

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-4-64-135

В.С. Фридман*, **В.В. Суслов****

* Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991, г. Москва, Российская Федерация

** Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,
630090 г. Новосибирск, Российская Федерация

К анализу атипичных форм конкуренции: «шум» и «помехи» как средства борьбы за существование

Произведен анализ «шума» как средства конкурентной борьбы во взаимодействиях, основанный на идее коммуникации (внутривидовой) как наиболее специализированной формы конкуренции за социальный ресурс. Там есть знаки-посредники и информационный обмен; соответственно, побеждает не тот, кто сильнее/удачнее «бьет» оппонента или иначе воздействует на него, но кто адекватней перестраивает модель поведения на основании сигнальной информации и лучше прогнозирует, как противостоять партнеру на следующем шаге процесса.

При переносе идеи коммуникации как конкурентного общения, опосредованного информационным обменом, в область собственно конкурентных взаимодействий видов оказывается, что там есть точно такие же посредники в виде специализированных кормовых методов и/или стратегий эксплуатации территорий, развертывание которых «учитывает информацию» от структуры местообитания, ориентируется на сигнальные особенности последнего и пр. То есть даже обычная эксплуатационная конкуренция может быть в какой-то степени информационным взаимодействием. Закономерно в нем выигрывает вид, чья популяция лучше поддержит устойчивость отношений в присутствии возмущений, связанных с «выеданием» части ресурсов конкурентами из других видов, перемещающимися по тому же самому «кружеву» местообитаний. Часто

они потребляют ресурс менее эффективно, чем данный вид, т.к. менее специализированы, но создают дезориентирующий его «шум». Предсказуемое выедание ресурса на территориях вида-специалиста образует сигнальное поле, облегчающее каждой его особи «построение» тактики сбора корма «на завтра», а непредсказуемое выедание близким видом-генералистом «сбивает с толку».

Ключевые слова: орнитология, териология, этология, конкуренция, эволюционная экология, экология города, эволюция сообществ, разделение ниш, урбанизированные популяции птиц, социальная организация, фрагментация местобитаний, охрана природы.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Фридман В.С., Сулов В.В. Нетривиальные формы конкуренции: «шум» и «помехи» как средства борьбы за существование // Социально-экологические технологии. 2018. № 4. С. 65–135.

DOI: 10.31862/2500-2961-2018-4-64-135

V.S. Friedmann*, **V.V. Suslov****

* Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russia

** Institute of Cytology and Genetics,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, 630090, Russia

Towards the analysis of atypical forms of competition: “Noise” and “interference” as a means of struggle for existence

The article provides analysis of “noise” as a means of competition in the interactions of individuals or populations, based on the idea of communication (intraspecific) as the most specialized form of competition for a social resource. There are sign-intermediaries and information exchange; hence, the winner is not the one who is stronger or more successful in “hitting” the opponent or otherwise influencing them, but who adequately rearranges the behavioral model based on the signal information and better predicts how to confront the partner in the next step of the process.

When transferring the idea of communication as a competitive communication, mediated by information exchange, in the area of competitive interactions of the species itself, it turns out that there are the same mediators in the form of specialized feeding methods and/or territorial exploitation strategies, the deployment of which "takes information into account" from the habitat structure on the signal features of the latter, etc. That is, even ordinary operational competition may be to some extent information interaction. Naturally, the winner is the species, whose population better maintains the stability of relations in the presence of disturbances associated with "eating away" a part of resources by competitors from other species moving along the same "lace" of habitats. Often they consume a resource less efficiently than the above mentioned species, since less specialized, but create a "noise" disorienting it. Predictable consumption of a resource in the territories of a specialist species forms a signal field that facilitates each of its individuals to "build" the tactics of collecting food "for tomorrow", and the unpredictable consumption of a close species-generalist "confuses".

Key words: ornithology, theriology, ethology, competition, evolution ecology, urban ecology, community evolution, niche separation, urban bird populations, social organization, habitat fragmentation, nature protection.

CITATION: Friedmann V.S., Suslov V.V. Nontrivial forms of competition: "Noise" and "interference" as a means of struggle for existence. *Socialno-ecologicheskie tehnologii*. 2018. № 4. Pp. 65–135.

1. Дихотомия «нормативных» форм конкуренции

Конкуренция – вариант антагонистического взаимодействия видов А, В (–, –), где рост численности А подавляет В также же или более эффективно, как свой собственный, «включением» плотностно-зависимых механизмов при приближении к пределу, заданному емкостью среды (K). В силу чего А вытесняет В или сообитает с ним, причем наблюдается следующее: а) колебания численностей А, В в противофазе; б) отрицательная корреляция между достигнутой численностью одного вида N и мгновенной скоростью размножения r другого [Шенброт, 1986; Розенберг и др., 2000].

Что моделируется уравнениями Лотки–Вольтерра:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - a_{12} N_2}{K_1} \right);$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - a_{21} N_1}{K_2} \right),$$

где 1 и 2 – виды; r – мгновенная скорость размножения (мальтузианский параметр); K – предел, заданный емкостью их общей (сообща эксплуатируемой) среды обитания; a_{12} и a_{21} – коэффициенты конкуренции, показывающие, насколько сильно (или слабо) подавление вида В ростом численности А по сравнению с самоподавлением В [Вольтерра, 1976; Шенброт, 1986; Dhondt, 1989, 2011].

Последнее задано отрицательной корреляцией между параметрами r и N уравнения Ферхюльста–Пирла. Ее действием логистический рост популяций у большинства видов «тормозится» заранее и стабилизируется ниже предела, заданного емкостью среды K [Розенберг и др., 2000, с. 191]. У 112 обследованных видов млекопитающих, птиц, рыб и насекомых (1780 временных рядов динамики численности) уменьшение скорости роста популяции по мере увеличения численности происходит существенно быстрее, чем предсказывается логистическим уравнением [Sibly et al., 2005].

Это происходит «включением» зависимых от плотности механизмов регуляции, опосредованных стресс-реакцией, см. данные по млекопитающим [Роговин, Мошкин, 2007] и насекомым [Ерёмина, Груntenko, 2017]. Поэтому у млекопитающих она максимально выражена у «социальных» видов, а у «несоциальных» отсутствует. Примеры последних – норвежский лемминг *Lemmus lemmus* (но не другие виды леммингов), сибирский бурундук *Eutamias sibiricus*, но не другие виды рода *Eutamias* и пр. [Громов, 2008]. Их рост численности купируется лишь массовой гибелью при выселениях, от хищников и пр., случавшейся при «вспышках» массового размножения, пока их не пресекло глобальное потепление [Kausrud et al., 2008]. Параметры, противопоставляющие первым вторым, представлены в табл. 1. Оппозиция «социальных» и несоциальных видов важна тем, что это важнейший параметр «расхождения» при близкой, почти идентичной экологии. Различия в социальных системах и регуляторах популяционной динамики «создают» каждому из них «собственную» гетерогенность среды – мозаику участков, оптимальных, более-менее годных и негодных «с точки зрения вида» даже при использовании общих кормов в общем местообитании. Она справедлива для всех позвоночных, и прежде всего птиц [Фридман, 2013].

Способы подавления задают формы конкуренции и специфичны для видов, связанных соответствующими отношениями – присущих им динамики численности, средообразующей активности и прочих черт «естественной истории» [Северцов, 1941, 1951; Шенброт, 1986; Головатин, 2011]. Сегодня экологическая теория учитывает лишь прямое

ингибирование одним видом размножения другого двумя противоположными способами – прямым подавлением конкурента и опережающим потреблением общих ресурсов.

Таблица 1

**Оппозиция «социальных» и «несоциальных» видов
млекопитающих**

«Социальные» виды	«Асоциальные» виды
А. Популяционная система	
Плотностно-зависимые механизмы регуляции «запускаются» при разрежении так же, как при переуплотнении	Плотностно-зависимые механизмы регуляции запускаются только при переуплотнении или не запускаются вовсе
Рост численности «тормозится» существенно ниже пределов, заданных емкостью среды, т. к. ресурсы последней «перерабатываются» в становление и устойчивое воспроизводство социальной структуры новых группировок, а потом уже в численный рост	Рост численности «проскакивает» линию пределов (вспышки массового размножения при благоприятных условиях), с последующим подрывом кормовой базы, выселением волне и массовой гибелью
Динамика хорошо соответствует <i>регуляционизму</i> – подходу, предполагающему примат внутренних, в первую очередь социальных, регуляторов над внешним контролем (корма, хищники и паразиты). Размещение популяций и их динамика зависит от разных факторов: первое от абиотических, независимых от плотности, второе – от биотических и зависимых ¹	Динамика численности хорошо соответствует <i>стохастизму</i> – подходу, основанному на том, что средняя численность или плотность популяции – артефакт усреднения за несколько лет
Популяции в целом стабильны, зависимые от плотности механизмы активно поддерживают оптимальную численность и плотность группировок, уводя обе равным способом от «нижнего» и «верхнего» пределов (действует принцип Олли)	Популяции принципиально нестабильны, численность регулируется «факторами истребления», определяющими нижний уровень флуктуаций. Размещение популяций и их динамика обусловлены одними и теми же факторами, как правило, не зависимыми от плотности, преимущественно абиотическими

¹ Бывает и «сверхрегуляционизм», когда вторые влияют и на «кружево» размещения видовых группировок в пространстве, через сигнальное поле и т.п. дистантное наведение движущихся особей из «резерва популяции».

Продолжение табл. 1

«Социальные» виды	«Асоциальные» виды
После истребления и иного падения численности уцелевшие особи концентрируются, восстанавливая необходимую им плотность поселения и интенсивность контактов, и только потом запускается размножение. Поэтому восстановление медленное, сперва «сеть» группировок, потом – рост их численности	После истребления или иного падения численности оставшиеся рассредотачиваются, чтобы максимально интенсифицировать репродукцию, воспользовавшись снижением конкуренции за корма и партнеров. Численность здесь растет раньше «складывания» поселений, поэтому восстановление быстрое
Реакция на сородичей зависит от социального контекста и управляется им, т.е. существующие социальные связи «учитываются» всеми особями сообщества в выборе поведения в следующих взаимодействиях, не только их непосредственными участниками	Реакция на сородичей ненаправленная и недифференцированная
Б. Пространственно-этологическая структура популяций	
Социальная среда группировок – автономная часть внешней, «переинтерпретирующая» ее воздействия так, что последние выступают «шумом», лишь совершенствующим воспроизводство видовых форм социальной организации в череде поколений	Социальная среда не развита или отсутствует; экологическая среда действует напрямую на особей (вместе с побуждениями «внутри» них), не опосредуясь социальной
Используемые особями участки пространства отражают максимум их социальной связанности и социальной зависимости. Индивиды здесь составляют сообщества с устойчивой структурой отношений, одновременно устойчивых и асимметричных между собой, и поведенческими ролями, дифференцированными сообразно отношениям ²	Социальные связанность и зависимость малы или вовсе отсутствуют. При обычной плотности участки особей, обитающих в одной местности, почти не перекрываются (как и поле использования и другие функциональные зоны), или с увеличением плотности, автоматически повышающей вероятность перекрытия, делают это случайно

² Признак этого – значительное или полное совпадение пространства, используемого членами группы, и согласование этого пространства, как при семейно-групповом образе жизни у грызунов. Что наблюдается даже у видов, где «связанность» реализуется не в непосредственных взаимодействиях, а «дистанционно», через сигнальное поле [Фридман, 2015]. Другой вариант – раздел на участки с исключительным использованием, регулярными попытками территориальных захватов, перерастающих во взаимодействия и организованный обмен демонстрациями территориальной агрессии (коммуникацию), по результатам которой птицы перераспределяют общее пространство и согласованно его используют.

Продолжение табл. 1

«Социальные» виды	«Асоциальные» виды
Социум – система самоформирующаяся, по «образцам», заданным этими формами и реализующимися при наличии некоторого заведомого избытка ресурсов. Социальное поведение и коммуникация – «предмет роскоши»	Социум, по сути, отсутствует; отношения, возникающие из случайных встреч, краткосрочны и неустойчивы. Даже самые плотные поселения вида – неструктурированные скопления, а не сообщества ³
В. Этология взаимодействий	
Поведение высокоритуализовано, его формы сильно дискретизованы в потоке активности, фиксируется организованный обмен ими во взаимодействиях. Взаимодействия длительны, а поведение разнообразно, в т.ч. при противодействиях другим особям	Поведение ритуализовано слабо, его формы не дифференцированы, закономерное следование разных форм поведения во взаимодействиях слабо или не выражено ⁴ . Взаимодействия коротки, а поведение однотипно, противодействие другой особи их обрывает
Успешное завершение взаимодействий формирует долговременно устойчивую асимметрию отношений между участниками и дифференцирует их поведенческие роли, не отличающиеся до коммуникации; то и другое корректируется лишь следующими взаимодействиями, поему все индивиды, выигравшие и проигравшие, активно ищут новых контактов, перерастающих во взаимодействия. Активное изменение мотивации индивидов (вроде медикаментозного подъема или снижения агрессивности) слабо сказывается на видовом паттерне социальной структуры: члены сообщества координированно меняют поведенческие роли так, что он сохраняется	Даже при видимости успешных взаимодействий долговременная асимметрия между индивидами не устанавливается, поведенческие роли не дифференцируются. Искусственное изменение мотивации индивидов (вроде медикаментозного подъема или снижения агрессивности) необратимо меняет сложившиеся отношения или совсем ликвидирует их

³ При экстремальном увеличении плотности, имеющем место в некоторых сверхпродуктивных местообитаниях, особи дифференцируют контакты во времени и пространстве так, что минимизируют встречи друг с другом. То есть доля совместного использования территории вновь падает до нуля, притом что участки вроде бы накладываются друг на друга. Единственное исключение: в сезон размножения участки самцов увеличиваются, как и активность использования, т.к. каждый из них перекрывает несколько участков самок [Громов, 2008].

⁴ Не ансамбль, а конгломерат активности, используя удобную здесь терминологию Е.Н. Панова.

Окончание табл. 1

«Социальные» виды	«Асоциальные» виды
Результат взаимодействий обеспечивает «социальное притяжение»: обладает значительным последствием, канализирующим поведение выигравшего и проигравшего в следующих контактах, увеличивая вероятность того же исхода снова	Последствие практически отсутствует, контакты инициируют «социальное отталкивание» почти независимо от исхода
При изменении социального окружения паттерн отношений, связывающих индивидов, активно перестраивается теми же механизмами, что возвращают его к норме при изменении мотивации индивидов, поэтому возможен и обычен социальный полиморфизм внутри вида	Смена социального окружения не меняет сложившихся отношений особей, социальный полиморфизм не фиксируется
Устойчивость к «социальному» стрессу выше, чем к «физическому». Основное воздействие на участников конфликтов – психологическое, к которому они крайне чувствительны, но в смысле не подавления, а стимуляции ответной активности	Устойчивость к «физическому» стрессу выше, чем к «социальному». Главное воздействие – физическое травмирование, к которому участники довольно устойчивы, в смысле терпимости и безразличия

Источники: Попов, 1986; Шилова, 1993; Гольцман и др., 1994; Попов, Чабовский, 1995; Попов, Вощанова, 1996; Goltsman, Volodin, 1997; Володин, Гольцман, 1998; Володин и др., 1998 [цит. по: Фридман, 2013].

1.1. Эксплуатационная конкуренция

Первое влияние – через направленное изъятие ресурсов (эксплуатационная конкуренция). Вид А потребляет дефицитный ресурс быстрее и/или эффективней В, почему размножается быстрее, одновременно подрывая размножение В «сжатием» ресурсной базы в геометрической прогрессии [Вольтерра, 1976; Шенброт, 1986, разд. 2.5]. Причина вытеснения здесь — в большей «устойчивости существования» популяции вида А в сравнении с В при долговременном⁵ использовании наличного

⁵ То есть достаточно продолжительном для проявлений всех средовых изменений, ненаправленных (флуктуаций) и направленных (трендов), экологической среды вовне сообитающих популяций или социальной среды (демография, персональный состав, частота контактов и интенсивность взаимодействий и пр.) внутри них, вообще характерных для данных ландшафтов. «Долгосрочность» необходима для отвода конкурирующих объяснений того, что наблюдаемые последствия сообитания видов: вытеснение одного другим, разделение ниш, колебания численностей в противофазе и пр., – обусловлены не конкуренцией (или иным взаимодействием между ними).

спектра местообитаний общей территории. Поэтому вид-специалист обычно выигрывает у генералиста⁶, даже когда он «более *K*-стратег» – крупней, живет дольше и медленней размножается. Так, реинтродуцированный овцебык *Ovibos moschatus* везде вытеснял северного оленя *Ranfiger tarandus*: на о. Врангеля, о. Бэнкс в канадском секторе Арктики, на о. Нунивак близ Аляски [Вымирание крупных травоядных..., 2014].

Между видами различается скорее масштаб вариаций и расположение на градиенте от «узких специалистов» к «крайним генералистам» (калиброванном, например, по разнообразию местообитаний, заселяемых ими на общей территории, или микростаций, обследуемых при кормодобывании, специфике кормовых методов и пр.). Таков пухляк *Parus montanus*, в сравнении с другими синицами отличающийся более изменчивым кормовым поведением. При ухудшении погоды зимой обостряется конкуренция в смешанных синичьих стаях, и пухляк ее проигрывает более специализированным видам [Dhondt, 1989].

Почему так получается? Разные типы питания травоядных образуют градиент между неселективно стригушим и селективно выщипывающим типами питания (англ. *grazing & browsing*). Разные виды – не только копытных, но и гусей, и казарок – можно «расставить» на нем ближе к одному из них [Розенфельд, Шереметев, 2016]. Северный олень – это скорее *grazer*, овцебык – *browser*, что определяет различия их диет, хотя главный компонент общий: злаки, осоки и ивы. Олени на о. Врангеля не питаются преимущественно ягелем, что соответствует условиям древних тундростепей, где растительные ассоциации были в основном злаковые, а не мохово-лишайниковые, как в современной тундре [Вымирание крупных травоядных..., 2014].

⁶ Об оппозиции «специалистов» и «генералистов» как составляющих жизненной стратегии вида, сравнимых с противопоставлением *r*- и *K*-видов, консервативных и лабильных видов и другими такого рода оппозициями см. [Розенберг и др., 2000, с. 229–231], а непосредственно для птиц см. [Julliard et al., 2006; de Victor et al., 2008; Головатин, 2011, с. 158–162]. При попытке количественной характеристики обоих для сравнения специализации разных видов и в разных обстоятельствах неизменно оказывается, что ее степень – не видовое свойство, она варьирует на коротких отрезках времени в зависимости от этих последних [Barnagaud et al., 2011]. В том числе уменьшается в ответ на изменения местообитаний (стохастическое нарушение и направленную трансформацию): виды, благополучные в этих условиях, деспециализируются, делаясь более эвритопными и лабильными в отношении прочих черт биологии, уязвимые не меняются или даже несколько увеличивают специализацию. В том числе рост плотности в «хорошие годы» стимулирует «заполнять» субоптимальные биотопы, а не интенсифицировать конкуренцию в оптимальных, см. примеры таких перераспределений у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, пеночек: веснички *Phylloscopus trochiloides*, теньковки *P. collybita*, трещетки *P. sibilatrix* и зеленой *P. trochiloides* в Приветлуэже [Преображенская, 1998, гл. 4].

Число используемых ими сообщами видов растений возрастает параллельно росту их общего числа в спектре кормов, т.е. чем больше видов кормовых растений есть в данном местообитании, тем больший процент их оба вида потребляют совместно. Число кормовых растений, используемых лишь первым и вторым видами, здесь также растет, но у овцебыка много сильнее, чем у оленя (ранговые коэффициенты Спирмена равны 0,922 и 0,779). Общее число кормовых растений у овцебыка больше, чем у оленя, в 1,31–2,15 раза в разных биотопах. У оленя таких не более 5, в одном из местообитаний их нет вовсе, у овцебыка же – от 7 до 28. Еще выше у овцебыка превосходство в числе кормовых растений, используемых им одним – 2,33–8,5 раза и более [Трофические связи..., 2012, рис. 2, табл. 3; Вымирание крупных травоядных..., 2014, рис. 4].

Действительно, овцебык – более мощный конкурент вследствие:

- а) большей специализации кормовой стратегии;
- б) лучшего противостояния критическому периоду в жизни обоих видов – гололеду, когда масса сил тратится на добычу растений из-под ледяной корки.

Посему в отсутствие гибели от охотников он устойчиво доминирует. Больше того, наличие многочисленных популяций северного оленя не стало препятствием успешной реинтродукции, т. е. «нехватка» конкурентной мощи *Ranfiger tarandus* не компенсируется его обилием [Там же, 2014].

Заповедный режим островов, их изоляция исключают взаимодействие с прочими крупными травоядными, делают конкуренцию неизбежной и сводят на нет возможные преимущества одного из соперников, не связанные со структурой ниши (более подвижному виду здесь не переместиться на участки, где соперник отсутствует). Поэтому остров с сообщами используемыми ресурсами разных видов растений и пространством мало отличается от микрокосма Гаузе [Там же].

В отличие от гаузианского микрокосма, в гетерогенной среде в «состоянии» побеждают больше способные к долговременно-устойчивой эксплуатации одной территории в меняющихся условиях разных местообитаний, разной погоды, доступности корма, риска гибели и (как одно из условий) разной степени присутствия конкурента. Поэтому виду «важно» эксплуатировать больше кормовых растений вообще и особенно – неиспользуемых конкурентом.

Это является одним из подтверждений ресурсной концепции конкуренции Тилмана: А выигрывает у В в тех биотопах и/или обстоятельствах сообитания, где его порог потребления ресурсов ниже, или используется ресурс, недоступный В (в исходной модели Лотки–

Вольтерры ресурсы отсутствуют). Другой пример – взаимоотношения беркута *Aquila chrysaetos* и орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla*. Исходно в западной Шотландии они были аллопатричны: беркут гнезвился во внутренних районах, далеких от моря, орлан же – на побережье и островах, лишь отдельные пары на внутренних водоемах. После истребления орлана в начале XX в. беркут занял его биотопы, но был вытеснен с побережья и островов реинтродуцированным из Норвегии белохвостом, т.е. аллопатрия восстановилась [Halley, 1998].

В Шотландии главные корма их сходны (овцы и трупы оленей), в Норвегии сильно различны: орлан ловит в основном рыбу, морских и околородных птиц, беркут – зайцев и боровую дичь. При прямом столкновении доминирует первый вид, но второй более конкурентоспособен в связи с большей эврифагией. В Норвегии оба вида сосуществуют без вытеснения [Там же].

Третий пример – взаимоотношения большой синицы *Parus major* и лазоревки *P. caeruleus*, долговременно изучавшиеся в ряде районов Европы. В Бельгии их местообитания и корма в широколиственных и смешанных лесах почти совпадают, но ресурсный порог ниже у лазоревки. Они потребляют более мелких гусениц, прежде чем те достигнут размера, «подходящего» для *P. major*. Рост гнездовой плотности *P. caeruleus* повышает смертность птенцов в первых выводках *P. major* и сокращает число вторых у пар, успешно выкормивших первые. Все это снижает успех размножения больших синиц, а рост плотности населения лазоревки коррелирует с увеличением смертности взрослых *P. major* [Dhondt, 1989].

Если на гнездовании эксплуатационную конкуренцию выигрывает лазоревка, то осенью и зимой более крупная и агрессивная большая синица оттесняет ее от удобных мест ночевки. Разнонаправленность конкурентных отношений в разные сезоны при их асимметрии в течение всего года обеспечивает сосуществование обоих видов, пусть неустойчивое: популяции лазоревки, симбиотопичные с *P. major*, показывают существенно больший уровень иммиграционно-эмиграционных процессов [Dhondt, 1989].

Долговременные исследования L. Tóth и J. Török (1994) в дубовых лесах Венгрии также показывают, что присутствие лазоревки отрицательно сказывалось на размножении больших синиц в течение трех лет из пяти (анализировали 5 составляющих репродуктивного усилия: размер кладки, число птенцов и слетков, их вес и длина цевки). Контролем были «аллопатричные» популяции обоих видов, искусственно созданные пресечением размножения одного из них. В них птицы используют

более крупных гусениц, чем при сообитании. Там сокращался размер жертв лазоревок, увеличивая перекрывание спектров питания обоих. Конкуренция с лазоревкой существенна для *Parus major* в годы, бедные гусеницами (их запасы оценивали по пробам с деревьев).

Взаимоотношения обоих видов в Англии идентичны. Там годовой прирост численности популяции больших синиц зависит положительно от их собственной плотности населения и отрицательно – от плотности *P. caeruleus*. У лазоревки фиксируется лишь зависимость от собственной плотности. Спектр питания птенцов обоих крайне сходен, а средний вес птенцов *P. major* перед вылетом отрицательно коррелирует с численностью лазоревок. И он повысился на экспериментальных участках леса, где выводки второго вида изъяты полностью [Minot, 1981].

Как и в других сходных случаях (седой *Picus canus* и зеленый *P. viridis* дятлы [Фридман, 2009]), в каждый данный момент взаимоотношений видов преимущество – на стороне формы с большей устойчивостью эксплуатации «кружева» местообитаний вопреки сезонной и межгодовой динамике их «качества». Что было формализовано в теории выбора местообитаний видами с разной относительной конкурентоспособностью M.L. Rosenzweig (1981) [цит. по: Шенброт, 1986, с. 54–55]. При использовании двух типов ресурсов (или в широком смысле – местообитаний), их сосуществование возможно в случаях:

а) предпочитаемые ресурсы (типы растительности, виды микро-стаций, обследуемые предпочтительно при кормодобывании) данных видов различны; при низком относительном обилии обоих каждый вид использует «собственные» местообитания, при высоком обилии одного из ресурсов он используется совместно, при высоком обилии обоих возможно как первое, так и второе, в зависимости от «стоимости выбора» – энергозатрат на переключение между использованием «пятен» обоих ресурсов;

б) один и тот же ресурс (биотоп) предпочтителен для обоих, но один (доминирующий) вид эффективно исключает его использование вторым (подчиненным) видом, но, в отличие от него, неэффективен в использовании ресурса похуже; тогда при низком относительном обилии обоих ресурсов (или только предпочитаемого) последний используется лишь доминантом, а подчиненный вид концентрируется в субоптимальном биотопе; при высоком обилии обоих возможно совместное использование;

в) при равенстве в предпочтениях и эффективности эксплуатации субоптимальных биотопов сообитание невозможно, доминант вытеснит

подчиненный вид. Тогда при стабильном сосуществовании и асимметричности конкуренции более мощный конкурент обладает более узкой нишей, т.е. он «специалист» [Шенброт, 1986, с. 54–55]. А сосуществование видов и/или колебательные изменения численностей обоих достигаются за счет гетерогенности ландшафта, «разводящей» виды в пространстве, и/или флуктуаций среды, попеременно повышающих устойчивость существования то одного, то другого [Роговин, 1986, разд. 1.5; Роговин, 1999].

1.2. Интерференция

Второе влияние задает интерференционную конкуренцию: направленное вытеснение конкурента из области сообитания агрессией, беспокойством, химическими выделениями и т.п. прямым подавлением, исключая пребывание, кормление или размножение там [Розенберг и др., 2000, с. 205–206]. Так, в последние годы в Южной Англии вместе с выживаемостью гнезд быстро растет численность большого пестрого дятла *Dendrocopos major*. Главная причина этого – «снятие» конкуренции за дупла со скворцом *Sturnus vulgaris*. Раньше под его давлением дятлы или бросали дупла, или позже начинали кладку, что снижало продуктивность, но в последние годы численность *S. vulgaris* неуклонно падает. Другой фактор, способствующий росту численности, – глобальное потепление, вследствие которого раньше наступает весна и начинается размножение [Smith, 2006].

Другой пример интерференции; гриф-индейка *Cathartes aura* в Южном Техасе обнаруживает туши обычно первым, но вытесняется более крупным и сильным черным грифом *Coragyps atratus*. Он прибывает позднее и ориентируется по спустившимся особям первого вида. Гриф-индейка равно использует туши любого размера, черный предпочитает крупные, посему численность первого вида зависит от числа некрупных туш, которые он успевает потреть, пока не сгонят [Buckley, 1996].

Таков же результат прямого преследования мохноногого сыча *Aegolius funereus* длиннохвостой *Strix uralensis* (в центральной Финляндии) или серой *Strix aluco* (в ФРГ) неясытью. Первый исследовали в 1989–1994 г., устанавливая гнездовые ящики для сычей внутри и вне территорий крупных видов. Показано отрицательное влияние близости территорий неясыти на занятие гнездовой сычами. В занятых кладки были меньше и начаты позже; самцы сычей здесь были моложе и спаривались с субдоминантными самками [Hakkarainen, Korpinmäki, 1996]. Отчасти здесь влияет и стресс от их криков и прочих следов

присутствия: сегодня показано, что все экологические взаимодействия предвзвешены информационными [Фридман, 2014]⁷.

Но это происходит лишь, когда случайно оказавшись поблизости, птица увидит кормление другого вида и реагирует на него. Направленного поиска не происходит, поэтому нет и вытеснения; напротив, виды из соответствующей «иерархии», когда их участки перекрываются, скорей склонны кормиться поблизости. То же относится к видам, входящим в состав смешанных синичьих стай, где большая синица, реже лазоревка, практикует такой же клептопаразитизм в отношении видов «ядра» – пухляка или черноголовой гаички *Parus palustris*, гренадерок *P. cristatus* и пр. [Dhondt, 1989]. Устойчивая асимметрия в ненаправленной агрессивности при сообитании близких видов каменок *Oenanthe*, гоголей *Bucephala*, сорокопутов *Lanius*, виреонов *Vireo* (обзор см. [Иваницкий, 1986, разд. 2.4, 3.1, 4.2, табл. 1Б]), и особенно – нектароядных птиц [Carpenter, 1991] складывается очень часто (как в гнездовое время, за счет территориальности, так на зимовках, при поддержании индивидуальной дистанции или охраны временных территорий). Однако она редко ведет к реальному вытеснению «подчиненных» видов из зоны активности «доминантов», т.е. не может быть средством конкуренции [Иваницкий, 1986].

В смешанных колониях цапель в Камарге (Южная Франция) египетская цапля *Bubulcus ibis* активно вытесняет малую белую *Egretta garzetta*. Ее численность растёт, она более агрессивна и провоцирует межвидовые стычки, в первую очередь в самых качественных местообитаниях. Это ведет к перемещениям птиц в другие места в большинстве случаев (220 из 320), и в первую очередь малых белых цапель, т.е. они размножаются позже, и репродуктивный выход снижается [Dami et al., 2006].

Действенность интерференции была смоделирована на примере двух видов, потребляющих одну пищу в двух местообитаниях, более и менее богатом. Когда один вид доминирует над другим, даже случайно встречаясь на месте кормления, он монополизирует первое местообитание

⁷ Важно, чтоб это преследование было достаточно интенсивным и неуклонным (следствием направленного поиска особей второго вида, не только «столкновений» в случайных встречах, т.к. последние слишком редки). Так, разным видам средневропейских пестрых дятлов присущ своего рода клептопаразитизм: успешно кормящиеся особи одних видов изгоняются наблюдавшими это особями других видов из соответствующих микростаций, но не наоборот. Возникает иерархия: большой пестрый *Dendrocopos major* – белоспинный *D. leucotos* – средний *D. medius* – малый *D. minor* дятлы. Виды, стоящие «выше», вытесняют «нижестоящих» с мест кормления и кормятся там сами (зачастую копируя кормовой метод первых), стоящие «ниже» оказываются вытесняемыми [Фридман, 1996].

и оттесняет слабейшего во второе, сдерживая там его численность [Pimm et al., 1985]. Модель тестировали в смешанной популяции двух видов колибри на юго-востоке Аризоны. Им предоставили 2 типа кормушек, с концентрацией сахара 1,2 и 0,35 моль/л. Доминирующий *Lampornis clemencia* использовал преимущественно первые, все более переключаясь на вторые с ростом плотности популяции. Присутствие других видов на использование им кормушек не влияло; напротив, у подчиненного *Eugenes fulgens* вероятность переключения на вторую кормушку росла пропорционально численности доминанта и его собственной [Там же].

Особый случай вышеописанного – поглотительная гибридизация форм А и В, когда их спаривание неизбирательно, гибриды вполне плодовиты, но А многочисленней В и/или активнее при ухаживании, в том числе за счет агрессивной компоненты. Дело в том, что итоговую приспособленность нельзя максимизировать в одиночку, средством максимизации служит репродуктивный потенциал других особей [Фридман, 2013], посему этот последний – ресурс, за который идет конкуренция, но не ресурс окружающей среды.

Тогда, кроме скрещиваний внутри себя, форма А массово производит гибридов, в следующем поколении скрещивающихся преимущественно с ней же, и т.д. до поглощения формы В. У той, в свою очередь, повышен риск не найти пару, в т.ч. конспецифическую, поэтому они часто прохолостовывают, или производят гибридов, но асимметрично (т.е. реализуется правило Кельрейтера). Так, сосновая червеедка *Vermivora pinus* расселяется к северу и теснит золотокрылую *V. chrysoptera*, одновременно гибридизируя с ней. Это вызвано преимущественно конкуренцией, где успеху *V. pinus* в биотопах *V. chrysoptera* способствует их сукцессия, но свой вклад вносит и поглотительное скрещивание. Интересно асимметричное «проникновение» мтДНК сосновой червеедки в генотип «поглощаемой» золотистокрылой, но не наоборот. Ее содержание в гибридной зоне выросло с 27% в 1988 г. до 70% в 1992 г., что связано с какими-то конкурентными преимуществами самок первой формы перед самками второй [Gill, 1997].

Итог тот же самый, что при успешном преследовании: численность В падает, она исчезает из области сообитания, представляя собой предельный случай «репродуктивного самоуничтожения» по Л.С. Степаняну. Если форма В островная, малочисленная, жестко привязана к специфическим местообитаниям, при поглотительной гибридизации с широко распространенным видом может исчезнуть вовсе. Действие данного механизма кряква *Anas platyrhynchos* «растворяет» близкие

куроперые формы⁸: черную утку (*Anas rubripes*) в Канаде и США, острохвостую (*A. superciliosa*) в Австралии и Новой Зеландии, мексиканскую (*A. diazi*) и т.д. (но не черную крякву *A. poecilorhyncha*, где смешавшие генофонд формы по-прежнему обособлены морфологически). Примеры этого многочисленны среди птиц [Фридман, 2012]; из млекопитающих так исчезает рыжий волк *Canis rufus* и ряд других форм [Лавренченко, 2013]. Тот же эффект достигается, когда межвидовое спаривание понижает репродуктивный потенциал одного вида сильнее, чем другого (европейские норки *Mustela lutreola*, спаривающиеся с американскими *M. vison*, лесной кот *Felis sylvatica* и другие мелкие кошки – с домашней *F. catus* и пр.).

Другой случай – когда один из видов достаточно крупный и/или агрессивно ведет себя в смешанной гнездовой популяции или во внегнездовое время в кочующих смешанных стаях двух видов, он исключает второй из пространства вокруг самим фактом присутствия («Fleet in being»). Благодаря чему вокруг его территорий – или при совместном кормлении в стае, рассредоточенной по территории, одновременном присутствии на «точечных» источниках корма, включая цветы и пр. – вокруг особей А возникает «пустота» на значительном радиусе даже без направленного беспокойства и/или агрессии в сторону особей В. Причем именно В, с их большей толерантностью, инициируют образование смешанных стай при приближении А, за что «расплачиваются» сгонами при кормлении и беспокойством, толкающим прервать кормление раньше со слетом в другое место. Это отмечено соответственно у дроздов рябинника *Turdus pilaris* и белобровика *T. iliacus*, чибисов *Vanellus vanellus* и золотистых ржанок *Pluvialis apricaria* в Великобритании, видов «ядра» (гаички *Poecile atricapillus*, *P. montanus*, *P. cinctus*, *P. palustris*, гренадерки) и «периферии» (*Parus major*, *P. caeruleus*, *Dendrocopos minor*, *Sitta europaea* и др.) смешанных синичьих стай и пр. [Иваницкий, 1986, разд. 3.1].

Так, зимующие белолобые гуси не выдерживают совместного кормления с белошековыми казарками, когда их «динамическая плотность» превысит 200 особей/день/га, и перемещаются в другое место. В районе

⁸ Как и в случае с червеедками, одновременно идет «обычная» эксплуатационная конкуренция. В Нью-Брансуике (Канада) крякva *Anas platyrhynchos* и черная крякva *A. poecilorhyncha* населяют одни и те же биотопы, не различаются в сроках вылупления и в используемых кормах. За 4 года исследований на общей территории первый вид увеличивал число выводков и общую численность птенцов в них, второй – уменьшал, со сдвигом соотношения между ними с 0,938 до 0,231. *A. poecilorhyncha* исчезала из биотопов, где численность *A. platyrhynchos* росла; численность *A. poecilorhyncha* росла лишь на избегаемых *A. platyrhynchos* участках [Petrie et al., 2012].

Эмса-Долларта численность *Branta leucopsis* направленно увеличивалась с 1970-х гг., поэтому постепенное вытеснение гусей смогли полно документировать в зимы 1996/97–2007/2008 гг. [Kruckenberg, Kowalik, 2008]. Другой пример: интенсивная, но ненаправленная агрессия территориальных самцов лебедя-шипуна *Cygnus olor* или пар чернозобой гагары *Cavia arctica* эффективно препятствует гнездованию на тех же прудах и озерах, если они небольшие, водоплавающих «следующего размерного класса»: серых гусей *Anser anser* в первом случае [Kreutzkamp, 1996] и нырковых уток – во втором [Bildstrom, 2006]. Изрезанность берегов, наличие островов и тростниковых плесов, дающих жертвам укрытие, везде делают вытеснение неэффективным.

Третий, уже уморительный: совместное гнездование с ушастыми бакланами *Phalacrocorax auritus* губит гнезда кваквы *Nycticorax nycticorax*, т.к. они растаскиваются на стройматериал для бакланьих гнезд. Наблюдения 2006 г. в 4-х совместных колониях показали, что так гибнет от 28,1% до 59,7% гнезд, в одной из колоний из 119 начатых гнезд лишь 48 «дожили» до яйцекладки. В чистых колониях квакв их отход ~1%. Также баклан вытесняет квакв с облюбованных гнездовых деревьев; при совместном гнездовании высота гнезд квакв отрицательно коррелирует с плотностью ушастых бакланов. Рост их численности – одна из причин сокращения *N. nycticorax* в Канаде [Weseloh, Moore, 2007].

2. Реальные взаимодействия видов теории соответствуют плохо

Вообще конкуренция распознается в природе по ситуации, когда рост численности одного вида подавляет рост численности другого, или наоборот [Розенберг и др., 2000]. В зависимости от условий взаимодействия более слабый конкурент а) вытесняется более мощным или б) оба вида испытывают периодические колебания численностей, идущие в противофазе. Оба типа демонстрировалось в опытах Г.Ф. Гаузе (1934) [цит. по: Гаузе, 1999], и регулярно встречается в природе (орнитологические примеры см. [Фридман, 2009, введение; Dhondt, 2011]. Хотя совсем не так часто, как ожидается на основе теории, утверждающей повсеместность межвидовой конкуренции и ее основополагающее значение для всех аспектов син- и аутэкологии [Пианка, 1981; Одум, 1986].

Так, конкуренцией объясняются:

- неслучайное распределение близких видов по островам архипелага (чем меньше остров, тем вероятней исключение одного из них) [Шенброт, 1986, разд. 2.2];

- разделение ресурсов [Шенброт, 1986, разд. 3.1, табл. 2, 3] и местообитаний (ландшафтных выделов, парцелл растительности, а внутри перечисленного – микростаций) между близкими видами; сдвиги структурных ниш в присутствии вида – потенциального конкурента (обычно сужение и, наоборот, рост генерализованности в его отсутствие⁹, т.н. экологическое высвобождение, в первую очередь на островах); степень «высвобождения» часто обратно пропорциональна числу сообитающих видов; показано для ряда видов ящериц, птиц и млекопитающих, пусть и с множеством исключений, см. [Там же, разд. 2.3; Морозов, 2009; Dhondt, 2011];
- структурирование нишевого пространства биоценозов и становление морфоэкологических специализаций видов, их расхождение, усиливающееся при сообитании (так называемое смещение признаков – *character displacement*) [Роговин, 1986, разд. 1.2, 1.5; Роговин, 1999].

Общепризнанность этих концепций (пусть отчасти подорванных конкуренцией нейтрализма¹⁰) побуждает все случаи (а)–(б) немедленно считать «доказательством конкуренции» между видами [Шенброт, 1986, разд. 2.4], не трудясь отвести альтернативные объяснения [Dhondt, 2011, chapt. 1.2, 1.4]. А переисследования показывают большую состоятельность этих последних или что вывод о наличии (б) сделан на основе ложных корреляций, как случилось с многими опытами в классической работе Г.Ф. Гаузе 1934 г. Позднейшие пересчеты его данных показывают, что «теорема Гаузе» экспериментально отвергается [Анализ работ Гаузе..., 2011].

⁹ То и другое показывалось не только сравнением битопических распределений численности видов, но и, что много важнее, экспериментом по удалению/добавлению одного из них [Шенброт, 1986, разд. 2.4; Dhondt, 2011, chapt. 8.5, tabl. 8.5].

¹⁰ Независимо предложена Г. Беллом и С. Хаббелом (Bell, 2000, 2001; Hubbel, 2001) [цит. по: Гиляров, 2010]. Согласно ей, близкие виды могут сосуществовать как раз за счет экологического сходства, разделение ниш не обязательно. На территории сообщества есть некоторое число «мест», в занятии которых эти виды эквивалентны, каждый заселяет одно из них и расселяется в другое независимо от всех прочих. То есть население данных видов на данной территории определяется равновесием реколонизации и вымирания каждого из них в каждой из таких «позиций», примерно как это описано моделями «островной биогеографии» (*island biogeography*). Здесь сообщество структурируется стохастикой расселения видов между «позициями», заданными мозаикой местообитания, в противоположность прежнему взгляду на сообщество, структурируемое конкуренцией и основанное на принципе разделения ниш между видами, «оттесняющими» менее конкурентно мощные в «лакуны» нишевого пространства, чем одновременно достигается и наиболее плотная «упаковка» ниш, и специализация всех этих видов. По нейтралистской теории виды специализируются к «своему» кружеву местообитаний независимо друг от друга [Гиляров, 2007, 2010].

Проверить (и отвергнуть) нулевую гипотезу отсутствия конкуренции чаще всего забывают, доказывая неслучайность распределения близких видов по островам (в предположении, что оно обусловлено конкуренцией, а не, например, разностью местообитаний – которое тоже забывают проверить). Так, на мелких островах Адриатики обитает либо крупная, агрессивная и происходящая с Апеннин *Lacerta sicula*, либо автохтон помельче *L. melisselensis*. На крупных островах они сообитают, поэтому на более мелких предполагали конкурентное вытеснение первым видом второго (остающегося лишь там, где для первого не хватает ресурсов или, наоборот, достаточно для обоих).

Экспериментальная проверка состояла в выпуске на 3 острова, занятые *L. melisselensis*, *L. sicula*, и на один остров, занятый *L. sicula*, – *L. melisselensis*. Через 5 лет вид, выпущенный на втором острове, полностью вымер; выпущенные на первых трех островах: на одном почти полностью вытеснили *L. melisselensis*, на двух других оба вида встречались с равной численностью. На первый взгляд, подтвердилась гипотеза конкурентного исключения. Однако повторная проверка еще через 13 лет после начала опытов показывает, что на трех островах ситуация вернулась к исходной, а на одном исключенные виды продолжили обитать совместно (Radovanović, 1965) [цит. по: Шенброт, 1986, разд. 2.2].

Другой важный момент, игнорируемый в силу «общепризнанности» представлений о системообразующей роли конкуренции: для оценки ее действительного воздействия надо отделить влияние средовых градиентов на оба рассматриваемых вида от влияния численностей второго вида – потенциального конкурента. Здесь чаще всего используют метод многофакторной линейной регрессии, одновременно оценивающий связь численности фокального вида с выделенными параметрами среды и численностями других видов; о конкуренции говорят отрицательные коэффициенты при последних. Крайне важно, что этот метод позволяет не только подтвердить, но и опровергнуть рабочую гипотезу о конкуренции между видами А и В, в т.ч. при наличии отрицательной корреляции численностей на внешне входных участках [Шенброт, 1986, с. 41].

Скажем, анализ успеха интродукций воробьиных птиц на небольшом (122 км²) о. Св. Елены в Южной Атлантике показывает повышенную вероятность закрепления «чужаков» в годы, когда было меньше видов-чужаков, уже присутствующих в фауне острова. Однако анализ индексов успешности интродукций у разных видов показывает, что успешные здесь виды успешно колонизировали и прочие острова, т.е. их биология благоприятствовала экспансии. Но тот же индекс

у 11 из 16 неудачных интродуцентов высок, т.е. реализация этих свойств затруднена внешними факторами [Brooke et al., 1995]. Авторы полагают (без должных на то оснований) причину в конкуренции с местными видами, хотя куда более вероятно специфика местообитаний на острове или даже его размер, затрудняющий быстрый рост численности до минимально жизнеспособной популяции.

При более детальном исследовании эффекты, приписываемые конкуренции, часто оказываются следствием исходных различий данных видов, а не конкуренции как таковой – скажем, во взаимоотношениях с хищником, местообитаниями или пространственными связями. Так, на о. Ньюфаундленд исходно обитал один вид зайцев – арктический беляк *Lepus arcticus*, используя и открытые, и лесные ландшафты. Около 100 лет назад там интродуцировали малого беляка *L. americanus*. Они разделили местообитания, первый населяет открытые, второй – лесные участки, но причина не в конкуренции, но в подъеме хищничества рыси *Lynx canadensis*, для которой интродуцент – основная добыча. В этих условиях *Lepus arcticus* сохранился лишь на открытых участках, где только и может избежать нападения (Grant, 1972) [цит. по: Шенброт, 1986, с. 43].

Самое грустное, не существует общей теории, объясняющей, почему при одной степени близости и дефицитности ресурсов (или же степени перекрытия ниш) виды в одних случаях конкурируют, в других – нет. Так, в горных сообществах грызунов Чили распределение хомячков *Akodon andinus* и *Phyllotis xantopygus* определяется межвидовой конкуренцией, но в сходных равнинных между их экологическими аналогами *Akodon olivaceus* и *Phyllotis darvini* она отсутствует. Конкуренция между хомячком *Peromyscus maniculatus* и полевкой Гаппера *Glethrionomys gapperi* четко фиксируется в одних обстоятельствах и не наблюдается в других; все 5 шведских видов славков *Sylvia* конкурируют между собой, но 9 марокканских – нет. В том числе и поэтому требуемую теорией позитивную связь степени перекрытия ниш и интенсивности конкуренции видов А–В в целом не удалось подтвердить в полевом эксперименте [Шенброт, 1986, с. 43–45].

Неспособность теории объяснить, где конкурентное исключение (разделение ниш *etc.*) «работает», а где нет, парадоксальным образом сочетается с утверждениями ее повсеместности и важности для организации сообществ. Хотя «с точки зрения» восприятия местообитаний близкими видами, в большинстве случаев оно различается достаточно для пресечения потенциальной конкуренции. Виды «расходятся» по разным элементам ландшафта, парцеллам растительности или кормовым

методам/стратегиям эксплуатации участка, «акцентируя» различия, а не сходства в экологических предпочтениях, даже если при формальном подсчете вторые преобладают ($> 0,5$ в формуле Мэй). Таковы рябинник *Turdus pilaris* и белобровик *T. iliacus*, пеночки теньковка *Phylloscopus collybita*, трещотка *P. sibilatrix*, весничка *P. trochilus* и зеленая *P. trochiloides* в лесах Приветлужья [Преображенская, 1998], бекас *Gallinago gallinago* и азиатский бекас *G. stenura*, луговой *Anthus pratensis*, сибирский *A. gustavi* и краснозобый *A. cervinus* коньки, дрозды рябинник *Turdus pilaris* и белобровик *T. iliacus*, пеночки весничка *Phylloscopus trochilus*, таловка *P. borealis* и теньковка *P. collybita* на Приполярном Урале [Головатин, 2011], дербник *Falco columbarius* и чеглок *F. subbuteo* на верховых болотах Белорусского поозерья [Ивановский, 2018].

Интересно, что у коньков в других частях ареала биотопические предпочтения меняются на противоположные. Луговой *Anthus pratensis* в центре Нечерноземья предпочитает сырые биотопы: низкотравные «пожни» в поймах, крупные заливные луга, верховые болота, переувлажненные огороды и пустыри. На приполярном Урале он самый сухолюбивый вид, тяготеющий к плакору (хотя не к наиболее сухим местам), сибирский *A. gustavi* – обитатель сырых заболоченных участков с ивняком, краснозобый промежуточен. На Восточной Чукотке краснозобый конек *A. cervinus* селится в самых сырых местах (влажные кочкарные тундры), сибирский *A. gustavi* – в более сухих открытых местах с низкой травянистой растительностью. С конкуренцией это не связано: на Ямале краснозобый конек доминирует, но там избегает сырых мест, заселяемых *A. gustavi*, никак не могущим повлиять на его выбор [Головатин, 2011].

Другой вариант: гетерогенность ландшафта обеспечивает довольно участков, пессимальных для одного (конкурентно более мощного) вида и нейтральных для второго. Таковы орлан белоплечий *Haliaeetus pelagicus* и белохвост *H. albicilla* на нижнем Амуре [Masterov, 1995]. Так бывает и в (много чаще случающихся) случаях вытеснения, и в достаточно редких случаях колебания численностей в противофазе на одной территории. Так, конкуренция с беркутом – важный фактор, лимитирующий гнездование ястребиного орла *Hieraetus fasciatus* в Гранаде, особенно в районах низкой доступности скал. Беркут нетерпим к присутствию человека, но эвритопен; орел легко уживается с человеком, не переносит трансформации местообитаний. Площадь культивируемых земель – негативный фактор для обоих видов, гетерогенность растительности в «антропогенной саванне» – положительный [Gil et al., 1996].

То же показывает математическое моделирование. При исходных различиях видов в спектре используемых микростаций, следующих из разницы в морфологии лап, крыльев и клюва (в диапазоне, обычном для близких видов воробьиных) и организации кормодобывательного поведения по принципу марковской цепи, их хатчинсоновские ниши устойчиво разделяются без конкуренции, даже если исходно каждый из них может кормиться во всех местообитаниях. Модель апробировалась на трех видах пеночек: теньковке, весничке и трещотке [Дубровский и др., 1995].

Чаще всего конкуренцией объясняют случаи исчезновений одного вида после вселения близкого ему в городах [Фридман, Ерёмкин, 2009] и в местообитаниях ближних пригородов, где ландшафт уже преобразован влиянием города и с развитием последнего эволюционирует к углублению такой трансформации [Фридман, 2018]. Перекрытие их экологических ниш вплоть до полной тождественности здесь растет пропорционально «давлению» города на биотопы (как оно возрастает при любом ухудшении кормовых и погодных условий),

Что, согласно теории, должно интенсифицировать конкуренцию и вести к разделению ниш, но увы! – сыскать то и другое раз за разом не получается. Это один из трех «парадоксов городских экосистем»: конкуренция ослабляется именно там и тогда, где вроде бы должна обостряться. В осенне-зимний период всякое снижение доступности корма в городских и рекреационных лесах увеличивает перекрытие топических и временных «ниш» у видов-членов смешанных синичьих стай (разные виды синиц, пищухи *Certhia familiaris*, поползни *Sitta europaea* и пр. [Dhondt, 1989]).

«Ниши» очерчены на основании вероятности совместных встреч разных видов в определенных микростациях, регулярно посещаемых стаей при обследовании собственной территории (Bernier, Grubb, 1985; Иноземцев, 1987) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]. Расширение видовой ниши с бóльшим перекрытием ниш разных видов-членов синичьих стай в ответ на неожиданное снижение доступности корма и устойчивое ухудшение условий его добывания постоянно наблюдается:

- а) в межгодовых сравнениях,
- б) при сравнении участков обитания разных стай, различающихся по данному показателю;
- в) при сравнении разных периодов существования одной и той же стаи осенью и зимой (более и менее благоприятных).

Следовательно, эта зависимость устойчиво воспроизводится в широком диапазоне внешних условий и может считаться закономерностью

организации многовидовых сообществ в городе. Упрощение ярусно-оконой структуры растительности в процессе урбанизации (которую обследует многовидовая стая в поисках корма) ее усиливает и делает более выраженной ((Rolando, Robotti, 1985) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009, с. 3–10], ср. [Иноземцев, 1987; Боголюбов, Преображенская, 1990]).

Даже больше: «негативные» детали биологии городских популяций – повышенная гибель гнезд и птенцов, сокращение численности и/или спектра используемых местообитаний, ухудшение физического состояния птенцов или взрослых птиц и пр. – немедля интерпретируется как «результат конкуренции» с близкими видами. Причем без должных на то оснований, см. объяснения популяционных трендов черной вороны *Corvus corone* в ФРГ «конкуренцией с сорокой *Pica pica*» [Andersen, Hörschelmann, 1996], в других работах – также и с сойкой *Garrulus glandarius*, в последнее время активно урбанизирующейся [Bellebaum, Nottmeyer, 1998]. Однако именно в городах, где гетерогенность ландшафтов максимальна, а «экологический след» (*ecological footprint*) втягивает вовнутрь избыток органики и тепловой энергии, виды существуют при заведомом избытке ресурсов. Здесь главный фактор воздействий, особенно негативных, – постоянно идущее обновление и переустраивание урбосреды [Фридман, Ерёмкин, 2009].

Вообще, всякое разделение ниш между близкими видами – топических, трофических или временных, или ограничение в перекрывании территорий между видами – авторы склонны интерпретировать как «следы случившейся конкуренции», а перекрывание спектров кормов и/или обследуемых микростаций – как достаточное свидетельство ее наличия, даже у видов настолько несходных, как весничка *Phylloscopus trochilus* и юрок *Fringilla montifrigilla* (Hogstad, 1975; Angel-Jacobsen, 1980; Fonstad, 1984) [цит. по: Dhondt, 2011]. Хуже того, в согласии с парадигмой эволюционной экологии ее считают ответственной за всякое значимое различие близких видов, поэтому сплошь и рядом предполагают на недостаточном основании. Доля такого рода ошибок еще больше. См. лишь обнаруженные: взаимоотношения большого пестрого и белоспинного дятлов [Scherzinger, 1990], 12 пролетных видов куликов на степных водоемах Европейской России [Шубин, Иванов, 2005], 5 синтопических видов землероек в Карелии (Ивантер, Макаров, 2001) [цит. по: Северцов, 2012], авифауна Беловежской пуши и других малонарушенных лесов [Wesołowski, 2003] и пр.

В силу вышеописанного до сих пор трудно дать однозначное определение конкуренции [Розенберг и др., 2000, с. 205], ибо с самим феноменом смешивают его разнообразные следствия, связанные скорей

с территорией, биотопом, климатом и другими особенностями сообитания А и Б, чем с характеристиками обоих видов, и определяют «конкуренцию» через них: через захват и нестесненное потребление ресурса – объекта конкуренции в условиях его дефицита [Шенброт, 1986, разд. 3.2]; его перераспределение между популяциями видов – участников процесса [Там же, разд. 3.1]; разделение ниш [Там же, разд. 3.3] и его эволюционное следствие – морфологическая диверсификация, особенно органов поиска, захвата и обработки корма, вроде крыльев, лап, клювов мелких воробьиных [Роговин, 1986, разд. 1.5, 2]. Это логическая ошибка (т.н. «подтверждение следствия»): то же самое, что определять предметы их тенью, тем более в ситуации вроде вышеописанной, когда сходная «тень» сплошь и рядом фиксируется у разных «предметов».

Неопределенности добавляет масса случаев сообитания близких видов, использующих общий ресурс в одних микростациях, причем не избыточный (т.е. при сильном перекрывании «ниш Хатчинсона»). Но и в этих (идеальных для возникновения конкуренции) условиях ее проявления (а)–(б) часто не наблюдаются (а тем более – их следствия), и именно эти случаи преобладают (см. [Роговин, 1999; Фридман, 2009; Головатин, 2011]). Что резко расходится с приписываемой ей ролью в теории – главного, а то и единственного способа обретения видом морфоэкологической уникальности (в эволюционном масштабе времени). Через это конкуренция делается «механизмом устойчивости», «способом становления нишевой структуры сообществ» и других эмерджентных характеристик последних [Пианка, 1981; Одум, 1986]. На деле она – скорей редкое событие, при особых условиях «разводящее» близкие виды на территории сообитания, после того как они все же «вошли в клинч», вопреки разности приспособлений, возникших при аллопатрии, или гетерогенности среды обитания. Тем интересней фиксировать эти условия и/или процессуальные механизмы «развода», т.к. весьма вероятно неоднородность тех и других.

Хорошо установленных случаев межвидовой конкуренции не просто немного: они так или иначе отличаются от «классического» варианта, как с зеленым *Picus viridis* и седым *P. canus* дятлом в Подмоскowie, большим пестрым *Dendrocopos major* и сирийским *D. syriacus* дятлами на Украине и в Центральной Европе [Бутьев, Фридман, 2005; Фридман, 2009]. Это стимулирует развитие «нейтралистских» теорий формирования структуры сообществ, а также поиски нетривиальных способов конкуренции, лежащих вне обычного противопоставления ее эксплуатационной и интерференционной форм. Статья описывает некоторые «находки» на этом пути.

3. «Арены» и «средства» возможной конкуренции

«Арена» конкурентных отношений – местообитание определенной структуры¹¹, задающей определенный набор поверхностей (субстратов), обследуемых потребителями «местных» ресурсов беспозвоночных или, реже, семян и плодов [Jackson, 1979; Боголюбов, 1986, 1988; Иноземцев, 1987; Фридман, 1996]. Вид эксплуатирует их набором кормовых методов (табл. 2), образующим его репертуар и представляющими собой средства конкуренции с близкими видами¹². Их набор для гильдии дятлов средней Европы см. в табл. 3 (см. также [Фридман, 1996]).

Таблица 2

Виды движений, складывающих кормовые методы дятлов

Кормовой метод	Используемый при данном методе орган					
	клюв	язык	нога	крыло	горло/ зоб	оперение груди
Скрести ногами			**			
Шелушить						
Выковыривание	**	*				
Зондирование	**	*				
Выстукивание	**					
Копание в земле	**	*				
Выклевывание	**					
Выдалбливание (интенсивно с созданием ниши)	**					
Отжимать клювом	**					
Выдалбливание	**					
Ошкуривание	**					

¹¹ Заданной архитектурой лесного полога, вертикальной, следующей из одно- или разновозрастности лесного покрова, или горизонтальной, следующей из конфигурации прорезающих его «окон». См. [Восточноевропейские леса..., 2004].

¹² Сказанное про виды верно и для конкуренции между внутривидовыми формами, носителями альтернативных стратегий поведения или иными «морфотипами», везде выступающими ее субъектами.

Окончание табл. 2

Кормовой метод	Используемый при данном методе орган					
	клов	язык	нога	крыло	горло/ зоб	оперение груди
Выдергивание	**					
Срывание	**		**			
Транспортировка	**		?	**	**	
Запасание, складирование	**					*
Использование наковален	**		*			**
Кольцевание (деревьев)	**	*				
Сосание (сока)						
Парение, выслеживание				**		
Ловля по-мухоловочки	**			**		
Ловля в воздухе	**			**		

*/**/*** – используется редко/обычно/часто.

Методы кормодобывания близких видов частью перекрываются, а неперекрывающиеся достаточно в меру гомологии образующих их двигательных стереотипов, посему мера сходства в общем случае отражает родство видов. Это т.н. *arteigene Triebhandlung*, «видоспецифическая манера держаться», характеризующие вид сложные – более чем двухэлементные – двигательные паттерны. Они фиксируются этологами по характерной форме, «рисуемой» телодвижениями паттерна; в меру стереотипности исполнения последних, особенно скоординированности его во времени, специфический образ последней резко контрастирует с «фоном» и образами других таких же отдельностей, почему замечается наблюдателем и, самое главное, другой особью. Эти «оформленные» и «дискретизованные» отдельности со времен Хейнрота рассматриваются как единицы поведения [Фридман, 2013, табл. 3].

Они наиболее выражены, с одной стороны, в его ритуализованных формах, фактически полностью «распадающихся» на «фигуры» – общеизвестные «демонстрации» (их аннотированный перечень равен этограмме вида) и «фон» – неразделенный на них «остаток», представляющий собой идеальный континуум [Там же, разд. 2.3–2.4, 3.1–3.3]. С другой стороны, это специализированные кормовые методы

Таблица 3

Кормовые методы и субстраты среднеевропейских видов дятлов

	Виды дятлов									
	малый пестрый	средний пестрый	вертишейка	зеленый	седой	черный	трехпалый	белоспинный	большой пестрый	сирыйский
Скрести ногами									**	
Шелушить				**				*		
Выковыривание	**	***	***	***	***	**	*	***	***	**
Зондирование	***	***	***	***	**		*		**	**
Выстукивание										
Копание в земле				***	*					
Выклевание	**	**	**	**	***		**		***	
Выдалбливание (интенсивно с созданием ниши)	**					***	***	***	*	
Отжимать клювом						***	**		**	
Выдалбливание						***	**	*		
Ошкуривание						**	***	**	*	
Выдергивание									**	
Срывание									***	

Кормовой метод

Транспортировка																*				***
Запасание, складирование																***				***
Использование навалов	**						**				**					***				
Кольцевание (деревьев)	**	**		**	**	**	**	**			**	**				***				**
Сосание (сока)																**				
Парение, высушивание	**	**																		**
Ловля по-мушкетерски																*				**
Скалы, стены					***		**				**									
Почва				***	***		***				***									
Подстилка			**	***	***	**	***				***					*				***
Кустарник	*																			*
Выступающие над землей корни деревьев, корневая шейка							**				**	**								**
Нижняя часть ствола	*				**		***				***					***				***
Средняя часть ствола	*	**			**		**				***					**				**
Нижняя часть ствола	*	***			**		**				***					**				*

Субстрат

Окончание табл. 3

	Виды дятлов									
	малый пестрый	средний пестрый	вертишейка	зеленый	седой	черный	трехпалый	белоспинный	большой пестрый	сирийский
Центральная часть кроны		***		***		**	**	**	**	**
Внутренняя часть кроны			***	**		**			***	
Наружная часть кроны	***	**					**		**	
Верхушка дерева	***						**		**	
Мертвая древесина на земле			***			**		**	***	***
Мертвые сучки (коряги)						***	**	**	***	**
Мертвые ветви						***	**	***		*
Крупные ветви		***	**			*	**	***	**	
Тонкие ветви	**	*					**	*	**	
Валежник	***						**			
Грубая кора		***								

*/ ** / *** – используется редко/обычно/часто.

Видовые особенности репертуара кормовых методов представлены по: [Scherzinger, 2002], см. также [Conner, 1979, 1981; Botello-Gut, 2006].

у видов-специалистов. Их подготовительные движения, специфическим образом «проникающие» в определенный субстрат, исполняются стереотипно в определенной последовательности, поэтому характерны и узнаваемы, при подкреплении лишь конечного овладения кормовым объектом [Remsen, Robinson, 1990; Фридман, 1996].

Аналогичные этограммам спектры кормовых методов, соотносимые с наборами микростаций, в которых они «запускаются», выявлены в разных гильдиях певчих воробьиных: у близких видов синиц, видов-спутников синичьих стай, мелких дроздовых, пеночек и т.д. [Боголюбов, 1986; Иноземцев, 1987; Боголюбов, Преображенская, 1987; Преображенская, 1998].

Везде виды-специалисты «ближе» к взаимно-однозначному соответствию «методов» с «микростанциями». Доля специализированных методов в их репертуаре в целом пропорциональна степени специализации, особенно если использование разных методов «взвесить» по времени. Все они в известном смысле предполагают проникновение в субстрат со специфическим взятием скрытых там кормовых объектов «вслепую». То и другое «запускается» в соответствующих частях кроны или иных микростанциях в ответ на «значащие» паттерны их архитектуры почти также «автоматически», как инстинктивные действия в ответ на социальные релизеры. См. реконструкцию тех и других при использовании территорий зеленым *Picus viridis*, седым *P. canus* и другими видами дятлов [Olsson, 1998; Olsson et al., 2001; Rolstad, Rolstad, 1995; Фридман, 1996; Rolstad et al., 2000; Alder, Marsden, 2010], или для певчих птиц Полярного Урала [Головатин, 1992, гл. 5; Головатин, 2011, гл. 6.2.10.1] и Приветлужья [Преображенская, 1998, гл. 4].

Доступность ресурсов и добычливость используемых кормовых методов также зависят не от силы интерференции или разницы в эффективности эксплуатации, но от степени «конструктивных несоответствий» между формами в морфологии, психофизиологии, поведенческих стереотипах *etc.* (что объединяется термином «голоморфология»). В подавляющем большинстве случаев они возникли в период обособления видов, при их изолированном существовании, и не связаны с конкуренцией в зоне симпатрии [Иваницкий, 1986; Головатин, 1992, 2011; Tobias et al., 2014]. Поскольку речь заведомо идет об экологически близких видах (внутривидовых формах), относящихся к одной гильдии, то главное разделение – между «специалистами» и «генералистами».

Доселе эта «морфологическая» разница между формами в обычно рассматриваемых моделях конкуренции никак не была означена, притом что во многих детально документированных случаях конкурентного

вытеснения она-то и важна. Как только «введешь морфологию» в рассмотрение конкуренции, так сразу создание «шума» или «помех» (в кибернетическом смысле) прочим участникам состязания оказывает ее важнейшим средством.

3.1. Сложность структуры ценоза и виды-«специалисты»

По той же причине местообитания видов-специалистов отличаются большей структурной сложностью по всем параметрам, отражающим ценотическое разнообразие. Во-первых, это прорывы полога во всем диапазоне их размеров и глубины: от полян и редин через «окна» от выпадения самых старых деревьев первого яруса до разноразмерных «прорывов» полога, не достигающих до земли и появляющихся от усыхания части ветвей или уничтожения там листы гусеницами, пилильщиками и другими филофагами. Во-вторых, максимум обилия ($m^2/га$) и разнообразия форм мертвой древесины (т.н. «посмертие дерева» [Bobiec et al., 2005]) – отдельно стоящие стволы и их куртины, отдельные упавшие сучья и ветви. В-третьих, разнообразие видового состава и возраста деревьев-средообразователей первого яруса, сопряженное с разнообразием форм микро- и мезорельефа, положительных и отрицательных, сообразно отличиям их почвенно-влажностных условий [Восточноевропейские леса..., 2004].

В-четвертых, разнообразие форм и размеров «вкрапленных» мелколиственных видов деревьев в бореальных, хвойных – в широколиственных лесах там не точечны и случайно разбросаны по массиву, но привязаны к соответствующим формам рельефа («пятна» в бывших редилах и «окнах»), «полосы» вдоль водотоков и заболачиваний, созданных активностью бобров *Castor fiber*). То же относится к «пятнам» нарушений эндогенного характера – ветровалам, пожарищам, заболачиваниям с гибелью леса и пр., находящимся на разных стадиях зарастания. При развитии лесов в спонтанном режиме они минимальны по площади, точечны и случайно разбросаны по массиву, в пределах которого видим максимум разнообразия разнотипных парцелл растительности, не только деревьев, но кустарников и трав [Angelstam, Mikusinski, 1994; Angelstam, 1998; Смирнова, 1998; Коротков, 2017].

При эксплуатации человеком – рубках, рекреации и связанных с ней пожарах или вспышках массового размножения фило- и ксилофагов, сборе хвороста и выпасе скота – на них накладывается мозаика нарушений экзогенного характера. Ее «пятна» крупнее, соединены друг с другом в инсуляризирующую сообщество «сеть», вроде дорожно-тропиночной, и, что хуже всего, не постоянны, но «растут» во времени

и пространстве, увеличиваясь и сливаясь друг с другом. Единый массив превращается в «архипелаг», в каждом «острове» которого эти процессы повторяются тем более, чем крупнее каждый из них [Mikusinski, Angelstam, 1997, 1998; Angelstam, Kuuluvainen, 2004; Flade, 2012].

В-пятых, разновысотность деревьев одного яруса, как и разнообразие стволов на высоте груди; повышена доля крупноствольных и старых лиственных деревьев в зоне бореальных лесов, как и темнохвойных – в зоне широколиственных [Czeszczewik, 2009; Stachura-Skerzynska et al., 2009; Charman et al., 2010; Brümelis et al., 2011; Stachura-Skierczyńska, Kosiński, 2016; Löhmus et al., 2016]. Максимум разнообразия по всем этим аспектам (т.е. структурной сложности ценоза) фиксируется в крупных массивах малонарушенных лесов, единичных в Европе и немногочисленных в Европейской части бывшей СССР (Ярошенко и др., 2001) [цит. по: Фридман и др., 2016], см. также [Атлас малонарушенных лесных территорий..., 2003; Bobiec et al., 2005; Малонарушенные лесные территории..., 2016].

В том числе содержание мертвой древесины, особенно важной для специализированных видов дятлов, там на 1–2 порядка выше, чем в рекреационных лесах. Так, белоспинный *Dendrocopos leucotos* и трехпалый дятлы *Picoides tridactylus* – индикаторы близких к природным хвойных и листопадных лесов соответственно [Scherzinger, 1998; Mikusiński et al., 2001; Wübbenhorst, Südbeck, 2003; Roberge, Angelstam, 2006] – встречаются на лесных участках площадью более 100 га с обилием сухостойной древесины не менее 20 м³/га. Это в пять раз меньше, чем в малонарушенных лесах, но в пять-десять больше, чем в эксплуатируемых. Такие леса, даже вторичные и существующие под прессом нарушений (seminatural forest) могут быть долговременными рефугиумами биоразнообразия (Angelstam et al., 2003; Bütler et al., 2003, 2004) [цит. по: Фридман и др., 2016], см. также [Löhmus et al., 2010]. Показана важность обилия мертвой древесины в местообитаниях среднего дятла, ее роль как зондируемого субстрата наравне с коркой крупноразмерных дубов и грабов, вопреки прежним мнениям о кормлении *Dendrocopos medius* лишь на живых стволах [Сахвон, 2015].

Из других групп аналогично реагируют кукушка *Perisoreus infaustus*, глухарь *Tetrao urogallus*, рябчик *T. bonasia* и пр. виды – индикаторы коренных сообществ. Они же уязвимей всего к урбанизации и распространяемым ею в регионе формам интенсивного использования ландшафтов (сеть автодорог, массовый отдых, коммерческие леса и т.д.). [Фридман и др., 2016]. Последние создают нарушения, упрощающие структуру лесного ценоза во всех аспектах, указанных выше,

пропорционально силе воздействий и скорости их «экспансии» на рассматриваемой территории (обычно от «ядер» агломераций к периферии староосвоенных регионов). Среди них наиболее значимы следующие.

1. Рекреация, растущая пропорционально людности городских ареалов и «распространяющаяся» в регион либо «звездчато» – при преимущественном использовании железнодорожного транспорта или автобусов для выездов «на природу» / «на дачу», либо «как масляное пятно на бумаге» – при автозависимости [Фридман и др., 2016]. Пропорционально ее интенсивности меняются почвенно-влажностные характеристики местообитаний, распределение растительных сообществ по катене, прирост древесины [Природный комплекс..., 2000], обилие зеленого и семенного корма для мелких млекопитающих [Жигарев, 2002, 2004], интенсивность и частота урожаев семян ели, сосны, дуба, бука и пр., важных для птиц [Gregory et al., 2007].

Интенсификации использования лесов резко увеличивает использование древесины для производства энергии, в т.ч. вынос из леса сушняка и тому подобной мертвой древесины. Одновременно с этим многие учреждения, управляющие лесами, все больше переориентируются в работе на прибыль (приватизируются или функционируют как коммерческие предприятия), что всегда ухудшает качество леса как местообитания и ведет к резкому сокращению численности обычных видов птиц, в первую очередь «специалистов» (данные по ФРГ см. [Flade, 2012]). Тот же эффект достигается с уменьшением размеров лесных массивов, даже без прогрессирования нарушений «внутри» них (Carlson, 2000) цит. по: [Фридман и др., 2016], см. также [Smith, 2007; Roberge et al., 2008].

2. Замена природных лесов, даже вторичных, коммерческими (*exploited forests*), где разнообразие минимально по всем параметрам, важным для «диких» видов птиц и особенно «специалистов». С их «точки зрения», это не местообитание, а пустыня и барьер между популяциями, сравнимый с городским/пригородным озеленением или даже с застройкой (Carlson, 2000; Pakkala et al., 2002) [цит. по: Фридман и др., 2016], см. также [Charman et al., 2010].

По мере «движения» «вверх» по градиенту обоих воздействий (т.е. от малонарушенной периферии региона к «ядрам» агломераций и внутри каждой местности – из центров скоплений коммерческих лесов в центры природных) фауна дятлов трансформируется одинаково. Во-первых, последовательно выпадают «специалисты»: сперва наиболее консервативные в биотопических/территориальных связях, потом все менее [Roberge et al., 2008; Brümelis et al., 2011]. В результате из 10 видов

дятловых птиц Европы в конце 1990-х гг. ни один не увеличивал численность или расширял ареал, а 6 значимо уменьшали [Mikusinski, Angelstam, 1997, табл. 1; Mikusinski, Angelstam, 1998, рис. 1–2]. В отдельных регионах (Польша, пригородные районы в США) при движении от малонарушенной периферии к «ядрам» агломераций сперва падает обилие специализированных видов дятлов, потом их участие в орнитокомплексах, потом и общее число видов, равным образом на уровне всей страны и отдельных местностей [Duit et al., 2009; Myszko et al., 2014].

Во-вторых, уменьшается общее число видов, т.е. «давление» воздействий 1–2 превысит предел, за которым, кроме упрощения лесных ценозов в отдельных массивах, начинаются фрагментация природных ландшафтов на больших территориях, с их преобразованием «с краев» и «изнутри» дорожно-тропиночной сетью, теряют устойчивость и сокращаются популяции «генералистов», в пределе – до вымирания. Что и происходит с малым пестрым дятлом в Великобритании, в континентальной Европе и даже в Скандинавии [Wiktander, 1998; Gjerde et al., 2005; Charman et al., 2012; Фридман и др., 2016]. Так обстоят дела в Западной Европе, вокруг мегаполисов США, Канады, Японии, отчасти – на староосвоенных территориях бывшего СССР [Mikusinski, Angelstam, 1997, 1998; Flade, 2013, Фридман и др., 2016].

Негативная связь видового богатства дятлов и особенно – специализированных видов с урбанизацией территории и фрагментацией оставшихся массивов извне (трансформацией в сельскохозяйственных угодьях) и изнутри («пятнами» рубок, сплошных или даже выборочных) фиксируется во всех лесных биомах, в т.ч. тропических лесах [Czeszczewik, Walankiewicz, 2006; Czeszczewik, 2009; Ilsøe et al., 2017; Vergara-Tadares et al., 2018]. Иными словами, до начала возвратной урбанизации обилие дятлов-специалистов и дятлов вообще строго отображает структурную сложность лесных сообществ (или наоборот – степень нарушенности интенсивной эксплуатацией) и степень сохранности (или преобразования) природных ландшафтов на данной территории, т.е. служит индикатором того и другого [Mikusinski, Angelstam, 1998; Mikusinski et al., 2001; Drever et al., 2008; Фридман и др., 2016]. Одновременно оно предсказывает разнообразие видов певчих птиц и дендрофильной авифауны в целом [Scherzinger, 1998; Jansson, 1998; Roberge, Angelstam, 2006; Stachura-Skierczyńska et al., 2009], а также насекомых и грибов, связанных с мертвой древесиной (хотя эта зависимость слабей и менее устойчива). Находясь «в перекрестье» биоценологических связей, обеспечивающих образование и разложение мертвой древесины, активно участвуя

в обоих процессах потреблением фило- и ксилофагов, с одной стороны, активным зондированием разной интенсивности – от выклеивания до долбления глубоких ниш – дятлы оказываются одним из ключевых видов лесных сообществ.

Поэтому в целом в каждой из сукцессионных серий местообитания видов-специалистов «больше приближены» к климаксу, чем «генералистов» (а то и совпадают с ним). См. выше данные по гильдии дятлов, для синиц рода *Parus* [Dhondt, 1989]; разных групп воробьиных [Головатин, 1992; Преображенская, 1998], всей авифауны [Головатин, 2011]. Действительно, в малонарушенных лесах, бореальных и широколиственных, в населении дятлов доминируют «специалисты», их численность там высока и наиболее устойчива по годам (Angelstam et al., 2002) [цит. по: Фридман и др., 2016], см. также [Бутьев, Фридман, 2005; Фридман, 2009]. «Генералисты» (прежде всего большой пестрый) редки, их гнездование непостоянно и привязано к «окнам» и вырубкам на разных стадиях зарастания. См. данные по Беловежской пушце [Czeszczewik, Walankiewicz, 2006; Walankiewicz et al., 2011] и другим аналогичным массивам [Duit et al., 2009; Delahaye et al., 2010]; то же фиксируется в малонарушенных участках кедрово-широколиственных лесов Приморья [Поливанов, 1981; Бутьев, Фридман, 2005].

Напротив, в рекреационных лесах вокруг крупных городов Центра Нечерноземья еще около 15 лет назад абсолютно преобладал большой пестрый дятел. Прочие «генералисты» были редки (малый пестрый, желна), гнездование «специалистов» было не только редким, но и непостоянным из года в год. В местностях с преобладанием вторичных лесов – измененных, но без прогрессирующего нарушения – ситуация промежуточна. Виды-специалисты входят в постоянный состав авифауны, но испытывают периодические депрессии (раз в 5–7 лет) [Angelstam, Mikusinski, 1994; Mikusinski, Angelstam, 1997, 1998; Anderson, 2003; Бутьев, Фридман, 2005; Virkkala, 2006; Domokos, Cristea, 2014; Фридман и др., 2016].

Правда, сейчас численность малого пестрого с белоспинным в этих местообитаниях сильно выросла вследствие возвратной урбанизации обоих видов, как и зеленого дятла в Центральной и Западной Европе, на Северном Кавказе. С 1990-х гг. она происходит у средних дятлов в Западной Европе – Прибалтике, с 2000-х гг. – в Центре Нечерноземья, особенно на крайнем востоке ареала и в Подмоскowie [Фридман и др., 2016]. В те же годы в Европе популяции малого пестрого дятла быстро сокращались, белоспинного – еще раньше упали до минимума,

будучи приуроченными к последним «осколкам» старовозрастных лиственных лесов и первичных лесов среди вытеснивших их коммерческих [Mikusinski, 2006; Gregory et al., 2007; Charman et al., 2010].

3.2. «Производство шума» как не прямое подавление конкурента

Эти два полюса прямого подавления конкурента (опережающая утилизация «его» ресурсов в общем жизненном пространстве двух форм vs прямое исключение особей одного из такого пространства) связаны массой промежуточных вариантов, описанных еще в классических работах по «борьбе за существование» 1930–1940-х гг. [Северцов, 1941, 1950]. В дополнение к ним сегодня просматривается несколько нестандартных форм конкуренции, связанных с непрямым подавлением одним видом другого, следующим из средообразующей активности обоих, когда первая «бьет» по второму сильнее, чем наоборот (или однотипная активность второго благоприятна для первого, но наоборот – увя).

Последняя характеризует все виды, хотя бы в форме дифференцированного или, напротив, неизбирательного «выедания» разных классов кормовых объектов в тех или иных микростациях обширного (от 0,2–0,4 до 1–1,6 км²) и биотопически гетерогенного участка обитания особей, вроде присущего евразийским видам зеленых (рода *Picus*) и пестрых (рода *Dendrocopos* и *Picoides*) дятлов [Фридман, 1996, 2009]. Действительно, в наиболее общем случае «конкуренция – это опосредованное подавление, возникающее, когда проявляется недостаток в некотором общем факторе, используемом обоими видами» [Розенберг и др., 2000, с. 205].

Это не только обычно рассматриваемые пища и безопасность, но и информация¹³ (какой кормовой метод «запускать» в местообитании с данным набором микростаций), пространство и время («запущенное» – как долго использовать в данной микростации, а после кормления – как далеко двигаться к следующему месту кормления, т.е. стратегию эксплуатации мозаичного участка обитания). Тогда подавление и вытеснение идут при избытке корма и/или отсутствия роста численности эффективного конкурента и/или без антагонистических столкновений особей обоих видов (сближаясь с аменсализмом).

Преобразование среды обитания присуще всем видам, но в сильно неравной степени; к тому же виды преобразуют каждый «свою» среду, создавая т.н. мозаики нарушений каждый в «своем» масштабе. Больше

¹³ Как и репродуктивный потенциал особей, это ресурс, но не ресурс окружающей среды.

или меньшее выедание кормовых объектов других видов в микростациях, посещаемых ими всеми, и в местообитаниях, используемыми сообществом, представляет собой «самый мягкий» вариант такого воздействия. Архитектура крон, мозаичность листвы и другие параметры «конструкции» местообитания, важные для «наведения по цели» кормящихся птиц: в каких микростациях останавливаться, какие пропускать, на остановках – какие кормовые методы задействовать, – здесь не меняются.

«Сигнальные элементы» структуры местообитания, важные для ориентации птицы, обследующей территорию, в полной мере сохраняют действенность в отношении места остановки, выбора там микростанции поиска корма, а дальше – субстрата для кормления и кормового метода определенной «уловистости» для оптимального «взятия» кормовых объектов. Меняется лишь количество и доступность корма: оба параметра непредсказуемым для птиц образом понижаются именно в микростациях, обследуемых с ориентацией на этот «сигнал» (в противоположность кормам, обнаруживаемым непосредственно самой птицей и сразу же схватываемых ею; это т.н. собирание, противопоставляемое непрямому поиску корма с наведением ключевыми элементами структуры местообитания, зондированием и долблением) [Бутьев, Фридман, 2005; Фридман, 2009].

Однако здесь «сигнальные элементы» дезориентируют, соответствующие микростанции и местообитание в целом делаются «экологической ловушкой» тем более, чем более вид «полагается» на «сигнальные» элементы структуры биотопа в выборе микростанции, субстрата для зондирования и кормового метода. И наоборот, птицы кормятся тем успешнее, чем большую долю в составе корма, наличествующего здесь и сейчас, составляют непосредственно обнаружимые, допускающие прямое собирание и схватывание, и меньшую – «скрытые» внутри субстрата, требующие в той или иной степени «наведения» сигналами местообитания, с зондированием вслепую в месте, выбранном с использованием тех же сигналов, и при помощи кормового метода, на которое они же оказывают влияние [Rolstad, Rolstad, 1995; Rolstad et al., 2000; Vergara et al., 2015].

С точки зрения теории информации подобное выедание создает – не намеренно, но вполне действительно – «шум в канале связи», который и превращает в «ловушку» ранее подходящее местообитание. Поэтому это средопреобразующее воздействие оказывается непрямым подавлением (т.е. конкуренцией), «запускающимся» даже при избытке корма и действующим «в пользу» видов-генералистов и «против» их более

специализированных конкурентов при сообитании первых в типичных биотопах вторых. По крайней мере, сначала: потом ситуация меняется, см. анализ взаимодействия популяций *Picus canus* и *P. viridis* ниже.

Однако одним из моментов той же активности может сделаться такой сдвиг гетерогенности общей сред обитания видов, что «бьет» по его конкуренту и одновременно удобен для данного. Один из них – «шум» и «помехи» совместной эксплуатации местообитаний этими конкурентами – рассматриваются в настоящей статье, тем более что гетерогенность среды выступает важнейшим фактором, меняющим течение и результат конкурентных процессов, часто до противоположности (как и в зависимостях «хищник – жертва», где существенна «территория»). «Искусственный» рост гетерогенности среды, ранее однородной «с точки зрения» обоих видов, может предотвратить вытеснение более слабого конкурента за счет появляющейся компартментализации среды с расхождением видов по разным мозаикам парцеллы растительности сообразно своим биотопическим предпочтениям.

4. Взаимное вытеснение видов с разной степенью специализации: роль «шума»

При конкуренции близких видов, специалиста и генералиста, они в первую очередь различаются долей использования специализированных кормовых методов, проникающих в субстрат «вслепую», и противопоставляемых собиранию непосредственно видимого корма, как и «приемлемым» уровнем» их «добычливости»¹⁴. По обоим параметрам

¹⁴ В смысле, обеспечивающим устойчивое и долговременное существование птиц в гетерогенных местообитаниях участка, несмотря на изменения их качества, обилия разных видов корма, погоды и пр. То есть речь идет о супертерриториях [Patterson, 1980]: их границы включают заведомый избыток пищи, поэтому конфигурация и общая площадь этих территорий не меняются при смене вышеназванных обстоятельств эксплуатации, неконтролируемых владельцами, а недоиспользование ресурсов гарантирует устойчивость последней.

Они противопоставляются небольшим и постоянно пульсирующим ситуативным территориям, занятым на короткое время, обычно на пролете или зимовках, в гнездовой период существенно реже (в основном у нестарородных птиц). Их размер и интенсивность охраны определяются соотношением «платы» и «выигрыша»: первое – функция скорости поступления ресурсов по ходу использования (кратковременного, в этот день или даже часы), второе – энергозатрат на обследования пространства в связи с кормодобыванием и, если нужно, охраной от потенциальных захватчиков, и энергозатрат на изгнание этих последних. Поэтому такие участки расширяются прямо пропорционально обилию и/или доступности корма (до определенных пределов; потом тоже перестают охраняться) и обратно пропорционально интенсивности нарушений границ, вплоть до полного исчезновения территориальности и перехода к жизни в стаях при ухудшении погоды или др. условий, влияющих на оба параметра [Davies, 1980].

у первых видов «требования» многожды выше, чем у вторых. Эти различия носят общий характер, по крайней мере, у птиц: см. пример с зеленым *P. viridis* и седым *P. canus* дятлами [Фридман, 2009]. Они различаются степенью мирмекофагии, долей корма, собираемого на земле, в т.ч. ее зондированием и выкапыванием (выше у первого, специалиста), и на деревьях, в т.ч. и долблением (выше у второго, генералиста).

Другой пример – специализированные (каждый по-своему) виды пестрых дятлов, белоспинный, трехпалый и средний, противопоставляемые генералисту большому пестрому, и «промежуточные» по специализации малый пестрый, малый *Dendrocopos kizuki* и большой острокрылый *D. canicapillus*, сирийский и рыжебрюхий *D. hyperhytrus* дятлы (Blume, Tiefenbach, 1997) [цит. по: Фридман и др., 2016], см. также [Иванчев, 2005]. У первых значительно выше доля корма, добываемого долблением, в т.ч. ксилофагов, ими даже кормят птенцов. Средний – специализированный собиратель, зондирующий в быстром движении трещины и укрытия корки и/или мохового покрова крупноразмерных спелых и перестойных дубов, реже грабов и ольх [Бутьев, Фридман, 2005; Фридман и др., 2016]. Вторые и третьи птенцов кормят в основном голыми гусеницами и другими филофагами, вообще кормом, собираемым с поверхности. Он же преобладает у вторых во внегнездовое время [Török, 1990; Pasinelli, 2001; Kosinski, Ksit, 2006; Rossmanith et al., 2007].

В группах близких видов, «делящих» между собой ресурс по какому-то одному измерению многомерной ниши (т.н. гильдиях), первые отличаются от вторых следующим: а) наличием в репертуаре самых специализированных кормовых методов из «общего набора» кормовых методов группы (табл. 2); б) их предпочтительным (или хотя бы значительным) использованием; при том что прямое собирание и зондирование отнюдь не исчезает и даже используется достаточно часто – при невозможности задействовать (а).

У белоспинного дятла это долбление обширных и довольно глубоких ниш, причем часть ударов наклонные, в том числе с отламыванием, с раздалбливанием открывающегося пространства подолгу на одном месте. У трехпалого, наоборот, «ошкуривание» елей, подвергшихся нападению короедов, сбивание больших участков коры ударами по касательной и в движении, с обследованием открывающегося пространства, и пр. [Бутьев, Фридман, 2005].

Они наиболее добычливы, но требуют больше времени и энергии на подготовительные действия по проникновению в субстрат. Их совершением птица как бы «инвестирует» в будущий результат, «тратится»

и рискует¹⁵ здесь и сейчас, при возможности «потерять всё», когда кормовой объект так и не схвачен. Риск «компенсируется» большей «уловистостью» таких методов и/или более крупной / питательно ценной добычей, поэтому специалист корм фактически ищет «вслепую». «Запуск» «должного» кормового метода в «должной» части участка жестко задан «сигнальностью» разных элементов архитектуры кроны: наличествуя в составе микростаций, они «показывают» обследующим их птицам, что из репертуара (табл. 3) используется на данном субстрате [Remsen, Robinson, 1990; Фридман, 1996; Ильина, 1996].

Показательно, что те же зависимости характеризуют и их аналоги в демонстративном поведении видов – ритуализированные демонстрации. Их исполнение, помимо затрат времени и энергии, предполагает как риск, пропорциональный стереотипности исполнения телодвижений, образующих демонстрацию (т.е. точности «начертания» и однозначности узнавания – инвариантности – ее образа, несмотря на «помехи»), так и эффективность. Последняя включает:

а) определенное действие демонстраций как специфических стимулов, «понуждающих» реципиента к столь же специфичным двигательным и/или демонстративным ответам (с определенной вероятностью, в меру которой они оказываются предсказуемы для актора) и/или самого демонстратора – к столь же предсказуемым следующим действиям;

б) передача информации о событии взаимодействия, значимом для обоих (обычно и вызвавшем демонстрирование), оба участника корректируют поведение на ее основании [Фридман, 2013, разд. 3.1–3.3].

Либо нет; в противоположность (а) здесь нет «принуждения», выбор действий для «следующего шага» процесса свободен, но особи, чаще предпринимающие его на основании сигнальной информации, нежели на основе «инерции» прошлого поведения и вызванной им динамики мотивационного состояния (т.н. «саморазогревание» в отношении общего возбуждения или «повышение планки» агрессии и пр.) выигрывают взаимодействие быстрее и чаще, чем действующие противоположным

¹⁵ Кормодобывание само по себе увеличивает риск стать жертвой хищника, т.к. голова птиц опущена к субстрату и видимость ограничена. И наоборот, оборонительное поведение – подъем головы и осматривание – гарантированно прерывает обследование субстратов с добычей корма, поэтому его частый запуск невыгоден энергетически, особенно при снижении доступности корма зимой, в непогоду и в других экстремальных обстоятельствах. Везде, где это специально исследовали, риск стать жертвой хищника прямо пропорционален степени специализации кормового метода(-ов), реализуемых в данный момент. То же относится и к энергозатратам, т.е. более специализированные методы много более уловисты, но также «расточительны» и «опасны» [Conner, 1979, 1981; Remsen, Robinson, 1990; Ильина, 1996; Фридман, 1996, 2013].

образом [Фридман, 2013, разд. 2.2, 2.5, 3.7, 3.9]. Практически у всех видов и во всех контекстах общения, где это исследовалось специально, затраты и риск демонстрации прямо пропорциональны эффективности демонстраций, что (а) (как социальных релизеров), что (б) (как сигналов о «проспективных потенциях» развития процесса и тем самым – возможностях его разрешения «в пользу» одного из участников при выборе определенных действий следующего шага, потом еще и еще...). См. [Там же, разд. 3.5–3.6].

Обе зависимости еще больше сближают ритуализированные демонстрации со специализированными кормовыми методами, позволяя говорить об изоморфизме, а не просто сходстве.

В такой ситуации владельцы супертерриторий используют метод, дающий наиболее гарантированное количество корма (за общее время обследования и добывания в данной части участка), т.е. устойчивый уровень потребления кормовых объектов в разные дни и в разных погодных и иных средовых обстоятельствах, ориентируясь на долгосрочный выигрыш. Если «запуск» последнего обеспечивает добычливость зондирования субстрата не меньшей некоторой, дятел обследует микростацию дальше, пробуя добывать корм там же и тем же способом. Нет – он меняет участок кроны и/или часть территории, на новом месте кормится в иных микростациях, см. данные по пестрым [Фридман, 1996] и зеленым дятлам [Фридман, 2009], а также гильдии дятлов Средней Европы [Török, 1990; Remsen, Robinson, 1990; Scherzinger, 2002], США [Wallace, 1974; Conner, 1979, 1981; Bull et al., 1986], Индии [Kumar, 2001], Малайзии [Styring, 2001; Styring, Icles, 2003; Styring, Zakaria bin Hussin, 2004a, b], Эквадора [Scarr, 2011].

Фактически специализированные виды (не только дятлов) воспринимают обследуемый субстрат или различные элементы древесных стволов и крон не столько как физическую реальность, на (в) которой содержится определенный корм, сколько как последовательность знаков возможного наличия корма и допустимых (по параметру эффективность/риск) способах его извлечения. Перемещающаяся по участку птица воспринимает этот ряд сигналов от разных элементов архитектуры древостоя, ближних и дальних, примерно как движущийся по супермаркету покупатель создает себе представление о товарах и покупает, вчитываясь в этикетки и ярлыки, в крайнем случае спрашивая продавца, к самому же товару приглядывается в последний момент [Remsen et al., 1990; Фридман, 1996].

Сообразно способу использования субстратов развивается своеобразный клептопаразитизм, когда после наблюдения успешной кормежки

вида-специалиста другой вид кормится в тех же микростациях и тем же способом (иногда даже сгоняя первого с наиболее «добычливых» мест). Так, в опытах американских хохлатых синиц *Parus bicolor* приучили брать мучных червей в определенных лунках искусственного кормового дерева на глазах у других видов птиц – обычных членов синичьих стай: каролинских гаичек, каролинских поползней и пушистоперых дятлов. Другое однотипное дерево рядом с «обучающим» было «миметическим» и содержало корм в сходных позициях и разной степени доступности. Затем загородку убирали, и следили за поведением высоко- и низкоранговых членов стаи. Первые концентрировали внимание именно там, где кормилась модель; вторые искали в таких же местах на другом дереве, и приникали в субстрат теми же кормовыми методами [Waite et al., 1988].

Обучение кормлению там же и тем же методом, что и «модели», обычно между видами смешанных синичьих стай [Dhondt, 1989; Ekman, 1989] и многократно воспроизводилось в эксперименте [Иваницкий, 1986; Sasvari, Hegyi, 1994]. Если доминантные виды легко сближаются с кормящимися подчиненными, выучивая их место и метод кормления, то подчиненные избегают сближаться с кормящимися доминантами, хотя, наблюдая, выучивают не хуже [Там же]. Выученные кормовые методы других видов используются и в отсутствие «модели» в поле зрения, хотя и недолго [Galef, Giraldeau, 2001; Farine et al., 2012; 1986; Sridhar, Shanker, 2014].

Такое «копирование» фиксируется при сообитании зеленого *Picus viridis* и седого *P. canus* дятлов, возникшего при экспансии *P. canus* в биотопы *P. viridis* во время подъема численности в 1989–1996 гг. в Подмоскowie (раньше бывших аллобиотопичными). После исчезновения *P. viridis* из данных местностей «скопированные» кормовые методы 1–3 сезона используются и в его отсутствие, однако потом неизменно теряются [Фридман, 2009].

Поэтому траектория перемещения дятла-специалиста¹⁶ по дереву или участку обитания в целом управляется «подтвердившимися» «сигналами запуска» разных кормовых методов, у генералиста, напротив, – текущей скоростью поступления корма. Генералист использует

¹⁶ Как и как синицы, дрозда, пеночки и пр. См. сравнение кормовых методов и микростаций у близких видов в работах Е.С. Преображенской, исследовавшей вторичные сосновые, смешанные и мелколиственные леса Приветлужья (исходные южнотаежные леса в данном районе почти отсутствуют) [Преображенская, 1998, с. 92–96, 99–114], и М.Г. Головатина, исследовавшего лесотундру и северную тайгу Полярного Урала [Головатин, 2011].

неспециализированные кормовые методы. Животные здесь «предварительно тратятся» лишь на обследование субстрата, корм усматривается и схватывается непосредственно, его добывание подкрепляется без задержки.

То есть владельцы «экономических» территорий максимизируют не долговременный (как на супертерриториях), а краткосрочный выигрыш – наибольшую скорость поступления пищи здесь и сейчас, за время каждого отдельного кормления. Ее небольшое снижение в последнем отрезке времени толкает птиц интенсифицировать его поиск в том же месте и тем же способом, среднее – активнее перемещаться в новое место, сильное – увеличивает беспокойство и толкает к дальним перемещениям в другую часть участка [Фридман, 1996; Blume, Tiefenbach, 1997; Бутьев, Фридман, 2005; Vergara et al., 2015].

Отсюда высокие требования видов-специалистов к устойчивости эксплуатации территории, ср. зеленого дятла с седым [Фридман, 2009] или жизненные стратегии белоспинных и больших пестрых дятлов (табл. 4). Первые регулярно «обходят» участок, включающий разные местообитания, и в каждом из обследуемых «пятен» мозаики, в разных микростациях, на разных субстратах, обилие корма должно восстанавливаться за время между посещениями, тоже весьма предсказуемое [Blume, Tiefenbach, 1997; Бутьев, Фридман, 2005, Botello-Gut, 2006; Vergera et al., 2015].

Таблица 4

Альтернативность социальной организации большого пестрого и белоспинного дятлов

<i>Dendrocopos major</i>	<i>Dendrocopos leucotos</i>
<p>Пары распадаются на зиму, когда оба пола охраняют мелкие (0,04–0,06 км²) одиночные территории вне зависимости от пола и возраста соседних владельцев. Весной пары воссоздаются вновь объединением одиночных территорий самца и самки, в большинстве случаев не в прежнем составе. Критически важный параметр при образовании пар, увеличивающий скорость процесса, позволяющий начать гнездование в более ранние сроки, – способность партнеров снизить взаимную агрессивность, следующую из исходного восприятия друг друга как потенциальных захватчиков</p>	<p>Многолетнее постоянство пар, занимающих очень крупные (1 км² и более) неохраняемые участки обитания. Пары образуются в основном осенью, подселением кочующих одиночек к птицам, ранее занявшим свободную территорию или потерявшим партнера. Образование пар не торпедировано взаимной агрессией партнеров и не затягивается при ее проявлении (случающемся при нарушениях индивидуальной дистанции) даже в начале процесса</p>

Продолжение табл. 4

<i>Dendrocopos major</i>	<i>Dendrocopos leucotos</i>
<p>Во внегнездовое время одиночные территории используются каждой особью независимо от других; связанность перемещений и скоординированность действий партнеров отсутствует даже во время выкармливания птенцов, зачастую срывающегося из-за взаимной агрессии самца и самки, вдруг столкнувшихся у гнезда при приносе корма. После объединения территорий самца и самки при образовании пары обе птицы перемещаются на участок самца, где и строится гнездо или – при наличии лучших местообитаний – вообще гнездятся за пределами исходно охраняемого пространства</p>	<p>Пространство участка используется парой совместно (с разделением на зоны использования самца и самки; другой вариант – птицы используют его сообща, но с разделением микростаций). Сполна сохраняется связанность перемещений и скоординированность действий партнеров, даже кормящихся вне видимости друг друга, поддерживаемое регулярными встречами и ухаживательными взаимодействиями «низкой интенсивности» (обмен демонстрациями без сближения и перехода к более эффективному, как это происходит весной)</p>
<p>При образовании пар самцы конкурируют за внимание самок, которые в случае их столкновения равнодушно ждут, какой из них оттеснит другого, после чего сближаются и образуют пару именно с ним. Поэтому в конце марта – начале апреля видно несколько самцов, вместе летающих за самкой и при сближении с ней набрасывающихся друг на друга с криком «ре-ре-ре-ри»</p>	<p>При образовании пар самки соревнуются между собой за внимание самцов. Одиночная самка пытается вытеснить самку из пары, или две одиночки конкурируют за обладателя участка. Они сразу же атакуют друг друга, сближение с ухаживательными демонстрациями начинается лишь после исчезновения второй из поля зрения. Самец в это время пассивно ждет в отдалении</p>
<p>Территориальность развита наиболее полно из всех пестрых дятлов, присутствуют все 4 ее формы: обмен специфическими демонстрациями в территориальных конфликтах, дистантная угроза, когда те же самые демонстрации адресуются оппоненту на расстоянии, позволяя пресечь еще не начавшееся нарушение границы, и патрулирование последней, в т.ч. демонстративным полетом, маркировка участка барабанными дробями и криком «кик». При высокой плотности населения в осенне-зимних группировках (выше 15 особей/км²) поле маркировки и поле охраны совпадает с полем использования, территориальные границы проходят</p>	<p>Территориальность отсутствует вовсе: охраняется не пространство, а индивидуальная дистанция вокруг кормящихся птиц. Агрессия, в том числе ритуализированная, фиксируется лишь при случайном нарушении дистанции и восстанавливается редко и не ведет к территориальным захватам. Владельцы не монополизируют пространство участка, соседи туда проникают и кормятся свободно (нет даже т.н. «охраны эксплуатацией» – преимущественного кормления на периферии при возможности проникновения туда соседей). Маркировка участка отсутствует, дробь и крики в период весеннего возбуждения служат</p>

Окончание табл. 4

<i>Dendrocopos major</i>	<i>Dendrocopos leucotos</i>
с точностью до нескольких метров и «общеизвестны», т.е. учитываются не только владельцем и его соседями, но и «третьими особями», включая вселенцев, пытающихся закрепиться в данной группировке	именно и только ухаживанию между самцом и самкой, но не «очерчивают» охраняемое пространство для соседей
Развитость территориальности жестко связана с плотностью поселений, как осенне-зимних, так и гнездовых, также как доля участка обитания, «покрытого» полем наиболее строгой охраны. Нет многолетней привязанности ни к зимовочным, ни к гнездовым участкам. При исключительно жесткой охране первых или достаточно жесткой вторых их размещение между годами изменчиво и зависит от экологической обстановки, притом что филопатрия имеется – после ряда неурожайных лет отсутствовавшие меченые птицы возвращаются на место зимовки в предшествующие урожайные годы	Многолетняя привязанность к территориям повсеместна и никак не связана с плотностью населения, даже там, где последняя высока (дубово-буковые леса Прикарпатья–Карпат, старовозрастные широколиственные леса средней полосы, полидоминантные хвойно-широколиственные леса Приморья). Птицы верны данному участку обитания (как и партнеру) до собственной гибели или до полной невозможности кормления или гнездования там
Рост эффективности коммуникации по ходу образования пары или распределения территорий сопряжен с учащением взаимодействий, интенсификации демонстрирования (хотя скорей в части экспрессивности телодвижений, чем стереотипности предъявления форм), с их концентрированием во времени (все более длинные серии с меньшими перерывами) и в пространстве. Соответственно, особи, одиночные или в парах, исходно рассредоточенные и независимые на собственных участках, все больше концентрируют собственную активность в пространстве, а их взаимодействия все более связаны друг с другом во времени. То есть социальная коммуникация организована как не только самоподдерживающая, но и автокаталитическая реакция, правда, сперва больше работающая на рост интенсивности, чем эффекта	По ходу развития брачных взаимодействий рост эффективности сближения самца и самки сопряжен с прогрессирующей изоляцией соседних пар друг от друга с одновременным урежением взаимодействий, со снижением уровня возбуждения участников и экспрессии используемых демонстраций при росте стереотипности. Социальная коммуникация построена как само-терминирующаяся реакция, достижение эффекта которой уменьшает возбуждение участников, а не увеличивает его

Примечание. Белоспинный дятел из пестрых показывает максимум консерватизма жизненной стратегии, почти всегда сопряженной со стенопопностью, консерватизмом территориальных связей и часто – с морфоэкологической специализацией в отношении кормовых методов. Большой пестрый дятел, наоборот, максимум лабильности («вид-выскачка» по В.В. Леоновичу, см. [Фридман и др., 2016]; прочие виды посередине. Причем оба вида весьма близки [Winkler et al., 2005; Fuchs, Pons, 2015]! Настолько, что после коллапса финской популяции белоспинного дятла в 1990-е гг. отмечена гибридизация с большим пестрым (Virkkala et al., 1993) [цит. по: Бутьев, Фридман, 2005], см. также [Фридман, 2012]. По-видимому, смешанные пары образовывали территориальные одиночки, не имевшие шансов найти пару; их число постоянно росло по мере падения численности (Lehiconen et al., 2011) [цит. по: Фридман и др., 2016].

Отсюда альтернативность пространственно-этологической структуры популяций зеленого, белоспинного, среднего и трехпалого, с одной стороны, большого пестрого и седого – с другой (малый пестрый *Dendrocopos minor* и острокрылые дятлы *D. kizuki*, *D. canicapillus* – посередине). В других группах птиц виды-специалисты также привержены консервативной стратегии, генералисты – лабильной¹⁷. Но только в природных ландшафтах! Их трансформация, особенно в ходе урбанизации территорий, в рамках ответного приспособления (урбанизации видов, немедленной или с задержкой на «отступление» к их периферии) лабилизирует жизненные стратегии, в т.ч. в этих аспектах [Фридман и др., 2016].

В таком случае генералист вытеснит специалиста, стохастически выедавая часть общих ресурсов, чем непредсказуемо понижает обилие корма в совместно используемых биотопах. Этакое «создание шума», снижающее информационную ценность сигналов от местообитания, на которые «привык» ориентироваться вид-специалист. Последний в этих условиях не достигает того уровня добычливости, на который «рассчитывал» при использовании соответствующих кормовых методов, и не способен приспособительно изменить ассортимент этих последних, ибо снижение ресурсообеспеченности по участку стохастическое, а не закономерное.

¹⁷ В тех аспектах биологии, в которых эти виды оказываются теми или другими, – связи пространственные, биотопические, социальные связи особей, жизненная стратегия вида как бы «суммируется» из этих «кусочков». Так, территории зеленого дятла жестко привязаны к предпочтительным элементам ландшафта, отдельные места кормления – к специфическим микростациям [Blume, 1996; Фридман, 2009], контрастируя с крайней подвижностью занятых территорий в пространстве всех населенных видом местностей, причем прекращение гнездования в одном месте и начало в другом не зависит от успешности размножения там в прежние годы. Сходные максимумы консерватизма биотопических, но одновременно – лабильности территориальных связей, отмечен у среднего дятла.

Далее «подрывается» необходимая специалисту устойчивость эксплуатации территории, предсказуемость мест и способов кормодобывания, регулярный «обход» делается невозможным, и птицы покидают участок.

Так, седой дятел – менее специализированный мирмекофаг, чем зеленый – вытесняет его при сообитании в одних и тех же биотопах [Фридман, 2009]. И наоборот: вытеснив специалиста, генералист не задерживается в «его» местообитаниях, ибо «не умеет» поддерживать добычливость кормовых методов на устойчиво высоком уровне. Его поведенческий репертуар не содержит достаточное количество требующихся здесь специализированных кормовых методов. А неспециализированные, вроде осматривания и склевывания/выковыривания на ходу, не обеспечивают генералисту устойчивость эксплуатации участков, выбранных в более структурированном местообитании.

Разнообразные субстраты последнего хоть и больше «насыщены кормом» [Jackson, 1979; Conner, 1979; Bull et al., 1986; Scherzinger, 2002; Botello-Gut, 2006; Czeszczewik, 2009], но он доступен при применении специализированных кормовых методов в определенных микростациях, специфическая архитектура которых выступает «сигналом запуска». Неслучайно в каждой из гильдий у видов-генералистов и специализированных кормовых методов в поведенческом репертуаре меньше, и распознавание специфических микростаций их применения происходит хуже.

Действительно, в сообитании более специализированной к широколиственным лесам голубой лазоревки *Parus caeruleus* с более генерализованной большой синицей *Parus major* первая собирает больше корма с одной и той же площади и с каждого отдельного места кормления. Возможности пользоваться неспециализированными способами у лазоревки хуже, поскольку она физически слабее, может «расковырять» ограниченное число субстратов, но значительно лучше «лушит» полые стебли и другие «каверны» в побегах, содержащие корм, и тщательней собирает гусениц с поверхности. Будучи слабей, она также проигрывает интерференционную конкуренцию, например, за дуплянки [Török, Toth, 1999; Dhondt, 2011].

Пока вид-генералист сосуществовал со специалистом в его биотопах, он мог копировать его кормовые методы, повторять его выбор микростаций и пр., тем более что исходно меньшая степень специализации предполагает большую пластичность поведения, а значит, легкость подобного «обезьянничанья». Действительно, у синиц распространение новых кормовых методов в популяции куда более характерно для менее специализированных больших синиц и лазоревок, чем для специализированных и стенотопных гаичек, гренадерок и пр. [Aplin et al., 2013, 2014].

Но после исчезновения «модели для подражания» генералист не может воспроизвести чужие методы в собственном поведении, поэтому очищает занятое местообитание. На эту территорию вновь вселяется специалист; тем более что его популяционная система наиболее приспособлена к поиску и заселению периодически появляющихся «островов» оптимальных для него сложных и высокопродуктивных местообитаний. Такое описано во взаимодействиях зеленого и седого дятлов в Московской области и других районах центра Нечерноземья в XX в., и особенно в 1984–2009 гг. Второй вид во время подъемов численности везде вытеснял первый (вопреки тому, что в плане интерференции он значительно слабее: все стычки проигрывает), после чего очищал местообитания зеленого дятла, через несколько лет вновь им заселявшиеся. Далее цикл повторялся, и так приблизительно 3–4 раза в столетие [Фридман, 2009].

Обратите внимание, циклическое вытеснение одним видом другого здесь происходит при заведомом избытке ресурсов. Другое противоречие с обычными представлениям о конкуренции: вытесняющий вид сильно уступает вытесняемому в смысле эффективности эксплуатации местообитаний. То и другое объяснимо лишь мощной способностью генералистов «создать помехи», «сбивающие» добычливость кормления специалиста, подрывающие устойчивость эксплуатации территории, и тем ликвидирующих его преимущества. Следовательно, «производимый шум» – еще одно орудие конкуренции, требующее учета в моделях взаимодействия популяций.

5. От особей к популяциям: взаимные вытеснения «городских» видов

В примерах выше речь шла о конкуренции «на молекулярном уровне» – между отдельными особями или парами видов А и Б, использующих одни и те же биотопы в зоне перекрытия участков, как у зеленого и седого дятлов [Там же, с. 107–116]. Однако у всех «социальных» позвоночных индивиды не независимы, а интегрированы в системы надиндивидуального уровня (популяции и сообщества), см. табл. 1. Специфический паттерн структуры последних эффективно управляет перемещениями и взаимодействиями объединенных им индивидов, в том числе конкурентными. Это т.н. «сортировка особей внутри популяции» по потенциям развития определенного поведения в определенной среде, точность и интенсивность которой отражает регуляторные возможности системы [Фридман, 2013, разд. 5.5].

Поэтому в каждой из местностей внутри видового ареала особи данного вида появляются «в нужное время и в нужной точке» используемого

ряда местообитаний не по «собственному хотению» и не случайно, но закономерно. Дальше они вступают (или нет) в конкуренцию с соседними особями других видов; важно подчеркнуть, что сигнальное поле группировок «направило» именно их и именно туда, исходя из индивидуальных особенностей поведения, физиологического состояния и прочих характеристик (см. про ориентирующую и направляющую роль при внутривидовых перемещениях «профилей привлечения» и «профилей страха» у разных видов птиц и млекопитающих, образованных сигнальным полем группировок, с одной стороны, и несигнальными компонентами средообразующей деятельности особей – с другой [Фридман, 2014, 2015]).

Поэтому можно говорить о конкуренции видов А–Б, сообитающих в одной местности, на уровне популяционных систем. Они «лучше» или «хуже» перераспределяют особей разного «качества» между местообитаниями разной ценности, в попытках максимизировать (1) репродуктивный выход и (2) устойчивость воспроизводства социальных, биотопических и пространственных связей, вместе составляющих пространственно-экологическую структуру популяции. Что и определяет победителя во взаимодействии популяций А–Б: выигрывает более устойчивая к средовому «шуму» (включая и созданный присутствием другого вида), точней и быстрее регулирующая перемещения и взаимодействия особей несмотря на него [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2012; Фридман и др., 2016].

Сильней всего это заметно в городах – «рукотворных ландшафтах», отличающихся даже от других таких же максимумов а) фрагментированности исходных местообитаний видов, б) гетерогенности ландшафтной мозаики – их потенциальных новых местообитаний при урбанизации и в) неустойчивости того и другого, как по интенсивности случайных флуктуаций, так и по скорости направленных изменений «кружева» местообитаний в каждом из анализируемых участков ландшафта [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016].

Там обычны случаи вытеснения одного из «городских» видов другим или сильного сокращения численности одного при занятии другим оставленных местообитаний (хотя подавляющее большинство близких видов прекрасно сосуществуют вопреки полному или значительному перекрытию ниш, растущему пропорционально преобразованию городом природных ландшафтов вокруг него, без каких-либо признаков конкуренции). Что происходит везде при заведомом избытке корма и наличии местообитаний, незанятых обоими: сизарь вытеснил вяхиря на Соловках (его синантропная популяция возникла в монастыре еще

в XVIII в.), рябинник – черного дрозда в Трускавце и др. городах Галиции, а также певчего дрозда и дерябу на Слобожанщине, певчий дрозд – дерябу в Великобритании, сирийский дятел – большого пестрого дятла везде на Балканах и на Украине, где оба вида вошли в контакт, серая ворона – сороку или сойку в разных городах Европы¹⁸ [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман и др., 2016; Фридман, 2018].

Другой пример: недавно появившийся в городах Камчатки домовый воробей *Passer domesticus* теснит давно освоившего их полевого *P. montanus*. «...летом 1981 г. в г. Елизово из Москвы завезли около двух десятков особей домовых воробьев. Из них 16 пережили зиму и загнездились. В течение последующих 17 лет численность домовых воробьев увеличилась до 15–17 тыс. особей. Темп их расселения значительно уступал таковому у полевых воробьев. Домовые воробьи пока не вышли за пределы г. Елизово, возможно, из-за конкурентных отношений с полевыми. Область их гнездования не превышает сейчас 70 км².

В последние 5 лет (1998–2002 гг.) плотность населения в популяции домового воробья здесь колеблется на уровне 100–128 пар/км² и, возможно, близка к стабилизации. Начиная с 1992–1993 гг. в городе Елизово домовый воробей стал вытеснить полевого, а к 1995 г. он стал доминантом в населении птиц города. В 2002 г. его численность уже в 4,5 раза превысила численность полевого воробья.

Независимо от Елизовской популяции домового воробья (*P. domesticus*) в 1992 г. возникла еще одна его популяция на юге Олютерского района в поселке Тилички. Характер расселения и динамика новой популяции домового воробья на севере Камчатки напоминает ситуацию с полевым воробьем на юге Камчатки: быстрый рост численности и расширение ареала. Возможно, это объясняется отсутствием конкуренции со стороны полевого воробья» [Егорова, Константинов, 2003, с. 88–89]. И более урбанизированный домовый воробей, с большей «проточностью» организации городских популяций, большей «открытостью» состава отдельных поселений, чем полевой (Иваницкий, Матюхин, 1990, 1995) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2005], закономерно теснит этот вид.

Третий пример. Сирийский дятел при расселении на Украине, в Белоруссии, Польше, на юге России заселяет лесные микрофрагменты в безлесном ландшафте (в сельских населенных пунктах, поселках

¹⁸ В отличие от всех прочих примеров, здесь вытеснение двустороннее: в одних городах сорока – ворону, в других – наоборот. Связано это с недавней урбанизацией обоих видов в Европе, по степени которой в одних регионах сорока опережает ворону, в других – ворона сороку [Фридман и др., 2016].

и городах), в т.ч. многолетние сады, городские парки и (позже всего) лесопарки, лесополосы, байрачные леса и пр. До проникновения этого вида в крупнейших из них, вроде городских лесов или старых лесопосадок в степи, гнезился большой пестрый дятел.

Сообитание с сирийским везде длится недолго: *Dendrocopos major* или исчезает, как в Аскании-Нове [Листопадский, 2016], или сохраняется только в крупнейших городских лесах, представляющих собой окраину массивов области. Кроме собственных местообитаний – микрофрагментов древесно-кустарниковой растительности среди полей и застройки, сирийский занял и прежние биотопы *D. major*, включая достаточно крупные лесные массивы: грабинники, тополевики и т.д. [Blume, Tiefenbach, 1997; Бутьев, Фридман, 2005; Figarski, Kaitoch, 2018].

На этом, однако, процесс не заканчивается. В последние годы численность сирийского дятла в городах Польши сильно упала, большого пестрого – выросла, он «возвращается» в оставленные местообитания города / ближних пригородов [Michalczyk, Michalczyk, 2016a, b]. Наиболее вероятная причина «обращения» популяционных трендов – джентрификация, экспансия личного автотранспорта при отводе все больших площадей под дороги и автостоянки. Все это – следствия капиталистической трансформации планировочной структуры городов, «съедающие» озелененные территории и увеличивающие запечатанные, что дестабилизирует сеть группировок *D. syriacus* в городских ареалах, т.к. она привязана к «зеленым островам», а они разрушаются непредсказуемым для птиц образом и в большем количестве, чем появляются вновь [Kajtoch, Figarski, 2017; Figarski, Kaitoch, 2018]. Поэтому популяция теряет устойчивость и сокращается сразу по всей территории города, «оставляя» часть биотопов *D. major*. Их популяции оказываются более устойчивыми, т.к. «опираются» на пригородные леса, и в новых условиях менее конкурента уязвимы к «подрыву» трансформациями урболандшафта.

Какие отсюда следуют выводы? Если рассматривать конкуренцию близких видов на уровне взаимодействия популяционных систем, «шум» и «помехи» урбосреды, с вызванной ими демографической стохастичностью, отнюдь не нейтральны для исхода процесса. С одной стороны, они «подыгрывают» более урбанизированным видам, т.к. «конструкция» их популяционной системы предполагает большую устойчивость в нестабильной, гетерогенной и быстро меняющейся среде, и регуляторные возможности в этих условиях выше. Здесь создающая «шум» биотопическая и демографическая динамика даже облегчает воспроизводство структуры системы, примерно по тем же причинам, почему благодаря стохастическому резонансу оптимальный уровень шума в канале связи

подчеркивает сигнал, а не смазывает его [Фридман, 2013; Фридман и др., 2016]. Меняя мозаику группировок в городском ареале, перераспределяя особей между группировками, вид сохраняет устойчивость вопреки эволюции урболандшафта, как серфингист на волнах.

С другой стороны, те же «шум» и «помехи» подрывают воспроизводство популяционной системы второго вида, «конструкция» которого «хуже», что означает меньшую устойчивость в тех же условиях, – и вытесняется [Фридман, Ерёмкин, 2009]. Какими бы ни были результаты взаимодействий между отдельными особями разных видов в конкретных «точках» местообитаний, средовая стохастичность, присущая ландшафту в целом, а) определяет «победу» более устойчивой «конструкции отношений» во взаимодействующих популяционных системах, интегрирующих особей своего вида в одно целое, распределяющих их по «кружеву» местообитаний (= по «аренам» будущей конкуренции) и б) лучше или хуже «готовящих к бою» на каждой из них.

Последнее особенно важно при взаимодействии видов во всех нестабильных, гетерогенных и быстро меняющихся ландшафтах, а особенно в городе. Там успех или неудача конкурентного вытеснения практически полностью детерминированы большей или меньшей устойчивостью пространственно-этологической структуры видовых популяций к названному «шуму» [Фридман и др., 2016], т.е., попросту говоря, в каждом городском ареале более урбанизированные популяции вытесняют менее урбанизированные близких видов, независимо от характера их отношений вне города, особенностей экологической специализации и пр.

Так, в городах северо-запада США подробно изучена конкуренция между завезенным туда уже городским мексиканским чечевичником и домовым воробьем, освоившим тот же ландшафт ранее. Распространение чечевичника уменьшило численность и привело к вытеснению воробьев, однако не были исключены другие причины, помимо конкуренции. Далее в ряде мест чечевичников охватила эпизоотия микоплазматического конъюнктивита от нового штамма *Mycoplasma gallisepticum*, ставшая своего рода естественным экспериментом – способствует освобождению от близкого вида росту популяции воробьев или нет? Да, способствует. Численность обоих видов менялась в противофазе как в период, когда популяция чечевичников росла, как и в период, когда она сокращалась. Далее в каждом из мест обитания воробьев коэффициент геометрической прогрессии роста численности в следующий период отрицательно зависел от начальной численности чечевичников [Cooper et al., 2007; Dhondt, 2011, chapt. 2.1, 8.5].

То есть еще раз видим, что конкурентноспособность городских популяций больше зависит от устойчивости их социальной и территориальной организации, а не от адаптации «наполняющих» их индивидов к конкретным факторам урбосреды. Так, бледный стиж *Apus pallidus* проник в Софию позже многочисленного там черного *A. apus*, но быстрее урбанизируется. Он более связан с городом, лабильней реагирует на изменения урбосреды, поэтому со временем может вытеснить черного [Antonov, Atanasova, 2002].

Иными словами, в городе, наиболее нестабильном и быстро меняющемся ландшафте даже из «рукотворных», не говоря о природных, жизнеспособность видовых популяций максимально определяется устойчивостью воспроизводства пространственно-этологической структуры группировок в «архипелаге» местообитаний, крайне непостоянном во времени и в пространстве, и по минимуму – устойчивостью эксплуатации ресурсов на каждом из «островов», т.к. их и биотопов – избыток. Это следствие «экологического следа» города [Фридман и др., 2016; Фридман, 2018]: в природных ландшафтах все прямо наоборот.

То есть в урболандшафтах конкурентная мощность вида позитивно связана с устойчивостью воспроизводства «конструкции» его популяционной и социальной систем. Благодаря этому, как показано И.А. Жигаревым на мелких млекопитающих, виды, оставшиеся неурбанизированными, под давлением среднего «шума» и связанного с ним стресса¹⁹ отступают в нетипичные для них местообитания, единственное достоинство которых – минимальный уровень «шума», созданного воздействием города на природные территории. Все прочие их характеристики (кормовые, защитные условия, характерность для вида и пр.) – отрицательные. Это и меньшая продуктивность в сравнении с видотипичными биотопами, высокая изолированность, создающая уязвимость к «островному эффекту», невозможность использования «плюсов» урболандшафта, в первую очередь большей продуктивности в отношении зеленых и семенных кормов, достигающейся при умеренной рекреации. Напротив, урбанизированным популяциям близких видов

¹⁹ Одна из наглядных визуализаций того и другого в данной группе – непредсказуемое для зверьков развитие дорожно-тропиночной сети на природных территориях города вследствие массовой рекреации. Для быстро урбанизирующихся видов пересечение дорожек скоро перестает быть связанным с внутренним напряжением и стрессом, даже если высок риск гибели при пересечении. У всех неурбанизирующихся видов, вроде пашенной полевки *Microtus agrestis*, соответствующий стресс остается высоким, выступает главной проблемой при быстром пересечении, непосредственно побуждает отступать пусть в нетипичные, но зато минимально «потревоженные» человеческой активностью местообитания, по сути, представляющие собой «экологическую ловушку» [Жигарев, 2002, 2004].

соответствующий «шум» практически не создает проблем (вследствие устойчивости к средовому стрессу) и позволяет воспользоваться его выгодами [Жигарев, 2002, 2004].

Более того, быстрое освоение города уже урбанизированным видом может сорвать успешно идущую урбанизацию другого, также при избытке ресурсов. Так, до завоза домового воробья на Камчатку (1970–80-е гг.) быстро прогрессировало освоение городов полуострова курильским подвидом сибирского горного вьюрка *Leucosticte arctoa brunneonucha*. Как часто бывает, урбанизация шла «через зимовку»: все больший процент вьюрков после откочевки с мест гнездования устремлялся в крупные города. Молодые птицы, не видевшие города, увлекались уже зимовавшими там. Могло начаться и размножение; по крайней мере, уже через 4–5 месяцев после отлова постанова гнездовых ящичков птицам, доселе не видевшим человека, стимулировала их к размножению. Однако все сорвалось из-за экспансии домового воробья [Герасимов, 2000].

Что объясняет известные парадоксы городских экосистем. Согласно существующей экологической теории, обострение конкуренции ведет вроде бы к разделению ниш. Но именно в городских биотопах ниши близких видов конвергируют до полной неразличимости. То же самое наблюдается при выпадении снега, резком похолодании, затяжных дождях и других ухудшениях погодных условий, увеличивающих «напряжение жизни» у птиц (например, снижением доступности корма).

Эта конвергенция обнаружена у «городских» видов мышевидных грызунов даже в случае столь «мягкого» и постепенного воздействия, как рекреационная нагрузка на городские леса и парки.

На участках леса, не подверженных рекреации, экологические ниши (и характерные местообитания) близких видов в значительной степени разделены. Например, малые лесные мыши (*Sylvaemus uralensis*) приурочены к «неморальным» сообществам, рыжие полевки – к «сухим» и «болотистым» растительным сообществам, имеющим «таежный облик».

На участках рекреационного использования индивидуальные участки лесных мышей полностью (100%) пересекались с участками рыжих полевок. Под воздействием рекреации также пропадает избирательность биотопических предпочтений разных видов: все устойчивые виды становятся *эвритопными* и *биотопически пластичными*. Например, у лесной мыши не обнаружено предпочтения каких-либо участков растительных ассоциаций и иных неоднородностей мозаичной среды (почвенного, эдафического характера), явно избегались лишь участки ксерофильного сосняка [Жигарев, 2002, 2004].

В годы депрессии численности виды-доминанты в естественных мозаичных биотопах – лесная мышь и рыжая полевка – оптимально делят территорию, предпочитая разные микроусловия и разные типы растительности. На участках, нарушенных рекреацией, микробиотопические ниши обоих видов начинают полностью перекрываться при исчезновении сколько-нибудь видоспецифических предпочтений микростаций (Жигарев, Шаталова, 1985) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

Сильная конвергенция местообитаний устойчивых видов также связана с концентрацией зверьков в общих «островках безопасности», на участках с наибольшей доступностью пищевых ресурсов (семян и зеленой массы). Это увеличивает степень перекрывания ниш разных видов. При умеренной рекреационной нагрузке исходно экологически различные виды оказывают в одних и тех же частично трансформированных местообитаниях с наилучшими кормовыми и защитными свойствами. Под воздействием рекреации увеличивается перекрывание не только оптимумов экологических ниш, но и их центров, вплоть до статистической идентичности последних (Жигарев, 1993) [цит. по: Жигарев, 2004].

Например, для малых лесных мышей «сухие» и «болотистые» сообщества с «таежным» обликом – это в первую очередь «станции расселения», неблагоприятные для постоянного обитания. Но под воздействием умеренной рекреации позиции вида в первую очередь увеличиваются именно в этих сообществах, особенно сильно в сосняках-черничниках. Локальная плотность вида здесь максимальна (до 60 особей/га), средняя осенняя плотность в 3–20 раз превышает значения для участков леса, не подверженных рекреации, а интенсивность размножения наиболее высока. Сходным образом под воздействием рекреации для рыжей полевки возрастает значение сосняка черничного. Плотность населения там – 101,8 особей/га – в «природных» местообитаниях фиксируется лишь в широколиственных или в островных лесах. Далее, по мере нарушения растительности рекреационным воздействием у фоновых видов грызунов происходит рост эвритопности. Виды все меньше дифференцируются в отношении предпочитаемых парцелл растительности, падает избирательность предпочтения каждым видом «своей» серии растительных сообществ [Жигарев, 2002, 2004]. Процесс конвергенции ниш получает тем большее распространение, чем больше рост рекреационной нагрузки вызывает олуговение травостоя, а затем и замену лесных и луговых видов сорной и рудеральной растительностью. Тем более что сорная растительность в отличие от лесного и лугового разнотравья не зависит от градиентов гидротермического режима почвы, протягивающихся от положительных элементов рельефа к отрицательным [Природный комплекс..., 2000].

Но увеличение эвритопности, расширение «городской» ниши происходит лишь у тех видов, популяции которых *остаются устойчивы* при данной интенсивности воздействия. У неустойчивых видов (темная полевка *Microtus agrestis*) происходит обратный процесс – сокращение ниши с вытеснением популяций в наименее нарушенные, но пессимальные и нехарактерные местообитания. В своих естественных местообитаниях *M. agrestis* связана с влажными фитоассоциациями. В рекреационных лесах вид сохраняет стенолопность и не расширяет ниши, но занимает сухие участки нарушенного сосняка-белошника и мезофильные – ольшанника-звездчаткового, противоположные по градиенту влажности [Жигарев, 2002].

M. agrestis также первой выпадает из фауны грызунов рекреационных лесов, причем вероятность вымирания вида на определенной территории резко возрастает после сдвига реализованной ниши в нетипичные местообитания. Важно подчеркнуть, что сдвиг ниши, увеличивающий уязвимость вида к рекреационным воздействиям, вызван именно неустойчивостью популяционной системы к средовому стрессу в условиях накопления нарушений растительного покрова при дополнительном воздействии фактора беспокойства, связанного с нарушением. Оно проявляется в первую очередь при пересечении тропинок, что связано со стрессом открытого поля, риском нападения хищника при переходе пространства, свободного от растительности.

По мере развития дорожно-тропиночной сети в рекреационных лесах неустойчивые виды грызунов все больше блокируются внутри относительно ненарушенных «островов» растительности, что парализует нормальное кормление зверьков. Эта неустойчивость в условиях повышенного риска – непосредственная причина вытеснения видов вроде темной полевки, а не конкуренция и не рекреационное воздействие как таковое [Жигарев, 2002].

Следовательно, ни неблагоприятный сдвиг ниш стенолопных уязвимых видов, ни расширение ниш эвритопных устойчивых видов сами по себе не связаны с конкурентными отношениями между ними. Во всяком случае, первое под воздействием рекреации происходит существенно раньше, чем второе, конкуренция же требует продолжительного взаимодействия популяций. К тому же умеренное нарушение растительности под воздействием рекреации создает безусловный избыток зеленого и семенного корма для грызунов (как по качеству, так и по биомассе). Поэтому расширение топических ниш у одних и сужение у других видов обусловлено разным уровнем устойчивости соответствующих популяционных систем к разнообразным стрессорам, производным

от всех трех составляющих изменений: нарушения растительности, увеличения стохастической, непредсказуемой мозаичности среды, и процесса инсуляризации массива изнутри.

Тогда приспособительные возможности отдельных особей в городской популяции (выраженные «нетипичными» способами гнездования, сбора корма, защиты от хищников и пр.) есть функция устойчивости/неустойчивости популяционной системы вида в соответствующем городском ареале.

При устойчивости видовой популяции приспособительные возможности растут, увеличивается частота и разнообразие «уклонений» городских птиц от обычного видоспецифического поведения (что ошибочно трактуется натуралистами как «адаптация к условиям города»). При потере устойчивости и падении численности популяции приспособительные возможности особей сокращаются до жесткого следования видовым стереотипам. Это ведет к еще большей неустойчивости популяции в урбосреде. Например, в рекреационных лесах в паре малая лесная мышь – рыжая полевка именно первый вид сильнее меняет пространственное распределение при меньшей степени расширении ниши. Он же демонстрирует наибольшее колебание численности (Жигарев, 1997) [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009].

Если этот направленный сдвиг биотопических предпочтений был бы вызван «проигрышем» одного из видов в конкуренции, он сопровождался бы увеличением смертности (и других показателей увеличения скорости убыли популяции при сокращении темпов воспроизводства). Но в городской популяции интенсифицируются оба процесса: увеличивается гибель самих особей, их гнезд и птенцов в разных «экологических ловушках» и интенсифицируется размножение в оптимальных местообитаниях. Подобная «двойственность» отмечена не только у млекопитающих, но и у птиц [Фридман, Ерёмкин, 2009].

Заключение

Обычно считается, что специализация эволюционно выгодна: когда недостаток ресурсов «запустит» эксплуатационную конкуренцию, специалист ее выигрывает. Однако в этих суждениях не учитываются не прямые воздействия, следующие из средообразующих последствий активности и «специалиста», и «генералиста» в местности обитания, где частью перекрываются спектры используемых биотопов (в т.ч. «в наименьшем масштабе» – микростадий) и «запускаемых» обоими видами кормовых методов. Причем наибольшее перекрытие касается наименее специализированных кормовых методов и местообитаний

и/или погодных условий и других обстоятельств, в которых даже специалисты вынуждены пользоваться по преимуществу ими.

«Стохастическое выедание» кормовых объектов в местообитаниях другого вида, создающее «помехи» его кормодобыванию в той мере, в какой последнее ориентируется на сигналы местообитания и зондирование субстратов «вслепую» вместо непосредственного сбора кормовых объектов, – лишь один из способов подавления одним видом другого не напрямую, а через средопреобразовательную деятельность, меняющую гетерогенность местообитания «с точки зрения» обоих видов, сообитающих на данной территории. Все виды такие изменения производят, в большей или меньшей степени; чтобы стать конкурентией (т.е. фактором, имеющим экологические и эволюционные последствия, от противофазной динамики численности видов до разделения ниш, «расхождения» специализаций и пр.), они должны быть благоприятны для их источника и нет – для близкого вида. Именно не прямое воздействие, следующее из средопреобразования, кардинально меняет взаимоотношения близких видов, специалиста и генералиста (скажем, в мирмекофагии, как у зеленых и пестрых дятлов-генералистов, собирающих корм с поверхности, или в значимости долбления ксилофагов в структуре кормодобывания, как у пестрых дятлов-специалистов).

Ряд вариантов такой «атипической конкуренции» между видами был предположен В.В. Суловым на основе данных литературы. Как и для вышеописанных случаев, в их основе везде – не прямое воздействие на конкурента(-ов) через средопреобразование, следующее из жизнедеятельности особей данного вида. Поэтому здесь возможно вытеснение при избытке ресурсов окружающей среды и/или без прямых столкновений между особями данных видов.

Во-первых, это устойчивость к паразитам, «сопровождающим» данный вид, но губительных для другого (как в случае половых партнеров, это ресурс, но не ресурс окружающей среды).

Во-вторых, это «заявка на биотоп», характерная для самых мощных эдификаторов, формирующих собственную среду обитания. В лесной зоне это бобры, вывалы и запруды которых создают заболачивания, мозаично чередующиеся с прудами и более сухолюбивой растительностью по их берегам; зубры *Bison bonasus* и (некогда) туры *Bos primigenius*, стада которых создавали сеть связанных между собой крупных полей со степной или остепненной растительностью на всем пространстве катены, от водораздела до поймы [Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004; Коротков, 2017]. Все это ослабляет

воздействие потенциально сообитающих с ними потребителей веточно-го и/или травянистого корма: разных видов оленей, косуль, зайцев. Еще «радикальней» ушли от интерференции с клетками иммунной системы гангренозные клостридии (убивают хозяина) или в геологическом прошлом – цианобактерии (создав кислородную атмосферу).

В-третьих, это «заявка на экосистему» или филоценогенез, по В.В. Жерихину, возможный лишь для нескольких, но не для двух видов. Один из них не только быстрее заселяет естественные «бреши» в сообществах – гари, ветровалы и иные последствия внешних или внутренних нарушений, вроде всплеск размножения ксило- и филофагов, – но и формирует с помощью других видов собственные сукцессионные ряды. Со временем всем, кто не «впишется» в них, в сообществе просто не останется места.

Если время не считать ресурсом, то здесь недостатка в ресурсах нет. Появление «брешей» – вопрос вероятностный: для запуска этого рода конкуренции их (брешей) не может быть слишком много (этот вариант – уничтожение одного вида внешними условиями и заселение освободившейся территории) или слишком мало (в этом случае вообще не имеем «брешей», В.В. Жерихин для этого случая предусмотрел переспециализацию, но мы этот случай не рассматриваем). Время – настолько специфический ресурс (он есть во всех экосистемах), что данную конкуренцию нельзя считать эксплуатационной.

Распространенность всех их в природе и формы проявления заслуживают специального изучения.

Библиографический список / References

1. Анализ работ Г.Ф. Гаузе о динамике численностей видов в биологических сообществах / Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Девяткова Г.Н., Угер Е.Г. // Историко-математические исследования. Вторая серия. Т. 14. М., 2011. С. 224–242. [Tutubalin V.N., Barabasheva Y.M., Devyatkova G.N., Uger E.G. Analysis of the G.F. Gause works on the dynamics of species in biological communities. *Istoriko-matematicheskiye issledovaniya. Vtoraya seriya*. Moscow, 2011. Pp. 224–242.]

2. Атлас малонарушенных лесных территорий России / Аксенов Д.Е., Добрынин Д.В., Дубинин Д.Ю. и др. М., 2003. [Aksenov D.E., Dobrynin D.V., Dubinin D.Yu. et al. Atlas malonarushennyh lesnyh territoriy Rossii [Atlas of intact forest areas of Russia]. Moscow, 2003.]

3. Боголюбов А.С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи в лесах Подмосковья // Зоологический журнал. 1986. Т. 65. № 11. С. 1664–1674. [Bogolybov A.S. Structure and composition of spatial niches in mixed-species tit flocks in the forests of the Moscow region. *Zoologicheskij zhurnal*. 1986. Vol. 65. № 11. Pp. 1664–1674.]

4. Боголюбов А.С. Зависимость пространственной структуры и численности сообществ птиц от площади поверхности фитоэлементов в лесных биоценозах // Экология. 1988. № 5. С. 57–61. [Bogolyubov A.S. Causal connections between spatial structure and number of bird assemblages on spatial area of the leaves, trunks and twigs in forest communities. *Ekologia*. 1988. № 5. Pp. 57–61.]

5. Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. Зимнее пространственное распределение лесных воробьиных птиц по макро- и микроместообитаниям // Экология. 1987. № 3. С. 53–57. [Bogolyubov A.S., Preobrazhenskaya E.S. Winter habitat and spatial distribution of forest passerines. *Ekologiya*. 1987. № 3. Pp. 53–57.]

6. Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. Временная динамика численности и компоновки экологических ниш видов птиц, входящих в синичьи стаи // Экологическая ординация и сообщества. М., 1990. С. 64–78 [Bogolyubov A.S., Preobrazhenskaya E.S. Temporal dynamics of the number and arrangement of ecological niches of bird species belonging to the mixed tit flocks. *Ekologicheskaya ordinatsia i soobshchestva*. Moscow, 1990. Pp. 64–78.]

7. Бут'ев В.Т., Фридман В.С. Большой пестрый дятел. Сирийский дятел. Средний дятел. Белоспинный дятел. Трехпалый дятел // Птицы России и сопредельных регионов. Собообразные – дятлообразные. М., 2005. С. 325–328. [But'ev V.T., Friedmann V.S. Great spotted woodpecker. syrian woodpecker. Middle spotted woodpecker. White-backed woodpecker. Three-toed woodpecker. *Ptitsy Rossii i sopredelnykh regionov. Sovoobraznye – dyatloobraznye*. Moscow, 2005. Pp. 325–328.]

8. Ванисова Е.А., Никольский А.А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова). Журнал общей биологии. 2012. Т. 73. № 6. С. 403–417. [Vanisova E.A., Nikol'ski A.A. Biological signal field of mammals (to the 110th ann. of prof. N.P. Naumov birth.). *Zhurnal obshchey biologii*. Vol. 73. № 6. Pp. 403–417.]

9. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М., 1976. [Volterra V. Matematicheskaya teoriya bor'by za sushchestvovanie [Mathematical theory of struggle for existence]. Moscow, 1976.]

10. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2-х т. М., 2004. [Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' [East European forests: Its Holocene and modern history]. In 2 parts. Moscow, 2004.]

11. Вымирание крупных травоядных млекопитающих: нишевые параметры сосуществующих в изоляции овцебыка *Ovibos moschatus* и северного оленя *Rangifer tarandus* / Шереметев И.С., Розенфельд С.Б., Сипко Т.П., Груздев А.Р. // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 1. С. 62–73. [Sheremetev I.S., Rozenfeld S. B., Sipko T.P., Gruzdev A.R. Extinction of large herbivore mammals: Niche characteristics of musk ox *Ovibos moschatus* and reindeer *Rangifer tarandus* coexisting in isolation. *Zhurnal obshchey biologii*. 2014. Vol. 75. № 1. Pp. 62–73.]

12. Галушин В.М., Кузнецов А.В. Концепции жизненных стратегий птиц // Материалы X Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 1. Мн., 1991. С. 12–17 [Galushin V.M., Kusnetsov A.V. Life-strategies concept in birds. *Materialy X Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferentsii*. Part 1. Minsk, 1991. Pp. 12–17.]

13. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. М., 1999. [Gause G.Ph. Bor'ba za sushchestvovanie [The struggle for existence]. Moscow, 1999.]

14. Герасимов Н.Н. Курильский горный вьюрок *Leucosticte arctoa brunneonucha* (Brandt, 1984) на Камчатке // Биология и охрана птиц Камчатки. 2000. № 2. С. 105–109. [Gerasimov N.N. Kuril subspecies of the Asian Rosy-Finch

Leucosticte arctoa brunneonucha on Kamtchatka. *Biologiya i ohrana ptits Kamchatki*. 2000. № 2. Pp. 105–109.]

15. Гиляров А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // *Природа*. 2007. № 11. С. 29–37. [Gilyarov A.M. From niches to neutrality in the biological community. *Priroda*. 2007. № 11. Pp. 29–37.]

16. Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // *Журнал общей биологии*. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401. [Gilarov A.M. New search of universal patterns in community organization: The concept of neutrality paved the way to a new approach. *Zhurnal obshchey biologii*. 2010. Vol. 71. № 5. Pp. 386–401.]

17. Головатин М.Г. Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Екатеринбург, 1992. [Golovatin M.G. Troficheskie otnosheniya vorob'inyh ptits na severnoy granitse rasprostraneniya lesov [Trophic relations of passerines on the Northern border of boreal forests]. Yekaterinburg, 1992.]

18. Головатин М.Г. Принципы организации населения птиц северных широт: взгляд в динамике. LAP Publ., 2011. [Golovatin M.G. Printsipy organizatsii naseleniya ptits severnyh shirot: vzglyad v dinamike [Principles of organization of the population of birds of northern latitudes: A look in dynamics]. LAP Publ., 2011.]

19. Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М., 2008. [Gromov V.S. Prostransvenno-etologicheskaya structura populatsii gryzunov [Spatial-ethological structure of rodent populations]. Moscow, 2008.]

20. Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. Математическая модель описания кормового поведения птиц // *Успехи современной биологии*. 1995. Т. 115. № 1. С. 97–105. [Dubrovski V.G., Khlebosolov E.I., Korsunki A.M. Mathematical model of description of feeding behavior of birds. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 1995. Vol. 115. № 1. Pp. 97–105.]

21. Егорова Г.В., Константинов В.М. Экология птиц-дуплогнезdnиков небольшого промышленного города центра Европейской России. М., 2003. [Egorova G.V., Konstantinov V.M. Ekologiya ptits-duplognezdnikov nebol'shogo promyshlennogo goroda tsentra Evropeyskoй Rossii [Ecology of hole-nesting birds the small industrial town of the centre of European Russia]. Moscow, 2003.]

22. Еремина М.А., Груntenko Н.Е. Нейроэндокринная стресс-реакция насекомых: история развития концепции // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017. Т. 21. № 7. Pp. 825–832. DOI 10.18699/VJ17.302 [Eremina M.A., Gruntenko N.E. The neuroendocrine stress-response in insects: The history of the development of the concept. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017. Vol. 21. № 7. Pp. 825–832. DOI 10.18699/VJ17.302]

23. Жигарев И.А. Лесные биологические сообщества в условиях рекреационных нарушений // *Антропогенная динамика экосистем* / Под ред. Н.М. Чернової. М., 2002. С. 71–96. [Jigarev I.A. Forest biological communities under impact of recreation. *Antropogennaya dinamika ekosistem*. N.M. Chernova (ed.). Moscow, 2002. Pp. 71–96.]

24. Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосkовья (популяционный аспект). М., 2004. [Jigarev I.A. Melkie mlekopitayushchie rekreatsionnyh i estestvennyh lesov Podmoskov'ya (populyatsionnyy aspekt) [Small mammals of recreational and natural forests of Moscow region (population aspect)]. Moscow, 2004.]

25. Жизнеспособность популяций. М., 1989. [Zhiznesposobnost' populyatsiy [Populations viability]. Moscow, 1989.]

26. Иваницкий В.В. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 14. М., 1986. С. 127–188. [Ivanitski V.V. Social organization of mixed populations of related species of animals. *Itoги nauki i tekhniki. Zoologiya pozvonochnykh*. Vol. 14. Moscow, 1986. Pp. 127–188.]

27. Ивановский В.В. О взаимоотношениях дербника *Falco columbarius* и чеглока *Falco subbuteo*, гнездящихся на верховых болотах северной Белоруссии // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. № 1615. С. 2474–2482. [Ivanovsky V.V. On the relationship between the merlin and the hocklock nesting in the high bogs of northern Belarus. *Russ. Ornith. J.* 2018. Vol. 27. № 1615. Pp. 2474–2482.]

28. Иваичев В.П. Малый острокрылый дятел. Большой острокрылый дятел // Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные – Дятлообразные. М., 2005. С. 412–422. [Ivanchev V.P. Gray-capped pigmy woodpecker. Yapanese pygmy woodpecker. *Ptitsy Rossii i sopredelnykh regionov. Sovoobraznye – dyatloobraznye*. Moscow, 2005. Pp. 412–422.]

29. Ильина Т.А. Роль энергетики в социальных взаимоотношениях птиц // Орнитология. 1996. Вып. 27. С. 98–126. [Il'ina T.A. The role of energy in the social relations of birds. *Ornithologia*. 1996. Vol. 27. Pp. 98–126.]

30. Иноземцев А.А. Динамика экологических ниш синиц и правило конкурентного исключения // Экология. 1987. Вып. 5. С. 49–56. [Inosemtsev A.A. Dynamics of ecological niches of tits and the rule of competitive exclusion. *Ekologia*. 1987. № 5. Pp. 49–56.]

31. Коротков В.Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Т. 2. № 1. DOI 10.21685/2500-0578-2017-1-1. [Korotkov V.N. Basic concepts and methods of restoration of natural forests in Eastern Europe. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017. Vol. 2. № 1. DOI 10.21685/2500-0578-2017-1-1.]

32. Кузнецов А.В. Сравнительная характеристика населения хищных птиц в ряду антропогенно-трансформированных территорий Верхневолжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. [Kuznetsov A.V. Sravnitel'naya harakteristika naseleniya hishchnykh ptits v ryadu antropogenno-transformirovannykh territoriy Verhnevolzh'ya [Comparative characteristics of birds of prey population in a number of anthropogenically transformed territories of the upper Volga region]. PhD. theses. Moscow, 1993.]

33. Лавренченко Л.А. Гибридное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность? // Журнал общей биологии. 2013. Т. 74. № 4. С. 253–267. [Lavrenchenko L.A. Hybridogenic speciation in mammals: Illusion or reality? *Zhurnal obshchey biologii*. 2013. Vol. 74. № 4. Pp. 253–267.]

34. Листопадский М.А. Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* в Аскании-Нова // Русский орнитологический журнал. 2016. Т. 25. № 1239. С. 213–218. [Listopadsky M.A. Syrian Woodpecker in Askanya-Nova. *Russian Journal Ornithology*. Vol. 25. № 1239. Pp. 213–218.]

35. Малонарушенные лесные территории в бореальных лесах мира. Происхождение, развитие, значение и возможное будущее концепции малонарушенных лесных территорий применительно к бореальным лесам / Журавлева И.В., Комарова А.В., Потапов П.В. и др. // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016.

Vol. 1. № 1. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-5. [Zhuravleva I.V., Komarova A.V., Potapov P.V. et al. Mildly-damaged forest areas in boreal forests of the world. The origin, development, impotence and probable future of the concept of mildly-damaged forest areas with regard to boreal forests. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. Vol. 1. № 1. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-5]

36. Морозов Н.С. Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдаются ли обеднение видового состава и компенсация плотностью? // Виды и сообщества в экстремальных условиях: Сборник, посвященный 75-летию ак. Ю.И. Чернова / Ред. А.Б. Бабенко, Н.В. Матвеева, С.И. Головач и др. М.—София, 2009. С. 429–486. [Morozov N.S. Birds of urban parks as the object of synecological research: Are there any impoverishment of the species composition and compensation of the density? *Vidy i soobshchestva v ekstermalnykh usloviyakh: sbornik, posvyashchenny 75-letiyu ak. Y.I. Chernova*. Moscow—Sofia, 2009. Pp. 429–486.]

37. Одум Ю. Экология: В 2 т. М., 1986. [Odum Yu. *Ekologiya [Ecology]*. In 2 vol. Moscow, 1986.]

38. Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. [Pianka E. *Evolutsionnaya ekologiya [Evolutionary ecology]*. Moscow, 1981.]

39. Поливанов В.М. Экология птиц-дуплогнезdnиков Приморья. М., 1971. [Polivanov V.M. *Ekologiya ptits-duplognezdnikov Primorya [Ecology of hole-nesting birds of Primorye]*. Moscow, 1981.]

40. Преображенская Е.С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М., 1998. [Preobraghenskaya E.S. *Ekologiya vorobinyh ptits Privetluzhya [Passerines ecology in Privetlughye, valley of the rivers Unzha and Vetluga]*. Moscow, 1998.]

41. Природный комплекс большого города: ландшафтно-экологический анализ / Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Глебова О.В. и др. М., 2000. [Kolomyts E.G., Rosenberg G.S., Glebova O.V. et al. *Prirodnyy kompleks bol'shogo goroda: Landshaftno-ekologicheskiy analiz [Natural complex of the big city: landscape-ecological analysis]*. Moscow, 2000.]

42. Роговин К.А. Морфологическая дивергенция видов и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 14. М., 1986. С. 71–126. [Rogovin K.A. *Morphological divergence of species and the structure of terrestrial vertebrate communities. Itogi nauki i tekhniki. Zoologiya pozvonochnykh*. Vol. 14. Moscow, 1986. Pp. 71–126.]

43. Роговин К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60. № 4. С. 394–414. [Rogovin K.A. *Ecology of communities composed by similar species of terrestrial vertebrates (approaches and methods of research). Zhurnal obshchey biologii*. 1999. Vol. 60. № 4. Pp. 394–414.]

44. Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 4. С. 244–267. [Rogovin K.A., Moshkin M.P. *Autoregulation in mammalian populations and stress: An old theme revisited. Zhurnal obshchey biologii*. 2007. Vol. 68. № 4. Pp. 244–267.]

45. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии: Учебное пособие. Самара, 2000. [Rosenberg G.S., Mozgovoi D.P., Gelashvili D.B. *Ekologiya. Elementy teoreticheskikh konstruksiyi sovremennoy ekologii [Ecology. Elements of theoretical constructions of modern ecology]*. Samara, 2000.]

46. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 1. С. 16–37. [Rosenfeld S.B., Sheremetev I.S. Arctic geese (*Anser*) and Cossacks (*Branta*) of Eurasia: Analysis of population and habitat dynamics factors. *Zhurnal obshchey biologii*. 2016. Vol. 77. № 1. Pp. 16–37.]
47. Сахвон В.В. Влияние структуры древостоя на выбор мест для гнездования средним пестрым дятлом *Dendrocopos medius* в пойменных дубовых лесах у северо-восточной границы гнездового ареала (Беларусь) // Вестник БГУ. Сер. 2. Химия, биология, география. 2015. Вып. 1. С. 64–69. [Sakhvon V.V. The influence of the stand structure on the nest-site choice for the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in the floodplain oak forests near the North-Eastern border of the nesting area (Belarus). *Vestnik BGU. Ser. 2. Chimiya, biologiya, geographiya*. 2015. № 1. Pp. 64–69.]
48. Северцов А.С. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73. № 5. С. 323–333. [Severtsov A.S. Relation between fundamental and realized ecological niche. *Zhurnal obshchey biologii*. 2012. Vol. 73. № 5. Pp. 323–333.]
49. Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л., 1941. [Severtsov S.A. Dinamika naseleniya i prispособitel'naya evolyutsiya zhivotnyh [Population dynamics and adaptive evolution of animals]. Moscow–Leningrad, 1941.]
50. Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М., 1951. Т. 1. [Severtsov S.A. Problemy ekologii zhivotnyh [Animal ecology problems]. Moscow, 1951. Vol. 1.]
51. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 2. С. 148–163. [Smirnova O.V. Population organization of biocenosis design of forest landscapes. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 1998. Vol. 118. № 2. Pp. 148–163.]
52. Трофические связи овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на о. Врангеля / Розенфельд С.Б., Груздев А.П., Сипко Т.П., Тихонов А.Н. Трофические связи овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на о. Врангеля // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 4. С. 503–512. [Rosenfeld S.B., Gruzdev A.R., Sipko T.P., Tikhonov A.N. Trophic relationships of the musk ox (*Ovibos moschatus*) and reindeer (*Rangifer tarandus*) on Wrangel Island // *Zool. zhurn*. 2012. Vol. 91. № 4. Pp. 503–512.]
53. Фридман В.С. Разнообразие территориального и брачного поведения пестрых дятлов (рода *Dendrocopos* Koch, 1816 и *Picoides* Lacepede, 1799) фауны Северной Евразии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. [Friedmann V.S. Raznoobrazie territorial'nogo i brachnogo povedeniya pstrykh dyatlov (roda *Dendrocopos* Koch, 1816 i *Picoides* Lacepede, 1799) fauny Severnoy Evrazii [The territorial and courtship behavior diversity of the pied woodpeckers (genera *Dendrocopos* Koch and *Picoides* Lacepede 1816, 1799) in the fauna of North Eurasia]. PhD theses. Moscow, 1996.]
54. Фридман В.С. Взаимодействие популяций зеленого и седого дятлов в Подмосковье: сопряженные изменения численности и ареала в 1984–2007 гг. // Беркут. 2009. Т. 18. Вып. 1–2. С. 77–125. [Friedmann V.S. Interspecific interference between Green and Gray Woodpeckers in Moscow region: Long-term studies during 1984–2007. *Berkut*. 2009. Vol. 18. № 1–2. Pp. 77–125.]
55. Фридман В.С. Трудности биологической концепции вида и пути их преодоления (на примере птиц) // Беркут. 2012. Т. 21. Вып. 1–2. С. 127–182.

[Friedmann V.S. Hardship of the biological species concept and ways of its overcoming (on example of birds). *Berkut*. 2012. Vol. 21. № 1–2. Pp. 127–182.]

56. Фридман В.С. От стимула к символу: сигналы в коммуникации позвоночных. В 2 т. М., 2013. [Fridman V.S. Ot stimula k simvolu: signaly v kommunikatsii pozvonochnykh [From stimulus to the symbol: Communication signals in vertebrates.]. In 2 vols. Moscow, 2013.]

57. Фридман В.С. Номогенетическое // Социальный компас. 28.10.2014. URL: <http://www.socialcompas.com/2014/10/28/nomogeneticheskoe/> [Fridman V.S. Related to nomogenesis. *Sotsialny kompas*. 28.10.2014. URL: <http://www.socialcompas.com/2014/10/28/nomogeneticheskoe/>]

58. Фридман В.С. «Сигнальное поле как регулятор: от «памяти» и «наследственности» к эволюции // Социальный компас. 29.12.2015. URL: <http://www.socialcompas.com/2015/12/29/signalnoe-pole-kak-regulyator-ot-pamyati-i-nasledstvennosti-do-evolyutsii/> [Fridman V.S. Signal field as a regulator on the population level: from “memory” and “heredity” to evolution. *Sotsialny kompas*. 29.12.2015. URL: <http://www.socialcompas.com/2015/12/29/signalnoe-pole-kak-regulyator-ot-pamyati-i-nasledstvennosti-do-evolyutsii/>]

59. Фридман В.С. Город как заказник: (пока?) неиспользуемая возможность // Памяти Германа Павловича Гапочки / Под ред. Д.Д. Соколова. М., 2018. С. 164–193. [Friedmann V.S. City as a wildlife sanctuary: (so far?). Negligible opportunity. *Pamyati Germana Pavlovicha Gapochki*. D.D. Sokolov (ed.). Moscow, 2018. Pp. 164–193.]

60. Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М., 2009. [Friedmann V.S., Eremkin G.S. Urbanisatsiya «dikikh» vidov ptits v kontexte evolyutsii urbolandshafta [Urbanization of “wild” bird species in the context of urban landscape evolution]. Moscow, 2009.]

61. Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова Н.Ю. Возвратная урбанизация – последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // Русский журнал экосистемной экологии. 2016. Вып. 1 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2016-4-3. [Friedmann V.S., Eremkin G.S., Zakharova N.Yu. Is return urbanisation the last chance to save vulnerable birds species in Europa? *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. Vol. 1 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2016-4-3.]

62. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных. М., 1986. С. 5–70. [Shenbrot G.I. Ecological niches, interspecific competition and community structure of terrestrial vertebrates. *Ecological, ethological and evolutionary aspects of the organization of multi-species communities of vertebrates*. Moscow, 1986. Pp. 5–70.]

63. Шубин А.О., Иванов А.П. Экологическая сегрегация пролетных куликов на степных водоемах Европейской России // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 6. С. 707–718. [Shubin A.O., Ivanov A.P. Ecological segregation of migratory waders on steppe water basin of European Russia. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2005. Vol. 84. № 6. Pp. 707–718.]

64. Alder D., Marsden S. Characteristics of feeding-site selection by breeding Green Woodpeckers *Picus viridis* in a UK agricultural landscape. *Bird Study*. 2010. Vol. 57. Pp. 100–107.

65. Andersen L., Hörschelmann H. Siedlungsdichte, Reviergröße und Bruterfolg von Rabenkrähen (*Corvus c. corone* L.) in der Großstadlandschaft Hamburgs. *Hamburg. avifaun. Beitr.* 1996. H. 28. S. 17–42.

66. Anderson T. Conservation assessment for the woodpeckers in the Black Hills National Forest South Dakota and Wyoming. *United States Department of Agriculture Forest Service Rocky Mountain Region Black Hills National Forest Custer, South Dakota*. 2003. April.
67. Angelstam P.K. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. of veget. sci.* 1998. Vol. 9. № 4. Pp. 593–602.
68. Angelstam P., Kuuluvainen T. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: A European perspective. *Ecol. Bull.* 2004. Vol. 51. Pp. 117–136.
69. Angelstam P.K., Mikusiński G. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest – a review. *Ann. Zool. Fennici.* 1994. Vol. 31. Pp. 157–172.
70. Antonov A., Atanasova D. Cohabitation and nest-site selection of Common Swift (*Apus apus*) and Pallid Swift (*A. pallidus*). *Vogelwarte.* 2002. Vol. 41. № 4. Pp. 231–239.
71. Aplin L.M., Farine D.R., Morand-Ferron J. et al. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature.* 2015. Vol. 518. Pp. 538–541.
72. Aplin L.M., Sheldon B., Morand-Ferron J. Milk-bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Anim. Behav.* 2013. Vol. 85. Pp. 1225–1232.
73. Barnagaud J.Y., Devictor V., Jiguet F., Archaux F. When species become generalists: On-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography.* 2011. Vol. 20. № 4. Pp. 630–640.
74. Bellebaum J., Nottmeyer-Linden K. Gibt es "Überpopulationen" von Elster, Rabenkrähe und Eichelhäher in Nordrhein-Westfalen? *LOBF-Mitt.* 1998. Bd. 23. H. 1. S. 29–34.
75. Bildstrom L. Storlommens aggression mot dykänder vid häckplatser kring Skellefteälven, södra Lappland. *Ornis svecica.* 2006. Vol. 16. № 4. Pp. 232–235.
76. Blume D. Schwarzspecht, Grauspecht und Grünspecht: *Dryocopus martius*, *Picus canus*, *Picus viridis*. *Die Neue Brehm-Bücherei.* Bd. 300. Westarp-Wiss., 1996.
77. Blume D., Tiefenbach J. Die Buntspechte. *Die Neue Brehm-Bücherei.* Bd. 315. Magdeburg, 1997.
78. Bobiec A., Jaroszewicz B., Keczyński A. et al. The Afterlife of a tree. A. Bobiec (ed.). Warszawa – Hajnówka, 2005.
79. Botello-Gut B.M. Space use of sympatric woodpecker species: implication of habitat use analysis and guild structure. Dis. manuscript. Zurich, 2006.
80. Brooke R.K., Lockwood J.L., Moulton M.P. Patterns of success in passeriform bird introductions on Saint Helena. *Oecologia.* 1995. Vol. 103. № 3. Pp. 337–342.
81. Brümelis G., Jonsson B.G., Kouki J. et al. Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity. *Silva Fennica.* 2011. Vol. 45. № 5. Pp. 807–821.
82. Buckley N.J. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *Auk.* 1996. Vol. 113. Pp. 473–488.
83. Bull E.L., Peterson S.R., Thomas J.W. Resource partitioning among woodpeckers in Northeastern Oregon. LaGrande, Oregon, 1986. Report # PNW-444. 1986.
84. Carpenter L.F. Social patterns in nectarivorous birds. *Acta 20 Congr. Int. Ornith. Chritchurch,* 2–9 Dec. 1991. Vol. 2. Wellington, 1991. P. 1188–1199.

85. Charman E.C., Smith K.W., Gruar D.J. et al. Characteristics of woods used recently and historically by Lesser Spotted Woodpeckers *Dendrocopos minor* in England. *Ibis*. 2010. Vol. 152. № 3. Pp. 543–555.
86. Charman E.C. et al. Drivers of low breeding success in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* in England: Testing hypotheses for the decline. *Bird study*. 2012. Vol. 59. № 3. Pp. 255–265.
87. Cockle K.L., Martin K., Wesołowski T. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Front. in Ecol. Env.* 2011. Vol. 9. № 7. Pp. 377–382.
88. Conner R.N. Seasonal changes in woodpecker foraging methods: Strategies for winter survival. *The role of insectivorous birds in forest ecosystem*. Dickson J.G. et al. (eds.). Academic Press, 1979. Pp. 95–105.
89. Conner R.N. Seasonal changes in woodpecker foraging patterns. *Auk*. 1981. Vol. 98. Pp. 562–570.
90. Cooper C.B., Hochachka W.M., Dhondt A.A. Contrasting natural experiments confirm competition between House Finches and House Sparrows. *Ecology*. 2007. Vol. 88. № 4. Pp. 864–870.
91. Czeszczewik D. Foraging Behaviour of White-Backed Woodpeckers *Dendrocopos leucotos* in a Primeval Forest (Białowieża National Park, NE Poland): Dependence on Habitat Resources and Season. *Acta Ornithologica*. 2009. Vol. 44. № 2. Pp. 109–118.
92. Czeszczewik D., Walankiewicz W. Logging affects the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* distribution in the Białowieża Forest. *Ann. Zool. Fenn.* 2006. Pp. 221–227.
93. Dami L., Bennetts R.E., Hafner H. Do Cattle Egrets exclude Little Egrets from settling at higher quality sites within mixed-species colonies? *Waterbirds*. 2006. Vol. 29. № 2. Pp. 154–162.
94. Davies N.B. The economics of territorial behaviour in birds. *Ardea*. 1980. Vol. 68. Pp. 63–74.
95. Delahaye L., Monticelli D., Lehaire F. et al. Fine-scale habitat selection by two specialist woodpeckers occurring in beech and oak-dominated forests in southern Belgium. *Ardeola*. 2010. Vol. 57. № 2. Pp. 339–362.
96. De Victor V., Julliard R., Jiguet F. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*. 2008. Vol. 117. № 4. Pp. 507–514. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x.
97. Dhondt A. Ecological and evolutionary effects of interspecific competition in tits. *Wilson Bull.* 1989. Vol. 101. № 2. Pp. 198–216.
98. Dhondt A. Interspecific Competition in Birds. Oxford University Press, 2011.
99. Domokos E., Cristea V. Effects of managed forests structure on woodpeckers (*Picidae*) in the Niraj valley (Romania): Woodpecker populations in managed forests. *North-western J. of Zool.* 2014. Vol. 10. № 1. P. 110–117.
100. Drever M.C., Aitken K.E.H., Morris A.R. et al. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biol. conserv.* 2008. Vol. 141. № 3. Pp. 624–634.
101. Duit A., Hall O., Mikusinski G. Saving the woodpeckers: Social capital, governance, and policy performance. *J. Env. & Devel.* 2009. Vol. 18. № 1. Pp. 42–61.
102. Ekman J. Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *The Wilson Bull.* 1989. Vol. 101. № 2. Pp. 263–288.

103. Farine D.R., Garroway C.J., Sheldon B.C. Social network analysis of mixed-species flocks: Exploring the structure and evolution of interspecific social behavior. *Anim. Behav.* 2012. Vol. 84. № 5. Pp. 1271–1277.
104. Figarski T., Kajtoch Ł. Differences in habitat requirements between two sister *Dendrocopos* woodpeckers in urban environments: Implication for the conservation of Syrian Woodpecker. *Acta ornithol.* 2018. Vol. 53. № 1. Pp. 23–37.
105. Flade M. Von der Energiewende zum Biodiversitäts-Desaster – zur Lage des Vogelschutzes in Deutschland. *Vogelwelt.* 2012. Vol. 133. S. 149–158.
106. Fuchs J., Pons J. M. A new classification of the Pied Woodpeckers assemblage (*Dendropicini, Picidae*) based on a comprehensive multi-locus phylogeny. *Mol. phyl. evol.* 2015. Vol. 88. Pp. 28–37.
107. Galef Jr. B.G., Giraldeau L.A. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim. behav.* 2001. Vol. 61. № 1. Pp. 3–15.
108. Gil S.J.M., Molino G.F., Valenzuela S.G. Selección de hábitat de nidificación por el Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en Granada (Se de España). *Ardeola.* 1996. Vol. 43. Pp. 189–197.
109. Gill F.B. Local cytonuclear extinction of the golden-winged warbler. *Evolution (USA).* 1997. Vol. 51. № 2. Pp. 519–525.
110. Gjerde I., Sætersdal M., Nilssen T. Abundance of two threatened woodpecker species in relation to the proportion of spruce plantations in native pine forests of western Norway. *Biodiv. & Conserv.* 2005. Vol. 14. № 2. Pp. 377–393.
111. Gregory R.D., Vorisek P., van Strien A. et al. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis.* 2007. Vol. 149. Suppl. 2. Pp. 78–97.
112. Hakkarainen H., Korpimäki E. Competitive and predatory interactions among raptors: An observational and experimental study. *Ecology.* 1996. Vol. 77. № 4. Pp. 1134–1142.
113. Halley D.J. Golden and White-tailed Eagles in Scotland and Norway. Coexistence, competition and environmental degradation. *Brit. Birds.* 1998. Vol. 91. № 5. Pp. 171–179.
114. Ilsøe S. K., Kissling M.D., Fjeldså J. et al. Global variation in woodpecker species richness shaped by tree availability. *J. Biogeogr.* 2017. Vol. 44. № 8. Pp. 1824–1835.
115. Jackson J.A. Tree surfaces as foraging substrates for insectivorous birds. *The role of insectivorous birds in forest ecosystems.* Dickson J.G. et al. (eds.). Academic Press, 1979. Pp. 69–93.
116. Jansson G. Guild indicator species on a landscape scale – an example with four avian habitat specialists. *Ornis fenn.* 1998. Vol. 75. № 3. Pp. 119–127.
117. Julliard R., Clavel J., Devictor V. et al. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 2006. Vol. 9. Pp. 1237–1244.
118. Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H. et al. Linking climate change to lemming cycles. *Nature.* 2008. Vol. 456. Pp. 93–97.
119. Kosinski Z., Ksit P. Comparative reproductive biology of Middle Spotted Woodpeckers *Dendrocopos medius* and Great Spotted Woodpeckers *D. major* in a riverine forest. *Bird Study.* 2006. Vol. 53. № 3. Pp. 237–246.
120. Kreutzkamp I. Die Graugans (*Anser anser*) als Brutvogel in Hamburg und Umgebund. *Hamburg. avifaun. Beitr.* 1996. № 28. S. 129–158.

121. Kruckenberg H., Kowallik Ch. Verdrängen Weißwangengänse *Branta leucopsis* die Blassgänse *Anser albifrons* aus ihren Nahrungsgebieten am Dollart? *Vogelk. Ber. Niedersachs.* 2008. Vol. 40. № 1–2. Pp. 417–426.

122. Kumar R. Woodpecker community responses to forest management in Sub-Himalayan dipterocarp forests of North Western India. A thesis submitted to Manipal University for the degree of PhD. Bangalor, April 2011.

123. Löhmus A., Kinks R., Soon M. The Importance of dead-wood supply for woodpeckers in Estonia. *Baltic Forestry.* 2010. Vol. 16. № 1. Pp. 76–86.

124. Löhmus A., Nellis R., Pullerits M. et al. The potential for long-term sustainability in seminatural forestry: A broad perspective based on woodpecker populations. *Env. manag.* 2016. Vol. 57. № 3. Pp. 558–571.

125. Masterov V.B. Ecology and interspecific relations of the white-tailed *Haliaeetus albicilla* and Steller's *H. pelagicus* Sea Eagles in the Far East of Russia. *Rapaces holartico.* 1995. Pp. 47–48.

126. Michalczuk J., Michalczuk M. Habitat preferences of *Picidae* woodpeckers in the agricultural landscape of SE Poland: Is the Syrian Woodpecker *Dendrocopos syriacus* colonizing a vacant ecological niche? *North-West. J. Zool.* 2016a. Vol. 12. № 1. Pp. 14–21.

127. Michalczuk J., Michalczuk M. The reproductive biology of the Syrian Woodpecker *Dendrocopos syriacus* in a newly colonized area of south-eastern Poland. *J. Ornith.* 2016b. Vol. 157. № 1. Pp. 179–187.

128. Mikusiński G. Woodpeckers: Distribution, conservation, and research in a global perspective. *Ann. Zool. Fenn.* 2006. Vol. 43. № 2. Pp. 86–95.

129. Mikusinski G., Angelstam P. European woodpeckers and anthropogenic habitat change. *Vogelwelt.* 1997. Bd. 118. S. 277–283.

130. Mikusinski G., Angelstam P. Economic geography, forest distribution and woodpecker diversity in central Europe. *Conservation Biology.* 1998. Vol. 12. № 1. Pp. 200–208.

131. Mikusiński G., Gromadzki M., Chylarecki P. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conserv. Biol.* 2001. Vol. 15. № 1. Pp. 208–217.

132. Minot E.O. Effects of interspecific competition for food in Breeding Blue and Great Tits. *J. of Anim. Ecol.* 1981. Vol. 50. № 2. Pp. 375–385.

133. Myczko Ł., Rosin Z.M., Skórka P., Tryjanowski P. Urbanization level and woodland size are major drivers of woodpecker species richness and abundance. *PLoS One.* 2014. Vol. 9. № 4. Pp. E94218.

134. Olsson O. Through the eyes of a woodpecker: Understanding habitat selection, territory quality and reproductive decisions from individual behavior. *Ecology Building.* 1998. Vol. 223. № 62.

135. Olsson O., Wiktander U., Malmquist A., Nilsson S.G. Variability of patch type preferences in relation to resource availability and breeding success in a bird. *Oecologia.* 2001. Vol. 127. № 3. Pp. 435–443.

136. Pasinelli G. Breeding performance of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* in relation to weather and territory quality. *Ardea.* 2001. Vol. 89. № 2. Pp. 353–361.

137. Patterson I.J. Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea.* 1980. Vol. 68. № 1/4. Pp. 53–62.

138. Petrie M.J., Drobney R.D., Sears D.T. et al. Evidence for Mallard *Anas platyrhynchos* and American Black Duck *Anas rubripes* competition in western New Brunswick, Canada. *Wildfowl.* 2012. № 62. Pp. 146–164.

139. Pimm S., Rosenzweig M., Mitchell W. Competition and food selection: Field tests of a theory. *Ecology*. 1985. Vol. 66. № 3. Pp. 798–807.
140. Remsen Jr. J.V., Robinson S.K. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications*. M.L. Morrison, C.J. Ralph, J. Verner, J.R. Jehl, Jr. (eds.). *Studies in Avian Biology*. 1990. № 13. Pp. 144–160.
141. Roberge J.M., Angelstam P. Indicator species among resident forest birds – a cross-regional evaluation in northern Europe. *Biol. Conserv.* 2006. Vol. 130. № 1. Pp. 134–147.
142. Roberge J.M., Angelstam P., Villard M.A. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. *Biol. Conserv.* 2008. Vol. 141. № 4. Pp. 997–1012.
143. Rolstad J., Løken B., Rolstad E. Habitat selection as a hierarchical spatial process: The green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecologia*. 2000. Vol. 124. № 1. Pp. 116–129.
144. Rolstad J., Rolstad E. Seasonal patterns in home range and habitat use of the grey-headed woodpecker *Picus canus* as influenced by the availability of food. *Ornis Fennica*. 1995. Vol. 72. № 1. Pp. 1–13.
145. Rossmann E., Hontsch K., Blaum N. et al. Reproductive success and nestling diet in the Lesser Spotted Woodpecker (*Picoides minor*): The early bird gets the caterpillar. *J. Ornithol.* 2007. Vol. 148. № 3. Pp. 323–332.
146. Sasvari L., Hegyi Z. Cross-species Learning Behavior in Mixed-species Flocks: A Review. *J. Ornith.* 1994. Vol. 135. № 3. Pp. 308.
147. Scarr K. A comparison between primary and secondary Garua forest in relation to species richness of *Picidae* (Woodpeckers) and *Dendrocolaptidae* (Woodcreepers) in the Ecuadorian Cloud Forest. Dis. B. Sc. (Hons.), Zoology. Anglia Ruskin University (Cambridge), 2006.
148. Scherzinger W. Is competition by the Great Spotted Woodpecker the cause for White-backed Woodpeckers rarity in Bavarian Forest National Park? Conservation and management of woodpecker populations. Uppsala: Swedish Univ. of Agric. Sciences, Dept. of Wildl. *Ecol.* 1990. Report 17. Pp. 81–91.
149. Scherzinger W. Sind Spechte “gute” Indikatoren der ökologischen Situation von Wäldern? *Vogelwelt*. 1998. Bd. 119. H. 1. S. 1–6.
150. Scherzinger W. Niche separation in European woodpeckers – Reflecting natural development of woodland. An introduction to the general topic. *International Woodpecker Symposium*. 2002. *Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Germany*. P. Pechacek and W. d'Oleire-Oltmanns (eds.). Pp. 139–153.
151. Sibly R.M., Barker D., Denham M.C. et al. On the Regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science*. 2005. Vol. 309. № 5734. Pp. 607–610.
152. Smith K.W. The implications of nest site competition from starlings *Sturnus vulgaris* and the effect of spring temperatures on the timing and breeding performance of great spotted woodpeckers *Dendrocopos major* in southern England. *Ann. Zool. Fennici*. 2006. Vol. 43. Pp. 177–185.
153. Smith K.W. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. *Ibis*. 2007. Vol. 149. Pp. 183–192.
154. Sridhar H., Shanker K. Using intra-flock association patterns to understand why birds participate in mixed-species foraging flocks in terrestrial habitats. *Behav. ecol. sociobiol.* 2014. Vol. 68. № 2. Pp. 185–196.

155. Stachura-Skierczyńska K., Kosiński Z. Do factors describing forest naturalness predict the occurrence and abundance of middle spotted woodpecker in different forest landscapes? *Ecol. Indicators*. 2016. Vol. 60. Pp. 832–844.
156. Stachura-Skierczyńska K., Tumiel T., Skierczyński M. Habitat prediction model for three-toed woodpecker and its implications for the conservation of biologically valuable forests. *Forest Ecol. Manag.* 2009. Vol. 258. № 5. Pp. 697–703.
157. Styring A.R. Effects of selective logging on a guild of 13 syntopic woodpecker species in a Malaysian forest reserve. *International Woodpecker Symposium. 2001. Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Germany*. P. Pechacek, W. d'Oleire-Oltmanns (eds.). Pp. 167–174.
158. Styring A.R., Ickes K. Woodpeckers (*Picidae*) at Pasoh: Foraging ecology, flocking, and the impacts of logging on abundance and diversity. *Pasoh: Ecology of a lowland rain forest in Southeast Asia*. T. Okuda, N. Manokaran, Y. Matsumoto et al. (eds.). Tokyo, 2003. Pp. 547–557.
159. Styring A.R., Zakaria bin Hussin M. Effects of logging on woodpeckers in a Malaysian rain forest: The relationship between resource availability and woodpecker abundance. *Journal of Tropical Ecology*. 2004a. Vol. 20. Pp. 495–504.
160. Styring A.R., Zakaria bin Hussin M. Foraging ecology of woodpeckers in lowland Malaysian rainforests. *Journal of Tropical Ecology*. 2004b. Vol. 20. Pp. 487–494.
161. Tobias J.A., Cornwallis Ch.K., Derryberry E.P. et al. Species coexistence and the dynamics of phenotypic evolution in adaptive radiation. *Nature*. 2014. Vol. 506. № 7488. P. 359.
162. Török J. Resource partitioning among three woodpecker species *Dendrocopos spp.* during the breeding season. *Hol. Ecol.* 1990. Vol. 13. № 4. Pp. 257–264.
163. Török J., Tóth L. Asymmetric competition between two tit species: A reciprocal removal experiment. *Journal of Animal Ecology*. 1999. Vol. 68. Pp. 338–345.
164. Vergara P.M., Saura S., Pérez-Hernández Ch.G. et al. Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: Modeling the foraging movements of woodpeckers. *Ecol. Model.* 2015. Vol. 300. Pp. 114–122.
165. Vergara-Tabares D.L., Lammertink M., Verga E.G. et al. Gone with the forest: Assessing global woodpecker conservation from land use patterns. *Diversity and Distributions*. 2018. Vol. 24. № 5. Pp. 640–651.
166. Virkkala R. Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. *Ann. Zool. Fennici*. 2006. Vol. 43. № 2. Pp. 82–85.
167. Waite T.A., Grubb T.C., Jr. Copying of foraging locations in mixed-species flocks of temperate-deciduous woodland Birds: An experimental study. *Condor*. 1988. Vol. 90. Pp. 132–140.
168. Walankiewicz W., Czeszczewik D., Tumiel T., Stanski T. Woodpeckers abundance in the Bialowieza Forests a comparison between deciduous, strictly protected and managed stands. *Ornis Pol.* 2011. Vol. 52. № 3. Pp. 161–168.
169. Wallace R.A. Ecological and social implications of sexual dimorphism in five Melanerpine woodpeckers. *Condor*. 1974. Vol. 76. Pp. 238–248.
170. Weseloh D.V.C., Moore D.J. Variable impacts of cormorants on black-crowned night-herons at 4 Ontario breeding colonies. *50 Ann. Conf. Int. Assoc. Great Lakes Research "50 Years of Great Lakes Research: Past, Present, and Future"*. University Park, 2007. Pp. 209–210.
171. Wesolowski T. Bird community dynamics in a primaeval forest – is interspecific competition important? *Ornis Hung.* 2003. Vol. 12–13. Pp. 51–62.

172. Wiklander U. Reproduction and survival in the lesser spotted woodpecker. Effects of life history, mating system and age. *Ekologihuset*. SE-223 62. Lund, Sweden, 1998.

173. Winkler H., Kotaka N., Gamauf A. et al. On the phylogenetic position of the Okinawa woodpecker (*Sapheopipo noguchii*). *J. Ornithol.* 2005. Vol. 146. № 2. Pp. 103–110.

174. Wübbenhorst J., Südbeck P. Woodpeckers as indicators for sustainable forestry. First results of a study from Lower Saxony. *International Woodpecker Symposium. 2003. Proceedings*. P. Pechacek, W. D'Oleire-Oltmanns (eds.). Vol. 48. Pp. 173–192.

Статья поступила в редакцию 11.09.2018

The article was received on 11.09.2018

Фридман Владимир Семёнович – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Friedmann Vladimir S. – PhD in Biology; senior researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation at the Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University

E-mail: naturschutz1@yandex.ru

Суслов Валентин Владимирович – научный сотрудник лаборатории эволюционной биоинформатики и теоретической генетики, Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск

Suslov Valentin V. – researcher at the Laboratory of Evolutionary Bioinformatics and Theoretical Genetics, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

E-mail: valya@bionet.nsc.ru