

УДК 591.5:598.2/9:001.5

СИНХРОННЫЙ И АСИНХРОННЫЙ ТИПЫ ДВИЖЕНИЯ
СИСТЕМЫ ХИЩНИК — ЖЕРТВА

В. М. ГАЛУШИН

*Кафедра зоологии Московского государственного педагогического института
им. В. И. Ленина*

Излишне доказывать, что модельной группой для построения большинства фундаментальных положений экологии, — во всяком случае в части наземных позвоночных животных, — служили и поныне служат млекопитающие. Сведения по другим группам, в том числе и по птицам, обычно привлекаются только в качестве иллюстративного материала. Между тем аргумент можно сказать, что специфика птиц (прежде всего принципиально иной способ освоения пространства, обеспечивающий им крайне высокую подвижность) не могла не наложить весьма существенного отпечатка на их отношения с окружающим миром и, следовательно, на характер движения численности.

Задача настоящего сообщения — на примере сравнительного анализа движения системы хищник — жертва применительно к пернатым и четвероногим хищникам показать, сколь справедливо подобное утверждение.

Нет ничего неожиданного в том, что степень устойчивости численности разных видов хищных птиц и млекопитающих какого-либо района отнюдь не одинакова. Примеров тому предостаточно в специальной литературе, а суммарные сведения можно найти в монографиях по этим группам: для нашей страны, например, в сводках Г. П. Дементьева (1951) и Г. А. Новикова (1956).

При этом нетрудно усмотреть связь между степенью устойчивости численности и характером питания отдельных видов или их географических популяций в условиях различных ландшафтов. Наибольший размах годовых колебаний численности в открытых ландшафтах — точнее в отдельных их участках — свойствен хищникам, объем кормовой биомассы которых резко меняется год от года. Чаще всего это будут мифофаги или энтомофаги, существующие за счет сравнительно узкого набора основных видов — жертв с резко флюктуирующим типом динамики численности: песец, зимняк и белая сова в тундрах, большинство хищных птиц и многие млекопитающие в степях и пустынях*. Напротив, в лесных ландшафтах численность хищников, имеющих здесь более устойчивую (но не обязательно обильную) кормовую базу, как правило, стабильна (см. в частности, таблицу). Эта группа состоит преимущественно из видов с широким спектром питания**, составляющих большинство хищников лесных биоценозов. К ней же могут быть отнесены и такие

* Для рассмотрения закономерностей колебаний численности хищников-некрофагов мы не располагаем достаточными материалами.

** Следует только иметь в виду, что видовое разнообразие добычи (широта пищевого спектра) присуща не только полифагам, но и многим специализированным хищникам: сапсану, чеглоку, ястребам, скопе и т. п.

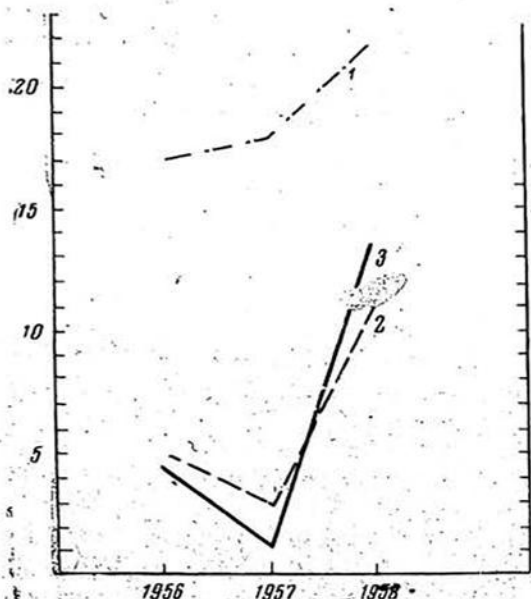
стенофаги, общая численность кормовых объектов которых не подвержена значительным колебаниям, — например, змея. Сказанное убеждает, что тип динамики численности хищников мы вправе рассматривать как адаптацию к максимально полному использованию специфических для каждого вида пищевых ресурсов.

Такое заключение с неизбежностью приводит к постановке вопроса о характере связи годовых колебаний численности «нестабильных» популяций хищников и их жертв в районах совместного обитания. Видовая и популяционная специфика этой связи, осложненная к тому же влиянием местных условий, конечно, затрудняет ее классификацию. Тем не менее, накопленный зоологами материал по динамике численности четвероногих и пернатых хищников достаточно определенно свидетельствует о существовании двух ее типов: асинхронного (или запаздывающего) и синхронного (или совпадающего). Первый характеризуется отставанием на 1—2 года пика или депрессии численности хищника от соответствующего состояния численности его основных кормовых объектов. Второму присуще совпадение во времени (разумеется, речь идет о годовых, а не о внутрисезонных изменениях) максимумов или минимумов численности хищника и его важнейших жертв. Запаздывающий тип связи главным образом свойствен хищным млекопитающим, совпадающий — преимущественно хищным птицам.

Нет оснований сетовать на невнимание экологов к проблеме сопряженности движения численности хищников и их жертв, но примечательно, что каждый из названных выше типов занимает далеко не равнозначное место в экологической литературе общего характера. В большинстве теоретических исследований по хищничеству и соответствующих разделов современных руководств по экологии (С. Северцов, 1940, 1941; Errington, 1946; 1963; Allee *et al.*, 1949; Lack, 1954; Лэк, 1957; Odum, 1954; Slobodkin, 1961; Н. Наумов, 1963; Keith, 1963 и др.) на обширном фактическом материале детально обсуждается асинхронный (запаздывающий) тип сопряженности численности хищников и их жертв, тогда как синхронный тип упоминается (но специально не рассматривается) лишь в немногих сводках (Heape, 1931; Dice, 1952; Andrewartha, Birch, 1954; Лэк, 1957; Uquhart, 1958).

Между тем все исследователи, работавшие в открытых ландшафтах, единодушно подчеркивают, что возрастание или падение числа пернатых хищников в каком-либо районе происходит именно в год возрастания или падения количества их основного корма, тем самым указывая на синхронный характер связи этих процессов. Первые свидетельства на этот счет можно найти в орнитологической литературе более чем полувековой давности (Сушкин, 1908; Вальх, 1914 и др.). Более того, в специальной работе А. Н. Формозова «Хищные птицы и грызуны» (1934а) содержится обстоятельный анализ собственных и литературных материалов, выводы из которого не оставляют сомнений в наличии синхронных колебаний численности грызунов и пернатых хищников. Области такой синхронизации в открытых ландшафтах (особенно в тундре) могут иметь весьма значительную протяженность, исчисляемую сотнями, а иногда и тысячами километров. К примеру, в 1948 г. вслед за падением численности грызунов резко (до 15 крат) сократилось количество степного и лугового луней, обыкновенной пустельги и других пернатых хищников на территории Северо-Тургайского района, протянувшегося на сотни километров (Гибет, 1960). Старые сведения, суммированные А. Н. Формозовым (1934а), и дальнейшие изыскания содержат немало примеров, также подтверждающих это положение (Осмоловская, 1948, 1949, 1953; Дементьев, 1953; Рустамов, 1957; Рустамов, Сухинин, Щербина, 1958; Сухинин, 1958; Гибет, 1959, 1963; Дымин, 1965 и *mn. др.*).

Не столь единообразна оценка этого явления исследователями пернатых хищников леса и северной лесостепи. Здесь, наряду с доказательствами синхронной сопряженности численности хищников и их жертв (для пустельги, осоеда, филина, ушастой и болотной сов), приводятся факты, не укладывающиеся в эту схему, например, в отношении канюка



Численность хищных птиц и мелких млекопитающих на Окском стационаре

Слева по вертикали — число гнездящихся на стационаре хищных птиц; справа — раннелетняя относительная численность мелких млекопитающих (преимущественно рыжей полевки) в пойменных дубравах стационара (число зверьков на 100 ловушко-суток). 1 — канюк, 2 — пустельга обыкновенная, 3 — мелкие млекопитающие

ваемые изменения численности были прослежены на значительно меньших, чем в условиях открытых ландшафтов, территориях. Можно думать, что это связано с мозаичностью биотопики лесной зоны. В пользу такого предположения свидетельствуют результаты недавнего маршрутного обследования В. В. Белякова (1964), обнаружившего в Калининской обл. отдельные территории протяженностью в несколько десятков километров с высокой численностью мышевидных грызунов и пернатых хищников — миофагов (канюк, пустельга, полевой луны).

Существование синхронного типа изменений численности пищи и потребителя у большинства хищных птиц и сов открытых ландшафтов и некоторых лесных видов побуждает с особым вниманием отнестись к природе такой синхронизации.

Обратимся к фактам. Осенью 1957 г. население взрослых и молодых пустельг Окского стационара (табл. 1) составляло всего 10 экз., а весной 1958 г. на той же территории загнездились вдвое большее их количество — 22 пустельги. Для осоеда в том же районе соответствующие показатели были равны: осенью 1956 г. — не более 12 особей (даже без учета всей возможной смертности молодых), а весной 1957 г. — 14 птиц. В 1963 г. на территории Владимирского стационара близ ст. Петушки (около 200 км², в том числе 130 км² леса) осоеды не были зарегистрированы, а на следующий год здесь поселилось 5 пар этих хищников. Сколько-нибудь заметный резерв негнездящихся пустельг и осоедов в эти годы на исследованных территориях отсутствовал. В Тульских засеках гнез-

(Лаврова и Карасева, 1956). На большую, чем в открытых ландшафтах, сложность взаимовлияний хищников и их жертв указывают и результаты наших наблюдений. Как видно на рисунке, графики годовых изменений численности рыжих полевок (серые полевки в заливаемой пойме Оки крайне малочисленны), и пустельги на Окском стационаре практически идентичны. Обилие осоедов на Владимирском стационаре в 1964 г. совпало с массовым появлением здесь ос. Различия же в числе гнездящихся в Окском заповеднике канюков были не столь очевидно связаны с изменениями численности мышевидных грызунов. Таким образом, реакция на состояние кормовой базы была наиболее выражена у осоеда и пустельги (о том же свидетельствуют наблюдения Н. В. Бельского, 1959, 1962), но реже, лишь в случаях существенного изменения кормовой обстановки проявлялась у канюка. К близким выводам в отношении последнего вида приходят Г. Н. Лихачев (1961) и Б. З. Голодушко (1965). Описываемые

довая популяция 1941 г. после двух лет слабого размножения «не могла образоваться только из числа местных особей» (Лихачев, 1961). Еще разительнее такого рода «несообразности» выступают в условиях открытых ландшафтов, где известны случаи как массового размножения хищников на обширных пространствах их полного отсутствия в предшествующий год, так и факты обратного порядка. При всем том эпизоотии и массовая гибель пернатых хищников — явления, несомненно, исключительные (Степанян, 1964).

Беглого взгляда на приведенные примеры достаточно, чтобы убедиться в невозможности объяснить их только процессами, происходящими в рамках рассматриваемых локальных группировок. Единственно приемлемое толкование всех этих случаев зиждется на допущении способности пернатых хищников к широким перемещениям внутри гнездового ареала в поисках наиболее кормных мест для оседания на гнездовье, как это было предложено А. Н. Формозовым (1934а) и, несколько позднее, О. Уттендорфером (Uttendorfer, 1939).

Изложенное выше позволяет в самых общих чертах представить ход синхронизации численности хищных птиц и состояния их кормовой базы. С мест зимовок (также непостоянных у многих из рассматриваемой категории хищников) птицы поодиночке или мелкими группами движутся весной в направлении гнездовий, избирая для пролета обеспеченные пищей территории и нередко подолгу задерживаясь на местах скопления кормов (Варшавский, 1957; Михеев, 1964). Часть особей, — вероятно, из впервые приступающих к размножению, — может даже здесь загнеститься. Взрослые же птицы, надо полагать, летят к местам своих прошлогодних гнездовий и, лишь обнаружив там крайне неблагоприятную кормовую ситуацию, откочевывают — целиком или частью — из этого района в разных направлениях, в том числе и обратно к югу (Гибет, 1963). Не исключено, что такие хорошо известные явления, как «роза пролета» и «обратный» перелет птиц отражают изменения не только погодной, но и кормовой обстановки на местах их гнездовий и в пути следования. Кстати, в Окском заповеднике предгнездовый период (время от прилета до начала кладки) у хищников с нестабильной численностью оказался несколько более длительным, чем у «стабильных» видов, что также можно рассматривать как своеобразную адаптацию, позволяющую первым «выиграть» время для оценки гнездопригодности тех или иных местообитаний.

В исключительных случаях возможны перемещения и за пределы обычного гнездового ареала. Интересен в этом отношении недавно описанный факт гнездования не менее 7 пар зимняков близ г. Осло — намного южнее исконных мест их обитания, связанный с обилием грызунов в этом районе (Mysterud, 1964). Известно и обратное явление — залеты и даже размножение некоторых хищников севернее их гнездовых ареалов, например, пустельги в Лапландском заповеднике (Владимирская, 1948), степного луны в юго-восточной Швеции (Lundevall, Rosenberg, 1955) и т. п. Поскольку явление первого порядка получило в литературе название «укороченного» пролета (Otterlind, 1954), гнездование птиц севернее их гнездового ареала по логике вещей целесообразно именовать «удлиненным» пролетом.

Оба эти явления — не что иное, как экстремные случаи обычного для ряда хищных птиц и сов перераспределения в пределах гнездового ареала, вызываемого средоточием кормов в отдельных его частях.

Существование внутриареальных предгнездовых перемещений пернатых хищников на первый взгляд противоречит теории гнездового консерватизма (Howard, 1920; Nice, 1941; Исаков, 1948; Hinde, 1956; Поливанов, 1957; Воронцов, 1964 и др.). Однако обстоятельная работа Н. А. Гладкова «Птицы и пространство» (1960), с основными положениями которой мы полностью солидарны, и замечания Е. С. Птушенко

(1963) избавляют нас от необходимости доказывать здесь обратное. Памятуя о том, что «устойчивость пространственных связей у вида (особи) несомненна, но она не абсолютна, а относительна» (Гладков, 1960), мы рассматриваем внутриареальные передвижения некоторых пернатых хищников не как довод против существования теории гнездового консерватизма, базирующейся на прочном фундаменте фактического материала, а как особую форму далеко зашедшей изменчивости этих связей, обусловленной спецификой питания рассматриваемых видов. В данном случае мы имеем дело с адаптацией, выразившейся в ослабленности или «расшатанности» гнездового консерватизма некоторых пернатых хищников, их географических популяций или даже отдельных групп и особей. Причем консерватизм ослаблен тем сильнее, чем неустойчивее кормовая база вида или популяции. Сильнее всего это свойство выражено у видов, внутриареальное распределение (и перераспределение) которых почти всецело зависит от кормовой базы, например, у хищников, гнездящихся на земле: степной, полевой и луговой луни, степной орел, зимняк, белая и болотная совы и т. д. В меньшей мере оно проявляется у видов, требующих для гнездования древесной растительности или укрытий: обыкновенная и степная пустельги, курганник, обыкновенный канюк и т. п.

Детальный анализ распространенности явления ослабленного («расшатанного») консерватизма в классе птиц не входит в задачу настоящего сообщения, но хорошо известные случаи перемещений (нередко массовых) некоторых водоплавающих, воробьиных и других птиц (Формозов, 1934а, 1937; Мекленбурцев, 1935; Мальчевский, 1957; 1959; Чельцов-Бебутов, 1958; Чунихин, 1964 и др.) наводят на мысль, что это свойство (вызываемое, конечно, разными причинами) не столь уже редкостное.

Таким образом, понимание связи с территорией как врожденного стремления особи во что бы то ни стало попасть на место рождения или в пункт прошлогоднего гнездования вряд ли приемлемо для рассматриваемой группы птиц. Здесь, пожалуй, в качестве контура для рабочей гипотезы скорее подходит толкование Е. М. Воронцова (1964), объясняющего «попадание» птицы на место гнездовья запоминанием ею всего комплекса окружающих условий, с тем существенным дополнением, что главным в этом комплексе следует считать наличие кормов. С этих позиций явления укороченного и удлиненного перелета легко объяснимы. В рамках этой гипотезы находят свое истолкование и различия в поведении взрослых птиц, стремящихся к местам, где имеется наиболее полный комплект уже привычных для них условий, и молодняка, осаждаемого на гнездовье наличием только важнейших условий из этого комплекса, прежде всего, пищи.

Следующее замечание касается путей возникновения и закрепления способности пернатых хищников к предгнездовым внутриареальным перемещениям. Поскольку численность и биомасса большинства их видов — жертв находится в минимуме именно весной*, обнаружение сколь-нибудь значительных запасов корма в это время служит, как правило, надежным залогом обеспеченности будущего выводка пищей, и, следовательно, приводит к лучшей выживаемости потомства индивидуумов, могущих отыскать весной места концентрации добычи. Последние в этом случае выступают в качестве достаточно надежного индикатора оптимальности данного местообитания, сигнала о целесообразности его заселения. Прямая связь способности к активным поисковым миграциям с нормой выживаемости потомства — достаточная гарантия закрепления этого

* Для леммингов характерно первое размножение еще под снегом, но и оно «определяет дальнейшую скорость нарастания численности популяции» (Шварц, 1963).

свойства в процессе естественного отбора. В перспективе — в обстановке быстрых, зачастую внезапных антропогенных преобразований ландшафтов способность к активным перемещениям будет, вероятно, приобретать значение все более жизненно необходимого приспособления.

В предыдущем изложении мы оперировали, как и авторы цитируемых выше работ, результатами полевых наблюдений. Дополнительные аргументы в пользу высказанных соображений нам удалось отыскать в материалах кольцевания хищных птиц *. Во всей доступной нам европейской литературе по этому вопросу (около 220 названий) и картотеке Центра кольцевания было просмотрено более 6 тыс. возвратов колец с хищных птиц, но лишь около 150 из них оказались пригодными для нашего анализа. В это число вошли только возвраты от птиц, окольцованных и вторично встреченных (не ранее, чем через 2 года) в сезон размножения. Подавляющее большинство из них принадлежит хищникам, окольцованным птенцами. Число таких возвратов с окольцованных взрослыми птиц, могущих иллюстрировать их способность к перемещению мест гнездования, оказалось недостаточным для отдельной математической обработки.

Таблица

Устойчивость связей с территорией (по данным кольцевания) и колебания численности (на примере Окского стационара) хищных птиц

В и д ы	Среднее расстояние (в км) от места кольцевания до места летней поймки птиц в возрасте 2 лет и старше	Число гнездящихся пар на площади 350 км ² (в т. ч. 200 км ² леса) Окского стационара (Рязанской обл.)			Колебания численности хищных птиц на Окском стационаре (превышение максимума над минимумом в %)
		1956	1957	1958	
Чеглок	39±14	8	7	9	28
Перепелятник	41±21	4	4	4	стабильна
Коршун	49±36	32	33	37	16
Тетеревятник	60±16	2	2	2	стабильна
Канюк	90±21	17	18	22	30
Скопа	174±100	1	1	1	стабильна
Болотный лунь	174±137	—	—	—	—
Пустельга	192±43	5	3	12	270
Луговой лунь	199±58	1	1	1	стабильна
Осоед	997±375	3	7	5	130
Зимняк	1955±1079	—	—	—	—

Примечание: включение во вторую графу таблицы предположительно негнездящихся годовиков, как это было сделано в нашей предварительной заметке на эту тему (Галушин, 1964), мало меняет общую картину, хотя в целом дальность их разлета, как правило, выше.

Из таблицы следует, что «прочность» связей с местом рождения или гнездования у разных видов хищных птиц варьирует в широких пределах, причем наблюдается известная упорядоченность этого явления. Надо думать, не случайно в верхней («консервативной») половине таблицы расположились чеглок, перепелятник, черный коршун и тетеревятник **, для которых резкие колебания численности не характерны. В нижней («лабильной») ее части оказались обыкновенная пустельга, луговой лунь, осоед и зимняк, — т. е. как раз виды, численность которых в отдельных районах наиболее изменчива.

* Автор весьма признателен Н. М. Кулюкиной за существенную помощь в подборе материалов для выполнения этой части работы и сотрудникам Центра кольцевания за возможность ознакомления с отечественными данными и богатой библиотекой литературы по кольцеванию птиц.

** Не будь одного, возможно случайного, залета скопы из Швеции в Шотландию (на 1100 км) она также могла бы фигурировать в этом списке (82±53).

Как оказалось, рассматриваемое явление обладает не только видовой, но и популяционной спецификой, что неплохо согласуется с упоминавшимися отличиями степени устойчивости численности одного и того же вида в разных ландшафтных зонах. Например, на территории западной и центральной Европы связь с местами гнездовий у канюка (60 ± 11) и пустельги (146 ± 59) оказалась заметно более тесной, чем у тех же видов в северной и восточной Европе (соответственно, 295 ± 105 и 277 ± 57). Причины подобных различий не совсем ясны; думается, они имеют касательство к меньшей лабильности запасов кормов, а также к большей оседлости западных популяций этих видов по сравнению с восточными и северными.

Наивно было бы видеть в полученных результатах четко оформленную закономерность: величина средних ошибок в приведенных расчетах — достаточно весомое предостережение против этого, но и отрицать на этом основании наличие общей тенденции к ослаблению связи с определенной территорией у хищников по мере лабильности их численности также неразумно.

Еще одно, на этот раз косвенное, подтверждение существования различий в прочности связей хищных птиц с территорией дает их систематика. Известно, что число и степень обособленности подвидов политипических видов обратно пропорционально способности животных к расселению (Майр, 1947). Исходя из этого, следует ожидать, что малоподвижные, «консервативные» виды должны иметь максимум узко локализованных подвидов, а виды, способные к широким перемещениям, — минимум широко распространенных подвидов. Сопоставление материалов кольцевания и сведений о степени устойчивости численности отдельных видов хищных птиц с их подвидовой систематикой показывает довольно близкое соответствие реальной картины теоретически ожидаемой. Действительно, если для сапсана, тетеревятника, перепелятника, черного коршуна, канюка, болотного луня характерно многообразие подвидов (от 8 до 22), то все луны (кроме болотного), степная пустельга, кобчик, могильник, степной орел, курганник, зимняк, европейский осоед либо представлены 2—6 подвидами, либо, чаще, монотипичны. Есть, конечно, и исключения (малое число форм у чеглока, скопы, змеееда или наоборот, обилие подвидов у обыкновенной пустельги), но иначе и не могло быть, так как процессы формообразования у пернатых хищников нельзя сводить только к степени их подвижности.

Любопытно, что по существу сходное с ослабленностью гнездового консерватизма явление было обнаружено у некоторых групп насекомых (гессенская и шведская мушки, *Arion* и др.), совершающих в условиях полевых севооборотов ежегодные перемещения в поисках пригодных для обитания биотопов. Для нас особый интерес представляют толкование этого явления, данное М. С. Гиляровым (1945), и его воззрения на роль подвижности в жизни вида (1954, 1959). Способность к передвижениям рассматривается этим автором как один из результатов эволюционной дивергенции к полифагии и стенофагии, как качество, компенсирующее в некоторой степени недостаточно широкую пищевую пластичность. Виды-полифаги, даже при изменении условий жизни (не превышающем, однако, степени их экологической валентности) способны поддерживать свое существование на той же самой территории, тогда как стено- и, тем более, монофаги должны обладать способностью к активному расселению (или к длительной паузе), чтобы выжить при резкой смене кормовой ситуации, что регулярно происходит в условиях севооборотов. Перемещения эти обратимы: при восстановлении необходимых условий мигрировавшие в свое время особи или их потомки могут возвратиться на покинутую территорию. Правда, во всех этих работах подчеркивается способность к быстрым и обратимым миграциям только части энтомонаселения агроценозов. В отношении остальных биоценозов

по преимуществу рассматривается роль подвижности животных как средства расселения и переселения при сукцессиях (Гиляров, 1954, 1959; Ghilarov, 1961). Думается, что внимательный анализ жизненной циклики некоторых насекомых — потребителей кормов, запасы которых резко колеблются по годам (например, узкоспециализированных семяедов) — позволил бы выявить наличие приспособлений, аналогичных адаптациям обитателей агроценозов.

Факты, изложенные выше, свидетельствуют о существовании такого рода явлений и среди позвоночных животных (разумеется, обладающих высоко развитыми средствами передвижения), а посему к ним (в частности, к хищным птицам) приложим ряд развиваемых М. С. Гиляровым положений о генезисе и значимости способности животных к активным перемещениям. Прежде всего это относится к двум направлениям отбора, приведшим к возникновению у одних хищных птиц способности к смене кормов на постоянной территории обитания, а у других — способности к перемене мест обитания в поисках определенного корма (Галушин, 1964). Весьма примечательно здесь, как и в примерах с насекомыми, своеобразное «сцепление» в процессе эволюции двух качеств: стенофагии и способности к активному расселению. В этом плане поисковые миграции рассматриваемой в настоящем сообщении категории хищных птиц выглядят неотъемлемым средством самого их существования. Весьма немаловажно, что дифференцировка по признаку способности к миграциям является не только и, пожалуй, не столько видовой, сколько популяционной (см. выше о ландшафтно-географических различиях приверженности к перемещениям в пределах ареалов отдельных видов), и индивидуальной. В последнем случае особи, остающиеся на гнездовье в исконных местах обитания и при отсутствии или малочисленности привычного корма (такое «раздвоение» свойственно, например, популяциям канюка в лесостепи и, изредка, в лесной зоне), приспособляются к таким условиям, естественно, путем расширения пищевого спектра, т. е. проявляя экологическую пластичность.

Такая трактовка специфики динамики численности в разной степени трофически пластичных пернатых хищников, надо сказать, созвучна общим представлениям ряда экологов (Гиляров, 1945, 1954, 1959; Кожанчиков, 1952; Новиков, 1957 и др.) о соотносительной значимости и процессе становления стено- и эврибионтности в животном мире.

Перейдем к критической части нашего изложения. Ныне можно считать общепринятым, что динамика численности популяций есть суммарный эффект размножения, гибели и миграций. Не случаен, на наш взгляд, порядок перечисления этих явлений, ибо он отражает сегодняшние представления, если не соотносительной их значимости в регулировании численности, то уже во всяком случае о хронологической последовательности их вступления в ход этого процесса. Поскольку весьма детально эта проблема рассматривается в работах Н. П. Наумова (1955, 1956, 1958а, 1958б, 1963), остановимся на его воззрениях несколько подробнее. Согласно его концепции «биологической инерции» движение системы пища — потребитель осуществляется следующим образом: благоприятная кормовая ситуация вызывает (при прочих равных условиях) общее возрастание популяции потребителя как благодаря интенсивному его размножению, так и снижению смертности. В результате несбалансированности этих процессов общая численность маточного поголовья потребителя на каком-то участке к следующему репродуктивному циклу заметно возрастает. В популяции создается «излишек» особей, не обеспеченных кормовыми ресурсами данной территории, что усугубляется обычным в таких случаях сокращением количества корма в следующий сезон размножения. В результате возникших «ножниц» между численностью потребителя и запасами пищи происходят миграции, выступаю-

щие в роли некоего клапана для отвода излишков особей из перенасыщенных популяций.

Таким образом, асинхронность колебаний численности пищи и потребителя — на наш взгляд один из главных постулатов рассматриваемой концепции — создает внутреннюю противоречивость этой системы. Как следствие (точнее, как одно из следствий) этого противоречия и одно из средств его разрешения возникают ненаправленные перемещения части популяции, главным образом, молодых особей. Миграции выступают здесь как пассивное отражение уже создавшейся в природе диспропорции между запасами пищи и численностью потребителя. В силу того, что движение совершается относительно медленно, а направления миграций случайны, перспективы благополучного их завершения для значительной части особей оказываются крайне проблематичными. Ввиду этого перемещения такого рода неизбежно должны сопровождаться повышенными потерями среди мигрантов.

Последнее обстоятельство наводит на мысль о возможности появления адаптаций, ведущих к ликвидации или, по крайней мере, к сокращению этих, если можно так выразиться, «непроизводительных» потерь в популяции, т. е. в конечном счете направленных на преодоление «биологической инерции». Есть все основания считать, что предгнздовые внутриареальные перемещения хищных птиц и есть одно из таких приспособлений.

Нетрудно видеть, что основной тезис настоящего сообщения — признание подвижности пернатых хищников главным инструментом синхронизации их численности с состоянием кормовой базы в каждый сезон размножения — находится в определенном противоречии с концепцией «биологической инерции» в ее современном изложении. Суть в том, что перемещения пернатых хищников — не последствие нарушений сбалансированности системы пища — потребитель, а действительное (но не абсолютное) средство их предотвращения. Они предоставляются нам активным поиском гнездопригодных территорий, обеспечивающих оптимальный пищевой режим будущему потомству. Совпадая во времени с весенними миграциями, несколько «удлиняя» или «укорачивая» их, эти передвижения, естественно, не могут быть причиной сколько-нибудь заметной дополнительной смертности мигрантов, тогда как их положительное влияние на выживаемость потомства очевидно.

В активной роли миграций нам видится озообразование самой сущности динамики численности хищных птиц, которая — и в этом мы усматриваем одно из ее отличий от динамики численности хищных млекопитающих* — обусловлена не только и, в ряде случаев, не столько изменениями баланса размножения и смертности населения отдельных участков, сколько его перераспределением между разными частями ареала в зависимости от их кормности в отдельные годы**.

Отсюда позволительно предположение об относительно большей стабильности численности видового населения пернатых хищников в сравнении с хищниками четвероногими. Действительно, если развиваемые здесь представления справедливы, то

* Напомним, что во всех рассматриваемых случаях речь идет о птицах и млекопитающих, имеющих неустойчивую кормовую базу.

** Легко заметить, что признание этого факта с неизбежностью ставит вопрос об определении понятия «популяция» применительно к столь подвижным видам. Поскольку рассмотрение этого вопроса выходит за рамки настоящего сообщения, мы, во избежание возможных недоразумений, пользуемся нейтральным термином «население». Его применение представляется нам вполне оправданным для обозначения группировок особей, статус которых в иерархической системе популяций определить затруднительно. Понятия гражданства, полученные нейтральным термином «форма» в систематике, убеждают в целесообразности введения аналогичного понятия и в экологическую терминологию.

в первом случае в пределах достаточно обширного региона или ареала в целом перемещается более или менее постоянная совокупность особей, тогда как во втором на аналогичных территориях происходит непрерывное изменение их числа за счет то более высокого, то более низкого уровня смертности локальных популяций.

В таком случае логично ожидать более высокой, чем у птиц плодовитости хищных млекопитающих, так как самоочевидно, что при повышенной смертности для поддержания численности видового населения потребуется эквивалентное повышение интенсивности размножения. Сходный эффект должна давать и резко меняющаяся год от года, как бы «скачущая» смертность, так как в такой ситуации высокая плодовитость обеспечивает виду постоянную готовность к максимально полной реализации могущего возникнуть в любой сезон благоприятного сочетания условий обитания. Некоторые коррективы в этот процесс вносят нервнорефлекторные механизмы регуляции плодовитости, но их эффективность не простирается столь далеко, чтоб в каждом случае обеспечить соответствие исходной плодовитости (число развивающихся эмбрионов) наличным жизненным ресурсам.

Сопоставление далеких систематических групп — дело, конечно, рискованное, но нельзя все же не видеть довольно явных различий плодовитости хищных птиц и млекопитающих. Укажем, к примеру, на песца, плодовитость которого вдвое выше, чем у занимающего сходную экологическую нишу, но намного меньшего по размерам зимняка*, тогда как по С. А. Северцову (1941) отношения должны быть обратными. Этот, а также другие, правда, не столь разительные примеры в какой-то мере свидетельствуют в пользу высказанных выше соображений.

Проблему существования в условиях неустойчивой кормовой базы обе рассматриваемые группы решают по-разному: четвероногие хищники главным образом за счет повышенной плодовитости, в полной мере реализуемой в кормные годы, а пернатые — преимущественно путем «поисковых» перемещений, призванных обеспечивать оптимальную утилизацию пищевых ресурсов, год от года крайне неравномерно распределяющихся на обширной территории. Что же касается ежегодных потерь в популяциях, то большая «экономичность» последнего способа кажется нам достаточно очевидной.

Разумеется, из сказанного ни в коей мере не следует, что поисковые миграции оказываются монополией хищных птиц, а изменения плодовитости и выживаемости — хищных млекопитающих. Обе эти категории явлений играют определенную, но не равнозначную роль в регуляции численности этих групп, а во многих случаях органически дополняют друг друга: хорошо известны изменения числа яиц в кладках и даже числа кладок у сов и некоторых дневных хищных птиц, каннибализм, как своеобразное средство регулирования численности молодняка в зависимости от обеспеченности выводка кормами (Ingram, 1959), миграции песца, волка и других хищных млекопитающих (Шибанов, 1951; Скробов, 1960; Слудский, 1962 и др.) и т. п.

Применительно к хищным млекопитающим асинхронность ритмов движения численности пищи и потребителя, — в полном соответствии с концепцией «биологической инерции», — правило, а их совпадение — исключение из него. Хищным птицам, — как мы пытались показать на фактическом материале, — более свойственна синхронная сопряженность изменений их численности с состоянием кормовой базы, достигаемая

* Судя по скудным материалам кольцевания, средняя продолжительность жизни зимняка не превышает, а может быть и меньше таковой у песца.

через поисковые миграции. Однако считать эту особенность безусловно применимой ко всем видам и популяциям хищных птиц даже с неустойчивой численностью было бы преждевременным, до рассмотрения этого явления в более обширных масштабах — в пределах всего видового ареала или хотя бы четко очерченной географической популяции. Например, уже сейчас очевидно, что в таком крайнем случае, когда «большая» волна депрессии численности кормовых животных распространится на весь гнездовой ареал какого-либо пернатого хищника, движение численности последнего будет асинхронным в сравнении с таковым добываемых видов.

Возвращаясь к вопросу о соотносительной значимости и последовательности действия основных ингредиентов процесса динамики численности, теперь можно заключить следующее. Положение, согласно которому «количественные изменения популяций представляют итог трех явлений — размножения, гибели и миграций (вселения или выселения) животных» (Наумов, 1963), безоговорочно применимо к видам с асинхронным (в отношении колебаний объема кормовой биомассы) типом динамики численности. Относительно видов, которым свойствен синхронный (с основными кормовыми животными) тип динамики численности, более точным будет указать, что последняя есть суммарный эффект миграций (вселение или выселение), размножения и гибели особей*.

Итак, мы стремились показать, что принятая ныне в экологических сводках трактовка механики движения системы хищник — жертва не может считаться единственно возможной. И вместе с тем мы считаем нужным подчеркнуть, что настоящее сообщение — не претензия на ревизию сущности концепции «биологической инерции», а попытка быть несколько дополнить ее толкованием явлений, ранее в этом аспекте (как движение системы пища — потребитель) детально не рассматриваемых. К тому же мы отчетливо сознаем, что «биологическая инерция» непременно проявляется и при синхронном типе движения системы хищник — жертва, но только — и это немаловажно — не в годовом, а в более дробном, внутрисезонном масштабе времени.

В заключение нам хотелось бы привлечь внимание читателя к энергетическим аспектам рассматриваемых явлений. Общей предпосылкой анализируемых выше приспособлений как у птиц, так и у млекопитающих, вероятно, можно считать дефицит информации о предстоящих изменениях кормовой базы во времени и пространстве. Отсутствие строгой периодичности в ее колебаниях требует наличия у потребителей специальных компенсаторных приспособлений для возможно более эффективного использования непрерывно меняющихся запасов пищи.

Как мы пытались показать, приспособления эти у птиц и млекопитающих могут быть разного свойства: у первых — способность к широким внутриареальным перемещениям, у вторых — высокая плодовитость. Отсюда мы вправе считать, что в разобранных нами случаях движения системы хищник — жертва подвижность хищника выступает как средство сокращения плодовитости. Не будучи абсолютным, оно, естественно, всегда (а особенно в крайне неустойчивых условиях Субарктики) корректируется изменениями плодовитости и смертности.

Существенно, между тем, что реализация этих адаптаций в том и в другом случае осуществляется через расходование определенного количества энергии. Напомним в этой связи указания С. С. Шварца (1963) на высокую напряженность энергетического баланса организма у видов с высокой плодовитостью; что же касается высокой энергоемкости по-

* Напомним к этому, что в книге Д. Лэка (1957), написанной, как известно, в основном на орнитологическом материале, введение заканчивается фразой: «...взаимосвязанность (сбалансированность) перемещений, гибели и размножения составляют основную сущность проблемы» (популяции. — В. Г.), где, вероятно, не случайно перемещения названы первыми.

лета птиц — она общеизвестна. В этом аспекте не лишено логики положение, согласно которому рассмотренные адаптации есть ни что иное, как разные пути энергетических трат — на движение и на воспроизводство — ведущие, в конечном итоге, к одной и той же цели: поддержанию существования видов-потребителей в условиях информационной недостаточности относительно состояния пищевых ресурсов.

В самом общем плане разобранный случай, как один из примеров частичной компенсации энергоемкости полета птиц за счет уменьшения энергии репродукции, дает, как кажется, некоторую пищу для размышлений об энергетических механизмах эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Бельский Н. В. 1959. Орнитология, в. 2, 150—152.— 1962. Там же, в. 4, 316—324.
 Беляков В. В. 1964. Уч. зап. Калининск. пед. ин-та, 31, 20—40.
 Вальх Б. С. 1914. Бюлл. о вредителях сельск. хоз., № 2, 33—44.
 Варшавский С. Н. 1957. Тр. 2-ой Прибалт. орнитол. конф., 69—84.
 Владимирская М. И. 1948. Тр. Лапландск. запов., в. 3, 171—245.
 Воронцов Е. М. 1964. Сб. «Пробл. орнитологии», 164—168.
 Галушин В. М. 1964. Сб. «Современные пробл. изучения динамики числ. попул. животн.», 24—26.
 Гибет Л. А. 1959. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., 64, в. 6, 45—62.— 1960. Орнитология, в. 3, 278—291.— 1963. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., 68, в. 6, 42—49.
 Гиляров М. С., 1945. Докл. АН СССР, 47, № 3, 217—220.— 1954. Зоол. журн., 33, в. 4, 769—778.— 1959. Успехи совр. биол., 48, в. 3, 267—278.
 Гладков Н. А. 1960. Орнитология, в. 3, 7—17.
 Голодушко Б. З. 1965. Хищные птицы и их роль в охотничьем хозяйстве Беловежской пуши. Автореф. канд. дисс., Минск, 1—22.
 Деметьев Г. П. 1951. Птицы Советского Союза, 1, Москва, 70—429.— 1953. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., 58, в. 4, 15—20.
 Дымин В. А. 1965. Экология грызунов — вредителей сельского хозяйства в условиях Зейско-Буренской равнины (Верхнее Приамурье). Автореф. канд. дисс., Владивосток, 1—20.
 Исаков Ю. А. 1948. Тр. центр. бюро кольц., в. 7, 48—67.
 Кожанчиков И. В. 1952. Зоол. журн., 31, в. 6, 793—801.
 Лаврова М. Я., Карасева Е. В. 1956. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., 61, в. 3, 5—19.
 Лихачев Г. Н. 1961. Тр. Приокско-террасн. запов., в. 4, 147—225.
 Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. Изд. Ин. лит., 1—404.
 Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. Изд. Иност. лит., 1—504.
 Мальчевский А. С. 1957. Вестн. Ленингр. ун-в., № 9, сер. биол., в. 2, 58—70.— 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Изд. Ленингр. ун-в., 1—281.
 Мекленбурцев Р. Н. 1935. Тр. Средне-Азиатск. ун-в., сер. 8-я, зоол. в. 16, 1—22.
 Михеев А. В. 1964. Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 3—278.
 Наумов Н. П. 1955. Вестн. Моск. ун-в., № 9, 25—37.— 1956. Успехи совр. биол., 41, в. 1, 74—89.— 1958а. Сб. «Философ. вопр. естествозн.», 1, 289—308.— 1958 б. Зоол. ж., 37, в. 5, 659—679.— 1963. Экология животных. Изд. Высш. школа, 1—618.
 Новиков Г. А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. Изд. АН СССР, 1—294.— 1957. Вестн. Ленингр. ун-в., № 21, сер. биол., в. 4, 65—74.
 Осмоловская В. И. 1948. Тр. ин-та геогр. АН СССР, 41, 5—77.— 1949. Тр. Наурзумск. запов., в. 2, 117—152.— 1953. Тр. ин-та геогр. АН СССР, 54, 219—307.
 Поливанов В. М. 1957. Тр. Дарвинск. запов., в. 4, 79—155.
 Птушенко Е. С. 1963. Тезисы докл. 5-й Прибалт. орнитол. конф., 158—160.
 Рустамов А. К. 1957. Тр. Туркм. с.-х. ин-та, 9, 427—433.
 Рустамов А. К., Сухнин А. Н., Щербина Е. И. 1958. Зоол. ж., 37, в. 6, 917—925.
 Северцов С. А. 1940. Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», 2, ч. 1, 5—59.— 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР, 1—316.
 Скробов В. Д. 1960. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., 65, в. 3, 28—36.
 Слудский А. А. 1962. Тр. ин-та зоол. и паразитол. АН Казах. ССР, 17, 24—143.
 Степанян Л. С. 1964. Сб. «Соврем. пробл. изучения динамики числ. попул. животн.», 99—100.
 Сухнин А. Н. 1958. Тр. ин-та зоол. и паразитол. АН Туркм. ССР, 3, 47—118.
 Сушкин П. П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи. Изд. МОИП, 1—803.

- Формозов А. Н. 1934а. Зоол. журн., 13, в. 4, 664—700.— 1934б. Докл. АН СССР, 3, № 3, 197—201.— 1937. Сб. «Памяти акад. М. А. Мензбира», 551—595.
- Чельцов-Бebutov A. M. 1958. Сб. «Пробл. зоогеогр. суши», Львов, 325—334.
- Чунихин С. П. 1964. Сб. «Соврем. пробл. изучения динамики числ. попул. животн.», 110—111.
- Шварц С. С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. I. Млекопитающие. Свердловск, 1—132.
- Шибанов С. В. 1951. Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та охотн. промысла, 2, 11, 57—75.
- Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. 1949. Principles of animal ecology. Philadelphia—London, 1—837.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1—781.
- Dice L. R. 1952. Natural communities. Michigan, 1—547.
- Errington P. L. 1946. Quart. rev. biol., 21, № 2, № 3, 133—177. 221—245.— 1963. Amer. scientist, 51, № 2, 180—192.
- Ghilarov M. S. 1961. Beitr. Entomol., 11, № 3—4, 241—255.
- Heape W. 1931. Emigration, migration and nomadism. Cambridge, 1—370.
- Hinde R. A. 1956. Ibis, 98, № 3, 340—369.
- Howard H. E. 1920. Territory in birds life. London, 1—308.
- Ingram C. 1959. Auk, 76, № 2, 218—226.
- Keith L. B. 1963. Wildlifes ten-year cycle. Wisconsin, 1—201.
- Lack D. 1954. J. wildlife manag., 18, № 1, 25—37.
- Lundevall C. F., Rosenberg E. 1955. Acta 11 Congr. intern. ornitol., Basel u. Stuttgart, 599—603.
- Mysterud I. 1964. Sterna, 6, № 1, 7—26.
- Nice M. M. 1941. Amer. midl. natur., 26, № 3, 441—487.
- Odum E. P. 1954. Fundamentals of ecology. Philadelphia—London, 1—384.
- Otterlind G. 1954. Var Fagelvarld, 13, № 1—4, 1—31, 83—113, 147—167, 245—261.
- Slobodkin L. B. 1961. Growth and regulation of animal populations. N.—Y., 1—184.
- Urquhart F. A. 1958. A discussion of use of the work «migration» as it relates to a proposed classification for animal movements. Toronto, 1—11.
- Uttendorfer O. 1939. Die Ernährung der deutschen Raubvogel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur. 1—412.

Статья поступила в редакцию
30.V.1965

SYNCHRONOUS AND ASYNCHRONOUS TYPES OF MOTION OF THE PREDATOR—VICTIM SYSTEM

V. M. GALUSHIN

Chair of Zoology, Pedagogical College of Moscow

Summary

Two types of motion of the predator—victim system are discussed, viz: 1) asynchronous or delaying (the peak or depression of the population density of the predator is one or two years delayed as compared to the corresponding levels of that of its main food objects); this type is peculiar to predatory mammals; and 2) synchronous or coinciding (maximal and minimal population density of the predator and its primary victims coincide in time); this type is peculiar to predatory birds whose population density varies significantly within a given area. It has been demonstrated that the principal mechanism of the synchronization in the population density of predatory birds and their victims is the migration of those former within the nesting range (or beyond it in exceptional cases) before the nesting period to search for territories optimal in relation to food supply. A lower level of the nesting conservatism of predatory birds studied is confirmed by the data of banding as well as (though indirectly) by differences in the number of subspecies of mobile and conservative species.

Migrations of predatory birds prior to their nesting are interpreted not as a passive reflection of unbalanced reproduction and mortality rates but as an efficient tool to prevent the difference between these rates. Predatory birds as compared to predatory mammals show a relatively higher stability and lower reproductive ability of the species composition. The adaptations described are regarded as various pathways of energy consumption to maintain the existence of these animals under the conditions of an unstable food supply.