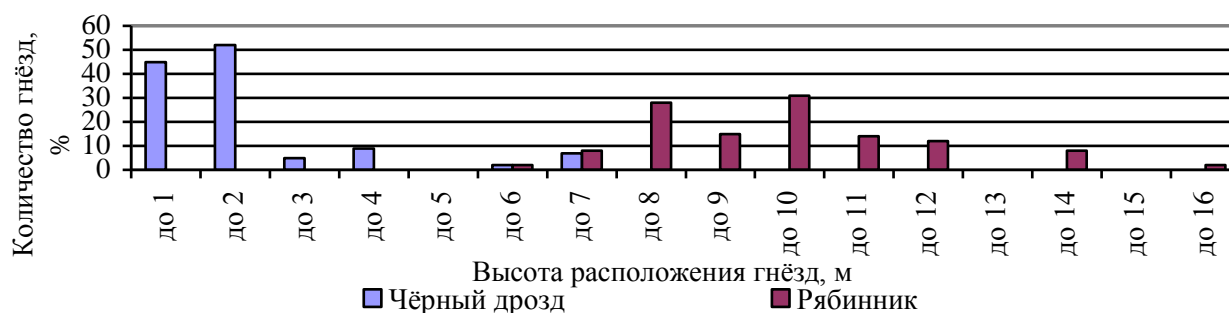


Рисунок 3 – Частота расположения гнёзд чёрным дроздом (*Turdus merula*) и рябинником (*Turdus pilaris*) на разной высоте от поверхности почвы

Таким образом, отличия в гнездостроительной деятельности изучаемых видов дроздов преимущественно связаны с высотой размещения гнезда, а лишь затем – с видом субстрата, на котором оно размещено и типом расположения гнездовой постройки.

Для городов Европы установлены близкие к полученным в Калининграде значения особенностей гнездостроительной деятельности, как для чёрного дрозда [Dyrzcz, 1963, 1969; Wesołowski, Czapulak, 1986; Reise, 1990; Nowakowski, 1994; Ludvig et al., 1995; Burkhard, 1999; Grégoire et al., 2003; Wysocki, 2005; Різун, 2006], так и для рябинника [Czeszczewik, Wołk, 1993; Чаплыгина, Фурсова, 1996; Mořanský, 2001]. При этом отмечено более активное применение чёрным дроздом объектов антропогенного происхождения для размещения гнёзд [Wesołowski, Czapulak, 1986; Luniak, Mulsow, 1988: цит. по: Лыков, 2009; Reise, 1990; Burkhard, 1999]. Для рябинника расширение спектра объектов для строительства гнездовых построек за счёт сооружений человека, использования в этих целях большего количества видов растений (в том числе хвойных), характерно для восточной части ареала [Ибатуллин, 2007; Москвичёв и др., 2009], где наблюдается и более низкая высота расположения гнёзд этого вида [Москвичёв и др., 2009, 2011].

ГЛАВА 5. КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДРОЗДОВ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

В главе дано описание кормовых станций и кормовых субстратов чёрного дрозда и рябинника в Калининграде, их кормовых объектов. Представлено подробное описание кормового поведения дроздов (кормовые акты, частота и последовательность их использования, продолжительность осматривания и др.).

Выделены следующие кормовые акты, используемые чёрным дроздом и рябинником:

- прыжки – правая и левая ноги переставляются одновременно;
- ходьба, перебежка – правая и левая ноги переставляются по очереди;
- перелёт – короткие перелёты с ветку на ветку одного дерева или близко расположенных деревьев;
- осматривание – при этом птица замирает и склоняет голову набок в поисках кормовых объектов;
- клевок – центральный элемент кормового поведения [Хлебосолов, 1999], при котором совершается выпад клювом и происходит схватывание кормового объекта;
- выкапывание кормовых объектов (копание) – глубокие резкие движения головой, при этом клювом вскрывается влажная, относительно плотно утрамбованная «тяжёлая» почва, в том числе с густыми корнями растений [George, Clark, 1983];
- метущие (чистящие) движения клювом – энергичные боковые движения головой, при этом клювом разгребается (разбрасывается) листовая опад, ветки, сухая рыхлая почва, снег и др. [Туе, 1981].

Как метущие движения, так и копание применяются в качестве техник поиска и преследования кормового объекта, кроме того, встречаются промежуточные типы движения. В результате их применения происходит рыхление и разгребание субстрата. Поэтому для единого указания на обе техники в работе иногда также применяются понятия «разгребание», «рыхление».

Установлено, что в Калининграде имеются существенные отличия в кормовом поведении чёрного дрозда и рябинника (Таблица 4).

Таблица 4 – Характеристика особенностей кормового поведения дроздов в Калининграде

Показатель	Чёрный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	Рябинник (<i>Turdus pilaris</i>)
Использование кормовых станций (субстратов), пищи антропогенного происхождения	Отмечено	Не отмечено
Передвижение в поисках корма (серия прыжков/шагов)	В серии в основном 2–3 акта	В серии в основном 3–8 актов
Количество совершаемых за 1 минуту клевков	2–9 актов	10–17 актов
Количество совершаемых за 1 минуту рыхлений (разгребаний)	1–7 актов	5–10 актов
Использование метущих движений и выкапывания	преимущественно метущие движения	преимущественно выкапывание
Количество совершаемых за 1 минуту осматриваний	5–16 актов	3–9 актов
Продолжительность осматривания	4,96 ± 0,41 с (n = 145)	9,13 ± 0,89 с (n = 145)

Чёрный дрозд в поисках корма, как правило, передвигается сериями прыжков, сочетая их с разгребанием и перебежками, часто осматривается (Рисунок 4). Для него в репродуктивный период в основном свойственны последовательности движений, состоящих из актов передвижения, осматривания и разгребания [Шукшина, 2015а, 2018].

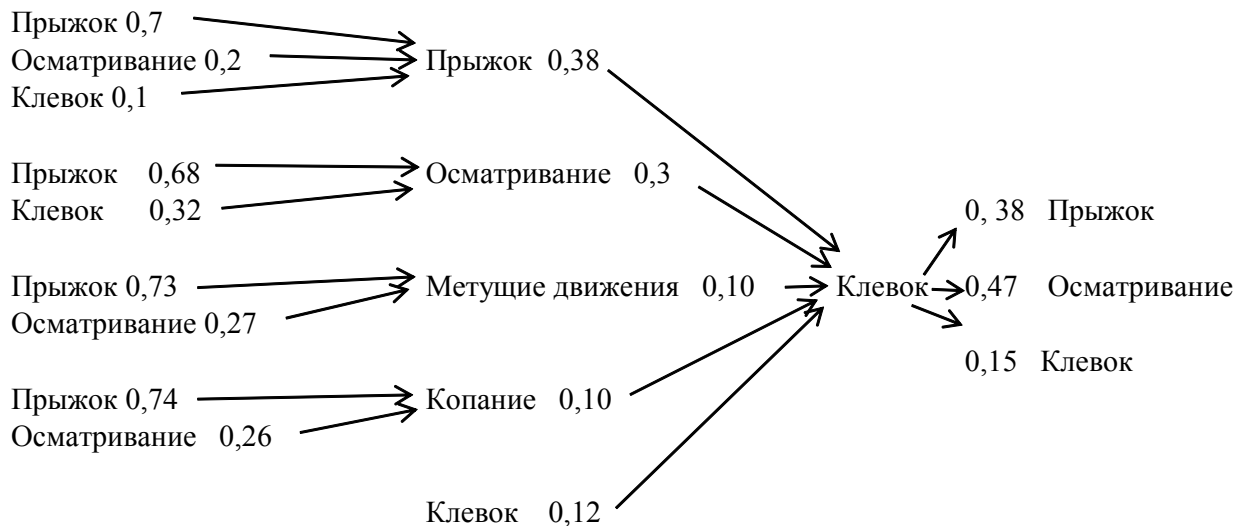


Рисунок 4 – Схема кормового поведения чёрного дрозда (*Turdus merula*) в Калининграде, с указанием частоты следования кормовых актов, в период гнездования

У чёрного дрозда в Калининграде довольно часто в период гнездования встречаются серии из 2–3 прыжков. Клевков следует после акта передвижения (частота использования – 0,38, n = 502) или осматривания (0,3), реже – после метущих движений, копания или клевка. После клевка этот вид сравнительно часто сразу осматривается (0,47, n = 502) или совершает прыжок (0,38), иногда за одним клевком следует другой (0,15) [Шукшина, 2015а, 2018].

При сравнении с информацией, имеющейся по кормовому поведению чёрного дрозда в природных местообитаниях (Рисунок 5) [Барановский и др., 2007], видно, что в условиях урбанизированного ландшафта чёрный дрозд проявляет большее разнообразие в применении кормовых актов, что может быть связано с изменением типов используемых кормовых станций [Шукшина, 2015а, 2018].



Рисунок 5 – Схема кормового поведения чёрного дрозда (*Turdus merula*) в природных местообитаниях, с указанием частоты следования кормовых актов [по: Барановский и др., 2007]

По сравнению с периодом гнездования в осенне-зимний период наблюдается увеличение количества актов передвижения, в том числе использование клевков (Рисунок 6). Это связано с тем, что в это время дрозды потребляют в основном неподвижные кормовые объекты, зачастую расположенные в пределах видимости друг от друга и не требующие длительного приближения птицы к пище. Клевок следует после акта передвижения (0,31, $n = 489$) или осматривания (0,29), реже – после перелётов, метущих движений или клевка. После клевка этот вид сравнительно часто сразу осматривается (0,36, $n = 489$), делает клевок (0,24) или перемещается: совершает прыжок (0,22) или перелёт (0,18).

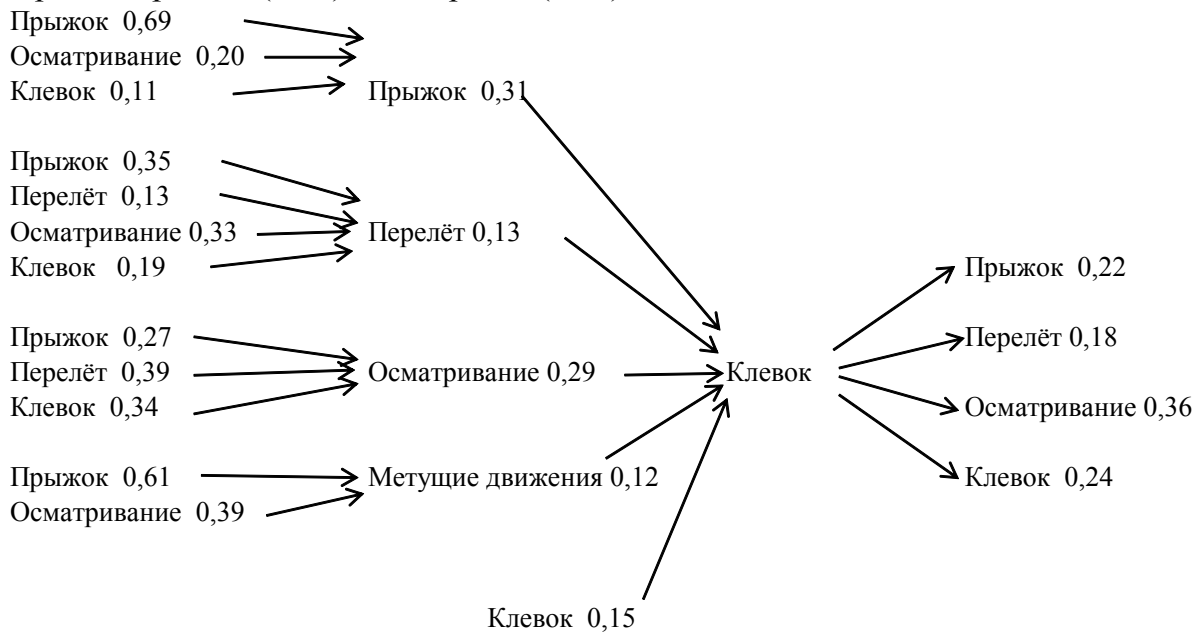


Рисунок 6 – Схема кормового поведения чёрного дрозда (*Turdus merula*) в Калининграде, с указанием частоты следования кормовых актов, в осенне-зимний период

Рябинник во время поиска корма в Калининграде передвигается сериями прыжков, состоящими в основном из 3–8 актов, либо перебежками, чередуя их с осматриванием, метущими движениями клюва и копанием. Для него наиболее характерны последовательности кормовых движений, включающие акты передвижения (прыжки, перебежки), а в несколько меньшей степени – осматривания и рыхления (Рисунок 7) [Шукшина, 2016, 2018].



Рисунок 7 – Схема кормового поведения рябинника (*Turdus pilaris*) в Калининграде, с указанием частоты следования кормовых актов, в период гнездования

У рябинника клевок преимущественно следует после актов передвижения (0,53, $n = 492$), реже – после осматривания (0,17) или клевка (0,12). После клевка представители этого вида чаще всего осматриваются (0,56, $n = 492$), реже совершают прыжки и перебежки (0,24) [Шукшина, 2016, 2018].

При сравнении со сведениями, имеющимися по кормовому поведению рябинника в природных местообитаниях, установлено, что в условиях города у него снижена частота использования после клевка прыжка или клевка, увеличено количество кормовых актов передвижения, совершаемых перед клевком (Рисунок 8) [Барановский и др., 2007].



Рисунок 8 – Схема кормового поведения рябинника (*Turdus pilaris*) в природных местообитаниях, с указанием частоты следования кормовых актов [по: Барановский и др., 2007]

В осенне-зимний период у рябинника клевок преимущественно следует после актов передвижения (Рисунок 9): перелётов (0,45, $n = 511$) и прыжка (0,11), реже – после осматривания (0,21), метущих движений (0,10) или клевка (0,13). После клевка птицы в это время чаще всего перемещаются – перелетают (0,41, $n = 511$), осматриваются (0,35), реже совершают клевки (0,24) [Шукшина, 2018].

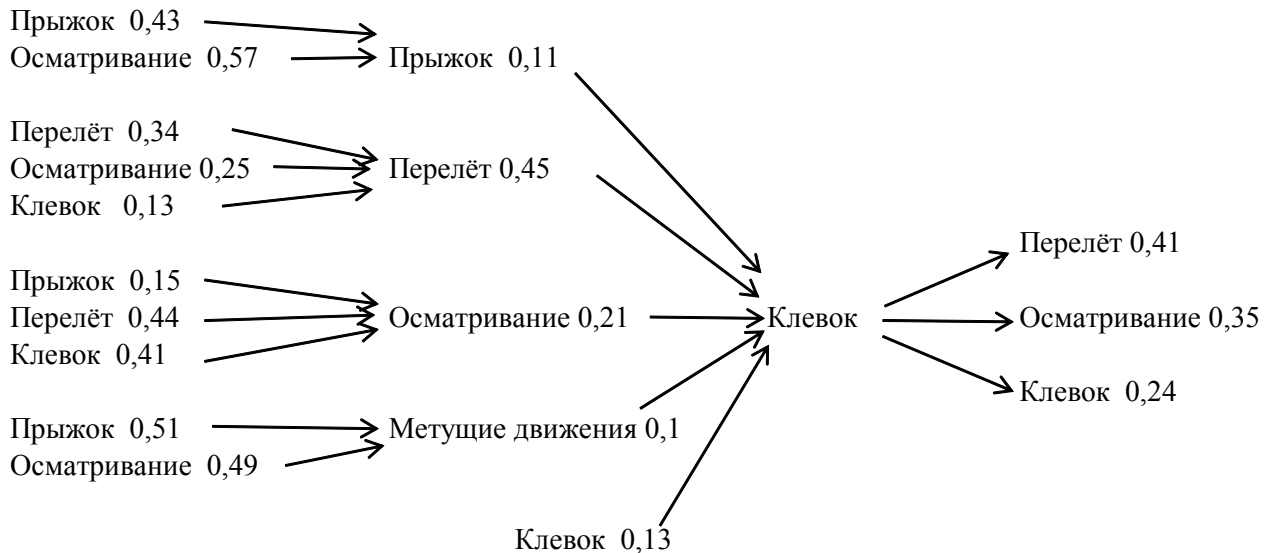


Рисунок 9 – Схема кормового поведения рябинника (*Turdus pilaris*) в Калининграде, с указанием частоты следования кормовых актов, в осенне-зимний период

В результате исследований установлено, что вариабельность кормовых станций у обоих видов дроздов в Калининграде значительна: индекс разнообразия в период гнездования составил 0,72 и 0,61, в осенне-зимний период – 0,73 и 0,45 для чёрного дрозда и рябинника соответственно. Наибольшее изменение степени разнообразия используемых кормовых станций по сезонам года наблюдается у рябинника. У чёрного дрозда индекс разнообразия кормовых станций остается стабильно высоким. Перекрытие спектра использования кормовых станций у чёрного дрозда и рябинника велико: в период гнездования индекс перекрытия достигает 0,88, в осенне-зимний период – 0,90.

Степень разнообразия используемых кормовых субстратов чёрного дрозда и рябинника также достигает больших значений: индекс разнообразия в период гнездования составил 0,76 и 0,79, в осенне-зимний период – 0,53 и 0,37 соответственно. Таким образом, у обоих видов дроздов индекс разнообразия кормовых субстратов уменьшается во время осенне-зимнего периода (наиболее сильно – у рябинника). Перекрытие кормовых субстратов у чёрного дрозда и рябинника при этом остается стабильно высоким: в период гнездования индекс перекрытия составляет 0,95, в осенне-зимний период – 0,99.

Это подтверждается и тем, что достоверность отличий в использовании кормовых станций и кормовых субстратов не является статистически значимой. Таким образом, в Калининграде чёрный дрозд и рябинник осуществляют поиск и добывание корма в пределах практически одних и тех же кормовых станций и субстратов.

Однако отличия в частоте кормления чёрного дрозда и рябинника в осенне-зимний период на земле и древесно-кустарниковой растительности статистически достоверны ($\chi^2_{\text{ф}} = 52,87 > \chi^2_{\text{кр}} = 3,84$), как и отличия в частоте поиска корма в указанный период на деревьях и кустарниках ($\chi^2_{\text{ф}} = 18,74 > \chi^2_{\text{кр}} = 3,84$).

Также в рамках работы определялось разнообразие используемых кормовых актов. Было проанализировано использование последовательностей «иной акт – клевок», «клевок – иной акт». Установлено, что индекс разнообразия кормовых актов, используемых непосредственно чёрным дроздом и рябинником перед прыжком в период гнездования составил 0,73 и 0,66, в осенне-зимний период – 0,77 и 0,71 соответственно, сходство спектра их использования у дроздов тоже велико: в гнездовой период индекс перекрывания достигает 0,94, в осенне-зимний период снижается, но не сильно – 0,72. Степень разнообразия используемых кормовых актов, совершаемых после прыжка, у обоих видов дроздов чуть меньше: индекс разнообразия и для чёрного дрозда, и для рябинника в период гнездования достигает 0,61, в осенне-зимний период – 0,73 и 0,65 соответственно. Индекс их перекрывания выше и составляет в гнездовой период 0,95, в осенне-зимний период – 0,84. При этом достоверность в отличиях частоты использования чёрным дроздом и рябинником прыжков, клевков, осматриваний статистически недостоверна.

Однако отличия в использовании чёрным дроздом и рябинником выкапывания (20,3% и 63,6% соответственно) и метущих движений (79,7% и 36,4% соответственно) статистически значимы ($\chi^2_{\text{ф}} = 552,9 > \chi^2_{\text{кр}} = 3,84$). Этому соответствует и тот факт, что с поверхности почвы чёрным дроздом добывается больше кормовых объектов, чем рябинником (64,3% и 44,4% соответственно): различия значений данного параметра достоверны ($\chi^2_{\text{ф}} = 43,41 > \chi^2_{\text{кр}} = 3,84$) [Шукшина, 2018].

Сведения о кормовых актах, применяемых дроздами в Калининграде, аналогичны информации о поведении в природных и урбанизированных ландшафтах Европы как чёрного дрозда [Smith, 1974a, 1974б; George, Clark, 1983; Burkhard, 1999], так и рябинника [Tye, 1981; Carlson, Moreno, 1986].

В ходе исследований выявлены различия в кормовом поведении дроздов в Калининграде и в природных местообитаниях. Более явно они выражены у чёрного дрозда в виде значительного разнообразия используемых кормовых методов, что может быть связано со сменой используемых кормовых станций и увеличением типов потребляемых кормовых объектов, в том числе имеющих антропогенное происхождение. Кроме того, установлено небольшое увеличение продолжительности периода осматривания. Для рябинника в Калининграде отмечены снижение частоты использования после клевка прыжка или клевка; возрастание количества кормовых актов-передвижений перед клевком; увеличение периода осматривания. Изменение частоты использования различных кормовых манёвров связано, скорее всего, с низкой антропотолерантностью рябинников. Значительное возрастание времени осматривания в таких случаях связано с сочетанием двух целей: поиска кормовых объектов и выявления возможной опасности в процессе кормодобывания [Шукшина, 2015a, 2016, 2018].

ГЛАВА 6. МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СЕГРЕГАЦИИ ДРОЗДОВ

В результате исследований установлено, что в Калининграде имеются существенные отличия в особенностях биологии чёрного дрозда и рябинника, которые связаны с видовыми стереотипами этих видов [Шукшина, 2015б], и сохраняются в их городских популяциях. Нет оснований считать, что переход к обитанию в городе вызвал необходимость формирования у чёрного дрозда и рябинника в Калининграде специфических адаптаций, связанных с дифференциацией пространственных ниш с целью снижения межвидовой конкуренции.

Разделение ниш дроздов в Калининграде осуществляется дифференциальным использованием кормовых объектов и, соответственно, определённого набора кормовых актов. Сегрегация может происходить в результате наличия предпочтений в отношении размера добычи. Это приводит к практически полному отсутствию межвидовой агрессии между представителями обоих видов при поиске и добывании кормовых объектов. Кроме того, в Калининграде для чёрного дрозда, в отличие от рябинника, отмечено использование кормовых станций и кормовых объектов антропогенного происхождения.

Избеганию конкуренции способствует и, вероятно, достаточно обильная кормовая база. В результате птицы питаются в одних и тех же кормовых станциях и на одинаковых субстратах, применяя кормовые акты практически с идентичной частотой и последовательностью.

Таким образом, у дроздов рода *Turdus* наблюдаются как значительное экологическое сходство, так и существенные различия в особенностях биологии, благодаря которым каждый из видов проявляет в разных районах ареала различную способность к освоению урбанизированных ландшафтов и формированию городских популяций. Экологическая сегрегация дроздов реализуется через топические и трофические стратегии – отличия в гнездостроительной деятельности, кормовом поведении. При этом особенности биологии чёрного дрозда и рябинника в Калининграде связаны как с видовыми особенностями поведения, так и с современным состоянием городских популяций этих видов [Шукшина, 2015б], и во многом зависят от наличия в городе участков с различной степенью антропогенной нагрузки (застройкой, наличием зелёных зон, твёрдого покрытия и т. д.).

ВЫВОДЫ

1. В Калининграде представлены специализированные городские популяции двух видов дроздов – чёрного дрозда и рябинника. Скорость урбанизации обоих видов здесь сопоставима с процессом формирования городских популяций в городах Западной и Восточной Европы. Певчий дрозд в Калининграде не проявляет устойчивой тенденции к формированию специализированной городской популяции.

2. Максимальной плотности населения (8–14 пар/10 га) чёрный дрозд в Калининграде достигает в сложных 3–4-х ярусных фитоценозах на улицах с малоэтажной застройкой и обилием зелёных насаждений и в слабокультуренных парках. Рябинник с высокой плотностью (до 2,8–3,7 пар/10 га) заселяет культуренные парки и крупные скверы, где доминируют участки разреженного 1–2-х ярусного древостоя среди обширных низкотравных газонов.

3. Чёрный дрозд для размещения гнёзд использует 21 вид деревьев и кустарников. Выделено 12 типов расположения гнездовых построек. Гнёзда размещаются преимущественно в спелом древостое с расщелинами, развилками, полудуплами (45%). Высота гнёзд над землёй составляет от 0 до 7 м, в среднем $1,8 \pm 1,7$ м ($n = 120$). В 75,8% гнёзд использованы материалы антропогенного происхождения.

4. Рябинник использует исключительно лиственный древостой (11 видов), явно предпочитая клён остролистный (37,5%). В размещении гнёзд более консервативен – 4 типа. Гнездовые постройки размещаются в высокоствольном древостое на высоте от 6 до 16 м, в среднем $9,8 \pm 2,0$ м ($n = 120$). Материалы антропогенного происхождения не использует.

5. Кормовые станции чёрного дрозда и рябинника в Калининграде различаются качественно и по частоте использования. В период гнездования оба вида добывают корм преимущественно на газонах с невысоким, разреженным в результате антропогенного воздействия растительным покровом (соответственно 46,7% и 57,8% регистраций). В осенне-зимний период в спектре кормовых станций доминируют участки скверов, садов, аллей с плодовыми кустарниками (66,4% и 85,2%).

6. В гнездовой период основным кормовым субстратом для чёрного дрозда и рябинника в Калининграде служит почва с низкой редкой (соответственно 33% и 33,7% регистраций) или густой травянистой растительностью (26,4% и 22,9%). В осенне-зимний период среди кормовых субстратов доминируют кроны деревьев и кустарников – для чёрного дрозда 66,7%, для рябинника – 78,5%.

7. Чёрный дрозд в период гнездования более чем в 2 раза чаще, чем рябинник, использует «метущие движения» (соответственно 79,7% и 36,4% регистраций), значительно реже прибегая к «выкапыванию» (20,3% и 63,6%). Соответственно, чёрный дрозд добывает существенно больше кормовых объектов с поверхности почвы – 64,3%, чем рябинник – 44,4%.

8. Экологическая сегрегация городских популяций чёрного дрозда и рябинника в Калининграде реализуется через топические и трофические стратегии, определяемые особенностями гнездостроительной деятельности (биотопические предпочтения, высота размещения гнёзд, различия в использовании архитектоники крон) и кормового поведения (дифференциация кормовых актов и различия в составе кормовых объектов).

РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Кормовое поведение дроздов разных видов в различных условиях не сводится к простым стандартным формам, а имеет сложную структуру и зачастую труднообъяснимые особенности, в связи с чем его изучение продолжает оставаться актуальным, особенно на урбанизированных территориях в рамках городских популяций. Необходимо проведение исследований, направленных на изучение особенностей кормового поведения дроздов в различных регионах и типах местообитаний, в разное время года, с учётом того, что обращать внимание необходимо не только на общее сочетание стандартных кормовых актов, но также и на менее очевидные и более «тонкие» элементы кормового поведения.

2. При изменении планировочной структуры Калининграда, осуществлении застройки его территории, в том числе точечной, проведении мероприятий по благоустройству территории, в рамках которых в парках проводятся постоянное выкашивание травы, вырубка низкорослой растительности (кустарников, подроста), осушение почвы, условия обитания для птиц значительно меняются, что может значительно повлиять на степень заселения города различными видами дроздов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ:

1. Шукшина М.С. История формирования и современное состояние городской популяции рябинника (*Turdus pilaris* L.) в Калининграде / М.С. Шукшина, Г.В. Гришанов // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. – 2014. – №. 7. – С. 8–17.

Griřhanov G.V. Die Historie der Herausbildung und der heutige Status der Stadtpopulation der Wacholderdrossel (Turdus pilaris L.) in Kaliningrad / G.V. Griřhanov, M.S. řukřina // Ornithologische Mitteilungen. – 2014б. – 66. – № 11/12. – S. 279–288.

2. Гришанов Г.В. Урбанизация певчего дрозда (*Turdus philomelos* C.L. Brehm) в Калининграде: история процесса и причины неуспеха / Г.В. Гришанов, М.С. Шукшина // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. – 2015. – №. 7. – С. 14–22.

Griřhanov G.V. Die Urbanisierung der Singdrossel Turdus philomelos C. L. Brehm in Kaliningrad/Königsberg: Historie des Prozesses und Gründe des Misserfolges / G.V. Griřhanov, M.S. řukřina // Ornithologische Mitteilungen. – 2016. – 68. – № 3/4. – S. 123–130.

3. Шукшина М.С. Особенности кормового поведения чёрного дрозда *Turdus merula* L. в Калининграде / М.С. Шукшина // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. – 2015а. – № 5. – С. 41–48.

4. Шукшина М.С. Особенности кормового поведения чёрного дрозда *Turdus merula* L. и рябинника *Turdus pilaris* L. (Turdidae, Passeriformes) в Калининграде / М.С. Шукшина // Поволжский экологический журнал. – 2018. – № 2. – С. 233–241.

Статьи в других изданиях:

1. Шукшина М.С. Сезонная динамика плотности населения дроздов в парках города Калининграда / М.С. Шукшина // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: материалы II Междунар. науч. конф. Воронеж, 11 - 13 марта 2010 г. – Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2010а. – С. 291–296.

2. Шукшина М.С. Особенности гнездостроения дроздов в парках города Калининграда / М.С. Шукшина // Сборник материалов международной научно-практической конференции «Первые Международные Беккеровские чтения». Волгоград, 27 - 29 мая 2010 г.– Волгоград: ВГУ, 2010б. – Т. 1. – С. 568–570.

3. Griřhanov G.V. Historie der Herausbildung und gegenwärtiger Zustand der Stadtpopulation der Amsel *Turdus merula* in Königsberg/Kaliningrad / G.V. Griřhanov, M.S. řukřina // Ornithologische Mitteilungen. – 2014. – 66. – № 3/4. – S. 59–66.

4. Шукшина М.С. Механизмы экологической сегрегации чёрного дрозда и рябинника в Калининграде / М.С. Шукшина // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. I. Тезисы. – Алматы, 2015б. – Т. 1. – С. 551–552.

5. Шукшина М.С. Особенности кормового поведения рябинника *Turdus pilaris* L. в Калининграде / М.С. Шукшина // II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016 г.). – Принципы экологии. – 2016. – Т. 5. – № 3. – С. 160.