

КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ КАК КЛЮЧЕВАЯ АДАПТАЦИЯ
ТАЛОВКИ И ЗАРНИЧКИО. В. Бурский¹, В. В. Конторщикова²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 117071, Россия; e-mail: bourski@orc.ru

² Государственный Дарвиновский музей, ул. Вавилова, 57, Москва, 117292, Россия; e-mail: vitkont@darwin.museum.ru

В выпуске 30 сборника "Орнитология" была опубликована наша статья "Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их морфологии и кормового поведения" (Бурский, Конторщикова, 2003). К сожалению, в ней была допущена серьёзная техническая ошибка: вместо ключевой таблицы 5 под названием «Особенности внешней морфологии» в статье дважды (под номерами 5 и 6) приведена таблица «Использование кормовых приёмов пеночками». В данном сообщении мы хотели бы не только представить неопубликованную таблицу, но и вернуться к обсуждению значения кормового поведения, заострив внимание на аспектах, с которыми связаны сведения, представленные в этой таблице. Мы хотим ещё раз подчеркнуть, что кормовое поведение, как ключевая адаптация, связывает выбор местообитаний и особенности морфологии двух широко распространённых в Центральной Сибири видов пеночек — таловки (*Phylloscopus borealis*) и зарнички (*Ph. inornatus*).

Результаты данной и упомянутой выше публикации основаны на многолетних исследованиях, которые проводились в енисейской средней тайге (62° с.ш., 89° в.д.) с целью объяснить особенности биотопического размещения таловки и зарнички с позиций их морфологических адаптации к местам и способам сбора корма. Были проведены картирование гнездовых участков (18 площадок общей площадью 450 га, по 10—18 лет на каждой), описание структуры растительности, наблюдение за кормовым поведением и прижизненное измерение

отловленных птиц (Бурский, Конторщикова, 2003).

Результаты и обсуждение

Проведённые исследования обнаружили тесную взаимосвязь и взаимообусловленность между тактикой сбора корма, предпочитаемыми гнездовыми местообитаниями и внешней морфологии изучаемых видов (Бурский, Конторщикова, 2003).

Таловка, как более крупный вид с длинными и заостренными крыльями, длинным хвостом, крупным клювом и относительно более короткими цевкой и ступнёй (табл.), чаще зарнички ловит добычу, используя энергоёмкие маневры. Она совершает броски в воздух и преследования на больших расстояниях от присады и атакует летящих или сидящих беспозвоночных. При этом она больше времени затрачивает на высматривание добычи с одной точки и меньше — на перемещения по субстрату. Меньшее число манёвров и большие затраты на каждый из них позволяют предполагать, что пищевые объекты таловки крупнее и подвижнее.

Морфологические особенности зарнички — короткие закруглённые крылья, малая масса тела, тонкий и короткий клюв, относительно крупные ноги — подчинены повышению эффективности затрат на непрерывный поиск мелких кормовых объектов, отличающийся многочисленными короткими перелётами и зависаниями. Зависание играет множественную роль: используется для обследования участков, плохо доступных с ветки и, возможно, для выпугивания жертв.

Таблица
Table

Особенности внешней морфологии двух видов пеночек
External biometric characteristics of two species of Leaf Warblers

Признак / Character	C	<i>Ph. borealis</i>			<i>Ph. inornatus</i>			D ²
		n _b	x _b	SE _b	n _i	x _i	SE _i	
Масса тела, г Body mass, g	m abs	187	9.19	0.050	758	6.26	0.014	46.81***
	f abs	156	8.51	0.052	346	5.82	0.022	46.22***
Размер тела (корень кубический от массы) Body size (cube root of body mass)	m abs	187	2.093	0.004	758	1.842	0.002	13.59***
	f abs	156	2.04	0.004	346	1.797	0.002	13.33***
Заостренность крыла, % длины крыла Wing pointedness index, % of wing length	m rel ¹	281	54.22	0.273	111	38.85	0.505	15.37***
	f rel ¹	205	52.04	0.325	87	39.58	0.669	12.46***
	mf rel ¹	486	53.29	0.214	198	39.17	0.407	14.12***
Асимметрия крыла, % длины крыла Wing asymmetry, % of wing length	m rel ¹	281	38.62	0.271	111	16.92	0.474	21.70***
	f rel ¹	205	36.59	0.315	87	17.27	0.669	19.32***
	mf rel ¹	486	37.76	0.210	198	17.07	0.395	20.69***
Длина крыла, мм Wing length, mm	m abs	355	68.96	0.077	152	57.91	0.120	19.08***
	f abs	248	64.89	0.101	129	54.26	0.110	19.61***
	mf rel	603	32.48	0.037	281	30.86	0.058	5.25***
Длина хвоста, мм Tail length, mm	m abs	160	49.23	0.161	73	42.71	0.250	15.27***
	f abs	116	46.11	0.161	50	39.26	0.235	17.45***
	mf rel	276	23.13	0.062	123	22.64	0.113	2.16***
Длина цевки, мм Tarsus length, mm	m abs	87	21.87	0.068	37	20.01	0.112	9.30***
	f abs	59	21.20	0.081	28	19.76	0.110	7.29***
	mf rel	146	10.42	0.025	65	10.92	0.043	-4.58***
Длина стопы (с когтями), мм Foot span (with claws), mm	m abs	29	24.17	0.160	26	21.82	0.145	10.82***
	f abs	21	23.82	0.214	21	21.67	0.188	9.92***
	mf rel	50	11.60	0.062	47	11.94	0.064	-2.85***
Задний палец (без когтя), мм Hind toe (without claws), mm	m abs	67	6.54	0.049	26	6.29	0.078	3.97**
	f abs	46	6.55	0.053	21	6.09	0.092	7.55***
	mf rel	113	3.16	0.017	47	3.40	0.032	-7.06***
Длина клюва, мм Bill length, mm	m abs	9	13.82	0.223	38	11.40	0.088	21.23***
	f abs	6	13.67	0.237	9	11.63	0.197	17.54***
	mf rel	15	6.64	0.075	47	6.24	0.045	6.41***
Ширина клюва, мм Bill breadth, mm	m abs	9	3.78	0.047	34	3.17	0.041	19.24***
	f abs	6	3.58	0.131	9	3.28	0.120	9.15 NS
	mf rel	15	1.78	0.026	43	1.74	0.023	2.30 NS
Высота клюва, мм Bill height, mm	m abs	8	3.26	0.067	28	2.72	0.042	19.85***
	f abs	5	3.13	0.063	6	2.73	0.102	14.65*
	mf rel	13	1.54	0.022	34	1.48	0.021	4.05 NS

Примечания: n — величины выборок, x — средние, SE — ошибки средних. C — категории особей (m — самцы, f — самки, mf — все особи) и признаков (abs — в абсолютном выражении, rel — относительно размера тела). D = (x_b - x_i)/x_i × 100 — относительное отличие таловки от зарнички (%) и его уровень значимости по критерию t-Стьюдента (*** — p < 0.001; ** — p < 0.01; * — p < 0.05; NS — p > 0.05). ¹ — отличия по форме крыла даны в виде x_b - x_i. Жирным шрифтом выделены относительные отличия, не зависящие от размеров тела.

Notes: n — sample size, x — mean, SE — standard error. C — sexes (m — males, f — females, mf — both sexes) and expression of characteristics (abs — absolutely, rel — relatively to body size). D = (x_b - x_i)/x_i × 100% — relative difference of *Ph. borealis* from *Ph. inornatus* and significance level of the difference according to Student's t-test (*** — p < 0.001; ** — p < 0.01; * — p < 0.05; NS — p > 0.05). ¹ — Wing shape difference is given as x_b - x_i. Bold font stresses relative deviation which is independent of body size difference.

Таловка кормится в нижнем ярусе леса и предпочитает тенивыносливые кус- тарники с выраженной структурой крон, обеспечивающей надёжные прнсады, хо-

роший обзор и пространство для воздушных маневров, прежде всего, — ольховник, черёмуху и лесные виды ив.

Зарничка кормится в широком диапазоне высот, тяготея к густым, но хорошо освещенным периферическим частям крон, где обследует труднодоступные концы веток. Малая масса зарнички, короткие крылья, использование зависания в качестве основного, а бросков и подвешивания — как дополнительных приёмов кормодобывания, — приобретают особое преимущество при поиске мелких, плохо заметных объектов. Условия для эффективного использования этих преимуществ создаются в хорошо освещенных кронах берёз, которые отличаются тонкими и гибкими побегами с относительно равномерным и рассеянным расположением листьев.

Ранее было показано (Бурский, Конторщиков, 2003), что гнездовое размещение таловки в районе исследований на 96% определяется развитием яруса ольховника и других кустарников ($p < 0.001$) и преимущественно связано с высокопродуктивными местообитаниями поймы Енисея. Размещение зарнички на 77% объясняется густотой и объёмом берёзового полога ($p < 0.001$). Она приурочена к менее продуктивным, но широко распространённым вне поймы лесам с преобладанием берёзы на зарастающих таёжных гарях, а также к окраинам болот и приручьевым редколесьям. Более богатых местообитаний, населённых другими видами пичонок, зарничка, как правило, избегает (Bourski, Forstmeier, 2000; Forstmeier et al., 2001).

Морфологические особенности видов рода *Phylloscopus* имеют не только унаследованный характер. Многие из них функционально значимы в современной экологической обстановке (Gaston, 1974; Richman, Price, 1992; Бурский и др., 2004). Если принять это во внимание, то проведённый анализ позволяет объяснить различия между избранными видами во взаимной связи и предположить вероятные пути их возникновения.

Наиболее заметные различия между таловкой и зарничкой касаются размеров тела. Вместе с тем, различия по пропорциям во многих случаях (кроме относительной длины ног) превосходят размерное различие (см. табл.) и тем самым повышают его экологическую эффективность. Длинные, заостренные крылья таловки с вершиной, смещенной вперед, — так же,

как и крупные размеры, — увеличивают скорость броска. Величина клюва позволяет ей справиться с ещё более крупными жертвами, чем это следует из простого соответствия размерам тела. Наоборот, противоположные пропорции зарнички как будто опережают преимущества, получаемые от уменьшения массы тела: форма крыла приспособлена к экономичному зависанию в воздухе, а размеры клюва — к обработке мельчайших объектов. Таким образом, не размеры тела, а пропорции летательного и ротового аппаратов, по-видимому, первичны, и в наибольшей степени способствовали разделению кормовых ресурсов предковыми формами этих видов.

Размерные различия могли быть следствием разделения мест сбора корма, так как уменьшение массы тела позволило бы результативнее обследовать концы веток с меньшего расстояния — с опоры или с воздуха в трепещущем полёте. Но более вероятно, что вслед за специализацией кормового поведения видов произошло разделение мест их обитания. Предку таловки, избравшему интенсивный способ охоты, очень важна высокая продуктивность местообитаний. Приспособление к таким условиям требовало повышенной конкурентоспособности, чему — при прочих равных условиях — благоприятствует увеличение размеров тела. Предок зарнички, готовый поддерживать энергетический баланс охотой за мелкими насекомыми, по-видимому, был способен расширить спектр местообитаний за счёт освоения менее продуктивных биотопов. В этом случае уменьшение размеров способствовало бы не только манёврам на концах веток, но и сокращению расходов на использование территории, которая должна была бы расширяться пропорционально снижению продуктивности.

Освоение обеднённых местообитаний предполагало усиленное использование периферии крон — с более густой листвой и высоким обилием мелких беспозвоночных. Несмотря на частичную смену кормового субстрата предком зарнички, уменьшение размеров тела не привело к пропорциональному уменьшению ног. Во-первых, в густой листве, наряду с воздушными приёмами, необходима способность перемещаться по наиболее тонким веткам и подвешиваться на ненадёжных прпсадах. Во-вторых, в условиях пониженной продуктивности выгодно сохранять известную пластичность как в применении разнооб-

разных приёмов охоты, так и в использовании субстратов.

Надо полагать, низкое обилие конкурентов в обеднённых биотопах способствовало сохранению черт неглубокой морфологической специализации у зарнички. Из семи видов рода, обитающих в районе исследования, именно зарничка по морфологии ближе всего к «среднестатистической» пеночке (Bourski, Forstmeier, 2000). Приспособленность к скудным кормовым условиям позволила зарничке продлить сезон пребывания в гнездовом ареале и продвинуть его границу — как летом, так и зимой (Price, Wade, 1994) — далеко на север (а также в горы). Есть указания на то, что её современные адаптации направлены на совершенствование структуры жизненного цикла в нестабильных, мало предсказуемых условиях. Путём увеличения плодовитости и, вероятно, индивидуальной пластичности поведения этот вид приобрёл высокую мобильность в отношении смены мест гнездования и послегнездовых кочёвок. Комплекс адаптации, необходимый для отслеживания ситуативно-пригодных местобитаний, существенно укрепил положение зарнички в северных биоценозах и вывел её в абсолютные лидеры по численности среди птиц региона (Рогачёва и др., 1991; Bourski, 1994, 1996; Бурский, 2002).

Путь становления адаптации таловки, по-видимому, представляет собой противоположный пример в самом широком смысле. Специализация на выслеживании относительно крупных насекомых, эффективная лишь при достаточном их обилии, направляла по пути совершенствования техники такой охоты — прежде всего в местах зимовки. Возможно, вследствие этого таловка — один из немногих палеарктических мигрантов, приспособившихся проводить большую часть года в сообществе птиц лесов экваториального пояса (Cramp, 1992). Высокий уровень зимней выживаемости позволил снизить затраты на размножение и ограничить время пребывания в гнездовом ареале периодом наивысшей продуктивности северных биоценозов. Специализация морфологии крыла как приспособления к энергоёмким воздушным манёврам параллельно вела к

экономии затрат на полёт во время сезонных миграций. Следствием такой направленности могли стать, с одной стороны, углубление специализации в отношении объектов и способов кормодобывания, жёсткая связь с определённой структурой растительности и типом местообитания. С другой стороны, в гнездовой области таловка смогла расширить ареал на север настолько, насколько это позволяет сезонный пик продуктивности соответствующего типа растительности (Рогачёва и др., 1991; Bourski, 1993, 1995; Бурский, 2002).

Литература

- Бурский О.В. 2002. Структура сообщества воробьиных птиц Центральной Сибири. — Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: 215—307.
- Бурский О.В., Конторшиков В.В. 2003. Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их морфологии и кормового поведения. — Орнитология, 30: 59—74.
- Бурский О.В., Конторшиков В.В., Батова О.Н. 2004. Стереотипы кормового поведения пеночек веснички (*Phylloscopus irochilus*) и теньковки (*P. collybilla*). — Зоол. журн., 83 (7): 839-850.
- Рогачёва Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. 1991. Птицы Центрально-сибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы. — Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. М.: 32-152.
- Bourski O.V. 1994. Breeding bird dynamics in the Yenisei middle taiga: 13-year study. — Bird Numbers 1992. 12th International conference of IBCC and EOAC, 14-18 September 1992, Noordwijkerhout, the Netherlands: 35.
- Bourski O.V. 1996. Bird population dynamics in relation to habitat quality. — Species Survival in Fragmented Landscapes. J. Settele, C.R. Margules, P. Poschlod and K. Henle (eds.). The Netherlands, Kluwer Academic Publishers: 52-60.
- Bourski O.V., Forstmeier W. 2000. Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian *Phylloscopus* warblers. — Oikos, 88: 341-350.
- Cramp S. (ed). 1992. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 6, Oxford, 728 p.
- Forstmeier W., Bourski O.V., Leisler B. 2001. Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: role of morphology, phylogeny and competition. — Oecologia, 128: 566-576.
- Gaston A.J. 1974. Adaptation in the genus *Phylloscopus*. — Ibis, 116 (4): 432-450.
- Price T., Wade M. 1994. Billions of Palearctic migrants in the Indian subcontinent. — J. Ornithol., 135 (3): 479.
- Richman A.D., Price T. 1992. Evolution of ecological differences in the Old World leaf warblers. — Nature. 355: 817-821.

FEEDING BEHAVIOUR AS A KEY ADAPTATION OF THE
ARCTIC (*PHYLLOSCOPUS BOREALIS*) AND YELLOW-
BROWED (*PH. INORNATUS*) WARBLERS

O. V. Bourski¹, V. V. Kontorshchikov²

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Science, Leninsky Prosp., 33, Moscow, 117071, Russia; e-mail: bourski@orc.ru

² State Darwin Museum, Vavilov Str., 57, Moscow, 117292, Russia; e-mail: vitkont@darwin.museum.ru

Summary

During a long-term study conducted in middle taiga of the Yenisey River valley (62°N, 89°E), Central Siberia, we have revealed tight correlations between techniques of food collection, preferable breeding habitats and external morphology of two species of leaf warblers. We suggest that differences in proportions of flight and feeding apparatuses have most of all contributed to division of food resources between ancestors of these two species. Separation of habitats between the species has happened possibly in parallel with specialization of their feeding behaviour, which was followed by enlargement of body and leg size differences. An increased adaptation to both specific substrates and hunting techniques had to raise ability of the species to competition within a limited range of conditions. These limitations could be the main reason of the species divergence in respect to geography of wintering grounds, distance of migration, time spent on the breeding grounds and other characteristics of their ecology.