

Особенности территориальности птиц как причина своеобразия орнитокомплексов на больших высотах

Н. Л. ИРИСОВА

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

АННОТАЦИЯ

В статье рассматриваются вопросы, связанные с распространением птиц в высокогорьях. Обсуждается роль высоты, рельефа, абиотических и ландшафтных условий в формировании специфических отношений птиц к пространству и территории, подчеркивается их адаптивный характер. Анализируется концепция гнездовой территории и подчеркивается ограниченность ее применимости к птицам больших высот. Даны в сравнении формы территориальности у воробьиных, населяющих высокогорные биотопы.

Орнитокомплексы, населяющие высокогорные районы, очень своеобразны. Главное, что отличает их в целом от орнитокомплексов равнин либо низележащих поясов – то, что почти во всех типах местообитаний доля гнездящихся в них видов невелика по сравнению с аналогичным показателем на равнине.

В этом нетрудно убедиться, подсчитав число видов, регулярно встречающихся в пределах каждого из местообитаний, независимо от характера нахождения, и долю, которую составляют в них гнездящиеся виды. Сопоставление этих величин для предальтайской равнины и высокогорий Алтая (см. таблицу) показало, что для всех местообитаний, кроме скал и осыпей, последний показатель в высокогорье был значительно ниже. Объясняется это тем, что здесь очень многие виды птиц используют большинство местообитаний только в качестве кормовых, тогда как гнездиться предпочитают в других биотопах. Одними из наиболее привлекательных гнездовых биотопов являются осыпи и скалы. Они дают наибольший по сравнению с другими процент гнездящихся здесь видов. Весьма характерно, что соотношение постоянно пребывающих в том или ином биотопе (гнездящихся) видов и тех, которые только прилетают за кормом, принципиально не отличается как для ана-

логичных на разных высотах местообитаний, так и для не имеющих аналогов.

Косвенно это подтверждает мнение, что большое число видов высокогорных птиц не имеет территориальной структуры популяций [1, 2], во всяком случае, это число гораздо выше, чем на равнине или в пределах низележащих поясов. Иными словами, на равнине основное ядро орнитокомплексов представлено птицами, которые кормятся там же, где гнездятся, у которых гнездовые и кормовые территории большей частью совпадают, и, следовательно, их территориализм выражен в наивысшей степени, тогда как в высокогорьях значительная часть птиц гнездится в одних биотопах, а кормится в других, что предполагает совершенно иную структуру популяций, иное отношение к пространству, иные внутри- и межвидовые отношения.

Первопричина этого явления – в совокупном действии большого числа взаимосвязанных и взаимообусловленных факторов разнообразной природы. Среди них важнейшими, с нашей точки зрения, являются два – высота над уровнем моря, определяющая гидротермический и барический режим, интенсивность и спектральный состав солнечного излучения и многое другое, а также особенности рельефа, который с интересующей нас позиции следует рассматри-

Соотношение числа видов, регулярно встречающихся и гнездящихся в различных биотопах в высокогорье Алтая и на предалтайской равнине*

Местообитание		Высокогорье	Предалтайская равнина
высокогорье	предалтайская равнина		
Островные леса	Поля-перелески	41/28 (68)	82/75 (91)
Граница леса	Опушка	37/23 (62)	116/101 (87)
	Черневой лес		46/46 (100)
	Смешанный лес		96/96 (100)
	Сосновый лес		44/44 (100)
Альпийский луг	Луг	48/10 (21)	66/26 (39)
Степь	Степь	42/14 (33)	62/26 (42)
"Тундростепь"		36/8 (22)	
Травянистая тундра		26/5 (19)	
Каменистая тундра		21/11 (52)	
Кустарниковая тундра		17/8 (47)	
Субнивальный пояс		11/5 (45)	
Осыпи, скалы		38/34 (89)	
Полупустыня		13/7 (54)	
Водоемы	Водоемы	41/28 (68)	83/77 (92)
Поселки	Поселки	14/9 (64)	41/36 (88)

*В числителе – общее число регулярно встречающихся видов, в знаменателе – число гнездящихся, в скобках – процент гнездящихся от общего числа.

вать как совокупность поверхностей с различными углами наклона и инсоляционной и циркуляционной экспозицией, варианты которых порождают бесконечное разнообразие абиотических условий, мозаично сочетающихся на сравнительно небольших участках земной поверхности. В свою очередь, на основе этой мозаики складываются специфические эдафические и биотические условия, еще более усложняющие среду жизни в высокогорье. Большое значение имеют географическое положение горной страны, ее возраст и геологическое строение, характер и масштаб деструктивных и катастрофических явлений и др. Все это определяет огромное разнообразие условий и крайнюю неравномерность распределения в пространстве жизненно важных для птиц ресурсов.

Эта неравномерность, более того, дискретность распространения основных условий существования в сочетании с рельефом составляют своеобразное двуединство, придающее высокогорью как среде обитания птиц совершенно особое качество. С другой стороны, способность к столь быстрому и эффективному способу локомоции, каким является полет, дает птицам возможность использовать это особое качество и порождает специфическое отношение к территории и пространству. Это отношение в пределах класса отличается большим разнообразием проявления, гибкостью и лабильностью в пределах вида, популяции и даже у отдельных особей, что, без сомнения, является одной из важнейших адаптаций у птиц высокогорий.

Исходной "классической" схемой территориальных связей у птиц в период гнездования служит концепция Н. Howard [3], смысл которой в том, что каждый самец (пара) занимает и защищает определенный участок, достаточный, чтобы обеспечить кормом и остальными необходимыми ресурсами себя, партнера и потомство. При определенной плотности эта территория граничит с подобными участками других пар, и там, где позволяет качество местообитания, вся площадь его оказывается поделенной на участки. На позициях этой концепции создают свои построения Ю. Одум, О. и Д. Солбриг, Д. Дьюсбери, Е. Мэннинг [4–7]. Однако углубленные исследования показали, что вопрос о территориальных связях птиц совсем не прост. Н. А. Гладков [8, с. 11] предостерегал от "... стремления заменить изучение территориализма у птиц во всем его разнообразии подробным изучением этого явления на двух–трех наиболее удобных для этого объектах и затем распространить результаты этого изучения на все явления". Д. Лэк [9–11] представил убедительные аргументы против абсолютизации представлений Говарда. Склонялся к этому и К. Н. Благодосклонов [12, 13].

Относительно равномерное распределение птиц в пределах отдельных местообитаний по гнездовым (они же кормовые) территориям, хотя и не в столь упрощенно-схематизированном виде, все же возможно, но чаще оно наблюдается на равнине. А. Ф. Ковшарь [1] утверждает, что теория гнездовой территории к горам вообще не-

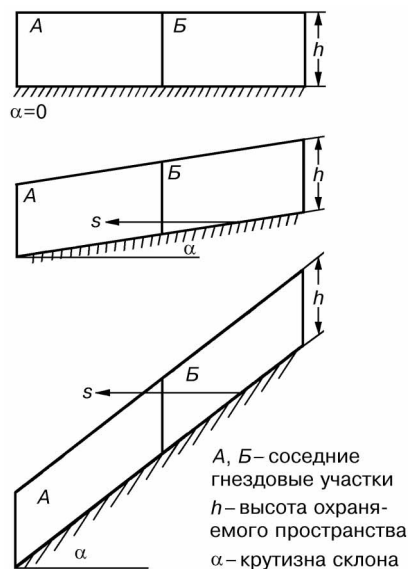
применима. С нашей точки зрения, к высокогорью она применима весьма ограниченно [2].

Как уже упоминалось, в основу территориализма птиц в высокогорье, понимаемом широко, не в смысле привязки к гнездовой территории, а как отношение к пространству вообще, мы ставим тесное взаимодействие таких факторов, как рельеф и дискретность в распределении жизненно важных ресурсов, прежде всего гнездовых и кормовых. Интересно оценить специфику действия каждого из них более подробно.

Говоря о гнездовом участке, необходимо помнить, что фактически всегда речь идет не о площади, а о пространстве, имеющем и вертикальную составляющую [14]. Нарушение границ охраняемых территорий на земной поверхности не влечет за собой агрессивных акций со стороны хозяев участка, если оно происходит на высоте, превышающей вертикальную составляющую охраняемого пространства, как правило, небольшую даже у крупных птиц. У большинства мелких птиц открытых пространств она не превышает десятка метров. Причины, по которым в горах птицам удается избегать территориальных конфликтов, нами вкратце рассматривались [3]. В горах, где абсолютно преобладают поверхности наклона, высота положения точки (птицы) над землей определяется простейшим соотношением $H = S \operatorname{tg} \alpha$, где S – расстояние ее от склона по горизонтали, α – крутизна склона. Из этого следует, что при горизонтальном полете высота положения взлетевшей и удаляющейся от склона птицы, т. е. расстояние между точкой и ее проекцией на поверхность земли, быстро возрастает, и тем быстрее, чем круче склон (см. рисунок). Поэтому, пересекая границу расположенного ниже участка, птица, тем не менее, не нарушает границы охраняемого пространства. Для горных птиц полеты над нижележащими гнездовыми территориями птиц своего вида обычны.

Второй фактор – неравномерность в распределении ресурсов – отчасти порожден действием первого. Именно в горах наблюдаются активные склоновые процессы (осыпания и оползания склонов, обвалы, сели), интенсивное выветривание. В результате этих и других явлений в высокогорьях образуются обширные пространства, изобилующие укрытиями для гнезд и убежищами, но бедные растительностью и неспособные обеспечить поселенцев кормом.

Только в горах возможно такое обилие гнезд на небольшом участке скалистого склона, какое мы обнаружили в верховье Ирбисту в ради-



Особенности территориальности птиц как принципа своеобразия орнитокомплексов на больших высотах.

усе 50 м от гнезда балобана, где было найдено 21 гнездо: 6 – гималайского вьюрка, по два – бледной завирушки, краснобрюхой горихвостки, жемчужного вьюрка, горной коноплянки, клушицы и сизого голубя и по одному – снежного воробья, горихвостки-чернушки и пестрого каменного дрозда. При этом часть гнезд осталась невыявленной. Особую привлекательность описанного участка мы приписываем соседству с крупным хищником, что, вообще говоря, известно [15, 16]. Приведенный пример демонстрирует потенциальные возможности размещения гнезд на каменистых, бедных растительностью склонах.

Существование малопродуктивных сообществ в высокогорье связано не только с крупномасштабными катастрофическими явлениями. Именно здесь, на больших высотах, близ границы многолетнего оледенения и снеговой линии в условиях низких температур, гипоксии, мощного космического и ультрафиолетового излучения, у предела существования жизни как таковой, возможности существования и развития биоценозов весьма ограничены. Высокогорьям свойственны обширные пространства, занятые малопродуктивными биоценозами и сообществами, которые, по существу, не могут быть признаны биоценозами, поскольку не могут стабильно поддерживать своего существования без постоянного притока биомассы извне [17, 18]. Гнездящиеся здесь птицы существуют за счет биомассы, производимой за пре-

делами мест их гнездования, в основном биоценозами нижележащих уровней, для чего многие из них совершают более или менее дальние перемещения, свойственные в высокогорье многим видам.

Бледная и гималайская завирушки, индийская пеночка, каменки, обыкновенная и пустынная, варакушка, маскированная и горная трясогузки, поселяясь на каменистых со скудной растительностью склонах, лишь часть потребности в пище покрывают за счет участка радиусом в несколько десятков метров вокруг гнезд и вынуждены постоянно летать за кормом к основанию склона, спускаясь нередко на 100–200 м. Краснобрюхая горихвостка и пестрый каменный дрозд спускаются за кормом до 400 м и ниже, хотя часть корма собирают близ гнезда. Горная коноплянка, гималайский, жемчужный и, вероятно, сибирский вьюрки, снежный воробей практически не кормятся рядом с гнездом, летая за кормом на расстояние не менее нескольких сотен метров. Жемчужные вьюрки, гнездящиеся у снеговой линии, а иногда и выше, вынуждены преодолевать расстояния до 3–4 км по прямой с перепадом высот до 700 м. Лишь небольшую часть их потребности могут удовлетворить мелкие семена и членистоногие – результат эолового переноса, попадающиеся птицам на снежниках и ледниках.

Таким образом, в высокогорье, где действуют оба фактора – пространственная неоднородность и рельеф, первый из них лишает смысла существование больших охраняемых участков у многих видов и, наоборот, делает адаптивным активный поиск рассеянных на больших пространствах необходимых ресурсов, а второй как бы “размыкает” пространство, позволяя свободно перемещаться в любом направлении и с максимальным эффектом использовать эту неоднородность, располагая гнезда за пределами гнездовых территорий, где ослаблены конкурентные отношения и пресс хищников.

Коренное отличие большинства равнинных местообитаний состоит в относительном однообразии условий на огромных (по сравнению с возможностями перемещения большинства птиц в гнездовое время) пространствах зональных тундр, степей, различных типов леса и т. д. Для подавляющего большинства воробьиных птиц в таких условиях территориальный характер гнездования является биологически целесообразным, поскольку, с одной стороны, во всех направлениях от гнезда приблизительно одина-

ковые условия, а с другой – пара птиц оказывается в замкнутой системе внутрипопуляционных структур и отношений.

Естественно, изложенные нами представления не следует абсолютизировать. В высокогорье существуют обширные однообразные по условиям, более или менее ровные участки, где обитают птицы, которым в значительной мере свойствен территориализм (рогатый жаворонок, хрустан, белая и тундряная куропатки и др.). С другой стороны, в низкогорьях и среднегорьях фактор рельефа чаще всего не действует, если на значительном протяжении в горизонтальном и вертикальном направлениях наблюдается относительная монотонность условий (прежде всего, растительности).

Говоря о том, как и почему складывается у птиц отношение к пространству в горах, следует упомянуть об одной любопытной особенности восприятия его птицами, имеющей, несомненно, физическую и физиологическую (психическую?) основу. Эта особенность состоит в том, что предмет, удаленный на какое-либо расстояние по горизонтали, кажется более близким, чем находящийся на том же расстоянии выше или ниже по склону. Не исключено, что это связано с ассоциированием пространства с возможными энергетическими затратами на его преодоление.

Последнее замечание, возможно, грешит в какой-то степени антропоморфизмом. Однако некоторые наблюдения показывают, что у птиц в восприятии пространства тоже существует нечто похожее. Расстояния между гнездами по прямой, допускаемые птицами одного вида, по вертикали обычно меньше, чем по горизонтали. Например, среднее расстояние между гнездами горной коноплянки по горизонтали около 80 м, а по вертикали – около 30. Такая же тенденция существует у бледной завирушки, варакушки, горного конька и некоторых других.

Многочисленные наблюдения показывают, что птицы, у которых охраняемые территории существуют, чаще реагируют на нарушение того участка границы, который находится на одной с птицей высоте в данный момент. Нарушение отрезка границы далеко вверху или внизу почти никогда не вызывает агрессии.

Попытки классифицировать формы территориализма у птиц сделаны М. М. Nice [19]. Согласно ее схеме, все варианты связей с террито-

рией у воробьиных в высокогорье укладываются в два крайних типа: 1) охраняется участок, где происходит спаривание, выведение потомства, сбор корма; 2) охраняется участок, где происходит только спаривание и гнездование. Как показали наши исследования, действительные отношения птиц к территории гораздо разнообразнее. Строго говоря, форм территориальности столько, сколько видов, а то и больше, поскольку в пределах вида возможны существенные вариации. Как и любая попытка выявить общее и найти различия в явлениях, столь разнообразных, наша тоже не свободна от недостатков всякой схематизации. В основу нашей схемы положена степень уменьшения в интегральном значении охраняемой территории ее роли в качестве источника корма.

Первую группу составили виды с наиболее полным проявлением территориальности, такие как рогатый жаворонок, бледная завирушка, индийская пеночка, варакушка, обыкновенная каменка, горихвостка-чернушка. При достаточной плотности гнездования у этих видов границы охраняемых территорий, которые в основном обеспечивают кормом пару взрослых и их потомство, довольно четко фиксированы, хотя вылеты за границу участка наблюдаются нередко. Самцы этих видов более или менее регулярно облетают границы участка, сопровождая облет вокализацией, редко нарушают их сами и, как правило, реагируют на песню соседа. Пение самцов, особенно у бледной завирушки и индийской пеночки, слышно в течение всего гнездового периода, меняясь лишь по интенсивности. Территория у этой группы видов наиболее полифункциональна, она обеспечивает встречу полов, весь комплекс условий, необходимых для успешного размножения.

Следует заметить, что уже внутри этой группы нет полной однородности. Например, рогатый жаворонок – наиболее территориален. Мы ни разу не встречали птицы этого вида с отклонениями в видовом стереотипе территориальности. Возможно, это связано с тем, что данный вид никогда не селится на склонах сколько-нибудь значительной крутизны, проявляя по этому признаку удивительную стенотопность. Бледная завирушка, варакушка и некоторые другие, вполне территориальные в большинстве случаев, поселяясь на крутых склонах, проявляют это качество в усеченном виде, приближаясь к видам следующей группы.

Ко второй группе видов относятся такие виды, как гималайская завирушка, краснобрю-

хая горихвостка, пестрый каменный дрозд. Для них характерна охрана более или менее значительной территории, но которая все же не может полностью обеспечить выводок кормом, в связи с чем птицы вынуждены собирать его на большом расстоянии от гнезда за пределами охраняемого участка, на кормных местах, где конспецифичные особи обычно не конфликтуют. Пение, звучащее только в пределах охраняемых территорий, как и у предыдущей группы, сохраняет полифункциональность, но с заметным ослаблением функции маркировки и охраны гнездовой территории в качестве источника корма параллельно с ослаблением соответствующей функции самого участка. При этом гималайская завирушка практически перестает петь с началом насиживания, а у пестрого каменного дрозда и краснобрюхой горихвостки интенсивность вокализации падает. После вылупления продолжает слабо вокализовать лишь пестрый каменный дрозд.

К третьей группе относится снежный воробей, охраняющий значительный по площади участок, но охрана территории у него не связана с охраной кормовых ресурсов, а лишь с защитой самки и гнезда, хотя небольшая часть корма здесь собирается. Самцы активно токуют у гнезда и по границе участка, но лишь до начала насиживания. При отлучках самки за пределы охраняемого участка самец обычно ее сопровождает. Характерно, что иногда самцы токуют и вне гнездового участка около самки.

К четвертой группе относятся горная коноплянка и вьюрки – гималайский, жемчужный и, вероятно, сибирский, имеющие лишь минимальные участки, охрана которых связана исключительно с защитой самки и гнезда. Весь корм собирается ими далеко за пределами гнездового участка, токование прекращается с началом насиживания. До этого момента самцы всюду сопровождают самку и токуют около нее, часто вне охраняемой территории. Иногда вне гнездового участка происходит и копуляция. Этим видам свойственны слабая степень агрессивности по отношению к особям своего вида и связанная с этим общественность. Последняя создает предпосылки для группового гнездования, напоминающего диффузные колонии.

Рассмотренный нами своеобразный способ использования птицами жизненно необходимых ресурсов, рассеянных на обширных пространствах, привел к выработке у них целого

спектра специальных адаптаций как морфологического, так и этологического плана. Разобшение кормовых и гнездовых стадий привело к совершенствованию локомоции и связанных с ней структур. Необходимость летать за кормом на большие расстояния вызвала у снежного воробья, гималайского и жемчужного вьюрков, клушицы и ряда других видов развитие длинного острого крыла. У уларов, летающих на кормежку с мест ночлега к подножию склона, выработался особый тип полета – скользящее пикирование. Вверх по склону, кормясь, они поднимаются исключительно пешком. Как и у других петрофилов, это повлекло соответствующее адаптивное изменение в опорно-двигательном аппарате. С неравномерностью в распределении в пространстве кормовых ресурсов, несомненно, связано и обитание в горах большого числа парителей, чему также способствует рельеф, формирующий устойчивые восходящие потоки воздуха.

Способность летать за кормом на большие расстояния и менять места кормежки в зависимости от обстоятельств дает возможность птицам избегать катастрофических последствий частых в высокогорье летних снегопадов, когда на огромных площадях корм становится недоступным. Кроме того, эта способность адаптирует птиц к короткому высокогорному лету, способствуя расширению фенологических рамок репродуктивного цикла. В ранние фазы гнездового периода птицы летают за кормом далеко вниз, когда на уровне гнезда кормовые растения еще не достигли нужного состояния. По мере продвижения фенологических явлений вверх сокращается и расстояние, с которого птицы вынуждены носить корм.

Таким образом, характер отношений птиц к территории и пространству в высокогорье отличается разнообразием, что глубоко адаптив-

но для класса в целом и имеет большой биологический смысл. Возможности распространения птиц в высокогорьях, освоение ими обширных незанятых территорий, где практически не существует конкуренции, ослаблен пресс хищников и благоприятные защитные условия, были бы весьма ограничены без выработки гибкой системы отношений к пространству, в котором им приходится существовать, и рассеянным в нем ресурсам. Совершенно очевидно, что большая степень привязанности к территории значительно ограничила бы освоение и заселение птицами высокогорных местообитаний.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. Ф. Ковшарь, Особенности размножения птиц в субвысокогорье, Алма-Ата, Наука КазССР, 1981.
2. Н. Л. Ирисова, Орнитологические проблемы Сибири, Барнаул, 1991, 125–127.
3. Н. Howard, Territory in the Bird Life, London, 1920.
4. Ю. Одум, Основы экологии, М., Мир, 1975.
5. О. Солбриг, Д. Солбриг, Популяционная биология и эволюция, М., Мир, 1982.
6. Д. Дьюсбери, Поведение животных. Сравнительные аспекты, М., Мир, 1981.
7. E. Manning, Psychobiology: Behavior from a Biological Perspective, New York, 1971, 1–52.
8. Н. А. Гладков, Орнитология, М., МГУ, 1960, 3, 7–16.
9. D. Lack, Ibis, 1948, 90, 252–279.
10. Д. Лэк, Численность животных и ее регуляция в природе, М., Изд-во иностр. лит., 1957.
11. D. Lack, Population Studies of Birds, London, 1966.
12. К. Н. Благосклонов, Проблемы орнитологии, Львов, 1964, 8–173.
13. К. Н. Благосклонов, Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф., М., 1974, ч. II, 26–28.
14. Д. В. Панфилов, Вопросы географии, 1960, 48, 90–102.
15. С. М. Успенский, Арктика глазами зоолога, М., Наука, 1964.
16. Б. П. Мантейфель, Экология поведения животных, М., Наука, 1980.
17. К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди, Вопросы экологии, Киев, Изд-во КГУ, 1962, 4, 6–9.
18. К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди, Зоол. журн., 1963, 6: 2, 161–183.
19. M. M. Nice, Amer. Midl. Nat., 1941, 26, 441–487.

Peculiarities of Birds' Territoriality as the Cause of Peculiarities of Ornithocomplexes at High Altitudes

N. L. IRISOVA

*Institute of Animal Systematics and Ecology
Siberian Branch of the Russian Acad. Sci.*

Problems associated with birds' diffusion at high altitudes are considered. The role of altitude, relief, abiotic and landscape conditions in the formation of birds' specific attitude to space and territory is discussed, their adaptive character is underlined. The conception of nesting territory is analyzed, and its limitations in application to birds of high altitudes are stressed. Forms of territoriality in sparrows inhabiting high altitudes biotopes are described in comparative aspect.