

Ученые записки
№ 272

ВОПРОСЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ ЖИВОТНЫХ

под редакцией профессора Ф. Н. Правдина

Москва — 1970

В. М. Галушин, А. А. Иноземцев

Опыт оценки хищничества некоторых птиц из отрядов Falconiformes и Passeriformes

Сущность биоценологии — познание закономерностей сложения и функционирования естественных сообществ — непременно требует рассмотрения сети трофических связей в экосистемах. Вместе с тем то обстоятельство, что практически любой представитель животного царства может быть либо хищником (в широком смысле, то есть зоофагом), либо объектом нападения, либо, чаще, тем и другим, — достаточно отчетливо характеризует масштабы такой разновидности пищевых отношений, как хищничество (зоофагия).

Наиболее рациональным нам представляется подход к анализу этого явления через количественную характеристику отношений типа хищник — жертва, что к тому же позволяет объективно оценить биоценологическую и хозяйственную значимость той или иной группы животных. Последний аспект выглядит немаловажным в плане перспектив использования некоторых групп зоофагов как агентов биологического метода борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства.

Все это побудило авторов поделиться опытом организации исследований по оценке хищнической деятельности некоторых птиц. При этом основное внимание в настоящем сообщении уделено критериям и способам такого рода изысканий.

По мнению авторов, достаточно объективная оценка значимости той или иной группы зоофагов в природе и хозяйстве человека должна базироваться на следующих основных критериях: степени воздействия и избирательности хищника в отношении добываемых видов.

Степень воздействия хищника определяется размерами изъятия, осуществляемого им из поголовья видов-жертв. Эта величина выражается процентной долей населения видов-жертв какой-либо территории, уничтоженной всем населением данного хищника (или их совокупности) на той же территории за определенный период времени. В конечном счете

этот показатель представляет собой количественную меру влияния хищника на популяции добываемых видов.

Решение этой задачи реально лишь при наличии таких данных:

а) абсолютная численность хищников (в количестве экземпляров или, чаще, выводков, обитающих на исследуемой территории);

б) абсолютная численность жертв;

в) размеры рациона хищников (обычно — отдельных выводков);

г) продолжительность совместного пребывания хищника и его жертв в пределах исследуемой территории.

Избирательность хищника может проявляться как в отношении видов, так и в отношении отдельных, качественно специфичных особей в популяциях. Она характеризуется индексом избирательной способности, то есть отношением процентного значения каждого вида в добыче хищника к его процентному отношению в общем населении всех (иногда — только рассматриваемых) видов-жертв на исследуемой территории. Избирательность в отношении определенной категории особей одного вида точно также рассчитывается путем установления удельного значения этой группы в добыче хищника и в популяции вида. Индекс избирательной способности, таким образом, позволяет выявить предпочитаемые или, напротив, в какой-то мере избегаемые либо малодоступные корма. Интерес представляет определение отношения хищника к разным возрастным и половым группам в популяции вида, особям разных размеров, степени активности, упитанности, генеративного состояния и т. п. Не менее важно выяснить специфику воздействия хищника на слабых и сильных, больных и здоровых, дефектных и полноценных особей. Следовательно, избирательность хищника позволяет осветить качественную сторону его отношений с добываемыми видами. В свою очередь, этот анализ имеет, на наш взгляд, прямое отношение к расшифровке роли хищничества как инструмента естественного отбора.

Проведение исследований по оценке значимости хищников требует, прежде всего, их комплексности (учет численности хищников и их добычи, изучение питания и т. д.). При этом, наряду с использованием уже известных, возникает необходимость разработки и некоторых специальных методик. Например, немалые методические трудности ставит задача получения неповрежденных, пригодных для всестороннего анализа объектов добычи хищника, а также адекватных проб из популяции видов-жертв. Детальное описание методических приемов, используемых в такого рода изысканиях, не входит в задачу настоящего сообщения, однако упомянем, что, пожалуй, важнейшей их особенностью является большая трудоемкость, требующая скоординированных усилий группы исследователей.

Объектом наших изысканий послужили две пары взаимодействующих сочленов сообществ: 1) пернатые хищники и некоторые добываемые ими птицы и 2) насекомоядные птицы и лесные насекомые.

Исследование деятельности хищных птиц (Falconiformes) выполнено В. М. Галушиным, главным образом, на двух стационарах: Окском (район Окского заповедника, Рязанской обл.) и Владимирском (территория одноименного охотхозяйства на западе Владимирской обл.). Оно было направлено на определение степени воздействия всей совокупности хищников исследуемых территорий на численность некоторых видов-жертв.

Первый цикл работ выполнен на ключевом участке пойменных лугов площадью 8700 га в долинах рек Оки и Пры вблизи Окского заповедника. Здесь была определена максимальная (с учетом молодняка) численность утиных, перепела, коростеля (и некоторых других птиц, здесь не рассматриваемых), количество пар каждого из добывающих этих животных 5 видов хищников¹, охотящихся в пределах ключевого участка, а также рационы питания последних. Установленный в результате размер изъятия, осуществляемого хищниками из поголовья перечисленных видов-жертв, например, за летний сезон (с 1 июня по 10 августа) 1956 г. представлен в таблице 1. При расчетах учитывалось уменьшение численности коршунов и подорликов (из-за гибели отдельных выводков) в течение периода исследований, а также то обстоятельство, что в среднем 58% (а для утиных даже 86%) добычи коршунов составляют павшие животные.

Таблица 1

Воздействие хищных птиц, охотящихся в пределах ключевого участка (8700 га) Окского стационара, на поголовье некоторых охотничье-промысловых птиц в 1956 г.

Добыча	Численность взрослых птиц и птенцов в июне (в тыс. штук)	Добыто хищниками с 1 июня по 10 августа (в % от численности июньского поголовья)					
		коршун	большой подорлик	тетеревятник	орлан-белохвост	канюк	всего
Утиные	1,7	5,5	4,1	1,5	1,0	—	12,1
Перепел	2,1	1,8	—	—	—	—	1,8
Коростель	8,5	0,8	0,3	—	0,1	0,3	1,5

¹ Ястреб-тетеревятник (1 пара), коршун (23—16 пар), орлан-белохвост (1 пара), большой подорлик (4 пары) и канюк (4 пары). В добыче других охотящихся здесь хищников перечисленные виды не отмечены.

При рассмотрении таблицы обращают на себя внимание 6—8-кратные различия в размерах изъятия из поголовья утиных и двух других рассматриваемых видов. Необычным выглядит, в частности, изъятие 12% поголовья утиных. Причина этого, видимо, кроется в исключительно высокой численности коршуна в Окском заповеднике, где расположена, вероятно, крупнейшая на Оке колония этого хищника. Примечательно, вместе с тем, что даже такое воздействие хищников при рациональной организации охоты в охранной зоне заповедника не только не вызвало тенденции к постоянному снижению численности утиных, но даже не препятствует неуклонному год от года возрастанию их количества в непосредственной близости от скопления коршунов и других хищников.

Что касается избирательности хищников, то она ясно выражена лишь в отношении утиных (индекс избирательной способности — +0,6). К перепелу избирательность отсутствует (—0,1), а коростель вылавливается в меньшей доле (—0,3), чем он представлен в совокупности населения рассматриваемых видов-жёртв.

На Владимирском стационаре площадью 21000 га, где численность хищных птиц более типична для Европейского центра СССР в целом, чем на заповедном Окском стационаре, их влияние оказалось еще меньше. Так, к примеру, в 1963 г. обитающие здесь хищники¹ уничтожили за лето не более 5% общего поголовья куриных и около 1,5% воробьиных (табл. 2).

Таблица 2

Воздействие хищных птиц Владимирского стационара (21 000 га)
на поголовье куриных и воробьиных в 1963 г.

Добыча	Численность взрослых птиц и птенцов в июне (в тыс штук)	Добыто хищниками в июне—июле (в % % от численности июньского поголовья)			
		канюк	тетере- вятник	перепе- лятник	всего
Куриные	2,5—3	0,4—0,5	3—4	—	ок. 4 (3,5—4,5)
в т. ч. рябчик	1,1—1,3	0,5—0,6	4—5	—	ок. 5 (4,5—5,5)
Воробьиные	200—250	менее 0,1	0,1	1,2—1,6	ок. 1,5 (1,3—1,7)

У тетеревятника обнаружена отчетливая избирательность в отношении куриных, тогда как для канюков эти птицы — случайная добыча. Вместе с тем, как и на Окском стационаре, отмечен явственный избирательный вылов всеми хищниками молодняка птиц.

¹ Канюк (с учетом гибели отдельных гнезд — 14—16 пар), тетеревятник (2 пары), перепелятник (4—6 пар). Питание пустельги (4 пары) и коршуна (3 пары) не было изучено.

Исследования хищничества воробьиных птиц (Passeriformes) осуществлялись А. А. Иноземцевым с 1956 по 1966 г. преимущественно на стационаре близ пос. Павловская Слобода Московской области. Ведущим принципом этих изысканий было определение воздействия отдельных видов в пределах их охотничьих участков на все или по крайней мере на подавляющее большинство видов их пищевого спектра. С этой целью путем картирования полетов птиц за кормом определялись размеры территории, с которой добывалась пища (площадь охотничьего участка). Одновременно, путем количественных энтомологических учетов, выяснялась суммарная абсолютная численность беспозвоночных во всех ярусах охотничьего участка¹. Дальнейшее сопоставление этих данных с количеством беспозвоночных, уничтоженных каждой парой птиц в процессе выкармливания птенцов в гнезде², служило показателем осуществляемого изъятия.

В среднем³ в течение месяца (с 10.VI по 10.VII) каждая семья (2 взрослых птицы и их птенцы) уничтожают в пределах своих охотничьих участков около 1% беспозвоночных (табл. 3).

Таблица 3

Воздействие некоторых видов насекомоядных птиц на беспозвоночных в мелколиственном лесу в пределах охотничьих участков

Вид птицы:	Состав выводка	Площадь охотничьего участка	Процент уничтоженных беспозвоночных на охотничьем участке (за 1 мес.)
Мухоловка-пеструшка	2 ad+5,5 juv	1500 м ²	1,6
Лесной конек	2 ad+4,0 juv	5000 м ²	0,2
Обыкновенная лазоревка	2 ad+10,0 juv	5000 м ²	0,25

¹ Учитывались лишь беспозвоночные длиной не менее 1 мм (более мелкие объекты в питании насекомоядных птиц средней полосы Европейской части СССР встречаются очень редко и в незначительных количествах).

² Проследить за воздействием насекомоядных птиц на беспозвоночных в более длительные отрезки времени затруднительно: состав энтомофауны в лесу в этот период изменяется довольно быстро и значительно (одни насекомые окукливаются, у других начинается уже лет, а у третьих успевает смениться вся генерация). Птицы после вылета птенцов из гнезда широко кочуют по лесу, перемещаясь при этом из одного биотопа в другой.

³ Для упрощения расчетов и получения сравнимых данных принимается, что на охотничьем участке взрослые птицы кормятся в течение 10—15 дней (период кладки и насиживания), а с вылуплением птенцов — кормят еще и их (в течение 15—20 дней). Фактически же период пребывания птиц в пределах их охотничьих участков (и до и после вылупления птенцов) значительно более продолжителен, что, однако, не меняет сколь угодно существенно процента «выедаемых» в течение месяца беспозвоночных.

Однако виды, для которых в той или иной степени в питании характерна стенофагия (например, лазоревка, поедающая исключительно гусениц) и которым в связи с этим приходится облавливать большую площадь в поисках «излюбленных» кормов — оказывают в силу этого меньшее воздействие на энтомофауну в целом (хотя их хищничество и наносит сильный урон некоторым, наиболее часто потребляемым жертвам). Напротив, виды с широким спектром питания, для которых в той или иной степени характерна эврифагия, могут оказывать на беспозвоночных в пределах своего, как правило, небольшого охотничьего участка, значительно более сильное воздействие.

Хотя общая часть изъятия, осуществляемого отдельными видами птиц в пределах их охотничьих участков, незначительна, некоторым видам беспозвоночных наносится существенный урон. Например, за время выкармливания одного выводка птенцов (20 дней) лазоревки уничтожают на своем охотничьем участке около 13% гусениц листоверток; соответственно лесные коньки за 15 дней выкармливания выводка «выедают» на территории своего охотничьего участка до 15% личинок пилильщиков и гусениц некоторых видов бабочек; а мухоловки-пеструшки (за 15 дней) уничтожают около 20% личинок пилильщиков и гусениц бабочек, до 50% некоторых двукрылых (*Rhagio scolopaceus*, *Dioctria oelandica*, *Empis tessellata*).

Столь высокое «давление» рассматриваемые виды насекомоядных птиц оказывают лишь на немногих своих жертв, по отношению к которым у них резко выражена избирательность. Однако в этом последнем случае насекомые, воздействие на которых очень велико (более 20%) — хорошие летуны: очевидно, что изъятие этой лабильной части энтомофауны равномерно распределяется далеко за пределы охотничьего участка. Таким образом, по-видимому, за период выкармливания птенцов в гнезде насекомоядные птицы снижают на охотничьем участке численность отдельных, наиболее охотно поедаемых, видов-жертв обычно не более чем на 20%.

К большей же (и наиболее многочисленной) части беспозвоночных обитающих на охотничьих участках, избирательность кормящихся птиц оказывается отрицательной. Так, например, такие массовые для мелколиственного леса виды насекомых, как тли, долгоносики поедаются мухоловкой-пеструшкой реже, чем они представлены в окружающей среде (индекс избирательной способности мухоловки для этих жертв < 1). Соответственно и воздействие на этих беспозвоночных — ничтожно.

Мы не располагаем данными, иллюстрирующими суммарное воздействие лесных насекомоядных птиц на беспозвоночных, однако, общая картина пищевых взаимоотношений птиц с их жертвами позволяет сделать некоторые предварительные выводы.

Птицы, населяющие какой-либо биотоп, добывают себе пищу, облавливая преимущественно лишь некоторые, характерные для данного вида, часто очень строго определенные и ограниченные, ярусы леса. Даже собирающие пищу почти исключительно на стволах деревьев, большой и малый пестрые дятлы, поползень и пищуха ищут ее в Подмосковных лесах на разной высоте, используя при этом различные приемы. Иными словами, пространство в пределах каждого типа леса строго разграничено между различными видами птиц в нем обитающих, и, в силу этого, беспозвоночные, обитающие в том или ином ярусе, подвергаются воздействию со стороны очень ограниченного числа видов птиц. Сказанное усугубляется различием спектрального состава насекомых, потребляемых разными видами насекомоядных птиц.

Однако наличие четко выраженной дифференцировки в распределении питающихся птиц в лесу в то же время не исключает возможности потребления различными видами птиц одного и того же вида насекомого (особенно разных фаз его развития). Но в этом последнем случае насекомые, поедаемые несколькими видами птиц либо не составляют основу питания ни одного из этих видов (как правило, их избирательность отрицательна), либо в сильной степени потребляются лишь какой-то одной птицей.

Сопоставление пищевых спектров видов птиц, доминирующих в лиственном лесу, показывает, что только гусеницы и пауки служат основой питания многим видам птиц, и, хотя разные птицы и потребляют разные виды гусениц и пауков, общее воздействие на этих беспозвоночных всего комплекса птиц лиственного леса значительно. По-видимому, эти, наиболее нежные, а поэтому и наиболее часто приносимые птенцам беспозвоночные, истребляются в гнездовой период значительно сильнее других жертв.

Простой расчет дает ориентировочное представление о размерах этого изъятия.

Плотность населения гнездящихся в Подмоскowie птиц колеблется в разных биотопах леса от 100 до 800 пар (например, на участке смешанного леса, прорезанного маленькой речкой с густыми зарослями ольхи на берегах и небольшими полянками) на 1 кв. км. В мелколиственном лесу в окрестностях Павловской слободы плотность гнездящихся птиц колебалась в разные годы от 200 до 400 пар на 1 кв. км., то есть на 1 га в среднем за ряд лет гнездились около 3-х пар. Учитывая, что размеры охотничьих участков большинства насекомоядных птиц не превышают в мелколиственном лесу 0,5 га (табл. 4), что виды со сходным пищевым спектром (как, например, синицы) не селятся поблизости друг от друга, а следовательно, их охотничьи участки не перекрываются, можно думать, что суммарное воздействие комплекса насекомоядных птиц на всю фауну беспоз-

звоночных мелколиственного леса будет даже ниже, чем в пределах охотничьего участка каждой отдельной пары. Воздействие же на наиболее охотно потребляемых насекомоядными птицами гусениц бабочек, личинок пилильщиков, а также пауков (учитывая несходство пищевых спектров видов селящихся поблизости друг от друга и принимая, что на 1 га ~ 3 пары, средние размеры охотничьих участков которых ~ 0,5 га) будет, вероятно, таким же или лишь немного выше, чем в пределах охотничьего участка.

Таблица 4

Средние размеры охотничьих участков некоторых видов
насекомоядных птиц в мелколиственном лесу

Виды птицы	Площадь охотничьего участка в м ²	Годы наблюдений
Буроголовая гаичка	10000	1957, 1959, 1960, 1961
Горихвостка	7000—9000	1960
Пищуха	8000	1950, 1965
Черноголовая славка	6000—8000	1956, 1957, 1960
Садовая славка	4000—8000	1956, 1957, 1964
Большая синица	7000	1960, 1965
Лазоревка	5000	1959, 1964
Лесной конек	5000	1959, 1960, 1961
Пеночка-теньковка	5000	1959, 1961
Пеночка-трещотка	4000	1956, 1957, 1962
Серая мухоловка	1800	1949, 1960, 1963
Мухоловка-пеструшка	1500	1959, 1960
Малый мухолов	1400—1600	1956, 1957

Приводя материалы исследований по хищным и воробьиным птицам, мы не стремились здесь к специальному анализу вполне естественных различий в их воздействии на добываемые виды. Нам казалось более правильным уловить некие общие особенности в хищнической деятельности столь различных групп.

Первой такой особенностью являются относительно близкие величины изъятия, осуществляемого теми и другими из общего поголовья жертв в течение выкармливания птенцов в гнезде. Действительно, в большинстве случаев для каждого вида жертв оно измерялось десятymi или сотыми долями поголовья добываемых животных, редко достигая немногих процентов.

Однако если величины общего изъятия жертв, осуществляемого в течение гнездового периода и у хищных и у насекомоядных птиц близки (составляют чаще доли процента от поголовья всей потенциальной добычи), то степень воздействия

насекомоядных птиц на некоторых беспозвоночных (личинки пилильщиков, гусеницы бабочек, имаго некоторых двукрылых) — в несколько раз выше, чем степень воздействия хищных птиц на испытывающих максимальное давление с их стороны наиболее предпочитаемых жертв¹.

При этом необходимо учитывать, что потенциальная и реальная плодовитость насекомых значительно выше, чем у позвоночных животных, а процент выживающего потомства у позвоночных животных, а процент выживающего потомства у первых значительно ниже, чем у вторых. Поэтому, очевидно, эффективность хищных и насекомоядных птиц в снижении численности популяций их жертв должна оцениваться с разных позиций.

Вторая, и пожалуй, наиболее трудно объясняемая особенность, — наличие как бы обратной зависимости между численностью добываемого вида и воздействием на него хищников. Наши материалы пока недостаточны для установления четкой обратной корреляции между этими величинами, но тем не менее общая тенденция к снижению процесса хищничества на многочисленных животных и его возрастание в отношении видов малочисленных прослеживается достаточно отчетливо.

¹ К тому же длительность выкармливания в гнезде птенцов хищных птиц в 2—3 раза больше, чем у мелких насекомоядных птиц, у многих из которых в сезон бывает, как правило, 2 кладки. Следовательно, соотнесенная к единице времени (например, за 1 месяц) степень воздействия насекомоядных птиц на насекомых будет также в несколько раз выше, чем степень воздействия хищных птиц на их жертвы.