

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2005 № 276

СОДЕРЖАНИЕ

- 3-24 Определение понятия “конкуренция” у животных.
А. МИЛЬН
- 24-28 Поведение белошапочной овсянки
Emberiza leucoscephala в Омской области
в период выкармливания птенцов.
Т. Ю. КОЛПАКОВА, В. В. ЯКИМЕНКО
- 29-30 К методике учёта птиц в лесных ландшафтах.
Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 30-31 Распространение монгольского земляного
воробья *Pyrgilauda davidiana* на Алтае.
Н. Л. ИРИСОВА, Э. А. ИРИСОВ
- 32-33 О некоторых особенностях охотничьего поведения
ушастых сов *Asio otus*. В. С. ВОРОНЕЦКИЙ
- 33-35 Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor*
на Андрошинском озере на востоке
Псковской области. М. С. ЯБЛОКОВ
- 35 Об участии в насиживании самок круглоносого
плавунчика *Phalaropus lobatus*. В. К. РЯБИЦЕВ
-

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

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XIV
Express-issue

2005 № 276

CONTENTS

- 3-24 Definition of the term “competition” in zoology.
A.MILNE
- 24-28 Behaviour of the pine bunting *Emberiza leucocephala* during nestling period in Omsk area.
T.J.KOLPAKOVA, V.V.YAKIMENKO
- 29-30 To bird count practice in forest landscapes.
N.N.BEREZOVIKOV
- 30-31 Distribution of the small snow finch *Pyrgilauda davidiana* in Altai. N.L.IRISOVA, E.A.IRISOV
- 32-33 On hunting behaviour of the long-eared owl *Asio otus*.
V.S.VORONETSKI
- 33-35 Nesting of the mute swan *Cygnus olor* on Androshinskoye lake, east of Pskov Province. M.S.YABLOKOV
- 35 Female participation in incubation in the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*. V.K.RYABITSEV
-

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

Определение понятия “конкуренция” у животных

А. Мильн

*Второе издание в русском переводе. Первая публикация в 1961**

Хорошо известный термин “конкуренция” вошёл в лексику биологов по крайней мере 100 лет назад. Как научный термин слово “конкуренция” следовало бы использовать лишь в одном значении — ясном, точном и недвусмысленном, но, к сожалению, такого значения термин этот не имеет. Единственная попытка всесторонне рассмотреть это в высшей степени нежелательную в науке ситуацию предпринята Берчем (Birch 1957) в его работе “Понятие конкуренции в экологии животных, генетике и эволюции”. По нашему мнению, работа Берча, хотя она и очень полезна, не содержит исчерпывающего анализа положения вещей и не даёт приемлемого определения конкуренции.

Этимология слова “конкуренция”

Слово “конкуренция” имелось в английском языке, само собой разумеется, задолго до того, как эволюционное учение, генетика и экология сформировались как науки. Оно заимствовано из латинского языка, в котором есть глагол *competere* и существительное *competit-or,-oris*; но чтобы выразить по латыни смысл слова “конкуренция”, требуется целая фраза: *eiusdem rei cum alio desiderium*. Согласно латинскому словарю Дункана (Duncan 1854), первоначально слово “*competere*” означало “просить или требовать того же, чего требует другое лицо” (ср. с редко встречающимся значением “to coincide” [“совпадать”], предложенным Вильямсоном [Williamson 1957]), а слово “*competitor*” — “ тот, кто просит о том же, что и другой, соперник”. Согласно “Оксфордскому словарю английского языка”, слово “конкуренция” означает “стремление достичь того (получить то), к чему в то же время стремится другой; борьба двух или более претендентов за один и тот же объект; соперничество”. Очевидно, что в обычном, повседневном употреблении смысл слова “конкуренция” не изменился со времён Римской империи.

Понятие конкуренции у биологов

В биологических работах термин “конкуренция” часто, а вернее всегда, употребляется без определения, как будто его значение хорошо известно и может считаться само собой разумеющимся. Это наблюдается даже в некоторых учебниках, как новых, так и старых (см., например: Elton 1927; Lack 1954). В результате этого возникает путаница, так как разные люди вкладывают в это слово разный смысл.

* Мильн А. 1964 (Milne A. 1961). Определение понятия “конкуренция” у животных // *Механизмы биологической конкуренции*. М.: 55-81 (пер. с англ.: Д.М.Кершнер, К.Н.Лемешева, Т.Н.Салтыкова).

Наш беглый этимологический очерк, приведённый выше, показывает, что первоначально “конкуренция” относилась к взаимоотношениям между людьми. Понятие “конкуренция” вводили в биологию и до Дарвина (см. ссылки Дарвина на Де-Кандоля, Ляйелля и Герberта), но мы ничего не выиграем, если будем рассматривать более ранние произведения, чем “Происхождение видов” (Darwin 1859).

Конкуренция и “борьба за существование”

“Борьба за существование” — название третьей главы “Происхождения видов”. Дарвин начинает объяснять эту “борьбу” в третьем абзаце, первые 5 фраз которого гласят: “Мы займёмся теперь несколько подробнее *борьбой за существование*. В моём будущем труде *этот предмет* будет развит более подробно, как он того и заслуживает. Старший де Кандоль и Ляйелль обстоятельно и философски доказали, что все органические существа подвергаются суровой *конкуренции*. По отношению к растениям никто не обсуждал этого предмета с такою живостью и умелостью, как У.Герберт, декан манчестерский, очевидно благодаря его обширным знаниям в области садоводства. Нет ничего легче, как признать на словах истинность этой всеобщей *борьбы за жизнь*, и нет ничего труднее — по крайней мере я нахожу это,— как не упустить никогда из виду этого заключения” (с. 127).

Эти пять фраз неудачны, особенно потому, что они стоят в самом начале. Из-за перехода с термина “борьба за существование” на термин “конкуренция” и затем снова на “борьбу за существование” (термины выделены мною курсивом) эти пять фраз сразу же наводят на мысль, что “борьба за существование” и “конкуренция” — синонимы. Это впечатление легко складывается при поверхностном чтении главы с её экологическими сложностями. Но при внимательном чтении можно обнаружить, что это не совсем так. Как говорит сам Дарвин в первой фразе четвёртого абзаца:

“Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что ещё важнее) не только жизнь одной особи, но и успех её в оставлении после себя потомства” (с. 127).

Дальнейшая аргументация Дарвина сводится к следующему:

1) каждый отдельный организм стремится выжить и оставить потомство, т.е. участвует в “борьбе за существование”;

2) его “борьба” направлена главным образом против а) неблагоприятных внешних условий, б) хищников и паразитов (но, странным образом, не болезней: “эпидемии... ограничивающий фактор, независимый от борьбы за жизнь”), в) она представляет собой конкуренцию за пищу и пространство;

3) *Результат* этой “борьбы” — “выживание наиболее приспособленного”, или “естественный отбор”.

Можно привести много цитат из самого Дарвина для иллюстрации каждого из этих пунктов, но мы ограничимся несколькими отрывками, относящимися к пункту 2. Так, на стр. 128 — для иллюстрации пунктов 2а и 2в, а может быть даже 2б, поскольку здесь в метафорическом смысле говорится о борьбе с хищниками и паразитами, которые, конечно, относятся к “иным видам”, чем их жертвы: “Поэтому, так как производится более особей, чем может выжить, в каждом случае должна возникать борьба за существование

либо между особями того же вида, либо между особями различных видов, либо с физическими условиями жизни”.

На стр. 132 есть пример для пункта 2а: “Когда же мы достигаем полярных стран, или снежных вершин, или настоящей пустыни, мы видим, что борьба за жизнь ведётся исключительно со стихиями”.

И, наконец, на стр. 131 и стр. 137 имеются примеры для пунктов 2б и 2в: “...мы забываем, что каждый вид, даже там, где он всегда изобилует, в какой-нибудь период своего существования постоянно подвергается громадному истреблению врагами или конкурентами за то же место и пищу.

...мы [должны]...никогда не упускать из виду, что все органические существа стремятся к размножению в геометрической прогрессии, что каждое из них в каком-нибудь возрасте в какое-нибудь время года, в каждом поколении или с перерывами, вынуждено бороться за жизнь и подвергаться значительному истреблению”.

Эти отрывки, как и многие другие отрывки такого же рода, несомненно показывают, что Дарвин рассматривал конкуренцию лишь как одну из составных частей так называемой “борьбы за существование”. В сущности, он просто использовал термин “конкуренция” в том смысле, как его трактует “Оксфордский словарь английского языка”, несколько раз отметив, что объектами конкуренции являются пища и пространство, когда таковые ограничены. Он также указывал, что конкуренция может играть роль в пространственном распределении и в естественной регуляции численности популяций данного вида, а также в эволюции видов.

Глава III “Происхождения видов” показывает, что Дарвин считал конкуренцию вездесущей и всемогущей. Это положение, быть может, вполне справедливо для растений, но многие не согласятся с тем, что оно применимо к животным (Milne 1957). По-видимому, Дарвин считал конкуренцию наиболее важным компонентом “борьбы за существование”, хотя он специально и не говорит об этом. Быть может, некоторая неясность этих пяти фраз в третьей главе “Происхождения видов” и служит причиной путаницы в понимании слова “конкуренция”.

Конкуренция как “борьба за существование”

Со времён Дарвина слово “конкуренция” чрезвычайно часто использовалось в смысле “борьбы за существование” (или даже её результата, а именно “естественного отбора”). Более современные примеры такого употребления можно найти у Элтона (Elton 1946, р. 65), Шмальгаузена (Schmalhausen 1949, с. 114) и Дайса (Dice 1952, р. 423 и 424). В качестве характерного для всех этих авторов мнения приведём слова Шмальгаузена: “Всегда здесь имеются элементы соревнования между особями одного вида за сохранение жизни, за размножение, в борьбе за их пищу, с врагами и паразитами, с жёсткими условиями климата, с голодом и болезнями”. По словам Берча (Birch 1957), “такое использование слова «конкуренция» мы находим чаще в работах генетиков и эволюционистов, чем у экологов”.

Другие определения конкуренции

За последнюю четверть века (с 1933 по 1959) предлагали самые разнообразные определения конкуренции. Одиннадцать определений, приведён-

ные ниже в хронологическом порядке, выбраны таким образом, чтобы охватить все оттенки мнений. Это весьма обескураживающая коллекция определений, от самых узких до широких или многосторонних. Только два определения (Clements, Shelford 1939; Birch 1957) совершенно не связывают представление о конкуренции с “борьбой за существование” или с её результатом — “естественному отбором”. Остальные определения, кроме одного, хотя и исключали неблагоприятные физические условия жизни из понятия конкуренции, всё же относили к конкуренции взаимодействие животных с их хищниками, паразитами или патогенными микробами. Исключением является определение Дайса (Dice 1952), что и заставило нас упомянуть о нём как здесь, так и в предыдущем разделе.

1933 год. “Необычайно” широкое определение

Томпсон (Thompson 1939, p. 337), Соломон (Solomon 1949, p. 15) и Берч (Birch 1957, p. 11-12) указали на то, что, согласно Никольсону (Nicholson 1933, 1937), “конкуренция” является синонимом “фактора, зависящего от плотности”. Это даёт возможность Никольсону включить в понятие конкуренции взаимоотношения хищник-жертва. Нижеследующая цитата (Nicholson 1937, p. 103) иллюстрирует его аргументацию: “В природе реакции нападающих на изменения численности популяции жертв нападения следует рассматривать как одну из форм конкуренции, так как эти реакции понижают вероятность выживания отдельных особей вида жертв при повышении плотности популяций. Это является существенной чертой конкуренции в сообществах животных. Более того, конкуренция за пищу и пространство и взаимодействие нападающего и жертвы нападения можно выразить одной и той же основной формулой и соответствующей ей экспоненциальной кривой... Но мои замечания о нападающих и о жертвах их нападения покажут вам, что я использую слово “конкуренция” в несколько более широком смысле, чем тот, который в него вкладывают обычно”.

Иными словами, поскольку и хищничество и конкуренция за пищу и пространство усиливаются при возрастании плотности популяции индивидуумов (являющихся жертвами или конкурирующими), хищничество можно рассматривать как одну из форм конкуренции. Или, говоря ещё короче, этот аргумент можно представить так: хищничество является фактором, зависящим от плотности популяции*, следовательно, хищничество — это одна из форм конкуренции.

1939 год. Узкое определение.

Клементс и Шелфорд (Clements, Shelford 1939), по-видимому, были первыми, пытавшимися сделать слово “конкуренция” научным термином, т.е. термином с единственным, строго определённым значением. Согласно этим авторам (Там же, с. 159) “процесс [конкуренции] можно определить, как более или менее активную потребность двух или более организмов в каких-либо материальных благах или условиях существования в большем количестве, чем они имеются в наличии”.

* На самом деле хищничество в лучшем случае является фактором, не полностью зависящим от плотности, а может и не зависеть от неё вообще (Milne 1957a,b, 1958, 1959).

В этом определении, очевидно, намереваются объединить и суммировать восемь других определений, рассеянных по стр. 157-166 (Clements, Shelford 1939), в следующем порядке:

1) “сущность конкуренции состоит в том, чтобы попытаться получить большую, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо, имеющегося в ограниченном количестве, например сырья, пищи, пространства, строительных материалов...”; 2) “в общем конкуренция отличается от всех других взаимодействий наличием одинаковых потребностей при ограниченных возможностях”; 3) “если взаимодействие обнимает все виды взаимоотношений между организмами, конкуренция включает в себя только те из них, которые связаны с общими потребностями...”; 4) “ясно, что организмы конкурируют друг с другом только в том случае, если у них возникают одинаковые потребности, причём в одно и то же время при отсутствии достаточных возможностей для их удовлетворения”; 5) “сам по себе термин [конкуренция] обозначает общее стремление к чему-либо..”; 6) “главная предпосылка для конкуренции, а именно общая потребность в чём-либо, имеющемся в ограниченном количестве”; 7) “животные будут конкурировать друг с другом только в том случае, если им необходим один и тот же предмет...”; 8) “желательно ещё раз подчеркнуть, что конкуренция включает в себя только такие [взаимодействия], при которых два или более индивидуумов стремятся овладеть одним и тем же объектом, объектами, относящимися к одному и тому же классу, или пространством”.

Заметьте настойчивое повторение того, что организмы конкурируют друг с другом только тогда, когда они стремятся получить один и тот же предмет, количество которого ограничено. Определение Клементса и Шелфорда согласуется с дарвиновским и не противоречит обычному повседневному употреблению термина (ср. с приведённым выше значением этого слова в английском Оксфордском словаре).

1944-1954 года. Более широкие определения

Из трёх хорошо известных работ Кромби (Crombie 1944, 1945, 1947) по конкуренции среди амбарных вредителей определение конкуренции даётся лишь в последней, причём он по сути дела пересказывает Клементса и Шелфорда, когда пишет (1947, с. 44): “Конкуренцию [можно] определить как насущную потребность более чем одного организма (и, что характерно, одновременную) в одних и тех же источниках существования в количествах, превышающих имеющиеся запасы”.

Если бы дело ограничивалось только этим высказыванием, то можно было бы заключить, что Кромби хотел дать узкое определение понятия, однако четырьмя страницами ниже (с. 48) он пишет:

“Они [т.е. хищники] могут... предотвращать конкуренцию за пищу среди своих жертв, но вызывают при этом у них конкуренцию за средства, позволяющие избегать нападения; например, может возникнуть *отбор по рефлексам, помогающим избежать нападения*”. В выделенных мною словах подразумевается, что конкуренция эквивалентна естественному отбору в популяции жертвы под воздействием хищника.

Несколько сходный пример приводит Дайс (Dice 1952). Кажется, что Дайс предпочитает узкое определение термина, когда на стр. 295-296 он

пишет: “Конкуренция возникает, когда объединённые потребности всех индивидуумов всех видов, занимающих данную территорию, превышают имеющиеся возможности получения определённых необходимых средств существования. Конкуренция может возникнуть между индивидуумами, принадлежащими к одному или к различным видам, но она всегда происходит между индивидуумами”.

Однако ниже Дайс (Там же, с. 423-424), очевидно, противоречит самому себе, говоря, что “соседние сообщества постоянно конкурируют друг с другом в борьбе за пространство”, рассматривая конкуренцию теперь уже как “борьбу за существование”.

Соломон (Solomon 1949, с. 15), по-видимому, готов признать для слова “конкуренция” два или даже более очень различных значений. Во всяком случае, цитируя или излагая различные толкования этого термина, встречающиеся в литературе, он ни в одном случае не высказывает никаких возражений против них. Определение Клементса-Шелфорда он относит к *внутривидовой* конкуренции, однако из его собственных описаний следует, что оно включает в себя и *межвидовую* конкуренцию, если отвергнуть взгляд Никольсона на хищничество как на форму конкуренции. Соломон не отрицает толкования конкуренции, данного Никольсоном, хотя и указывает, что это оно расходится с тем, как его “понимает большинство биологов”.

Джордж (George 1959, с. 45) пишет: “Конкуренция между видами включает... явную взаимозависимость между хищником и жертвой (быстроногой зебре удаётся спастись от льва, проворному льву удаётся поймать зебру)... а также прямую конкуренцию между видами за какие-либо блага, имеющиеся в ограниченном количестве, например, конкуренция среди птиц за территорию или за однотипную пищу”.

Подобно Соломону, Парк (Park 1954, р. 178-181) не возражает против существования нескольких значений слова “конкуренция”: конкуренции в широком смысле, которое, “помимо понятия о борьбе за один и тот же объект или источник существования, включает взаимоотношения хищник-жертва”, и конкуренции в узком смысле слова (которое более или менее совпадает с толкованием его Клементсом и Шелфордом), но в отличие от Соломона он отдаёт предпочтение пониманию конкуренции в узком смысле. Парк отмечает, что, по мнению Клементса и Шелфорда, их определение охватывает как внутривидовую, так и межвидовую конкуренцию, а затем переходит к детальному анализу этого определения. Парк делает заключение, что “в конкуренцию входят компоненты «эксплуатации» и «интерференции», причём первый компонент, безусловно, содержится в определении конкуренции, а последний только подразумевается (т.е. должен вводиться в тех случаях, когда определение прилагается к взаимоотношениям разных видов)”. О первом компоненте он говорит: “Конкуренция включает в себя эксплуатацию (“более или менее активное требование”) необходимых источников существования, и подобная эксплуатация создаёт заметное давление лишь в том случае, если источники существования ограничены”. Об интерференции он говорит, что “популяции [двух или более видов] конкурируют в борьбе за ограниченные источники существования посредством... взаимной интерференции, которая по-разному действует на воспроизведе-

ние и выживание взаимосвязанных видов...”. Когда же эти источники недостаточны, то животные оказывают воздействие друг на друга и, следовательно, на размножение и выживание друг друга, независимо от того, принаследуют ли они к одному или к разным видам. Следовательно, нет оснований ограничивать определение Клементса-Шелфорда “межвидовым уровнем”, пока эти авторы не начинают употреблять его в смысле интерференции. Однако в конечном счёте Парк признаёт определение Клементса-Шелфорда неудовлетворительным на том основании, что оно “недостаточно чётко разграничивает внутри- и межвидовую конкуренцию и при этом не затрагивает пограничные случаи, заставляя задумываться, например, над тем, следует ли рассматривать каннибализм как хищничество или как проявление конкуренции”. И он предлагает, чтобы

“Читатель, который хочет избежать этих затруднений для понимания настоящей статьи [посвящённой сравнению результатов выживания *Tribolium confusum* и *T. castaneum* а) порознь и б) совместно в одинаковых условиях ограничения пищи и пространства], рассматривал межвидовую конкуренцию просто как те *новые явления*, которые возникают, когда популяции двух видов вступают во взаимодействие, и которые со временем приводят к выживанию одного вида и избирательной элиминации другого”.

Под “явлениями” понимаются “уровни и способы выживания популяций каждого вида в то время, когда они существуют порознь (что выявляется путём подсчёта индивидуумов через каждые 30 дней), а “*новые явления*” — это *изменённые* “уровни и способы выживания”, которые возникают, когда два вида жуков заключены вместе в один и тот же сосуд. Очевидно, Парк хотел дать определение конкуренции по её результатам.

Элтон и Миллер (Elton, Miller 1954, р. 475) пишут, что “Межвидовая конкуренция в более узком и правильном использовании этого понятия относится к таким ситуациям, когда один вид воздействует на популяцию другого посредством *интерференции*, т.е. путём снижения воспроизводящей способности, или путём повышения смертности конкурента. Или же оба вида могут воздействовать друг на друга таким образом”.

Они, подобно Парку, определяют конкуренцию по её результату. Поскольку в их определении не упоминается относительно общих источников существования и предусматривается ситуация, в которой изменяется смертность только одного вида, оно, очевидно, не исключает взаимоотношений хищник-жертва.

1957 год. Другое узкое определение

Берч (Birch 1957) различает четыре значения, в которых термин “конкуренция” используется в литературе,— от очень узкого до очень широкого. Он делает заключение, что, “если термин конкуренция будет сохранён в работах по биологии, его следует ограничить одним строгим смысловым значением”, которое он определяет (см. там же, с. 6) как “значение 1”.

“Конкуренция имеет место в тех случаях, когда некоторое число животных (одного и того же или различных видов) использует одни и те же ресурсы, которые имеются в недостаточном количестве. Если различных средств существования хватает, то конкуренция всё же имеет место в тех случаях, когда в процессе поисков какого-либо из них одно животное тем

не менее наносит вред другому”.

Он объясняет второй пункт определения следующим образом: “Выражение «недостаток средств существования» имеет несколько значений. Следует различать «абсолютный недостаток» пищи или каких-либо других средств к существованию, т.е. недостаточное для всех животных количество пищи или подходящих для жилья мест, и «относительный недостаток» пищи, т.е. те случаи, когда пищи много, но животные, ищащие средства к существованию, вступают в драку из-за одного и того же куска. Две птицы могут одновременно прилететь к падали и вступить в борьбу, несмотря на то, что вокруг имеется достаточно пищи для них обеих”.

И Берч снова и снова указывает, что конкуренция за недостаточные источники существования приводит к снижению рождаемости, или к увеличению смертности, или к тому и другому.

В связи с этим “узким” значением слова Берч старается истолковать довольно загадочное замечание Парка, что конкуренция “содержит компоненты эксплуатации и интерференции”, ссылаясь на эксперименты Ультета (Ullyett 1955) с личинками мясной мухи. Берч полагает, что “эксплуатация” — это *косвенная* интерференция; так, например, *Chrysomia chloropyga* нуждается в той же пище, что и *Lucilia sericata*, не интерфеiriруя с ней ни в каком другом отношении. А “интерференция” как таковая — это прямое столкновение, которое наблюдается, например, в том случае, когда личинки *C. albiceps*, деля одну и ту же добычу с личинками *Lucilia*, нападают на них и поедают их (“дополнительная прямая интерференция”).

Берч предлагает отбросить 3 следующих значения слова “конкуренция”.

Значение 2, которое, как он полагает, включает в себя значение 1 и определение Элтона и Миллера (из которого он приводит только первое предложение и для которого он приводит сомнительные иллюстрации; см. с. 78-79). Он полагает, что значение 2 исключает хищничество.

Значение 3, которое включает в себя как значение 2, так и хищничество.

Значение 4, в соответствии с которым “конкуренция — синоним естественного отбора”.

Классификация Берча, включающая четыре категории значений, основана на спорном анализе внешней среды, данном Андревата и Берчем (Andrewartha, Birch 1954).

1955 год. Самое запутанное определение

Вильямсон (Williamson 1957, pp. 422-423), говоря о межвидовой конкуренции, указывает: “Имеется почти столько же определений конкуренции, сколько авторов, которые писали по данному вопросу, и было бы бессмысленно упоминать о всех вариантах, которые были предложены. Вместо этого будет изложена аргументация, ведущая к такому определению, которое можно трактовать математически...” Аргументация Вильямсона может пострадать при поверхностном изложении, поэтому мы цитируем её дословно со всей необходимой полнотой. Его рассуждения (т.е. выдержки I-VIII, приведённые ниже) следует сначала прочитать подряд и лишь при повторном чтении читать наши комментарии.

“I. При использовании того или иного слова в качестве научного термина следует принимать во внимание его обычный смысл... Краткий Окс-

фордский словарь даёт значение «бороться с другим» как возможный смысл слова «конкурировать”».

Но это не верно. Краткий Оксфордский словарь в действительности даёт в качестве обычного значения этого слова «бороться (за что-либо с другим лицом». Оксфордский английский словарь (1933), как было указано выше, даёт ещё более подробное определение этого слова, указывая, что борьба происходит за обладание *одним и тем же* предметом. Опуская эти существенные ограничения, Вильямсон начинает аргументацию с неверной предпосылки.

“II. Это позволяет считать, что существуют три свойства, которые должны быть включены в определение конкуренции при использовании этого термина в экологии: 1) конкуренция должна быть взаимной или реципрокной; 2) она должна оказывать вредное воздействие; 3) действие *A* на *B* относится к тому же типу, что и действие *B* на *A*. Свойства 1 и 2 эквивалентны определению Одума (Odum 1953), в котором сказано, что в случае конкуренции увеличение численности популяции и сохранение вида *A* оказывает отрицательное действие на вид *B* и что вид *B* в свою очередь оказывает отрицательное действие на вид *A*”.

Свойства 1 и 2 не совсем эквивалентны определению Одума, который также принимает, что и *A* и *B* “борются за один и тот же объект”, хотя Одум не указывает чётко, что это представляет собой неотъемлемое условие конкуренции (см. ниже).

“III. Элтон и Миллер (Elton, Miller 1954) преднамеренно исключили [из своего определения] свойство 1...”

Это не так, что видно из второго предложения определения Элтона и Миллера, приведённого на стр. 9.

“IV. Значение [свойства] 3 для использования термина в экологии можно пояснить на воображаемом примере. Предположим, что популяция хищников, например собак, питается какой-то добычей, скажем кроликами. Предположим также, что много собак отравилось, поедая кроликов. Тогда действие собак на популяцию кроликов, как и действие кроликов на популяцию собак, будет отрицательным. Таким образом, согласно определению Одума, эти виды конкурируют, хотя подобную ситуацию большинство совсем не считёт за конкуренцию”.

Здесь действие *A* на *B* и действие *B* на *A* действительно различны, несмотря на то, что результаты одинаковы. Однако если нельзя было выдвинуть более правдоподобный пример, то мы всё же вправе поинтересоваться, является ли свойство 3 действительно существенным свойством конкуренции. Аргументация теперь резко меняет направление, а именно:

“V. Здесь необходимо определить термин «регулирующий фактор». Под этим имеется в виду фактор, который действует более сильно на представителей популяции, когда она численно возрастает, имеет ощутимое действие и, таким образом, регулирует размеры популяции. Часто его называют фактором, зависящим от плотности... Теория регуляции численности популяции регулирующими факторами стала понятной давно”.

Для наиболее полного ознакомления с этой теорией естественной регуляции численности популяции читатель может обратиться к трудам Никольсона (см.: Nicholson 1933, 1937, 1954). Под словами “стала понятной” Виль-

ямсон подразумевает, что это не теория, а реальная действительность (см. его дальнейшие замечания, которые не приведены здесь). Между тем эта теория, несмотря на то, что она имеет много приверженцев, никогда не была доказана и даже не все считают её правдоподобной (Clements, Shelford 1939; Thompson 1939, 1956; Andrewartha, Birch 1954; Milne 1957a,b, 1958, 1959); и в самом деле, теория регуляции численности популяции имеет серьёзные недостатки (см.: Milne 1957a,b, 1958, 1959).

“VI. Кромби (Crombie 1947) и другие авторы сознавали, что межвидовая конкуренция находится под контролем каких-то факторов, поскольку увеличение плотности ведёт к увеличению вреда, причиняемого особями друг другу”.

Кромби действительно заявляет (Там же, с. 46): “Только факторы, зависящие от плотности, непосредственно участвуют в процессе конкуренции...” Он не разъясняет специально это утверждение. В предыдущем изложении он упоминает только о трёх “факторах: а) сам организм... б) физические или абиотические условия, в) биотические условия”, а о выражении “фактор, зависящий от плотности”, замечает, что “действие биотических факторов обычно зависит от плотности популяции и что абиотические факторы независимы от плотности популяции”. Этим утверждением начинается раздел, озаглавленный “Факторы, стремящиеся ослабить конкуренцию”, который не даёт удовлетворительной расшифровки смыслового значения этого утверждения. Можно только гадать о том, что имел в виду Кромби, но есть столько возможных вариантов, что это вряд ли целесообразно.

“VII. Конкуренция между двумя видами, *A* и *B*, может в таком случае подразумевать, что либо оба вида имеют общий ограничивающий фактор (например, когда два вида улиток находятся под регулирующим воздействием одного и того же вида птиц), либо вид *A* действует как регулирующий фактор по отношению к виду *B*, а вид *B* — по отношению к виду *A*. В случае второй возможности каждый вид почти наверное будет, кроме того, обладать способностью к регуляции своей собственной численности, т.е. эта возможность представляет собой частный случай первой. Можно, следовательно, сказать, что два вида конкурируют, если они имеют общий регулирующий фактор, и, наоборот, если они имеют общий регулирующий фактор, то они конкурируют”.

Подобная логика ставит в тупик. Как может утверждение о том, что “в межвидовой конкуренции участвуют регулирующие факторы”, подразумевать что-либо подобное? В этом утверждении ничего не говорится о том, являются ли эти факторы общими или нет. Оно столь же мало оправдывает заключение о том, что в процессе конкуренции участвует какой-то общий регулирующий фактор (т.е. что фактор *X* регулирует и вид *A* и вид *B* или же что вид *A* служит регулирующим фактором как для самого себя, так и для вида *B*), как и заключение, что в процессе конкуренции участвуют разные регулирующие факторы (т.е. фактор *X* регулирует вид *A*, а вид *A* регулирует вид *B* или же фактор *X* регулирует вид *A*, а фактор *Y* регулирует вид *B*). Вильямсон не привёл логически приемлемых аргументов в пользу своего определения. Более того, его концепция о регулирующих факторах (т.е. факторах, зависящих от плотности) также неприемлема. Из элементарных физиолого-экологических соображений следует, что ни один вид

животных не может *сам по себе* регулировать численность другого вида иначе, чем путём хищничества или межвидовой конкуренции; единственный фактор, способный сам по себе регулировать численность какого-либо вида,— это внутривидовая конкуренция в пределах этого самого вида (по вопросу о полной и неполной зависимости от плотности см.: Milne 1957a,b, 1958, 1959).

“VIII. Это определение является очень точным и в то же время широким. Оно включает конкуренцию, при которой один вид нападает на другой, и конкуренцию за пищу или за место обитания, а также подразумевает конкуренцию по способности избегать врагов, хищников, паразитов или болезней, т.е. те случаи, при которых два вида жертвы конкурируют друг с другом, поскольку они находятся под регулирующим влиянием одного и того же врага”.

Здесь видны два следствия неправильной предпосылки Вильямсона, что животные в процессе конкуренции борются друг с другом, но не обязательно за одни и те же средства, количество которых недостаточно. Первое следствие — это ложное разделение на “конкуренцию, при которой один вид нападает на другой”, и “конкуренцию за пищу или пространство”. Очевидно, если вид *A* нападает на вид *B* (а вид *B* на вид *A*), тогда, не говоря о хищничестве, вид *A* (*B*) делает это только потому, что вид *B* (*A*) владеет или силой завладевает тем, в чём нуждается вид *A* (*B*), например пищей или пространством. Второе следствие — это любопытное высказывание о “конкуренции по способности избегать врага”. Как могут два вида конкурировать в том, чтобы уберечься от хищника, паразита или болезни? Здесь, очевидно, Вильямсон следует примеру Кромби (Crombie 1947), который включает в понятие конкуренции естественный отбор посредством хищничества (см. выше). Вильямсон, конечно, даёт наиболее примечательное определение, которое в завуалированной форме основывается отчасти на молчаливом допущении, что нехватка ресурсов не имеет отношения к конкуренции, а отчасти — на весьма сомнительной теории естественной регуляции численности популяции.

1959 год. Ещё одно широкое определение

Наиболее современная попытка определить конкуренцию принадлежит Одому (см.: Odum 1953, с. 200, 208, 225-238). Одум считает, что в общем конкуренция означает “взаимодействие двух организмов, борющихся за один и тот же предмет”.

Это, возможно, охватывает случаи внутривидовой конкуренции (Одум не говорит об этом), но он ставит своей задачей определить межвидовую конкуренцию. Он выделяет (там же, с. 225) 8 типов взаимодействия между популяциями двух видов, а именно: нейтрализм, конкуренцию, мутуализм, первичное сотрудничество, комменсализм, аменсализм, паразитизм и хищничество. Он различает “[межвидовую] конкуренцию [как взаимодействие], при которой каждая популяция оказывает вредное воздействие на другую в борьбе за пищу, питательные вещества, жизненное пространство или другие общие потребности”, причём конкуренция является единственным из этих 8 типов взаимодействия, при котором *обе* популяции подвергаются вредному воздействию. Затем, поскольку (как он говорит) “модели”

уравнений роста популяции делают определения более точными, он даёт подобное уравнение для любого вида — уравнение, в котором как внутри-, так и межвидовая конкуренция представлены только отрицательными воздействиями, т.е. величинами, снижающими или ограничивающими скорость роста популяции (Там же, с. 227). До сих пор Одум старается дать строгое определение конкуренции и исходить при этом из её результатов. В конце концов он, однако, расширяет своё определение, говоря (Там же, с. 230-231):

“В экологии межвидовая конкуренция — это любое взаимодействие между популяциями двух или более видов, которое оказывает вредное влияние на их рост и выживание... Каждый случай, когда в результате воздействия одной популяции в уравнения роста обеих популяций вводятся отрицательные величины, представляет собой случай конкуренции. Если основываться на кривых роста, то мы имеем дело с конкуренцией в тех случаях, когда обе кривые, изображающие динамику численности двух популяций, обитающих порознь, круче, чем кривые, изображающие динамику тех же популяций при их взаимодействии, и экологи, и генетики и эволюционисты много писали по вопросу о конкуренции. Как указывалось выше, некоторые авторы (см., например, Birch 1957; Williamson 1957) возражали против использования выражения “конкуренция” в широком смысле и предложили ограничить его теми ситуациями, когда имеют место отрицательные воздействия, возникающие вследствие недостатка материальных источников, необходимых обоим видам; другие типы взаимных воздействий, как, например, выделение вредных веществ [антибиотиков], сюда не включаются. Мы твёрдо убеждены, что нужно чётко определить (как мы это сделали) такие слова, как “конкуренция”, “сообщество”, “популяция”, которые широко используются не только в науке, но и в разговорном языке, и вместе с тем понятия эти должны включать широкий круг явлений. Будет меньше путаницы, если мы сохраним за термином “конкуренция” широкое основное значение, а затем в нужных случаях будем сужать его или уточнять с помощью прилагательных и придаточных предложений. Например, мы можем говорить о конкуренции за средства существования, об антагонизме микробов, о конкуренции за свет и т.д. Или можно подразделить конкуренцию по степени отрицательного воздействия, как это сделал Филип (Philip 1955), использовав математические модели. Конкуренция может происходить за одно и то же пространство, пищу или источник питания, свет, включать такие явления, как нанесение прямого вреда, взаимное хищничество, подверженность заболеваниям, незащищённость от хищников и многие другие типы взаимодействия”.

Ясно, что Одум, так же как Кромби и Вильямсон, считает необязательным ограничивать явление конкуренции борьбой за один и тот же предмет и в конце этого рассуждения готов включить в понятие конкуренции естественный отбор посредством хищничества (ср. “незащищённость от хищников”, “подверженность болезням”).

Математическое определение конкуренции

Многие авторы, в том числе Никольсон (Nicholson 1933), Гаузе (Gause 1934), Парк (Park 1954), Филип (Philip 1955), Вильямсон (Williamson 1957),

Одум (Odum 1953), приводят “кривые конкуренции”, “уравнения конкуренции”, “уравнения роста популяции” или кривые действительных изменений численности популяции, возникших в результате конкуренции. Не всегда ясно (например, Гаузе, Парк, Одум), рассматривают ли эти авторы свои уравнения и графики в качестве определений конкуренции.

Типы конкуренции

В литературе выделяли различные типы конкуренции, а именно внутривидовую и межвидовую (многие авторы), активную и пассивную (Schmalhausen 1949, с. 61), конкуренцию при сотрудничестве (кооперативную) и конкуренцию при противоположном взаимоотношении (дисоперативную) (Allee *et. al.* 1959, с. 395-396), борьбу и соревнование (Nicholson 1954, с. 19-20); см. также приведённые выше формулировки Вильямсона и Одума. Для определения конкуренции как таковой такие подразделения столь же бесполезны, как разделение поверхностей на неровные и гладкие для определения поверхности вообще. Единственное подразделение, заслуживающее внимания,— это выделение дисоперативной и кооперативной конкуренции.

Клементс и Шелфорд (Clements, Shelford 1939, с. 149), возможно под влиянием взглядов Кропоткина (Kropotkin 1902), различали “три типа взаимодействий, возникающих в результате скопления [индивидуумов], а именно кооперацию, или сотрудничество (благоприятный эффект), конкуренцию (непосредственное вредное воздействие) и дисоперацию, или антагонизм (косвенное вредное воздействие)”. К этому они добавляют (Там же, с. 157): “...вредные влияния от перенаселённости или скопления можно с успехом определить как дисоперацию. По своим последствиям она прямо противоположна сотрудничеству, но менее чётко отличима от конкуренции. Однако сущность конкуренции состоит в попытке добыть большую, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо дефицитного, например сырья, пищи, пространства, строительных материалов. По сравнению с этим к дисоперации относятся главным образом те вредные влияния, которые обусловливаются изменённым режимом или поведением, как в случае накопления углекислоты, токсинов или экскретов”.

Совершенно очевидно, что сотрудничество — это антитеза конкуренции; между тем Элли и др. (Allee *et. al.* 1949) выдвинули парадоксальное понятие “кооперативной конкуренции”. Оно возникло на основании лабораторного наблюдения, что срок жизни спермы морского ежа тем больше, чем больше скопление сперматозоидов. Более длительный срок жизни рассматривается авторами как благоприятное действие конкуренции за пространство. Но это заключение представляется нам необдуманным. На самом деле, чем в большей тесноте находились сперматозоиды, тем ниже становилась интенсивность их дыхания и тем меньше была их подвижность. Несомненно, правильным было бы заключение о *вредном* действии конкуренции за пространство, так как оплодотворение яиц зависит от подвижности сперматозоидов. При тесном расположении (т.е. в той форме, в какой они извергаются ежом) сперматозоиды неподвижны. В чём же польза от увеличения продолжительности жизни, если фактор, продлевавший жизнь, исключает размножение? “Кооперативная конкуренция” остаётся явно противоречивым термином.

Отрицание термина “конкуренция”

Томпсон (Thompson 1939, с. 338) считает, что для экологии слово “конкуренция” “заключает в себе нежелательный скрытый смысл”. По мнению Томпсона, конкуренция подразумевает физическую борьбу или смертельную схватку между животными за пищу или территорию. Он указывает, что гусеницы могут съесть всю имеющуюся в их распоряжении пищу и затем погибнуть от голода без всякой физической борьбы друг с другом. По той же причине Ульетт (Ullyett 1955) также не удовлетворён словом “конкуренция” для описания взаимоотношений между некоторыми мясными мухами в условиях ограниченного количества пищи.

Добжанский (Dobzhansky, с. 164) придерживается очень сходного мнения в отношении применения этого термина в области генетики и эволюции. Он пишет: “Представьте себе два вида бактерий или два штамма одного вида бактерий, которые размножаются в одной пробирке с питательным бульоном. Они «конкурируют» друг с другом в том смысле, что чем больше пищи поглотит один из них, тем меньше её останется для другого. Но бактерии не пожирают друг друга”. Он делает заключение, что слово “конкуренция” является “эмоционально насыщенным” и его “лучше избегать при обсуждении причин эволюции”.

Берч полагает, что если термин “конкуренция” сохранится в биологической литературе, то его следует ограничить одним значением. Но он добавляет [очевидно, на основании теории естественной регуляции численности популяции, представленной Андерварта и Берчем (Andewartha, Birch 1954)]: “С другой стороны, может быть, уже наступило подходящее время для того, чтобы подойти к проблемам влияния одного организма на целый ряд других организмов по-новому, совсем не прибегая к понятию «конкуренция»”.

Обсуждение и выводы

Положение дела

Среди всех биологических определений конкуренции, рассмотренных выше, нет даже двух вполне одинаковых, а различия между некоторыми из них весьма существенны. Кроме того, как отмечалось выше, большинство биологов пользуются этим термином, не определив его. Это, конечно, наихудший случай.

Способы разрешения вопроса

Имеется три возможных пути решения проблемы: либо использовать слово “конкуренция” в том широком смысле, в котором оно сейчас стало употребляться, либо отказаться от него вообще, либо ограничить его одним определённым значением.

Не говоря уже о других, более серьёзных возражениях, использование слова “конкуренция” в широком смысле становится невыносимым словесным грузом, так как совершенно очевидно, что всякий раз при его использовании ему придётся давать определение. Вместе с тем, не было выдвинуто никаких серьёзных доводов в пользу исключения этого выражения из биологического словаря, кроме отсутствия определения этого термина и его

слишком широкого употребления. Как Томпсон, так и Добжанский (см. выше) возражают против термина “конкуренция” потому, что он используется при описании явлений, не связанных с физической борьбой, наносящей повреждения организмам или имеющей летальный исход. Однако эти возражения не имеют никакой этимологической основы. В обычном употреблении понятие конкуренции в равной мере приложимо к ораторам или писателям и к гладиаторам или боксёрам, хотя первые не прикасаются друг к другу даже пальцем. Слишком многие биологи не сумели заметить, что Дарвин употребляет термин “борьба” как в метафорическом, так и в буквальном смысле, когда он говорит о борьбе с конкурентами. Ясно, что единственный разумный путь — это ограничение термина “конкуренция” одним ясным и определённым значением.

Определение

Вопрос заключается в том, какое из существующих значений следует сохранить и следует ли сохранять какое-либо из них вообще. Произвести “прополку” среди существующих определений сравнительно легко. Большинство из наиболее распространённых значений следует без всяких церемоний отбросить. Они бы никогда и не возникли, если бы биологи начиная с прошлого века читали Дарвина более внимательно и обращали больше внимания на этимологию слова “конкуренция”.

Таким образом, трудно оправдать отождествление конкуренции с “борьбой за существование”. Как указывалось выше, хотя Дарвин выражается несколько неясно в первых фразах, в дальнейших параграфах он совершенно ясно говорит о том, что борьба ведётся а) с климатическими условиями, б) с хищниками и паразитами и в) с конкурентами за пищу и пространство, откуда следует, что конкуренция — лишь один из компонентов борьбы за существование.

Столь же мало оправданий и тем, кто так или иначе ставит равенство между конкуренцией и двумя компонентами (*б* и *в*) борьбы за существование. Их молчаливое исключение компонента *а* нельзя, конечно, считать выдающимся теоретическим достижением; невозможно всерьёз принимать, что организмы и внешние условия конкурируют друг с другом. Сохранение ими компонента *б*, т.е. взаимодействия хищника (или паразита, или патогенных микробов) с жертвой (или хозяином), представляет собой второй случай неправильного понимания Дарвина и основано на представлении, что естественный отбор (который представляет собой результат борьбы за существование) и есть конкуренция. Поэтому, сделав раньше заключение, что конкурировать могут только организмы, они приходят к выводу, что естественный отбор посредством хищничества (который, конечно, “отбирает” как хищника, так и жертву) является конкуренцией между видами. Можно предполагать, что это их главный аргумент, хотя они ни разу не говорят об этом достаточно ясно (см. Кромби, Джордж, Вильямсон, Одум и др.). Некоторые авторы, однако, высказывают или подразумевают ряд дополнительных доводов, которые также ошибочны. Так, Никольсон доказывает: хищничество зависит от плотности популяций, конкуренция также зависит от плотности, поэтому хищничество — это одна из форм конкуренции.

Точно так же, утверждая, что конкуренция происходит там, где хищник и жертва вступают во взаимодействие друг с другом (быстроногая зебра спасается от льва, а проворный лев настигает зебру), Джордж как бы подразумевает законное сравнение с обычным примером использования слова “конкуренция”: при состязании в беге все стремятся к одной цели, а именно к получению приза, который вручается самому быстрому. В случае же состязания в беге между зеброй и львом лев, без сомнения, борется за свою жизнь в той же степени, что и зебра, так как льву для того, чтобы он мог существовать, необходима пища. Но жизнь льва — это не то же самое, что жизнь зебры, так что это состязание нельзя считать конкуренцией в обычном смысле слова. Конечно, можно пытаться возразить, что как зебра, так и лев на самом деле борются за одно и то же, а именно за жизнь зебры. Однако это было бы неверным логическим построением, основанном на неточном использовании слова “жизнь”. Лев борется не за жизнь зебры, а за её гибель!

По-видимому, в конечном итоге многие биологи оправдывают толкование взаимоотношений хищник—жертва как одной из форм конкуренции на основании того, что иногда один из конкурентов за пищу и пространство поедает другого, как это наблюдалось в некоторых лабораторных и полевых исследованиях по внутри- и межвидовым взаимоотношениям, проведённых Кромби (Crombie 1944, 1945, 1947) и Ллойдом (Lloyd 1943). Именно на это намекает Парк, когда он утверждает, что определение Клементса-Шелфорда “не затрагивает пограничные случаи”. Он спрашивает: “Как, например, следует рассматривать каннибализм — как хищничество или как конкуренцию?” Берч (Birch 1957, с. 11) пытается разрешить эту трудность, определяя хищничество “как использование одним животным другого животного в качестве *основной пищи*”. Это явно неприемлемо. Если животных убивают и съедают, то они страдают от хищничества безотносительно к тому, служат ли они основной пищей или нет. Хищничество — это просто уничтожение и поедание животных, а каннибализм — особый случай хищничества, когда хищник и жертва относятся к одному и тому же виду. Таким образом, когда один конкурент за пищу или пространство съедает другого, то это и есть случай хищничества. Но это не означает, что хищничество — это конкуренция или часть конкуренции. Если принять за основу этимологию и правильное понимание Дарвина, то ясно, что единственным критерием для признания наличия в данном случае конкуренции может служить борьба животных *главным образом* за один и тот же определённый предмет или за большую его часть, чем получат другие. Не имеет значения, каким образом ведут себя животные (например, безразличны ли они друг другу, ранят ли, убивают или поедают друг друга) в своём стремлении к обладанию этим предметом или его частью. Взаимоотношения между хищником и жертвой нельзя рассматривать как конкуренцию, потому что они скорее *лишь вытекают* из конкуренции и в сущности обычно совсем не связаны с конкуренцией. Также и взаимоотношения паразит—хозяин или патогенный организм—хозяин нельзя рассматривать как конкурентные, так как невозможно представить себе борьбу животных со своими паразитами или патогенными организмами за один и тот же предмет.

Проведённая выше “прополка” позволяет оставить только определение Клементса—Шелфорда и определение Берча с учётом замечания Парка и других относительно того, что конкуренцию *sensu stricto* можно определять лишь по её результатам. Следует отметить, что Клементс и Шелфорд старались определить конкуренцию во всём её многообразии. Критика Парка сводится к тому, что их определение “не разграничивает внутри- и межвидовую конкуренцию”. Но если конкуренция — это “более или менее активная заявка со стороны двух и более организмов” (как говорят Клементс и Шелфорд), то она и происходит между двумя и более организмами, более или менее активно предъявляющими свои претензии, и это остаётся верным независимо от того, относятся ли эти организмы к одному и тому же виду или нет. Другими словами, определение конкуренции Клементса—Шелфорда включает не только саму конкуренцию, но также и механизм её действия, потому что конкуренция — это действие (процесс).

Парк, по-видимому, склонен смешивать механизм действия конкуренции с результатами её действия. Так, он предлагает определение межвидовой конкуренции, исходя из различий между её результатами и результатами внутривидовой конкуренции. Определение это, хотя и приемлемое в рамках статьи Парка, касается не конкуренции, а лишь различий между результатами внутри- и межвидовой конкуренции. Многие авторы (как Darwin 1859; Elton 1930, с. 39; Birch 1957, с. 13) правильно отмечают, что наиболее важный (хотя и не неизменный) результат межвидовой конкуренции, а именно избирательная элиминация (или естественный отбор) одной или двух совместно обитающих популяций данного вида может осуществляться и без конкуренции за пищу, пространство и т.д. Оставив в стороне особые случаи, такие, как у червеца *Leucania unipunctata* (Iwao 1959) и странствующей саранчи *Locusta migratoria migratoides* (Albrecht *et al.* 1959), недоразвитие, задержка развития и роста, пониженная рождаемость и повышенная смертность и перенаселение могут возникать как в результате внутри- и межвидовой конкуренции, так и под влиянием хищников, паразитов, патогенных организмов или погоды. Поэтому вряд ли можно представить себе возможность описать конкуренцию математически — при помощи кривых, изображающих изменения численности популяции, “уравнений конкуренции”, “уравнений роста популяции” или “кривых конкуренции”. Такие диаграммы лишь иллюстрируют конечные результаты конкуренции или их изменения (действительные или теоретические) во времени. Невозможно отличить друг от друга кривые колебаний численности лабораторных популяций мясной мухи, находящихся в условиях жестокой внутривидовой конкуренции (Nicholson 1954), и кривые колебаний численности популяций жуков, ставших жертвой паразитов (Utida 1957). Равным образом общий хищник, так же как и конкуренция, может ввести отрицательный член в уравнение роста популяций двух видов, обитающих вместе (ср. математические попытки Одума сделать определение конкуренции “более точным”). Конкуренция может определить не только число, но и отличительные свойства выживших и размножающихся животных; не удивительно поэтому, что экологи, генетики и эволюционисты стараются охарактеризовать и даже определить конкуренцию по её результатам. Но поскольку свойства и число выживших и размножающихся животных зависят и от других факторов, очевидно, что

следует выделить отличительные черты конкуренции. Из всех вышеназванных авторов только Клементс и Шелфорд пытались сделать это.

Рассматривая то, что он называет “абсолютным” и “относительным” недостатком [“парадокс недостатка среди излишества” Андерварта и Берча (Andrewartha, Birch 1954, с. 491)], Берч выявляет действительно слабую сторону в определении Клементса—Шелфорда. Однако, пытаясь исправить дело, он сам даёт двусмысленное определение. Последние слова (особенно слова “тем не менее”) во втором предложении его определения предполагают, что первое предложение нужно читать так: “конкуренция — это взаимный вред, который происходит, когда...”; конечно, такое определение неприемлемо. Было бы лучше вставить в определение Клементса—Шелфорда какую-нибудь такую фразу, как “или потребность в одном и том же предмете”. Подобное определение охватило бы такие случаи, как драки птиц друг с другом из-за одного трупа, хотя пища имеется в количестве, достаточном для всех. Улучшенное таким образом определение Клементса—Шелфорда может довольно успешно выдержать критику. Сомнения могут возникнуть лишь в связи со значением слова “потребность”. Конкуренция — это более, чем простая потребность в чём-то; это активное стремление добиться чего-либо. В соответствии с этим я сказал бы так:

Конкуренция — это стремление двух (или более) животных овладеть одним и тем же определённым предметом или же захватить часть запаса, необходимую для удовлетворения потребности каждого из конкурентов, в то время как запас этот недостаточен для удовлетворения потребностей их обоих (или всех).

Это стремление может принимать различные формы (мы уже видели, что Парк, а также Берч различают “эксплуатацию” и “интерференцию”), но не обязательно должно быть взаимным (см. Вильямсон). Оно может иметь различные прямые или косвенные вредные последствия (представляющие большой интерес для экологов, генетиков и эволюционистов), но сами эти формы и последствия не имеют отношения к определению конкуренции. Если это усвоить, то становится ясно, что приведённое выше определение включает как меж-, так и внутривидовую конкуренцию. Нет никакой необходимости, чтобы “стремление” осуществлялось в одно и то же время (см. Клементс и Шелфорд). Вид *A* и вид *B* могут пытаться в одно и то же время или вид *A* — днём, а вид *B* — ночью. Их стремление к обладанию каким-то предметом является тем не менее одновременным в том смысле, что оно осуществляется в пределах одного и того же периода времени, ибо стремление это, очевидно, прекращается совсем, когда предмет, из-за которого происходит конкуренция, исчезает или когда оба партнёра теряют к нему интерес. Целью их стремления (согласно условиям определения) может быть любой предмет из окружающей среды, в котором нуждаются эти животные.

Различное толкование

Как хорошо известно из опыта юристов, любое определение может иметь почти всегда не только разные истолкования, но и разные неверные толкования. Этой стороны вопроса, хотя важность её очевидна, мы здесь коснёмся весьма поверхностно.

Во-первых, следует ясно и чётко установить, какие предметы могут быть объектами конкуренции. Оставив в стороне половую конкуренцию, большую часть этих объектов можно разбить на две группы: 1) конкуренция за пищу, необходимую для поддержания жизни животного; 2) конкуренция за пространство для его жизнедеятельности. То, что служит пищей для одного животного, может представлять жизненное пространство для другого; в иных случаях пища одного животного может служить как пищей, так и жизненным пространством для его конкурента (например, листья служат пищей для травоядных млекопитающих и в то же время — пищей и жизненным пространством для насекомых, обитающих на ней). В понятие пищи должны быть включены и такие объекты, как вода, кислород, известь, силикаты и пр. Понятие жизненного пространства включает “территорию”, гнездовой участок или просто “простор для передвижения”; оно включает также и место, необходимое для осуществлений таких функций, как экспрессия, которая может сократить пространство для осуществления любых жизненных отправлений не только конкурента, но и самого животного. Поэтому так называемый “антагонизм микробов”, или кондиционирование среды, является особым типом конкуренции за пространство. В свою очередь конкуренция за так называемый “престиж” (peck-order) у кур (которого они добиваются с помощью ударов клювом) и “порядок доминирования” (dominance-order) у коров в значительной степени или полностью связаны с конкуренцией за пищу или пространство или одновременно за то и другое (Schein, Fohrman 1955).

Во-вторых, нужно ясно себе представлять, конкурируют ли животные за что-либо вообще или нет. Можно легко сделать ошибочный вывод о наличии достаточного количества пищи и достаточного пространства. Так, может показаться, что для тли, находящейся на ветви или стволе, количество доступной пищи более чем достаточно, однако само использование пищи тлями может привести к ухудшению качества сока в результате реакции дерева или травянистого растения на деятельность тлей (Franz 1956; Painter 1958). Птицам обычно необходима более обширная территория для питания и постройки гнёзд, чем это кажется на первый взгляд (Bodenheimer 1958). Точно так же пространство, казалось бы достаточное для обеспечения грызунов пищей и нормальной жизнедеятельности, в действительности может оказаться недостаточным для избежания психологического стресса, который животные оказывают друг на друга и который влияет на размножение через посредство гормонов надпочечников и гипофиза (Christian 1957). Что же является достаточным пространством, не всегда просто определить, потому что, как указали Шейн и Формэн (Schein, Fohrman 1955), “если два животных находятся в непосредственной близости друг от друга, будет ли это выражаться в визуальном наблюдении, обонянии или осязании, то поведение каждого из них будет несколько изменено”.

Чтобы иллюстрировать всю трудность интерпретации термина “конкуренция”, целесообразно закончить наше перечисление двумя примерами взаимодействия между животными. Берч считает, что определение конкуренции, предложенное Элтоном и Миллером, включает в себя и такие случаи.

Первый пример относится к одной из сторон вопроса взаимоотношений

между червями рода *Lumbricillus*, комарами *Metriocnemus* и мотылями *Psychoda* в сточных водах (Lloyd *et al.* 1940). Берч описывает эти взаимоотношения следующим образом: *Lumbricillus* разбивают сплошной слой водорослей, покрывающий дно водоёма. Яйца двух других видов, попавшие в оторвавшиеся от дна скопления водорослей, рискуют быть смытыми в сток. Таким образом, деятельность *Lumbricillus* уменьшает число других двух видов, и некоторые авторы (Lloyd *et al.* 1940) считают это примером конкуренции, хотя рассматриваемые виды не “конкурируют за какие-либо общие ресурсы”. В действительности же эти виды конкурируют за пространство (а именно за нетронутый слой водорослей), в котором нуждаются все три вида.

Второй пример Берча также взят из экологических наблюдений в сточных водах (Lloyd 1943). Как *Metriocnemus longitarsus*, так и *M. hirticollis* питаются и откладывают яйца на водорослях, растущих на дне водоёма. Более крупные (более взрослые) личинки одного из этих видов пожирают яйца и более мелких (более молодых) личинок другого вида, если они попадаются им на водорослях, которыми они питаются. *M. longitarsus* имеет здесь преимущество, потому что его личинки вылупляются тогда, когда представители вида *M. hirticollis* находятся на стадии яйца или более молодой личинки. В результате этого численность *M. hirticollis* может резко сократиться. Ллойд рассматривает это как конкуренцию, хотя (как говорит Берч) “недостатка в водорослях не бывает никогда, [так что] это не является случаем, когда два “конкурирующих” вида имеют общий источник питания, количество которого ограничено”. Здесь снова общим фактором, находящимся в недостатке, является жизненное пространство, необходимое личинкам для поедания водорослей и яйцам для развития. В данном случае хищничество — результат конкуренции за пространство.

Ясно, что назрела потребность не только в строгом определении конкуренции, но также и в строгом толковании этого определения.

Заключение

Среди двенадцати биологических определений конкуренции, извлечённых из литературы за время с 1933 по 1959 гг., нет и двух похожих, а некоторые отличаются весьма существенно. Эта путаница возникла из-за а) неправильного понимания Дарвина, б) пренебрежения к этимологии слова “конкуренция” и в) смешивания конкуренции с её результатом. Это положение ещё больше запутывается, так как большинство биологов употребляет термин “конкуренция”, не давая ему определения, как будто его значение вполне понятно и не вызывает разногласий.

Мы предлагаем для употребления в экологии, генетике и эволюции следующее строгое определение конкуренции, включающее как внутри-, так и межвидовые взаимоотношения:

Конкуренция — это стремление двух (или более) животных обладать одним и тем же определённым предметом или же захватить часть, необходимую для каждого, из запаса, недостаточного для удовлетворения потребностей обоих (или всех) животных.

Подчёркивается также, что назрела потребность не только в строгом определении конкуренции, но также и в правильной его интерпретации.

Литература

- Albrecht F.O., Verdier M., Blackith R.E. 1959 // *Nature* (London) **184**, 103.
- Allee W.C., park O., Emerson A.E., Park T., Schmidt K. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia; London: Saunders.
- Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Andrewartha H.G., Browning T.O. 1958 // *Nature* (London) **181**, 1415.
- Birch L.C. 1957 // *Amer. Naturalist* **91**, 5.
- Bodenheimer F.S. 1958. *Animal Ecology Today*. Den Haag: Uitgeverij Dr. W.Junk.
- Christian J.J. 1957. *A Review of the Endocrine Responses in Rats and Mice to Increasing Population Size Including Delayed Effects on Offspring*. Lecture and Review Series, № 57-2. Naval Medical research Institute, Bethesda, Maryland.
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. *Bio-Ecology*. New York: John Wiley and Sons.
- Crombie A.S. 1944 // *J. Exp. Biol.* **20**, 135.
- Crombie A.S. 1945 // *Proc. Roy. Soc. Ser. B*, **132**, 362.
- Crombie A.S. 1947 // *J. Anim. Ecol.* **16**, 44.
- Darwin C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: Murray.
- Dice Lee R. 1952. *Natural Communities*. Ann Arbor: Univ. of Michigan Press.
- Dobzhansky T. 1950 // *Science* **111**, 161.
- Duncan W. 1854. *Duncan's Ainworth's Dictionary: English and Latin*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Elton C. 1927. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson.
- Elton C. 1930. *Animal Ecology and Evolution*. Oxford Univ. Press.
- Elton C. 1946 // *J. Anim. Ecol.* **15**, 54.
- Elton C.S., Miller R.S. 1954 // *J. Ecol.* **42**, 460.
- Fowler H.W., Fowler F.G. 1952. *The Concise Oxford Dictionary of Current English*. 4th edn. Oxford: Clarendon Press.
- Franz J.M. 1956 // *Proc. 10th Inter. Congr. Entomol.* **4**, 781.
- Gause G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams and Wilkins.
- George T. 1951. *Neville, Evolution in Outline*. London: C.A.Watts.
- Iwao S. 1959 // *Jap. J. Ecol.* **9**, 32.
- Kropotkin P. 1902. *Mutual Aid, a Factor in Evolution*. New York: McClure Phillips and Company.
- Lack D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon Press.
- Lloyd L. 1943 // *Ann. Appl. Biol.* **30**, 47.
- Lloyd L., Graham J.F., Reynoldson T.B. 1940 // *Ann. Appl. Biol.* **27**, 122.
- Milne A. 1957a // *Can. Entomol.* **89**, 193.
- Milne A. 1957b // *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* **22**, 253.
- Milne A. 1958 // *Nature* (London) **182**, 1251.
- Milne A. 1959 // *J. Econom. Entomol.* **52**, 532.
- Murray J.A.H., Bradley H., Craigie W.A., Onions C.T. 1933. *Oxford English Dictionary*. Vol. 2. Oxford: Clarendon Press.
- Nicholson A.J. 1933 // *J. Anim. Ecol.* **2**, 9.
- Nicholson A.J. 1937 // *J. Counc. Sci. Industr. Res. Aust.* **10**, 101.
- Nicholson A.J. 1954 // *Aust. J. Zool.* **2**, 9.
- Odum E.P. 1953. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: W.B.Saunders (2nd edn in 1959).
- Painter R.H. 1958 // *Ann. Rev. Entomol.* **3**, 267.
- Park T. 1954 // *Physiol. Zool.* **27**, 177.
- Philip J.P. 1955 // *Aust. J. Zool.* **3**, 287.
- Schein M.W., Fohrman M.H. 1955 // *Brit. J. Anim. Ecol.* **3**, 45.
- Schmalhausen I.I. 1949. *Factors of Evolution: the Theory of Stabilizing Selection*. Philadelphia: The Blakiston Co.

- Solomon M.E. 1949 // *J. Anim. Ecol.* **18**, 1.
Thompson W.R. 1939 // *Parasitology* **31**, 299.
Thompson W.R. 1956 // *Ann. Rev. Entomol.* **1**, 379.
Ullyett G.C. 1955 // *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B* **234**, 77.
Utida S. 1957 // *Ecology* **38**, 442.
Williamson M.H. 1957 // *Nature (London)* **180**, 422.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 276: 24-28

Поведение белошапочной овсянки *Emberiza leucoscephala* в Омской области в период выкармливания птенцов

Т.Ю.Колпакова¹⁾, В.В.Якименко²⁾

¹⁾ ГОУ Омский государственный педагогический университет

²⁾ ГУ Омский НИИ природноочаговых инфекций МЗ РФ

Поступила в редакцию 25 декабря 2004

Белошапочная овсянка *Emberiza leucoscephala* — широко распространённый гнездящийся перелётный вид фауны Омской области. В литературе сведений о характере активности взрослых птиц и составе кормов в гнездовой период очень мало (Огородникова 1976; Ильинский 1977; Гермогенов 1982; Доржиев, Юмов 1991), а по Омской области их вообще нет. Настоящее сообщение посвящено этим вопросам гнездовой биологии вида.

Материалы и методы

Наши наблюдения за ритмикой кормления птенцов и состава кормов белошапочной овсянки проводились в подзоне центральной лесостепи (в окрестностях села Боголюбовка Марьиновского р-на) в 1998-1999 гг. и в подтаёжной зоне (село Атак Тарского р-на) в 2000-2002 гг. Всего проанализировано 225 проб корма, полученных от 15 птенцов из 8 гнёзд. Сведения о частоте кормления получены в результате круглосуточных наблюдений за 4 гнёздами (232 ч).

Пробы корма брали у птенцов путём наложения шейных лигатур по методикам А.С.Мальчевского, Н.П.Кадочникова (1953) и Н.Е.Зубцовского (1976). Образцы пищи изымали через каждые 20 мин в течение 1 ч, после чего птенцов освобождали от лигатур. В течение 2 ч они получали корм от родителей в нормальном режиме, затем отбор проб повторяли. Образцы корма сразу после изъятия фиксировали в 70% этиловом спирте. Беспозвоночных определяли до отряда, при этом учитывали различные стадии развития насекомых. Данные об особенностях кормового поведения получены при визуальном наблюдении у гнёзд.

Результаты

Белошапочные овсянки устраивают гнёзда на земле, в небольшом углублении почвы. Обычно гнездо располагается под прикрытием: под кустом, нижними ветками деревьев, поваленными стволами, прошлогодней травой.

Период гнездования очень растянут: откладка яиц начинается через 47-55 сут после прилёта (первое появление в 1998-2002 гг.: 1-24 апреля), слётки встречаются с середины июня до начала августа.

Состав объектов питания птенцов белошапочной овсянки

Число пищевых объектов в отдельных порциях было небольшим: 1-2, реже 4-5. Крупные порции чаще встречались в конце периода выкармливания. Между маленькими птенцами порция корма распределялась, а с 5-8-дневного возраста она целиком скармливалась одному из них. Мелкие и мягкие объекты отдавались в неповреждённом виде. Крупные и жёсткие объекты предварительно умерщвлялись взрослыми птицами путём размножения в клюве. У пауков и прямокрылых раздавливалась голова, у жуков отрывались головы и надкрылья, у прямокрылых — головы, надкрылья и задние ноги. Между разными выводками различия в составе кормов были несущественны.

Основу рациона гнездовых птенцов белошапочной овсянки составляли насекомые (96.8%), из которых предпочтение отдавалось личинкам Orthoptera и Lepidoptera (табл. 1). Меньшее значение имели другие группы беспозвоночных: Arachnida, Mollusca и некоторые другие отряды насекомых (Coleoptera, Hymenoptera, Neuroptera и Diptera). В образцах корма птенцов старшего возраста присутствовали гастролиты диаметром 5-8 мм. Растительный корм в исследуемых пробах не встречен.

Таблица 1. Состав корма гнездовых птенцов белошапочной овсянки

Состав корма	Число экземпляров				% от общего количества	Встречаемость по гнёздам, %		
	Возрастная группа птенцов*							
	1	2	3	4				
Insecta								
Orthoptera личинки	9	45	120	189	675	96.8		
Orthoptera имаго	0	0	32	54	449	64.5		
Odonata	0	0	0	1	1	0.1		
Homoptera	0	1	1		2	0.2		
Hemiptera	0	1	2	1	4	0.6		
Coleoptera личинки	0	0	14	4	48	6.9		
Coleoptera имаго	0	0	3	27		76.0		
Neuroptera	0	1	0	0	1	0.1		
Lepidoptera личинки	76	47	21	10	159	22.8		
Lepidoptera имаго	0	0	2	3		84.0		
Hymenoptera	0	3	2	2	7	1.0		
Diptera	0	2	2	4	8	0.6		
Aranei	10	7	2	1	20	2.9		
Mollusca	0	0	0	2	2	0.3		
Всего:	95	107	201	294	697	100		
Гастролиты	0	0	0	6	6	—		
						92.0		

* 1-я группа — возраст 1-3 сут, 2-я группа — 4-5 сут, 3-я группа — 6-7 сут, 4-я группа — 8-10 сут.

В рационе птенцов младших возрастов велика роль пауков и гусениц. По мере подрастания птенцов в их корме начинают преобладать крупные личинки и имаго Orthoptera, мелкие Coleoptera.

Прямокрылые представлены в рационе птенцов личинками и имаго комылок Acrididae и кузнечиков Tettigoniidae. Из клопов встречались щитники Pentatomidae и черепашки Scutelleridae, из жуков — личинки листоедов Chrysomelidae и имаго нарывников Meloidae, стафилин Staphylinidae, долгоносиков Curculionidae, пластинчатоусых Scarabaeidae; из чешуекрылых — личинки совок Noctuidae, голубянок Lycaenidae, нимфалид Nymphalidae и бражников Sphingidae, реже — взрослые совки; из перепончатокрылых — муравьи Formicidae, наездники Ichneumonoidea. Двукрылые в птенцовом питании представлены преимущественно слепнями Tabanidae.

Поведение взрослых птиц в период выкармливания птенцов

У белошапочной овсянки птенцов кормят самец и самка. В каждой отдельной паре степень участия полов в кормлении может быть разной, но в большинстве случаев самцы приносили корм реже самок. Только в отдельных гнёздах, когда самка много времени уделяла обогреву маленьких птенцов, роль самца оказывалась более значимой. Корм птицы собирают, как правило, в радиусе 25-100 м от гнезда, реже — 150-200 м. Предпочитают открытые участки с невысоким разнотравьем, собирают пищу на земле, стеблях и листьях травы. Птицы из соседствующих пар широко используют общие кормовые территории. К гнезду родители подлетали открыто, присаживались на ближайший куст, затем спускались к гнезду.

Данные по кормовой активности представлены в таблицах 2 и 3. Птенцов разделили по возрасту на 4 группы: 1) от вылупления до появления зачатков пера в коже (соответствует 1-3-дневному возрасту); 2) появление пеньков (4-5 дней); 3) начало развития опахал (6-7 дней); 4) контурные перья полностью развернуты, рулевые только начинают разворачиваться, до оставления гнезда: 8-10 (11) дней. Время суток разделили на 3 периода: утро — с момента начала активности (около 5 ч) до 12 ч; день — 12-17 ч; вечер — с 17 ч и до прекращения активности (около 23 ч).

Наиболее существенные изменения кормовой активности самок и самцов наблюдали в гнёздах с птенцами 1-й и 2-й возрастных групп. В дальнейшем её изменение (увеличение) отмечено, как правило, у самок, тогда как у самцов оно не выражено, однако уровень активности самцов остаётся на высоком уровне. То есть доля участия самки в кормлении птенцов по мере увеличения их возраста увеличивается.

Когда птенцы находились в 1-й и 2-й возрастных группах, кормовая активность родителей сохранялась на одном уровне (для самцов $P < 0.91$, для самок $P < 0.94$) в гнёздах № 1 и № 2; в гнёздах № 3 и № 4 активность родителей носила индивидуальный характер. При 3 и 2 возрасте птенцов отмечался индивидуальный характер кормовой активности во всех гнёздах, за исключением самки в гнезде № 2, сохранившей активность на одном уровне. Та же закономерность имела место и при 3 и 4 возрастах птенцов, за исключением самца из гнезда № 4. В трёх гнёздах (из 4) отмечается стабилизация кормовой активности самцов с 3-го возраста птенцов. Активность самок возрастает во всех гнёздах, как правило, начиная со 2 возраста птенцов.

Таблица 2. Кормовая активность белошапочной овсянки по гнездам в разное время суток
(Среднее число прилётов в час ± среднеквадратичная ошибка)

Время суток	Гнездо № 1				Гнездо № 2				Гнездо № 3				Гнездо № 4							
	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	σ			
Утро	38	5.7 ± 0.2	2.1	9.7 ± 0.3	3.6	20	3.1 ± 0.3	2.2	4.5 ± 0.4	3.0	21	4.4 ± 0.3	2.4	5.6 ± 0.4	2.6	19	3.7 ± 0.4	2.7	5.2 ± 0.3	1.5
День	20	2.2 ± 0.2	1.2	4.1 ± 0.3	1.6	13	2.7 ± 0.4	1.7	4.2 ± 0.4	2.5	14	3.3 ± 0.4	2.1	4.8 ± 0.4	2.2	6	3.7 ± 0.5	1.5	5.2 ± 0.5	1.4
Вечер	28	2.6 ± 0.3	2.8	4.7 ± 0.4	3.6	20	3.5 ± 0.3	1.4	4.8 ± 0.3	1.8	15	3.9 ± 0.4	2.4	5.9 ± 0.4	2.8	16	3.6 ± 0.3	1.6	5.1 ± 0.3	1.0
Всего	86	2.7 ± 0.2	2.2	4.7 ± 0.2	3.2	53	3.1 ± 0.2	1.8	4.5 ± 0.2	2.4	50	3.9 ± 0.2	2.4	10.7 ± 5.8	2.6	42	3.7 ± 0.2	2.0	5.1 ± 0.1	1.2

Таблица 3. Кормовая активность белошапочной овсянки по гнездам в разные возрастные периоды птенцов
(Среднее число прилётов в час ± среднеквадратичная ошибка)

Возраст птенцов*	Гнездо № 1				Гнездо № 2				Гнездо № 3				Гнездо № 4							
	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	<i>n</i>	Самец	σ	Самка	σ			
1 группа	19	1.4 ± 0.2	0.6	3.0 ± 0.3	1.4	8	2.4 ± 0.4	1.4	4.3 ± 0.3	0.8	14	2.9 ± 0.3	1.2	4.2 ± 0.3	1.0	—	—	—	—	
2 группа	14	2.3 ± 0.4	1.9	4.3 ± 0.3	1.5	18	3.5 ± 0.3	2.0	4.7 ± 0.4	2.5	18	4.4 ± 0.4	2.4	6.1 ± 0.4	2.9	13	3.5 ± 0.4	1.9	4.5 ± 0.4	1.6
3 группа	15	2.3 ± 0.4	2.4	5.1 ± 0.5	3.3	13	3.3 ± 0.4	1.6	4.9 ± 0.5	3.3	13	4.0 ± 0.5	3.2	5.5 ± 0.5	2.6	14	3.8 ± 0.4	2.2	5.6 ± 0.3	1.0
4 группа	39	3.3 ± 0.2	0.8	5.4 ± 0.3	1.4	14	2.9 ± 0.4	1.8	4.1 ± 0.4	2.4	5	4.8 ± 0.5	1.2	6.2 ± 0.4	0.7	15	3.6 ± 0.4	2.1	5.1 ± 0.2	0.7

* 1-я группа — возраст 1-3 сут, 2-я группа — 4-5 сут, 3-я группа — 6-7 сут, 4-я группа — 8-10 сут.

Кормление начиналось обычно в 5³⁰-6⁰⁰, а заканчивалось 21³⁰-22⁰⁰. Наиболее высокая активность утром (7-10 ч) и вечером (17-20 ч). В дождливую погоду частота кормлений снижалась, в сильный дождь птицы переставали кормить птенцов, самка их обогревала. С кормом овсянки прилетают, как правило, через 5-10 мин, иногда чаще. Активность кормления снижалась в дневное время (13-15 ч), когда перерывы в кормлении составляли 20-30 мин. Число прилётов с кормом к гнезду за 1 ч колебалось от 3 до 15, в зависимости от времени суток и возраста птенцов (табл. 2, 3), и в среднем составило 10. В целом заметно некоторое увеличение частоты кормления с увеличением возраста птенцов. Наименьшая частота прилётов (3-5 раз/ч) характерна для пар, имеющих 1-3-дневных птенцов, которых родители обогревали даже днём. На одного птенца приходилось от 1 до 4 прилётов в час. В трёх гнёздах (из 4) уровень кормовой и общей активности самок в утренние и вечерние часы не имел существенных (статистически значимых) различий, тогда как уровень кормовой активности самцов изменялся значительно (при сохранении уровня общей активности).

В целом доля кормовой активности (прилёты с кормом) возрастает в зависимости от возраста птенцов с 70% (1-я возрастная группа) до 89% (4-я возрастная группа). А доля участия полов остаётся примерно равной (самцы 40%, самки 60%).

Наши данные по питанию гнездовых птенцов белошапочной овсянки в Омской области во многом согласуются с литературными данными по Читинской области (Огородникова 1976, 1981), Якутии (Гермогенов 1982), Западному Забайкалью (Доржиев, Юмов 1991). Полученные нами данные позволяют сделать вывод о том, что в пище птенцов белошапочной овсянки преобладают членистоногие — насекомые (саарчевые, чешуекрылые и др.) и паукообразные. Гораздо меньшее значение в их рационе имеют моллюски. Анализ полученных данных показал, что частота кормления колеблется в зависимости от числа и возраста птенцов в выводке, погодных условий, времени суток.

Литература

- Гермогенов Н.И. 1982. Анализ питания воробыниных птиц долины р. Лены // *Миграция и экология птиц Сибири*. Новосибирск: 74-87.
- Доржиев Ц.З., Юмов Б.О. 1991. Экология овсянковых птиц: На примере рода *Emberiza* в Забайкалье. Улан-Удэ: 1-176.
- Ильинский И.В. 1977. О выкармливании птенцов у некоторых овсянок Приморья // 7-я Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1: 245-246.
- Огородникова Л.И. 1976. Питание белошапочной овсянки (*Emberiza leucoscephala*) в Читинской области // *Биология питания, развития и поведение птиц*. Л.: 161-163.
- Огородникова Л.И. 1981. Особенности питания птенцов некоторых насекомоядных птиц в Забайкалье // *Гнездовая жизнь птиц*. Пермь: 141-144.



К методике учёта птиц в лесных ландшафтах

Н.Н.Березовиков

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки РК, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан

Поступила в редакцию 16 декабря 2004

В 1978-1986 гг. в Маркакольском заповеднике, расположенному в горно-таёжной части Южного Алтая, при проведении количественных учётов птиц по методике Ю.С.Равкина (1967) мной был отработан ряд методических приёмов, способствующих лучшему обнаружению птиц на маршрутах. Необходимость их применения возникла в связи с тем, что в густом лесу учёт трудоёмок и проводится преимущественно по голосам птиц, что значительно занижает оценку числа особей, реально обитающих в учётной полосе. Выяснилось, что более эффективно выявлять птиц на маршрутах, особенно в осенне-зимнее время, можно имитируя тревожные сигналы, на которые реагируют многие воробышковые птицы, особенно синицы.

Обычно для подманивания птиц, особенно синиц (*Parus montanus*, *P. ater*, *P. major*, *P. cyanopus*), поползней *Sitta europaea*, пищух *Certhia familiaris* и корольков *Regulus regulus*, используются шипящие звуки “кишиши-кишиши-кишиши...”. Звуки сначала издаются спокойно, затем усиливаются и произносятся в быстром темпе. Очень важно при этом добиваться своеобразной “кошачьей” агрессивно-угрожающей интонации и, наблюдая за реакцией птиц, доводить звуки до необходимой силы и тональности. Путём многократных опытов учётчик со временем приобретает необходимый опыт для установления быстрого контакта с птицами и их подсчёта.

Весьма эффективен этот способ зимой в заснеженных хвойных лесах, особенно в плотно сомкнутых пихтах и ельниках, где визуальное обнаружение мелких птиц обычно снижается до минимума. В этом случае именно звуковое подманивание позволяет выявлять максимальное количество птиц и повышает результативность учёта в 1.5-2 раза. Так, например, во время лыжного маршрута в густом пихтовом лесу в ущелье речки Солоной 16 января 1981 на одном участке мной на слух было зафиксировано присутствие приблизительно до 5 пухляков и около 10 московок. Более точно оценить их число было невозможно, т.к. синиц совсем не было видно в кронах деревьев, укутанных снежной кухтой, а приблизиться не позволял крутой склон с метровым слоем снега. Имитация описанных выше голосов позволила в течение 5-7 минут выманить из леса и подсчитать в общей сложности 95 птиц, в том числе 71 московку, 22 пухляка и 2 поползня. При записи дальности их обнаружения, в соответствии с методическими требованиями, указывалось расстояние первоначальной локализации этой стаи — 15 м от наблюдателя.

Для усиления эффекта подманивания желательно применять ещё ряд приёмов. Для этого мной использовалась шапка из ондатрового меха. Несколько взмахов ею обычно приводило пухляков и московок в сильное

оживление, и нередко синички слетались на соседние деревья и даже зависали над головой. Можно для этой цели с успехом использовать клочок звериной шкурки, хвост белки или хорька, привязанные к лыжной палке. Издавая шипящие звуки и производя движения палкой можно успешно привлекать к себе внимание птиц и достигать необходимого возбуждения среди них. Так, 5 ноября 1979 на опушке заснеженного пихтча мне удалось, манипулируя ондатровой шапкой, за несколько минут выманить из густого леса до 30 пухляков и московок, при этом совершенно не применивая звуковую имитацию.

Используя шипящие звуки, неоднократно доводилось “осаживать” пролетающие стайки юрков *Fringilla montifringilla*, черноголовых щеглов *Carduelis carduelis*, клестов-еловиков *Loxia curvirostra*, серых снегирей *Pyrrhula cineracea* и чечёток *Acanthis flammea*, а также быстро продвигающиеся стайки ополовников *Aegithalos caudatus*. Следует отметить, что зачастую реагируют на звуковую имитацию и некоторые дятлы: *Picoides tridactylus*, *Dendrocopos minor* — кочующие вместе с синицами и поползнями. Очень полезно использование этого метода и при изучении видового и количественного состава осенних синичьих стай с участием пеночек *Phylloscopus*, славок *Sylvia* и черногорлых завирушек *Prunella atrogularis*, которые начиная с августа хорошо идут на подманивание. Неоднократно использовался он и при необходимости определить вид или рассмотреть детали окраски скрытной или молчаливой птицы, выманивая её из густых зарослей или из крон хвойных деревьев.

Литература

Равкин Ю.С. 1967. К методике учёта птиц лесных ландшафтов // *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*. Новосибирск: 66-75.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 276: 30-31

Распространение монгольского земляного воробья *Pyrgilauda davidi* на Алтае

Н.Л. Ирисова, Э.А. Ирисов

*Второе издание. Первая публикация в 1995**

До недавнего времени монгольский земляной воробей *Pyrgilauda davidi* Verreaux 1871 оставался одной из слабо изученных птиц гор юга Сибири. Благодаря обстоятельным исследованиям Алтайской орнитологической экспедиции Зоологического института АН СССР в 1974 г. (Нейфельдт

* Ирисова Н.Л., Ирисов Э.А. 1995. Распространение монгольского земляного воробья на Алтае // *Вопросы орнитологии: Тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири*. Барнаул: 101-102.

1986), наблюдениям В.М.Лоскота (1986) в 1977 г. и В.М.Малкова (1991) в период с 1984 по 1988 г., биология этого вида стала относительно хорошо известной. Что же касается распространения его на Алтае, то оно оставалось не до конца изученным по той причине, что двое из названных исследователей вели свои наблюдения стационарно в одном и том же месте в долине Уландрыка, а Алтайская орнитологическая экспедиция работала в бассейне р. Чаганузун. По сути дела, нахождение монгольского земляного воробья к настоящему времени фиксировалось только в двух местах.

Наши наблюдения, обрисовывающие распространение *P. davidiana* более полно, собраны в период с 1962 по 1992 гг. Прежде всего следует заметить, что эта птица встречается исключительно в Юго-Восточном Алтае, где её распространение связано с норами даурской *Ochotona daurica* и монгольской *O. pallasi* пищух, изредка — длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus*. Групповые поселения монгольского земляного воробья встречаются чаще, чем гнездование одиночными парами.

Нами *Pyrgilauda davidiana* в гнездовое время найден на шлейфах южной оконечности Курайского хребта, обращённых в Чуйскую степь, до районов нижнего течения рек Бугузун, Барбургазы, далее на пониженнной части хребта Сайлюгем, обращённой в Чуйскую степь, где расположен посёлок Ташанта, а также в районах нижнего течения рек Шибеты и Уландрык, в районе выхода реки Чаганбургазы в Чуйскую степь. Далее земляной воробей найден по подножной части северных шлейфов Южно-Чуйского хребта и многочисленным моренам в долинах рек Тархаты, Кокузек, Ирбисту, Елангаш, в районах выхода рек в Чуйскую степь и в долине нижнего течения реки Чаганузун.

Суммарная информация всех исследователей и наша даёт следующее представление о распространении *Pyrgilauda davidiana* в Юго-Восточном Алтае. На большей центральной совершенно плоской части Чуйской степи земляной воробей либо не встречается совсем, либо встречается крайне редко, поскольку здесь залегает многолетняя мерзлота и потому не обитают норники — пищухи и длиннохвостые суслики. Таким образом, ареал *P. davidiana* представляет собой овальное кольцо по периферии Чуйской степи с разрывом на склонах Курайского хребта в районе впадения Чаганузуна в Чую. В этом кольце монгольский земляной воробей распространён в поясе высот 2000-2300 м н.у.м. В пределах алтайской части ареала *P. davidiana* чаще встречается на шлейфах хребтов Сайлюгем и Южно-Чуйского.



О некоторых особенностях охотничьего поведения ушастых сов *Asio otus*

В.С.Воронецкий

Второе издание. Первая публикация в 1974*

В сообщении приведены результаты наблюдений за 4 выводками ушастых сов *Asio otus* в течение второй-третьей декад июня и первой декады июля 1969-1970 на Звенигородской станции Московского университета (западное Подмосковье).

Расматриваются две формы охотничьего поведения взрослых сов этого вида: 1) охота "облётом" и 2) охота "с присады".

В безветренные тихие ночи с невысоким уровнем биологических шумов (не выше 30-40 дБ) совы обычно проводят облёт своих территорий, начинаяющийся тотчас по уходу солнца за кромку леса (в ясные дни это происходит в 21 ч 15 мин - 22 ч 25 мин) и продолжающийся с короткими перерывами до полуночи. В глухие часы таких ночных — от полуночи до 1 ч 30 мин - 2 ч 00 мин — обе формы охоты чередуются в различных временных соотношениях, но большинство наблюдавшихся птиц предпочитали посещать места наиболее добычливых засад или прекращали охоту вовсе. В предутренние часы — до 3 ч 10 мин - 3 ч 35 мин — совы вновь охотятся преимущественно "с облёта", который прекращается за четверть-треть часа до момента восхода солнца.

При облётах совы в основном посещают следующие угодья: окраины озимых полей, поляны и луговины со злаковым разнотравьем по склонам оврагов и речных долин, нераспаханные и заброшенные земли, клеверища, поля орошения, противопожарные просеки и просеки линий ЛЭП с незахламлёнными и не поросшими густой растительностью участками, различные вырубки, зарастающие пожарища, опушки редкостойных берёзовых рощ и дубрав. Облёты проводятся на высоте 2-4 м, броски за добычей — с 1.5-3 м от поверхности земли.

В условиях тёмных пасмурных ночей с перепадающими слабыми осадками, с дождевой или росяной капелью, с порывами ветра до 3-7 м/с и, как результат, с высоким уровнем биологических шумов (до 50-60 дБ) совы предпочитают охотиться "с присады". В этом случае они выбирают места обычных засад, находящиеся в "ветровой тени" лесных массивов, за строениями, в складках местности и пр. Для засад используются: изгороди, столбы, усохшие и живые деревья по границам землевладений, по просекам, вдоль полей, полос отчуждения дорог и пр. Места засад обычно располагаются не выше 2-4 м, реже — до 5 м.

Добычливость охоты в такие "зашумленные" ночи в 2-3 раза хуже, чем в благоприятных условиях: один успешный бросок может приходиться на

* Воронецкий В.С. 1974. О некоторых особенностях охотничьего поведения ушастых сов //Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М., 1: 133-134.

5-7 и до 10 “холостых”. В ненастные ночи с уровнем шумов выше 60 дБ ушастые совы, как правило, не охотятся.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 276: 33-35

Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor* на Андрошинском озере на востоке Псковской области

М.С.Яблоков

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
E-mail: umike@mail.ru

Поступила в редакцию 3 июля 2004

Возрастание численности шипуна *Cygnus olor* в Прибалтике (Йиги и др. 1976; Липсберг 1983; Приедниекс и др. 1989) и в Белоруссии (Байдаков 1986; Дорофеев и др. 1991) в 1970-1980-е годы, а также появление в 1990-е гнездящихся пар в Псковской области (Фетисов и др. 1998) указывают на продолжающееся расселение вида на север и восток. Таким образом, закономерно ожидать новых находок гнездящихся шипунов в Псковской области, к числу которых относится и обнаружение гнездящейся пары на Андрошинском озере в Локнянском районе.

По сообщению инспекторов Полистовского заповедника А.В.Ковтуна и В.Н.Васильева, шипуны гнездятся на Андрошинском озере как минимум пять лет. Ежегодно пара лебедей появляется весной после вскрытия водоёма, а в конце лета и осенью можно видеть этих птиц с потомством, отдыхающих, как правило, на искусственном островке в центре озера.

Андрошинское озеро представляет собой небольшой эвтрофный водоём, расположенный на северо-восточной окраине Бежаницкой возвышенности, в 12 км от посёлка Локня. Озеро вытянуто с севера на юг, с максимальными размерами 1100 на 400 м, более узкое в южной части. С юга в озеро впадают ручейки, сбегающие с отрогов возвышенности, а в северной части из него берёт начало небольшая речка бассейна реки Локни. По периметру озеро застает неширокой (2-3 м) полосой тростника *Phragmites australis*, с западного, более низкого берега образуется сплавина шириной 3-5 м, поросшая осоками *Carex* spp. и водными растениями, а также пушистыми берёзами *Betula pubescens*, и местами способная уже держать вес человека. На высоком восточном берегу расположена деревня Смык. Южный и юго-западный берега озера низки и труднодоступны, сплошь поросли ивняком, ольхой чёрной *Alnus glutinosa* и берёзой пушистой. Здесь 3 мая 2004 и было обнаружено гнездо шипунов.

Гнездо располагалось на краю надводной сплавины в 2 м от открытой воды и представляло типичную для шипуна полуплавающую постройку из

сухого тростника. Гнездо имело размеры 140×150 см, возвышалось над водой на 25 см. Кроме тростника, материал гнезда содержал сухие и свежие корни и корневища водных растений. Выстилка лотка, имевшего размеры 40×60 см, состояла из более мелкого материала: сухих измельчённых листьев тростника и осок. Кладка состояла из 7 яиц и, судя по небольшому количеству белого пуха в лотке, была только что закончена. Яйцо, погружённое в воду, сразу тонуло, ещё не разворачиваясь тупым концом вверх. Зелено-вато-белые яйца, немного различавшиеся по интенсивности оттенка, имели следующие размеры, мм: 111.4×72.8, 113.9×76.2, 114.0×74.6, 115.5×74.9, 116.4×75.6, 117.8×75.4, 122.4×75.6.

При нашем подходе к гнезду на 15 м с него тихо сошла в воду насиживающая птица и стала держаться неподалёку, в 15-20 м. Вторая отдыхала на противоположном, восточном берегу, но во время осмотра гнезда стала плавать в 50 м от нас. Примерно через полчаса после нашего ухода первая птица вернулась и продолжила насиживание. Вообще, местные жители сообщают, что лебеди совсем не боятся рыбаков и отдыхающих, подпускают людей на расстояние до 5 м.

Таким образом, к списку районов Псковской области, где шипун зарегистрирован на гнездовые (Фетисов и др. 1998), можно добавить ещё один — Локнянский. Сейчас расселение шипуна продолжается. Теперь он гнездится в Ленинградской области (Бузун, Храбрый 1990; Бузун, Мераускас 1993; Леоке 1998, 1999), где раньше его гнездование только предполагалось (Мальчевский, Пукинский 1983). Залетает шипун даже в Карелию (Зимин и др. 1993), где одиночную птицу наблюдали летом 1980 года на Белом море (Коханов 1987).

Автор выражает глубокую признательность государственным инспекторам Полистовского заповедника Алексею Владимировичу Ковтуну и Вячеславу Николаевичу Васильеву за помощь в проведении полевых работ в Локнянском районе.

Литература

- Байдаков В.Н. 1986. Распространение лебедя-шипуна в гнездовой период на территории Белоруссии // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 54.
- Бузун В.А., Мераускас П. 1993. Орнитологические находки в восточной части Финского залива // *Рус. орнитол. журн.* 2, 2: 253-255.
- Бузун В.А., Храбрый В.М. 1990. О гнездовании лебедя-шипуна в Ленинградской области // *Экология и охрана лебедей в СССР*. Мелитополь, 1: 83-84.
- Дорофеев А.М., Бирюков В.П., Ивановский В.В. 1991. Современное распространение и численность лебедя-шипуна на гнездовые в Белорусском Поозерье // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 1, 2: 198-199.
- Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. 1993. *Орнитофауна Карелии*. Петрозаводск: 1-220.
- Йыги А., Липсберг Ю., Недзинскас В. 1976. Численность и сезонное размещение восточно-прибалтийской популяции лебедя-шипуна // *Миграции птиц*. Таллин: 175-184.
- Коханов В.Д. 1987. Обзор изменений, отмеченных в орнитофауне Мурманской области за последнее столетие // *Проблемы изучения и охраны природы Прибелооморья*. Мурманск: 20-37.
- Леоке Д.Ю. 1998. Лебедь-шипун *Cygnus olor* — обычная гнездящаяся птица Кургальского рифа (восточная часть Финского залива) // *Рус. орнитол. журн.* 7 (46): 19-21.
- Леоке Д.Ю. 1999. Орнитологические наблюдения на острове Малый (восточная часть Финского залива) // *Рус. орнитол. журн.* 8 (84): 17-20.

- Липсберг Ю. 1983. Лебедь-шипун // *Птицы Латвии: Территориальное размещение и численность*. Рига: 33-34.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., 1: 1-480.
- Приедниекс Я., Страздс М., Страздс А., Петриньш А. 1989. *Атлас гнездящихся птиц Латвии: 1980-1984*. Рига.
- Фетисов С.А., Сагитов Р.А., Иванов С.Ю., Леонтьева А.В. 1998. Лебедь-шипун *Cygnus olor* в Псковской области: процесс расселения и современное состояние // *Рус. орнитол. журн.* 7 (32): 9-19.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 276: 35

Об участии в насиживании самок круглоносого плавунчика *Phalaropus lobatus*

В.К.Рябицев

*Второе издание. Первая публикация в 1985**

В 1982 году на Ямале, в окрестностях посёлка Мыс Каменный наблюдали за 8 гнёздами круглоносых плавунчиков *Phalaropus lobatus*, хозяева которых были помечены индивидуально. Три гнезда насиживали самки. На гнёздах отмечали всегда одних и тех же птиц. После массового вылупления птенцов часто встречали самок, беспокоившихся у выводков, что в предыдущие годы доводилось видеть крайне редко. Самки покинули гнездовой район в одно время с самцами, задолго до подъёма молодых на крыло.

По-видимому, участие самок в насиживании было спровоцировано нарушением соотношения полов в этом районе. Из-за возникшей полигинии части самок некому было передать завершённые кладки. Можно предполагать наличие пары у двух гнёзд, но первое предположение представляется более вероятным.



* Рябицев В.К. 1985. Об участии в насиживании самок круглоносого плавунчика // *Орнитология* 20: 193.