

Барановский А.В.



Механизмы экологической сегрегации домового и полевого воробьев



Рязань, 2010

УДК 581.145:581.162

ББК

Барановский А.В. Механизмы экологической сегрегации домового и полевого воробьев. Монография. – Рязань. 2010. - 192 с.

ISBN - 978-5-904221-09-6

В монографии обобщены данные многолетних исследований автора, посвященных экологии и поведению домового и полевого воробьев рассмотрены актуальные вопросы питания, пространственного распределения, динамики численности, биоценотических связей этих птиц в антропогенном ландшафте среднего по размерам промышленного города (на примере г. Рязани).

Для научных работников, зоологов, ботаников, экологов, преподавателей, аспирантов и студентов естественно-географических и факультетов высших учебных заведений.

Рецензенты:

д.б.н. Иваницкий В.В., ведущий научный сотрудник МГУ

д.б.н. Резанов А.Г., профессор МГПУ

ББК

© Барановский А.В., 2010

ISBN – 978-5-904221-09-6

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	5
Постановка проблемы.....	6
Степень изученности основных показателей экологической ниши домового и полевого воробьев.....	6
Материал и методы.....	14
Результаты исследований.....	29
Кормовые станции.....	29
Численность и распределение воробьев.....	33
Микробиотопическое распределение.....	38
Описание кормовых субстратов.....	38
Сезонные особенности микробиотопического распределения.....	44
Общие особенности микробиотопического распределения.....	47
Гнездование и демография домового и полевого воробьев.....	58
Сроки размножения, количество репродуктивных циклов.....	58
Места расположения гнезд.....	60
Высота расположения гнезд.....	66
Отношения воробьев с другими дуплогнездниками.....	67
Размер кладки и степень успешности размножения.....	70
Продолжительность жизни домового и полевого воробьев.....	75
Активность птиц при выкармливании птенцов и места сбора корма.....	78
Развитие птенцов.....	80
Питание.....	82
Общие особенности питания двух видов воробьев.....	82
Сезонные особенности питания.....	82
Данные анализа желудков.....	86
Степень наполненности желудков.....	89
Гастролиты в желудках домового и полевого воробьев.....	91
Отличия в питании домового и полевого воробьев.....	91
Отличия в таксономическом составе пищи.....	92
Специфические особенности питания полевого воробья.....	92

Специфические особенности питания домового воробья.....	93
Отличия по размеру пищевых объектов.....	102
Сезонные отличия в питании.....	103
Сравнительный анализ питания взрослых птиц и птенцов.....	104
Отличия в составе пищи птенцов.....	106
Избирательность в питании птенцов.....	107
Результаты природных и лабораторных экспериментов.....	113
Некоторые морфологические особенности.....	115
Альбинизм в городских популяциях домовых и полевых воробьев	115
Биоценотические связи воробьев.....	118
Антропотолерантность.....	118
Некоторые враги и причины гибели воробьев.....	122
Транспорт.....	122
Ястреб-перепелятник.....	123
Домашние кошки.....	125
Кормовое поведение.....	126
Общая манера кормежки воробьев.....	126
Литературный обзор кормовых методов воробьев.....	126
Набор и частота использования кормовых методов воробьев в г. Рязани.	131
Тонкие показатели кормового поведения домового и полевого воробьев.	143
Частота кормовых маневров.....	144
Последовательность кормовых маневров.....	145
Длина прыжка.....	148
Скорость передвижения.....	149
Дистанция атаки кормового объекта.....	150
Траектория передвижения.....	152
Механизмы разделения ресурсов и экологической сегрегации двух видов воробьев.....	153
Основной список источников.....	160
Приложение.....	181

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время представления о структуре экологической ниши разработаны преимущественно на птицах лесных ландшафтов. Механизмы дифференциации экологических ниш у синантропных птиц изучены недостаточно.

Домовый (*Passer domesticus*) и полевой (*Passer montanus*) воробьи представляют собой удобный модельный объект для изучения механизмов экологической сегрегации. Этим птицам посвящено большое количество публикаций, в которых рассматриваются различные аспекты их биологии – систематика, географическое распространение, генетика, морфология, физиология, размножение, социальная организация, динамика численности, биотопическое распределение, питание, хозяйственное значение (Благосклонов, 1950; Елисеева, 1961; Ильенко, Загородняя, 1961; Ильенко, 1962, 1976; Аманова, 1964, 1969, 1978; Птушенко, Иноземцев, 1968; Некрасов, 1969; Строков, 1970; Никольская, Зайцев, 1973; Соколов, 1974; Голованова, 1964, 1975; Джурбаева, 1975; Постников, 1974, 1975; Фетисов, 1976, 1977а, 1977б; Носков, 1976; Шураков, 1977; Носков и др, 1981; Иваницкий, Матюхин, 1984; Паевский, 1985; Скляренко, 1987; Summers-Smith, 1988; Гражданкин, 1992; Дольник, 1995; Иваницкий, 1997; Zavialov et al., 1997; Griffith et al., 1999; Miloslawa et al., 2000; Altwegg et al., 2000; Jawor, 2000; Матюхин, Кречетов, 2001; Фесенко, Цвелых, 2001; Moreno-Rueda, Soler, 2001; Liker, Barta, 2001; Данилов, 2002; Фетисов, 2002; Gonsalez et al., 2002; Pingsby et al., 2002; Vaclav, Noi, 2002а, 2002б; Voltura et al., 2002; Moreno-Rueda, 2003 и др.).

Однако целостное представление о механизмах экологической сегрегации домового и полевого воробьев в литературе отсутствует. До сих пор недостаточно изучены и некоторые отдельные аспекты образа жизни воробьев, обуславливающие специфику и место каждого вида в природе. Известно, что экологически близкие виды, существующие на одной территории, должны отличаться своими требованиями к среде (Gause, 1934). Обнаруженные предыдущими исследованиями различия в экологии домового и полевого воробьев не позволяют в полной мере определить условия их совместного обитания (Иваницкий, 1984, 1997). Большинство авторов не отмечает у домового и полевого воробьев сколько-нибудь значительной конкуренции, однако некоторые исследователи, наоборот, считают, что между домовым и полевым воробьями существуют напряженные конкурентные отношения, приводящие к их пространственному разделению (Гладков, Рустамов, 1975; Ильичев, 1978; Деккерт, 1985; Summers-Smith, 1998).

Согласно современным представлениям, наиболее важными трофическими факторами, по которым происходит разделение ресурсов и расхождение по нишам, является состав пищи, разнообразие местообитаний и кормовое поведение (Pianka, 1969; Schoener, 1974; Пианка, 1981; Одум, 1986).

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Степень изученности основных показателей экологической ниши домового и полевого воробьев

Отличия в составе пищи

Важнейшие отличия в питании двух видов воробьев касаются состава пищевых объектов, их размеров и твердости. Вопросы, связанные с питанием воробьев, рассматриваются во многих публикациях. Изучали питание как взрослых птиц, так и птенцов. Однако в большинстве работ, где содержатся сведения о составе пищи воробьев, основное внимание уделяется хозяйственному значению этих птиц, которых рассматривают либо как вредителей сельскохозяйственных культур, либо как агентов по борьбе с вредными насекомыми. Большинство таких публикаций посвящено воробьям, обитающим в южных регионах (Благосклонов, 1950; Кадочников, 1951; Будниченко, 1955; Штегман, 1956; Голованова, 1975).

В исследованиях, проводившихся в районах совместного обитания нескольких видов воробьев, авторы часто рассматривают хозяйственное значение всей группы в целом, при этом состав пищи каждого из видов по отдельности не анализируется. Как правило, в работах, посвященных хозяйственному значению воробьев, пищевые объекты птиц определяются не очень подробно. Обычно выделяют такие группы, как семена культурных и дикорастущих растений, беспозвоночные, корм антропогенного происхождения. Насекомых, которыми питаются воробьи, часто подразделяют по хозяйственному значению на полезных, вредных и безразличных. В связи с вопросом о роли воробьев в сельском хозяйстве особенное внимание исследователей уделяется соотношению в их рационе семян культурных и дикорастущих растений, корма антропогенного происхождения и насекомых.

Характерна проявляющаяся при анализе такого рода публикаций смена аспектов отношения к воробьям с течением времени. Если в течение начала-середины XX века эти птицы традиционно рассматривались как вредители, и исследователи разрабатывали все новые и новые меры борьбы с ними (Штегман, 1956; Голованова, 1975, и др.), то к концу века, наоборот, ученых стали интересовать вопросы защиты этих же птиц от пестицидов и других вредных факторов (Pinowski et al., 1994; Best et al., 1996, Gemmeke, 1996, Stafford, Best, 1998). Вероятно, это связано с общим изменением отношения людей к природе и пониманием абсурдности деления животных на полезных и вредных. Однако даже в Европе, не говоря уже о России, до сих пор попытки оценивать животных с точки зрения их пользы или вреда для сельского хозяйства окончательно не изжиты (Gemmeke, 1996, 1997).

Питание воробьев средней полосы привлекало внимание исследователей в меньшей степени, чем в южных регионах (Лерхе, 1952; Портенко, 1957; Ильенко, 1962; Ильенко, Жантiev, 1963; Птушенко, Иноземцев, 1968; Ильен-

ко, 1976, Самчук и др, 1981; Чернобай, 1984; Summers-Smith, 1998; Прокофьева, 2000).

Анализ питания птенцов домового и полевого воробьев, как и данные о составе пищи взрослых птиц, свидетельствуют о значительной изменчивости их рациона в зависимости от условий обитания. В состав пищи птенцов обоих видов воробьев могут входить насекомые, семена растений и объекты антропогенного происхождения. Относительно роли каждой из этих пищевых групп в рационе птенцов домового и полевого воробьев у исследователей существуют некоторые разногласия. Большинство авторов считает, что взрослые воробьи питаются преимущественно растительной пищей, а птенцов выкармливают в основном насекомыми. Л. А. Портенко (1957) считает, что взрослые домовые воробьи питаются насекомыми только во время выкармливания птенцов. Имеются данные о том, что рацион птенцов полевого воробья состоит преимущественно из пищи животного происхождения, тогда как птенцы домового воробья получают значительное количество растительной пищи и отходов (Благосклонов, 1950; Кадочников, 1951; Штегман, 1956; Птушенко, Иноземцев, 1968; Ильенко, 1976; Иноземцев, 1978; Носков и др., 1981; Bower, 1999; Orszaghova et al., 2002). В отличие от полевых воробьев, домовые могут приносить птенцам растительный корм уже в первый день их жизни, что, как правило, связывается исследователями с недостатком в городской среде служащих пищей воробьям беспозвоночных (Ильенко, 1976).

Иногда оба вида воробьев могут питаться пыльцой и нектаром цветков, самими цветками, почками и плодами деревьев, листьями гороха и пр. (Плешак, 1998).

Все авторы согласны в том, что по мере роста птенцов в их рационе увеличивается доля растительной пищи. Однако питание птенцов в гнездах, расположенных в разных биотопах, существенно отличается. В сельской местности маленькие птенцы обоих видов воробьев получают в основном насекомых, и даже в рационе птенцов более старшего возраста доля растительной и антропогенной пищи невысока. В больших городах птенцам воробьев родители приносят остатки пищи человека уже в первые дни жизни. По мере их роста доля беспозвоночных в рационе уменьшается, а растительной и антропогенной пищи – увеличивается. Авторы связывают эту особенность питания городских популяций воробьев с недостатком насекомых в городе (Ильенко, Жантиев, 1963). Однако с тем же успехом ее можно объяснить и недостатком антропогенной пищи в сельской местности. Очевидно, что для строгого решения данного вопроса необходимо проведение комплекса экспериментов по свободному выбору птицами разных видов пищи в условиях ее избытка.

Несмотря на существенные отличия в питании птенцов в разных биотопах, в их рационе доля животной пищи обычно больше, чем у взрослых птиц.

Некоторые сравнительные работы по изучению состава пищи взрослых полевых воробьев и их птенцов показали, что птенцы получают преимущест-

венно насекомых (70-83%) рациона, а взрослые особи в репродуктивный период питаются в основном растительной пищей (Штегман, 1956; Мальчевский, 1959; Bower, 1999). Доля насекомых в рационе взрослых птиц максимальна в репродуктивный период, когда может достигать 40%, но уже к началу осени оба вида воробьев практически перестают поедать насекомых (Ильенко, 1976; Самчук и др, 1981).

Все авторы согласны в том, что основу рациона домового воробья составляет антропогенный корм, а полевого – семена растений. В то же время имеются данные, что отбросы в определенных условиях могут составлять даже большую долю в рационе полевого воробья, чем домового (Прокофьева, 1998).

Однако более глубокий сравнительный анализ систематического состава пищи домового и полевого воробьев по литературным данным провести невозможно. В работах, связанных с изучением хозяйственного значения воробьев, хотя иногда и присутствует сравнительный аспект, однако определение пищевых объектов обычно производится не очень детально. В большинстве более детальных исследований изучалось питание только одного из видов воробьев. В этом случае определить по литературным данным сходство питания воробьев также невозможно, так как данные, полученные для разных видов в разных регионах, сравнивать нельзя, поскольку питание воробьев очень разнообразно и подвержено географической изменчивости, хотя в одном месте птицы в течение нескольких дней подряд способны удовлетворять свою потребность в пище за счет всего одного вида корма, особенно зимой (Ардамацкая, Пыльцина, Семенов, 1956; Ганя, 1963; Смогоржевский, Котков, 1973; Ильенко, 1976; Самчук и др, 1981; Постников, 2000).

Специальные исследования, посвященные сравнительному изучению размеров и твердости используемой воробьями пищи, в литературе отсутствуют. Некоторые выводы о размерах пищевых объектов домового и полевого воробьев можно сделать, исходя из систематического состава поедаемой воробьями пищи, поскольку семена растений и имаго насекомых каждого вида обладают сравнительно небольшой изменчивостью по размерам. Однако уже личинки беспозвоночных в процессе своего развития увеличиваются по длине тела в десятки раз, а по массе – в сотни. Пищевые объекты антропогенного происхождения, даже одного вида, также сильно отличаются по размеру. Например, воробьи могут поедать хлеб как в виде крошек, так и кусочков различной величины. То же характерно и для других видов антропогенного корма.

Исходя из таксономического состава пищи воробьев, можно сделать некоторые выводы о твердости используемого ими корма. Однако при созревании семян прочность их оболочек существенно изменяется, а в литературе практически нет данных о том, на какой стадии спелости семена чаще всего поедаются воробьями. Такие сведения имеются только в отношении семян культурных растений. Кроме того, при кормежке воробьи не всегда очищают семена от оболочек. Считается, что обычно это происходит при питании птиц

крупными семенами (Некрасов, 1978). Однако имеются данные, что иногда воробьи не шелушат и семена с непрочными оболочками (Носков и др, 1981). Авторы связывают это явление с напряженным бюджетом времени птиц, кормящихся в вечернее время в условиях короткого зимнего дня.

Сравнительный анализ морфологии челюстного аппарата воробьев, выюрковых и овсянок показывает, что воробьи менее глубоко специализированы к очищению семян от оболочек, чем другие группы зерноядных птиц. По этой причине они питаются более мягким кормом, чем выюрковые и овсянки (Некрасов, 1958). Тем не менее работы сравнительного характера, посвященные выявлению различий в размерах и твердости пищевых объектов, поедаемых двумя видами воробьев, в литературе отсутствуют.

Несмотря на некоторые отличия в составе пищи, выявленные в предыдущих исследованиях домового и полевого воробьев, не ясно, как особенности их питания в условиях симпатрии связаны с механизмами разделения ресурсов и расхождения по экологическим нишам. В целом по литературным данным можно определить набор кормовых объектов воробьев в разных частях ареала и сезонные изменения в их питании. Однако данные о соотношении в рационе домового и полевого воробьев пищи различных таксономических групп, разных размеров и твердости в литературе отсутствуют. Нет также специальных работ по сравнительному анализу питания двух видов воробьев в одном районе, в условиях их совместного обитания. Поэтому имеющиеся в литературе данные не позволяют в полной мере судить о пищевой сегрегации домового и полевого воробьев.

Отличия в пространственном распределении

Наряду с пищей, важная роль в структуре экологической ниши организмов отводится их пространственному распределению (Пианка, 1981; Одум, 1986). Согласно общепринятой точке зрения, именно различия в использовании пространства играют важнейшую роль в экологической сегрегации и расхождении птиц по нишам (Schoener, 1974).

Анализ пространственного распределения домового и полевого воробьев показывает, что местообитания этих видов весьма изменчивы в разных частях их ареала. Как правило, в одном и том же географическом районе воробьи населяют разные станции, причем в большинстве из них обитают оба вида. Практически на всем ареале домовый и полевой воробьи достигают максимальной численности в антропогенном ландшафте. В зонах тундры, лесотундры и тайги эти птицы вообще не встречаются за его пределами (Успенский, 1959; Строков, 1970; Константинов, 2001).

Отмечается расширение ареала домового воробья на север, связанное с высокой степенью синантропизации этого вида (Константинов, 2000).

В южных регионах связь воробьев непосредственно с населенными пунктами ослабевает, сменяясь более общим тяготением к антропогенному ландшафту в целом. В Южной Европе численность обоих видов воробьев в природных биотопах составляет при пересчете на крупные территории около

3 пар на 1 км², причем локально, в наиболее подходящих станциях, она гораздо выше (Brasco, 1997). По другим данным, в Юго-Восточной Европе на 1 км² естественных станций может приходиться около 40 особей полевых воробьев и около 30 домовых (Icesar et al., 2000). Однако и здесь в населенных пунктах численность этих птиц в десятки раз выше, чем в малоизмененном человеком ландшафте. В южноевропейских сельскохозяйственных угодьях оба вида воробьев достигают высокой численности и часто доминируют в структуре орнитофауны (Pugaciewicz, 2000).

Полевой воробей зачастую входит в состав доминантов орнитофауны южноевропейских островных лесов (Kujawa, 1997).

При изучении пространственного распределения воробьев авторы основное внимание уделяют биотопическому распределению птиц. При характеристике биотопа указывают положение участка по отношению к центру и окраинам города, характер застройки, время окончания строительных работ на данном участке, возраст зеленых насаждений, особенности хозяйственной деятельности человека. Однако детальное описание используемых воробьями местообитаний в публикациях обычно отсутствует. В результате, часто оказывается, что биотопы, выделенные по рассмотренным показателям в каком-то конкретном районе, не имеют аналогов в других местах. Этим объясняется разнообразие типов антропогенного ландшафта, выделяемых разными авторами, что сильно ограничивает возможность сравнительного анализа данных по биотопическому распределению домового и полевого воробьев в разных регионах.

Анализ литературных данных показывает, что в условиях антропогенного ландшафта у домового и полевого воробьев обычно имеются определенные различия в пространственном распределении. Некоторые экспериментальные исследования четко свидетельствуют, что в населенных пунктах численность воробьев определяется в первую очередь структурой станции, а не климатическими условиями (Glergeau et al., 1998).

В большинстве публикаций, где рассматриваются вопросы биотопического распределения этих птиц, указывают на большую численность домового воробья в городском, а полевого – в деревенском ландшафте.

Иногда местообитания подразделяют на более мелкие единицы, например, современные улицы с многоэтажными домами, улицы с многоэтажными и одноэтажными домами, улицы с деревянными одноэтажными домами, площади, занятые зелеными насаждениями (Майхрук, 1972; Луговой, Майхрук, 1974).

В.С. Жуков (2006) для Средней Сибири выделяет поселки сельского типа, застроенные сады, пригородные поселки, области 1-2-этажной пригородной застройки, кварталы 2-3-этажной, 5-9-этажной застройки, города диффузного типа.

В.Д. Ильичев, В.Т. Бутьев, В.М. Константинов (1987) среди антропогенных местообитаний называют центр города, центральные парки, пригороды и дачные поселки, деревни, поселки городского типа. Л.В. Соколов (1974)

среди используемых воробьями станций называет сельские и дачные поселки, деревни, скотные дворы, пригородные свалки мусора, города и поселки городского типа, при этом города дополнительно подразделяются на промышленные и индивидуальные районы. И.Ю. Лукьянова (2001) выделила районы старой многоэтажной, новой и индивидуальной застройки. В других публикациях авторы выявляют иные категории местообитаний птиц – зеленая зона, городские зеленые насаждения, жилой массив (Маматов, 2001); промышленная зона, районы частной жилой застройки, пустыри и поля, лесные и пойменные биотопы (Мельников, Тюлькин, 2001); улицы городского типа, улицы сельского типа, парки, зеленая зона (Муравьев, Фролов, 2001; Рахимов, 2001); районы старой многоэтажной, индивидуальной одноэтажной застройки, скверы и бульвары (Завьялов, Табачишин, 1998) и др. Таким образом, в пределах одного населенного пункта исследователи выделяют 4-8 биотопов, однако иногда их подразделяют более дробно. Например, A. Vokotey (1996) в центральном муниципальном районе Львова на площади 116,5 км² выделил 14 биотопов. Фактически в таком случае следует говорить уже не о четко различающихся между собой станциях, а о непрерывном континууме. Нетрудно подсчитать, что при столь детальном подразделении местообитаний их мозаичность будет настолько велика, что так называемый «опушечный эффект» распространяется на большую часть исследуемой площади. В результате в крайнем своем выражении исследование отдельных станций как таковых вообще может потерять смысл, поскольку отличить собственно типичные станции от находящихся в условиях влияния соседних местообитаний не всегда возможно, и достоверно можно изучать орнитофауну лишь всего населенного пункта в целом. При излишне дробном подразделении биотопов можно легко совершить ошибку, типичную для современной школы ландшафтоведения, когда по особенностям миграции в почве какого-либо химического элемента уже выделяют новый тип ландшафта, более ничем не отличающийся от ранее изученных типов.

Известно, что пространственное распределение птиц в первую очередь зависит от наличия подходящих микростанций (Jackson, 1979; Holmes et al, 1979; Robinson, Holmes, 1982). Особенности структуры микростанций, или кормовых субстратов, например, степень неровности почвы, густота и высота травяного покрова и т. д., могут оказывать существенное влияние на эффективность поиска пищи и определять преимущественное использование птицами тех или иных местообитаний. Предпочтение определенных кормовых субстратов влияет и на биотопическое распределение птиц. Они встречаются преимущественно в тех биотопах, где имеются предпочитаемые ими микростанции.

В ряде публикаций, помимо данных о биотопическом распределении домового и полевого воробьев, приводятся сведения о тех местах, где эти птицы кормятся. Однако при этом обычно регистрируют факты кормежки воробьев в том или ином биотопе – на полях с сельскохозяйственными культурами, пастбищах, городских улицах, свалках, на деревьях, внутри построек

и т. д. (Благосклонов, 1950; Соколов, 1974; Владышевский, 1975, 1982; Голованова, 1975; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Дедкова, 1984; Кусенков, 1995; Lesiriski, 1997; Матюхин и др., 2000). Большая часть данных о местах кормежки воробьев относится к биотопическому распределению птиц. Сведения о кормежке воробьев в том или ином биотопе в ряде случаев позволяют сделать вывод о том, какие кормовые субстраты могут использоваться птицами. В работах о хозяйственном значении воробьев, как правило, сообщается не только о том, что они кормятся на полях с зерновыми культурами, но и о субстратах, с которых склевывается пища – обычно это прямостоящие или полеглие колосья, пашня, грунтовые дороги, где было просыпано зерно (Благосклонов, 1950; Судиловская, 1954; Штегман, 1956; Голованова, 1975). Сведения о кормежке птиц на скотных дворах позволяют сделать вывод, что в данном случае птицы отыскивают корм на уплотненной сравнительно ровной поверхности почвы, лишенной травянистой растительности. По данным об использовании воробьями для поисков пищи остановок общественного транспорта и площадок около мусорных контейнеров (Владышевский, 1975; Ильенко, 1976; Мацына, Мацына, Залозных, 2001; Рахимов, 2001) можно предположить, что птицы кормились на асфальте или ровной уплотненной земле.

Однако, несмотря на наличие некоторых данных о местах кормежки воробьев, по материалам публикаций невозможно определить спектр используемых домовым и полевым воробьями кормовых субстратов и частоту их использования птицами. Отсутствуют публикации по сравнительному анализу микробиотопического распределения домового и полевого воробьев. По этой причине литературные данные не позволяют судить о различиях в использовании домовым и полевым воробьями кормовых субстратов. Поскольку микробиотопическое распределение птиц оказывает существенное влияние на их биотопическую приуроченность, по литературным данным невозможно в полной мере определить причины отличий биотопического распределения домового и полевого воробьев.

Отличия в кормовом поведении

Наряду с питанием и пространственным распределением, в структуре экологической ниши организмов важное место отводится кормовому поведению (Hespenheide, 1975; Eckhardt, 1979; James et al., 1984; Schoener, 1989; Хлебосолов, 1999).

Сведений о кормовом поведении воробьев в литературе очень мало. В большинстве публикаций встречаются сведения о пище птиц, местах ее сбора, иногда сообщается о способности воробьев использовать для добывания корма деятельность других животных и человека, способности полевого воробья раскапывать неглубокий снег или верхний слой почвы, способах манипулирования добытой пищей, доле кормового поведения в общем бюджете времени, морфологических приспособлениях для расклеивания крупной пищи и передвижения по тонким веткам (Промптов, 1940, 1956; Некрасов,

1958; Соколов, 1974; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Владышевский, 1975, 1982; Иваницкий, 1997; Константинов, 2001).

Имеются данные, что воробьи предпочитают питаться сравнительно энергетически бедным кормом, но не требующим больших временных и энергетических затрат на его добывание и поедание, в противовес более энергетически ценному корму, требующему продолжительных манипуляций (Постников, 1995).

Существует интересный подход к изучению кормового поведения птиц, при котором оценивается степень самостоятельности обнаружения ими пищи. Воробьи могут как самостоятельно искать корм, так и обнаруживать его, наблюдая за поведением конспецифичных особей, птиц близких видов и других животных (Владышевский, 1975; Ильенко, 1976; Резанов, 2000; Mopus et al., 2001 и др.). Однако межвидовые отличия домового и полевого воробьев в этом плане специально не изучались.

А. Г. Резанов (1998, 2000) описывает кормовое поведение воробьев при помощи выделения кормовых методов, насчитывая 38 кормовых методов у домового и 33 – у полевого воробья. Однако в этих работах не приводится данных о частоте использования воробьями разных кормовых методов, хотя указывается, что в конкретной ситуации воробей одновременно применяет не более двух методов.

Однако отличия в кормовом поведении домового и полевого воробьев не исчерпываются разным количеством и соотношением кормовых методов. Другими показателями кормового поведения, по которым могут отличаться виды, служат набор и соотношение используемых кормовых маневров, интенсивность кормежки, длина и направления прыжков и полетов, степень направленности передвижения (траектория движения), скорость движения, дальность обнаружения пищи и др. Эти тонкие поведенческие показатели часто определяют видовую специфику кормового поведения. Но у воробьев они практически не изучены.

Таким образом, по литературным данным невозможно в полной мере определить степень сходства кормового поведения домового и полевого воробьев и его роль в экологической сегрегации этих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в г. Рязани и его окрестностях с 1998 по 2009 г. Работа включала сравнительное изучение пространственного (биотопического и микробиотопического) распределения, питания и кормового поведения домового и полевого воробьев. Эти показатели изучали в течение всех сезонов года.

I. Изучение пространственного распределения воробьев

Изучение биотопического распределения

При изучении биотопического распределения домового и полевого воробьев проводили подробное описание городских станций. Регистрировали следующие показатели:

- тип застройки, высоту,
- материал и хозяйственное назначение построек,
- соотношение основных кормовых субстратов (или микростаций),
- степень асфальтированности улиц (доля свободной от построек территории, покрытой асфальтом),
- доля свободной от построек территории, занятая открытой землей и
- травянистой растительностью,
- наличие кустарниковой и древесной растительности,
- ее видовой состав,
- высота деревьев,
- сомкнутость крон деревьев.

В г. Рязани выделили следующие биотопы:

1. Центральная часть города.
2. Участки старой малоэтажной застройки на окраинах города.
3. Кварталы новостроек.
4. Пригородные деревни и участки с застройкой деревенского типа в черте города.
5. Территории, занятые зелеными насаждениями.

Учет численности

Учет численности домового и полевого воробьев в городских местобитаниях проводили при помощи трех методов:

1. Маршрутный учет.
2. Площадочный учет.
3. Мечение и повторный отлов.

Маршрутный учет.

Во всех выделенных типах антропогенного ландшафта проводили учет численности воробьев на постоянных маршрутах.

В связи с неодинаковой плотностью застройки в разных городских биотопах расстояние, на котором можно обнаружить птиц, в разных место-

обитаниях существенно отличается. Соответственно, ширина учетной полосы в разных биотопах также не была одинаковой. В центральной части города и на участках старой малоэтажной застройки на окраинах города, для которых характерна наиболее плотная застройка территории, учеты проводили в полосе шириной 50 м. Такая же ширина учетной полосы была на территориях, занятых зелеными насаждениями (в парках и лесопосадках). В районах новостроек и в кварталах с застройкой сельского типа учет производили в полосе шириной 100 м. На пустырях и полях с сельскохозяйственными культурами ширина учетной полосы составила 150 м.

В 1998-2000 гг. маршрутные учеты проводили 1-2 раза в месяц, чаще в течение репродуктивного периода воробьев (май-июль). В 2001-2009 гг. учеты проводили 4-6 раз в год. За все время наблюдений было пройдено 1820 км.

Площадочный учет.

Учет численности домового и полевого воробьев на площадках проводили в течение репродуктивного периода. По данным М. Г. Головатина (2001), для достаточной репрезентативности площадочного учета размер площадки необходимо определять таким образом, чтобы в ее пределах гнездилось не менее 50 пар птиц. Однако для антропогенного ландшафта характерна значительная мозаичность. Как правило, участки однородных биотопов невелики по размерам (Захаров, 2001б). Особенно это характерно для территорий, занятых зелеными насаждениями (городские парки, скверы и др.). Исходя из плотности населения воробьев и размера участков однородных местообитаний, мы проводили учеты на площадках 0,25 км² (500м * 500 м).

В каждом из городских биотопов закладывали по две такие площадки.

Для домового и полевого воробьев характерен очень растянутый период гнездостроения, который продолжается почти весь год (Матюхин, Иваницкий, 1984; Иваницкий, 1997). Однако в начале репродуктивного периода брачные демонстрации самцов у гнезд наблюдаются наиболее часто. Благодаря своей заметности, эта особенность поведения птиц позволяет сравнительно быстро обнаруживать большинство гнезд воробьев. В конце апреля – начале мая брачные демонстрации самцов наиболее активны и занимают значительную часть бюджета времени птиц. В этот же период идет интенсивное строительство гнезд. В результате, в течение одной экскурсии (6 часов) на площадке 0,25 км² нам удавалось обнаружить и закартировать более 95% воробьиных гнезд, за два дня – 99-100% (Барановский, 2001г).

Индивидуальное цветное мечение.

Учет проводили по общепринятой для оседлых птиц методике (Коли, 1979; Рыжановский, 1984; Высоцкий, 2001).

В течение периода наблюдений мы поместили цветными кольцами 389 взрослых воробьев: 170 домовых и 219 полевых.

Судя по литературным данным, молодые особи домового и полевого воробьев активно перемещаются по территории, удаляясь от места вывода иногда на десятки и сотни километров (Мальчевский, 1969, 1988; Ильенко,

1976; Носков и др., 1981). Из окольцованных нами 100 гнездовых птенцов домового и 118 – полевого воробьев впоследствии были обнаружены лишь 4 птицы: 3 домовых и 1 полевой воробей. Они удалились от места кольцевания на 0,2-4 км и остались на новых участках.

Взрослые особи домового и полевого воробьев оседлы, хотя иногда их участок обитания разделяется на две части – места ночевки и кормежки, отстоящие друг от друга на значительные расстояния (Соколов, 1974; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Иваницкий, 1989,1997).

Высокая подвижность молодых особей и оседлость взрослых послужили основанием для использования при учетах численности методом цветного мечения исключительно взрослых воробьев.

Для кольцевания воробьев отлавливали лучком и тайником на постоянных прикормках. В каждом из городских биотопов существовало по одному пункту отлова. В местах отдыха птиц отлов производили паутиной сетью.

После мечения воробья в течение нескольких недель регулярно наблюдали за ним и определяли расстояние, на которое он обычно удаляется от места кольцевания. Для этого на подробный план участка наносили все точки, в которых была встречена данная особь. Таким образом выявляли участок обитания окольцованного воробья и группы, в состав которой он входит. Мелкие группы имеют постоянный персональный состав, особенно у полевого воробья, но могут объединяться в крупные, состав которых постоянно изменяется.

При проведении учетов каждый раз определяли, сколько окольцованных птиц выжило и обитает в данный момент на участке, где проводится учет. При обнаружении любой группы воробьев на участке обитания помеченных особей регистрировали общее количество птиц и число окольцованных. Численность воробьев на этом участке определяли при помощи индекса Линкольна – Петерсена: $X = A * B / M$, где А – число помеченных птиц, выживших к началу учета, В – общее число птиц, обнаруженных во время учета, М – число помеченных среди В. Зная площадь участка обитания помеченных птиц, вычисляли численность воробьев на 1 км².

При обработке результатов, полученных при помощи разных методов учета, определяли численность домового и полевого воробьев отдельно во всех изученных биотопах. Рассчитывали также соотношение численности двух видов воробьев в каждом биотопе. Определив соотношение площадей разных биотопов в городе, подсчитали соотношение численности домового и полевого воробьев в целом по городу.

Изучение микробиотопического распределения

При наблюдениях отмечали частоту использования воробьями разных кормовых субстратов, или микроместообитаний. Эту работу проводили одновременно с изучением биотопического распределения и питания птиц. При обнаружении кормящегося воробья регистрировали тип пищи и описывали структуру кормовых субстратов. Под кормовыми субстратами, или микроче-

стообитаниями понимали поверхность, по которой птицы передвигаются при кормежке и с которой склевывают пищевые объекты.

В разных типах антропогенного ландшафта могут встречаться одни и те же кормовые субстраты, но соотношение их площадей в разных биотопах существенно отличается. Поэтому для получения более объективных данных распределение домового и полевого воробьев по кормовым субстратам изучали во всех городских станциях.

При обработке результатов определяли процентное соотношение домовых и полевых воробьев, кормившихся в разных микростациях. Получены данные по микробиотопическому распределению 2122 домовых и 2654 полевых воробьев.

Описание структуры кормовых субстратов

Для описания структуры кормовых субстратов применяли биоценотическую рамку, разделенную на квадраты со стороной 5 см. Регистрировали следующие показатели:

1. Наличие и размер неровностей субстрата, положительно и отрицательно выраженных в микрорельефе (бугорков и впадин).
2. Наличие и видовой состав травянистой растительности.
3. Высоту травяного покрова.
4. Густоту травяного покрова.
5. Степень равномерности распределения травянистой растительности (равномерно или куртинами).

При кормежке воробьев на деревьях и кустарниках регистрировали:

1. Вид дерева или кустарника.
2. Густоту веток в том месте, где кормился воробей.
3. Направление роста веток (вертикально, наклонно или горизонтально).
4. Толщину и прочность веток (выдерживают ли они птицу, или сгибаются под ее весом).

Учет пищевых ресурсов воробьев

Во всех типах местообитаний оценивали запас пищи воробьев. Численность беспозвоночных – обитателей травяного покрова учитывали методом энтомологического кошения. Мелких и малоподвижных беспозвоночных, особенно напочвенных, учитывали с помощью биоценотической рамки, а наиболее крупных и подвижных, легко избегающих сачка при кошении, учитывали визуально. Определяли относительное обилие разных видов и размерных групп животной пищи воробьев (Ананьева, Барановский, Лещенко, 2003).

Плотность распределения семян, служащих пищей воробьям, определяли также с помощью биоценотической рамки. При этом регистрировали густоту растительности и среднее число семян на одном растении.

II. Изучение питания воробьев

Исследования проводили несколькими взаимодополняющими методами.

Питание взрослых птиц

1. Питание взрослых домовых и полевых воробьев изучали при помощи визуальных наблюдений с использованием бинокля (Зверев, 1954; Познанин, 1957). Применяли также метод гербаризации кормовых объектов птиц.

В ряде публикаций имеются данные, что состав пищи даже одного вида воробьев в разных типах антропогенного ландшафта неодинаков (Ильенко, 1976; Ильичев, 1978; Носков и др., 1981). Поэтому данные о питании птиц собирали во всех населенных ими биотопах.

При визуальных наблюдениях за питанием взрослых воробьев поедаемых ими беспозвоночных определяли обычно до отряда, иногда – до семейства или до вида. Семена, которые птицы склевывали с растений или собирали на земле под ними, определяли до вида или рода. Пищевые объекты антропогенного происхождения определяли с максимальной точностью.

При помощи визуальных наблюдений получены данные о питании 3840 особей домовых и 3100 полевых воробьев.

2. Питание взрослых домовых и полевых воробьев изучали также при помощи анализа содержимого желудков. Проанализировано содержимое 60 желудков домового и 60 полевого воробьев (по 5 желудков каждого вида в месяц).

Питание птенцов

Питание птенцов изучали также при помощи двух методов.

1. Визуально, с помощью бинокля определяя корм, приносимый к гнезду взрослыми птицами.

2. Методом наложения шейных лигатур (Мальчевский, Кадочников, 1953).



Рис. 1. Пятидневный птенец полевого воробья с надетой лигатурой. Хорошо виден наполненный кормом пищевод

По литературным данным, метод шейных лигатур оказывает определенное влияние на поведение птенцов. Птенцы, на которых наложены лигатуры, обычно выплевывают наиболее крупные пищевые объекты, которые остаются в подстилке гнезда. Однако, по нашим наблюдениям, периодический сбор корма из гнездовой подстилки позволяет компенсировать этот недостаток.

Поскольку воробьи относятся к закрытогнездящимся птицам, размещающим свои гнезда в основном на постройках человека, не все из гнезд доступны для изучения питания птенцов методом шейных лигатур. Поэтому наряду с этим методом применяли менее точный метод визуальных наблюдений.

При помощи визуальных наблюдений определили 356 порций пищи, методом наложения шейных лигатур получено 278 проб (805 объектов) для домового воробья и 271 (766 объектов) – для полевого воробья. В течение каждого года наблюдений питание птенцов изучали не менее чем в трех гнездах каждого вида.

При обработке данных определяли соотношение различных видов пищи в питании двух видов воробьев по их встречаемости в рационе и массе.

Изучение избирательности в питании птиц

Сравнивая полученные нами данные по составу пищи птенцов и результаты учетов численности беспозвоночных в кормовых биотопах, определяли избирательность в питании домового и полевого воробьев по отношению к разным таксономическим и размерным группам беспозвоночных. Вслед за А. А. Иноземцевым (1978) под избирательностью в питании понимали способность птиц поедать своих жертв в иной пропорции, чем они встречаются в природе. Для количественной оценки избирательности применяли показатель элективности, который рассчитывали по следующей формуле:

$$E = (v - a) / (a + v),$$

где a – относительная численность данного вида жертвы в кормовом биотопе птицы, v – относительное значение этого вида в рационе птицы (Иноземцев, 1978). Положительное значение показателя элективности свидетельствует об активном предпочтении птицами данного вида пищи, отрицательное – о его избегании.

Для выявления избирательности в питании домового и полевого воробьев проводили эксперименты в природе и на кормушках, а также в клетках. В последнем случае изучали отловленных в природе, а также выкормленных в изоляции с птенцового возраста воробьев. В природных экспериментах за период наблюдений участвовало 516 домовых и 838 полевых воробьев. В клеточных экспериментах – по 15 отловленных и по 5 выращенных птиц каждого вида.

В экспериментах использовали несколько видов корма естественного (семена растений) и антропогенного происхождения.

Эксперименты на кормушках.

На кормушках проводили несколько типов экспериментов.

1. Эксперименты для определения предпочтения птицами семян по степени твердости оболочек.

В кормушках с несколькими отделениями (по количеству одновременно предлагаемых видов пищи) птицам предлагали семена разных видов растений – пшеницы (*Triticum vulgare*), проса (*Panicum milliaceum*), ячменя (*Hordeum*), подсолнечника (*Heliantus annuus*), овса (*Avena sativa*), куриного проса (*Echinochloa grus-galli*), горца птичьего (*Poligonium aviculare*).

При проведении эксперимента в течение всего светлого времени суток регистрировали количество воробьев, находящихся в каждом отделении кормушки, продолжительность кормежки в каждом отделении и моменты перехода птиц из одного отделения в другое.

Прочность оболочки семян определяли по следующей методике: раскладывали семена на ровной твердой поверхности и помещали на них последовательно увеличивающийся груз. Определяли вес груза, необходимый для раздавливания оболочки семян.

Наблюдая за воробьями, учитывали время, затрачиваемое птицами на поедание каждого из используемых в экспериментах видов семян. По количеству и массе семян разных видов, съеденных в единицу времени, определяли эффективность питания птиц семенами разных размеров и твердости.

2. Эксперименты для определения предпочтения корма по размеру пищевых объектов.

Для выявления избирательности в питании по размеру пищи размалывали сухой белый хлеб и просеивали его через ряд сит с отверстиями размером 0,5 мм, 1,5 мм, 3,5 мм. Пища предлагалась воробьям в кормушке с четырьмя отделениями, в каждом из которых находился корм определенного размера – <0,5 мм, 0,5-1,5 мм, 1,5-3,5 мм, >3,5 мм. Таким же способом птицам предлагали размолотую и просеянную пшеницу и кукурузу. Использование в каждом эксперименте только одного вида пищи позволило исключить влияние на выбор воробьями корма всех его свойств, кроме размера.

Регистрацию результатов наблюдений проводили так же, как в предыдущем эксперименте.

Эксперименты в клетках.

В клетках также проводили эксперименты для определения предпочтения корма по размеру пищевых объектов и прочности оболочек семян. Цель клеточных экспериментов – поставить птиц в условия избытка пищи и исключить влияние на ее предпочтение внутри- и межвидовой конкуренции, неизбежной при экспериментах на кормушках.

Птиц помещали в клетку по одной особи или группой. Птицам предлагали несколько кормушек с разной пищей, как и в природных экспериментах. В конце дня взвешивали оставшуюся в кормушках пищу и определяли степень использования воробьями пищевых объектов каждого вида.

III. Изучение кормового поведения воробьев

Кормовое поведение воробьев изучали, наблюдая за кормящимися птицами и регистрируя выполняемые ими действия при помощи диктофона. Начиная с 2006 г., применяли запись поведения воробьев на цифровую видеокамеру с последующим камеральным анализом.

Кормовое поведение воробьев выражали в удобной для сравнения форме при помощи метода цифрового кодирования (Резанов, 2002, 2004) с изменениями автора. Изменения касались более тонкой дифференциации кормовых субстратов, для чего были введены дополнительные подразделения основных кодов (Приложение).

Для более тонкого описания кормового поведения воробьев использовали следующие показатели:

- а) набор кормовых маневров,
- б) частота использования разных кормовых маневров,
- в) соотношение разных кормовых маневров,
- г) последовательность выполнения кормовых маневров,
- д) траектория движения,
- е) дистанция атаки кормового объекта,
- ж) длина прыжков и полетов,
- з) скорость передвижения.

При изучении последовательности выполнения кормовых маневров результаты наблюдений за поведением всех особей одного вида выписывали в одну последовательность. После этого строили матрицу кормового поведения. В строках отмечали частоту следования различных кормовых маневров после того или иного предыдущего маневра, в столбцах – частоту предыдущих кормовых маневров.

На основе этой матрицы строили графическую схему последовательности кормовых маневров. При построении схемы за центральный элемент принимали клевок, поскольку все поведение кормящейся птицы направлено на добывание пищи. После клевка начинается новая серия кормовых маневров (Хлебосолов, 1999).

Для определения степени направленности передвижения вычисляли индекс линейности передвижения, рассчитываемый как отношение расстояния между начальной и конечной точками движения к общей длине пройденного пути (Bell, 1990).

При кормежке воробьи часто передвигаются сериями из нескольких прыжков, имеющих одно направление. Такая серия прыжков завершается осматриванием или клевком. После этого следует новая серия прыжков, в прежнем или уже в новом направлении. При изучении траектории движения кормящихся птиц, кроме индекса линейности, определяли соотношение случаев, когда две или более серий прыжков следуют подряд в одном направлении к общему количеству наблюдавшихся серий прыжков. Определяли также соотношение количества изменений направления движения к общему числу

прыжков. Рассматривались только те случаи, когда общая зарегистрированная длина пройденного пути превышала 20 прыжков. Большинство изученных траекторий включало 40-70 (в среднем 50) прыжков. Проанализировано по 150 траекторий движения кормящихся птиц каждого вида.

При изучении интенсивности кормежки определяли количество выполняемых птицами кормовых маневров за 1 минуту кормежки, а также соотношение разных маневров за это время.

Дистанцию атаки кормового объекта определяли как расстояние, пройденное птицей от места осматривания до места следующего за ним клевка, или, при отсутствии клевка, между точками осматриваний. Воробьи обычно замечают кормовые объекты во время коротких перерывов в движении, затем направляются к корму по прямой линии и склевывают его. Однако они могут обнаружить пищу и во время движения, посреди серии прыжков. В этом случае корм сравнительно редко находится на прямой линии перед птицей. В результате, сразу после обнаружения кормового объекта воробей изменяет направление движения, направляясь к пище. В этом случае дистанция атаки кормового объекта определяется как расстояние, пройденное птицей между местом резкого изменения направления движения посреди серии прыжков и местом клевка. Измерено не менее 300 таких расстояний для каждого вида воробьев.

Скорость передвижения определяли как расстояние, пройденное птицей за 1 минуту.

Все перечисленные показатели кормового поведения воробьев изучали при кормежке птиц на каждом из используемых ими кормовых субстратов во все сезоны года.

Важным показателем кормового поведения и качества трофической ниши является эффективность поиска пищи.

Большое значение для птиц имеет не только запас пищевых ресурсов, но и другие факторы, влияющие на эффективность кормодобывания. К наиболее важным из них относится плотность размещения кормовых объектов. Особенности структуры кормовых субстратов могут служить препятствием для обнаружения пищи или передвижения при кормежке. Специальные исследования показали, что кормовые объекты, расположенные на охвоенных участках веток, используются птицами менее интенсивно, чем на неохвоенных (Владышевский, 1974, 1975).

Антропогенный ландшафт отличается от природных местообитаний целым рядом специфических особенностей, влияющих на эффективность питания птиц. Особенно это касается степени концентрации кормовых объектов и скорости возобновления пищевых ресурсов. Наиболее существенными эти отличия становятся в зимний период. Зимой в природных биотопах запасы пищи для большинства видов птиц практически не восстанавливаются. В то же время в населенных пунктах в результате деятельности человека постоянно происходит не только пополнение пищевых ресурсов антропогенного

происхождения, но и регулярное появление корма в одних и тех же местах – на помойках, кормушках и т. д.

Эти особенности распределения корма, как и другие черты антропогенного ландшафта, вызывают определенные изменения в поведении птиц. Многие виды начинают применять несвойственные для них в природных условиях кормовые методы (Резанов, 2000). Вероятно, видоспецифичные особенности кормового поведения оказывают существенное влияние на эффективность поиска пищи птицами и в условиях антропогенного ландшафта.

В процессе исследования мы попытались определить факторы, в наибольшей степени влияющие на эффективность кормодобывания домового и полевого воробьев в условиях населенных пунктов.

Эффективность кормодобывания у птиц в антропогенном ландшафте изучали в г. Рязани в 2002-2003 гг.

При проведении исследований определяли скорость обнаружения птицами корма. Для этого на различных кормовых субстратах размещали пищевые объекты. Использовали корм антропогенного происхождения, регулярно встречающийся в питании воробьев в условиях города, – кусочки хлеба, крупы, семена подсолнечника, овса и проса. Эту пищу размещали на таких кормовых субстратах, как асфальт, снег, открытая земля, трава разной высоты и густоты, подоконники и балконы зданий. Кормовые объекты раскладывали по одному – кусочки хлеба массой по 5-10 г, или группами по 10-15 экземпляров – крупы и семена растений. Такой размер пищевой порции применяли для того, чтобы птицы не могли замечать корм с расстояния нескольких десятков метров, но, оказавшись в нескольких десятках сантиметров или в 1-5 метрах от пищевого объекта, легко находили его.

Большинство синантропных птиц постоянно наблюдает за поведением людей. У многих особей разных видов выработан условный рефлекс на определенные действия человека, например, взмах руки при разбрасывании корма, как на пищевой сигнал. Чтобы не влиять таким образом на поведение птиц, мы старались размещать пищевые объекты незаметно. Обычно эту работу проводили до рассвета, когда птицы еще не кормятся. Днем раскладывали корм лишь тогда, когда в поле зрения не было замечено его потенциальных потребителей. Однако в этом случае, возможно, что птицы все же видели, как человек размещает корм.

Особенности использования территории человеком оказывают существенное влияние на запас и размещение пищи для птиц в антропогенном ландшафте. Поэтому в экспериментах кормовые объекты размещали в местах, по-разному используемых человеком – на улицах, во дворах, на помойках, остановках общественного транспорта, рынках, в городских парках. Поскольку количество пищи для птиц в значительной мере зависит от интенсивности движения людей, в каждом из мест, где проводили наблюдения, подсчитывали количество человек, проходящих в течение 10 минут.

При наблюдениях регистрировали, через какой промежуток времени после появления корма птицы его обнаруживают и поедают. В отдельных

случаях потребителя предложенной пищи определяли по следам. Прослежена судьба 62 порций пищи.

Исследования проводили во всех городских ландшафтах.

IV. Изучение гнездовой биологии и демографии воробьев

В течение репродуктивного периода изучали сроки размножения домового и полевого воробьев, количество репродуктивных циклов, особенности размещения гнезд. Для изучения конкуренции за гнездопригодные укрытия между домовым и полевым воробьями, а также с другими видами птиц-дуплогнездников регистрировали все проявления межвидовой агрессивности у гнезд. Каждое из укрытий, где хотя бы однажды гнездились воробьи, контролировали в течение всего периода наблюдений.

Изучали также степень успешности размножения птиц.

1. Наблюдали за гнездованием отдельных пар с начала постройки гнезда до окончания гнездового сезона.

С откладки первого яйца была прослежена судьба 38 кладок домового и 77 – полевого воробья, в которых первоначально было соответственно 167 и 343 яиц.

2. При учетах численности воробьев в репродуктивный период подсчитывали количество слетков, выкармливаемых одной взрослой птицей. После окончания репродуктивного периода, но до начала линьки определяли соотношение взрослых и молодых птиц. Это давало возможность сделать выводы о степени редукации выводков после оставления слетками гнезд.

Продолжительность жизни птиц оценивали, наблюдая за индивидуально помеченными особями, а также за птицами-абберантами с необычной окраской. За 1998 год было помечено цветными кольцами 74 домовых и 83 полевых воробья. Птиц кольцевали зимой, поэтому возраст всех этих воробьев превышал 4 месяца, большинство птиц кольцевалось в возрасте от 6 месяцев и старше. Было также помечено 100 гнездовых птенцов домового и 118 – полевого воробья. Известно, что молодые воробьи до начала постювенильной линьки широко перераспределяются по территории. При этом они перемещаются на расстояния в несколько километров (домовые) и иногда до сотен километров (полевые) (Ильенко, 1976, «Полевой воробей», 1981). По этой причине мы кольцевали преимущественно взрослых птиц. Из помеченных птенцов уже через месяц после кольцевания был обнаружен лишь один домовый воробей, впоследствии оказавшийся самкой и оставшийся на гнездовании в 200 метрах от гнезда, в котором вывелся. Несколько месяцев спустя было обнаружено еще два домовых и один полевой воробей, на расстоянии до 4 км от места мечения. Исчезновение всех остальных за такой короткий период времени можно объяснить только перераспределением молодых птиц по территории.

В течение всех сезонов года мы проводили учет численности воробьев. При этом часто встречали индивидуально помеченных особей. Все помечен-

ные птицы остались вблизи места отлова, не поменяли своих участков обитания и в дальнейшем. Ни один окольцованный воробей не был встречен далее 250 метров от места отлова. Подобная оседлость вообще характерна для взрослых особей обоих видов воробьев (Ильенко, 1976, «Полевой воробей». 1981, Иваницкий, Матюхин, 1990, Иваницкий, 1997). Соответственно практически все исчезнувшие птицы могут быть отнесены к погибшим. (Ильенко, 1976). Погибшими считали всех птиц, которые не были обнаружены в течение трехкратно превышенного срока свыше обычной частоты встреч данной особи.

V. Изучение биоценологических связей и антропоустойчивости

Одними из важнейших аспектов экологии любого вида являются его биоценологические связи. В это понятие традиционно включают трофические и топические отношения, т. е. в первую очередь питание другими животными и конкурентные отношения с ними в использовании пространства. Однако по логике изложения материала взаимоотношения воробьев с животными – их пищевыми объектами рассматриваются в главе о питании воробьев, а их отношения с топическими конкурентами – в главе о гнездовании. Таким образом, в данном разделе мы останавливаемся на отношениях воробьев и питающихся ими хищников, а также отношениях с человеком и техникой (исключая использование последней как субстрата для поиска пищи, которое рассматривается в главе о кормовом поведении).

Селитебный ландшафт характеризуется высоким уровнем фактора беспокойства. Критерием устойчивости птиц к этому фактору традиционно служит дистанция испугивания (Владышевский, 1975; Константинов и др., 1982; Вахрушев, Зюзин, 1984; Резанов, 2007 и др.). Вслед за А.А. Резановым (2007) мы считаем более корректным применение термина «дистанция испугивания», чем нередко используемого «дистанция взлета», поскольку локомоторная реакция птицы на приближение человека или иной опасности не обязательно сводится к взлету.

При изучении антропоустойчивости домового и полевого воробьев и определяющих ее факторов мы использовали авторскую методику А.А. Резанова (2007) с некоторыми адаптациями ее специально для воробьев. Так, в общем случае, степень беспокойства птицы при приближении человека можно ранжировать по четырем различающимся показателям:

- а) отсутствие видимой реакции,
- б) приседание,
- в) отскок или отход,
- г) взлет.

Однако у воробьев приседание как защитная локомоция практически не выражено, а дифференциация отскока и взлета происходит в зависимости не от степени антропоустойчивости, а скорее от быстроты движения человека. Поэтому мы различали у воробьев только два показателя оборонительной

активности – отсутствие видимой реакции и локомоцию избегания, в которую включали как отскок, так и взлет.

Дистанцию испугивания регистрировали только при демонстрации человеком индифферентного отношения к птице при приближении к ней. После проявления птицей локомоторного акта, направленного на избегание человека, вторично к ней не приближались, поскольку ситуация целенаправленного преследования (неоднократный подход) оказывает существенное влияние на поведение птиц.

При регистрации дистанции испугивания оценивали направление движения человека относительно птицы:

1. Прямой подход – движение пешехода прямо на птицу,
2. Непрямой подход – движение пешехода под углом к птице.

Во втором случае возможно два варианта:

а) птица реагирует на человека в тот момент, когда он практически поравнялся с ней, то есть по перпендикуляру к направлению его движения,

б) птица реагирует до этого момента, и дистанция испугивания регистрируется по гипотенузе условного треугольника, один катет которого – расстояние от человека до точки начала перпендикуляра, второй катет – перпендикуляр.

Поскольку дистанция испугивания и уровень фактора беспокойства находятся в прямой зависимости, целесообразно изучать эти два показателя в комплексе. Наиболее удачной, на наш взгляд, является классификация местообитаний по уровню фактора беспокойства, при которой выделяют: жилые микрорайоны (самый высокий уровень фактора беспокойства), дорожки в парках и садах (средний уровень) и малопосещаемые людьми территории, где уровень антропогенного беспокойства минимален (Резанов, 2007). Однако эта классификация создавалась для сравнения поведения нескольких видов синантропных птиц, и является довольно обобщенной. Несомненно, жилые микрорайоны тоже существенно отличаются между собой по антропогенной нагрузке на животных, достаточно сравнить в этом отношении кварталы современных новостроек с домами-небоскребами и огромной плотностью населения или центральную деловую часть города, и пригородные деревни или окраины с рыхлой 2-4-х этажной застройкой. Поэтому мы изучали дистанцию испугивания и значение фактора беспокойства в тех станциях, которые уже ранее были выделены и описаны. Несомненно, что и в пределах одной станции фактор беспокойства не будет одинаковым. В центральном парке он будет иным, чем в пригородной лесопосадке, а на оживленной дороге посреди квартала с застройкой сельского типа намного интенсивнее, чем в нескольких десятках метров на задних дворах. Поэтому при расчете фактора беспокойства в той или иной станции мы брали за основу максимальные для нее показатели.

VI. Анализ морфометрических признаков.

Особенности поведения, питания и пространственного распределения домового и полевого воробьев тесно связаны с их морфологическими показателями.

Измерения морфометрических признаков проводили по общепринятым методикам (Виноградова, Дольник, Ефремов, Паевский, 1976; Ростова, Четверикова, 1981).

Измеряли следующие показатели: массу тела, длину клюва (от ноздри и от границы оперения лба), ширину клюва, высоту клюва, длину крыла, длину маховых перьев, длину бедра, длину голени, длину цевки, длину рулевых перьев.

В некоторых популяциях воробьев у части птиц в окраске оперения наблюдаются отклонения, среди которых наиболее обычен частичный альбинизм. Заметность аномалий окраски воробьев, их относительно широкое распространение, постоянство рисунка у взрослых особей могут быть использованы при индивидуальных наблюдениях за птицами. В таких случаях нет необходимости в процедуре отлова и кольцевания, которая часто приводит к смене птицами места обитания и оказывает другие воздействия на их поведение. Помимо прикладного значения аберраций окраски, как естественного маркера находящихся под наблюдением птиц, воробьи-абберранты служили также объектом отдельного исследования. При учетах численности отмечали всех встреченных птиц с аномалиями окраски, описывали их по стандартной методике и проводили за данными особями индивидуальные наблюдения вплоть до их исчезновения. При этом автоматически собирались данные об особенностях использования территории, индивидуальных отличий в поведении, продолжительности жизни и др., которые получали также и наблюдая за птицами, помеченными цветными кольцами.

При оценке интенсивности альбинизма мы использовали классификацию А.И. Ильенко (1976). В группу со слабым проявлением альбинизма включали птиц с одним белым пером, средним проявлением альбинизма считали наличие белых перьев на двух участках тела, сильным проявлением – большое количество белых перьев, покрывающих в совокупности не менее 5% площади поверхности тела.

VII. Статистическая обработка данных

Уровень межвидовых различий всех изучаемых показателей оценивали с помощью корреляционного и кластерного анализа. Для определения достоверности различий использовали хи-квадрат критерий согласия эмпирических распределений. При этом наблюдаемыми результатами служили значения изучаемого показателя, полученные для одного из видов, ожидаемыми результатами – для другого. Сравнивая данные по одному виду в разных условиях, в качестве наблюдаемых результатов рассматривали значения, полученные при наблюдениях за отдельными особями, а ожидаемыми – за всеми птицами данного вида.

Для выявления главных и второстепенных переменных среды, определяющих микробиотопическое распределение домового и полевого воробьев, применяли факторный анализ.

Расчет степени перекрывания отдельных показателей экологической ниши у домового и полевого воробьев производили по формуле:

$$Q_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} * P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij} * \sum_i^n P_{ik}}}$$

где Q - перекрывание показателей ниши,
m – общий объем используемого ресурса,

Ширина отдельных показателей ниши каждого вида была рассчитана по формуле:

$$B_i = -\sum p_{ij} (\log p_{ij}),$$

где p_{ij} – потребление видом i ресурса j (Levins, 1968).

При обработке данных, касающихся всех основных аспектов биологии воробьев, большое внимание уделяли сезонной динамике. Для обозначения сезонов в большинстве случаев пользовались общепринятыми терминами (зима, весна, лето, осень), однако при определении их границ руководствовались в первую очередь особенностями годового цикла птиц. Как известно, даты большинства природных явлений в разные годы не совпадают. Поэтому в наших исследованиях календарные сроки границ сезонов также были подвижны.

Зимой считали период с существованием устойчивого снежного покрова, начиная с того момента, когда выпавший снег пролежал хотя бы несколько дней, и до исчезновения основной массы (95% площади) снежного покрова, совпадающего с установлением положительных среднесуточных температур воздуха. Этот момент считали началом весны. Моментом окончания весеннего сезона считали начало массового насиживания птицами первых кладок, что в разные годы приходится на начало-середину мая. Начало осеннего сезона связывали с окончанием размножения самых последних гнездящихся пар и концом линьки большинства особей (конец августа – середина сентября).

В тех случаях, когда рассматриваемые в тексте изменения биологии птиц не связаны с установленными указанным образом границами сезонов, что особенно касается динамики численности в бесснежный период года, выделяли следующие этапы годового цикла воробьев – зимний период, репродуктивный период, период линьки и осеннего тока.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

КОРМОВЫЕ СТАЦИИ

Выделенные нами в городе биотопы, используемые воробьями в качестве кормовых станций, существенно отличаются по многим показателям. Это тип и плотность застройки, видовой состав растительности, степень асфальтированности улиц, количество пищи для птиц и т. д. (Табл. 1.).

Для воробьев наиболее существенными показателями местообитаний служат набор и соотношение основных кормовых субстратов. Отличия по этим параметрам обусловлены различной степенью асфальтированности улиц, а также неодинаковым видовым составом и развитием травянистой растительности в городских станциях.

В центральной части города три четверти площади не занятой постройками территории покрыто асфальтом, десятая часть занята травянистой растительностью (газоны и клумбы). На свободную от асфальта и травы землю приходится 15% территории, в основном это тропинки.

На участках старых городских окраин и в кварталах новостроек асфальтом покрыто 30-40% территории, травой – 15-30%. Открытая земля составляет около половины площади этих станций.

В кварталах с застройкой деревенского типа и на территориях, занятых зелеными насаждениями, земля в основном покрыта травой (60-90%). Асфальтированные участки невелики, занимают не более 15% территории. На свободную от асфальта и травы землю приходится 10-25% площади (Рис. 3.).

Табл. 1.

Характеристика основных типов местообитаний воробьев

Показатели	Центр города	Старые городские окраины	Районы новостроек	Кварталы сельского типа	Зеленые насаждения
Возраст биотопа (лет)	>50	60 – 20	20 – 0	>10	>10
Высота зданий (кол-во этажей)	2 – 4	2 – 4	5 – 12	1 – 2	-
Материал зданий	> 90% каменные	>80% каменные	Все каменные	>80% деревянные	-
Средняя высота деревьев (м)	12	18	8	7	15 – 20
Наличие подрезки деревьев	> 50%	5 – 10%	< 1%	-	-

Проективное покрытие крон	< 0,2	0,4	0,1 – 0,5	0,4	0,8
Площадь, покрытая асфальтом (%)	75	30 – 40	30 – 40	5 – 15	0,5
Площадь, покрытая травой (%)	10	40	40 – 55	60 – 70	85 – 90
Площадь открытой земли (%)	15	20 – 30	15 – 20	25	10
Структура поверхности земли	Ровная плотная	Ровная плотная	Ровная плотная, рыхлая с неровностями	То же	Ровная плотная
Основные типы травянистых сообществ	1*, 5*	1*, 2*	1*, 2*, 3*, 4*	1*, 2*, 3*, 4*, 5*	3*, 6*
Высота травы (см)	1. 10 2. 20-40	1) 5-15 2) > 50	1,4) 5-15 2) > 50 3) 20-50	1,4) 5-15 2,3) 50-100 5) 20-50	3,6) 20-60
Массовые беспозвоночные	Тли, синантропные виды	Синантропные виды	Все группы	То же	То же
Количество и распределение остатков пищи	Много, равномерно	Мало, сконцентрированы в немногих местах	Мало, сконцентрированы в определенных местах	Мало, сконцентрированы в немногих местах	Почти нет

1* - густая низкая трава

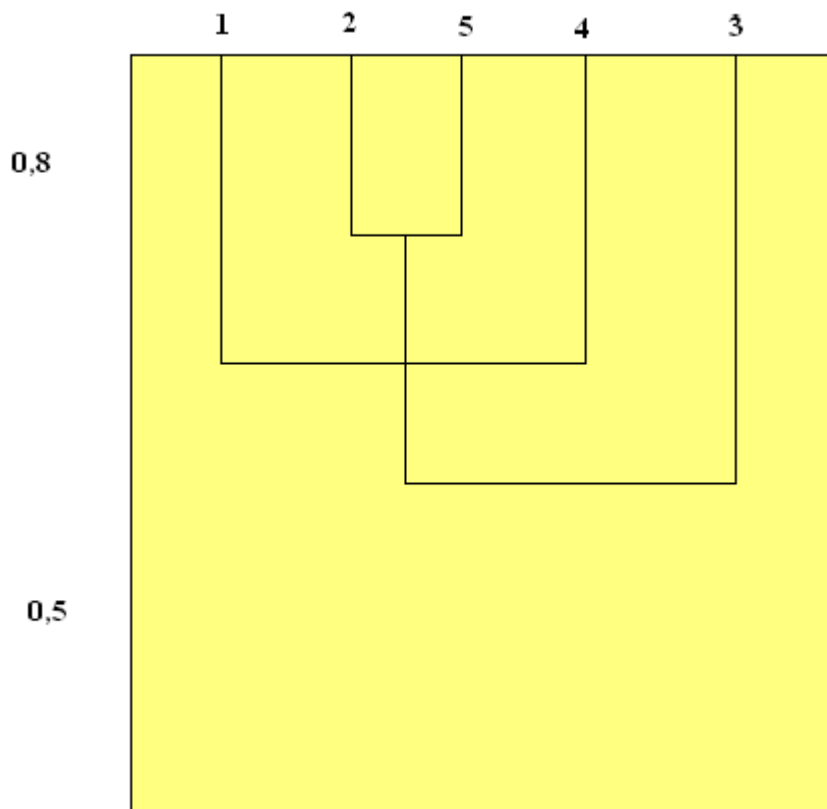
2* - высокая редкая трава с прочными стеблями

3* - высокая густая трава в основном с мягкими стеблями

4* - редкая низкая трава

5* - отдельные крупные растения

6* - высокая редкая трава в основном с мягкими стеблями



1-центральная часть города; 2-старые окраины с малоэтажной застройкой; 3-новостройки; 4-кварталы с застройкой сельского типа; 5-территории, занятые зелеными насаждениями

Рис 2. Дендрограмма сходства городских станций по структуре растительности и особенностям застройки территории (кластерный анализ, метод одиночной связи)



- 1. Территория, покрытая травой
- 2. Открытый грунт
- 3. Территория, покрытая асфальтом

Рис. 3. Соотношение площади основных кормовых субстратов в кормовых станциях воробьев в г. Рязани (состояние 1998 г.)

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОРОБЬЕВ

Все три применявшихся нами метода учета численности птиц дали почти одинаковые результаты, отличающиеся не более чем на 5-10 %.

Во всех биотопах г. Рязани домовый и полевой воробьи обитают совместно. Однако численность и соотношение двух видов воробьев в разных городских станциях существенно отличаются. В зависимости от сезона года в одних и тех же местах изменяется как общая численность птиц, так и соотношение домового и полевого воробьев.

Полученные данные позволили определить некоторые специфические особенности пространственного распределения домового и полевого воробьев (Табл. 2.).

Домовый воробей наиболее многочислен в центральной части города и в районах новостроек. В центральной части города плотность населения домового воробья несколько ниже. Полевой воробей в этих двух биотопах очень малочислен. В репродуктивный период в центре города и в районах новостроек птицы этого вида встречаются на гнездовании отдельными парами, их общая численность невелика. В конце репродуктивного периода в этих биотопах плотность населения полевого воробья возрастает незначительно, в кварталах новостроек она, как правило, несколько выше, чем в центре города. После окончания периода размножения часть полевых воробьев, преимущественно молодые особи, покидают эти станции.

Табл. 2.

Динамика численности домового и полевого воробьев в разных станциях г. Рязани за последние 12 лет (особей на 1 км²)

Годы	Старые городские окраины			Кварталы деревенского типа			Кварталы новостроек			Зеленые насаждения			Центральная часть города		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1998	332 * 126 *	17 8 91	42 3 24 3	423 89	370 103	985 178	253 974	42 40 6	57 994	325 28	296 23	749 67	38 931	26 63 4	34 989
1999	320 120	18 3 85	38 0 25 2	537 120	381 119	1072 182	244 114 9	25 49 2	65 111 7	297 40	273 25 0	700	30 807	18 66 8	33 109 5
2000	360 111	32 8 94	52 5 27 9	566 153	402 142	929 197	464 108 1	90 62 7	99 104 7	396 9	238 33 70	579	54 120 9	31 63 5	35 106 3
2001	524 180	47 2 22	62 0 36	366 206	423 151	880 231	340 760	13 8 55	142 878	94 14	160 48	403 147	24 760	34 54 8	33 930

		8	0					3							
2002	690 280	53 3 20 7	77 0 39 0	585 158	497 138	900 235	94 721	12 4 66 4	213 100 0	245 0	340 50	545 9	83 850	50 72 3	95 970
2003	720 260	49 9 16 0	60 0 38 0	604 285	400 108	662 185	238 638	10 0 50 8	166 850	320 0	340 60	340 50	120 620	12 0 62 0	160 730
2004	631 197	43 3 12 3	58 0 30 3	568 186	409 146	735 198	164 658	88 49 7	132 830	246 12	283 53	320 28	91 632	75 57 8	112 741
2005	542 207	32 1 10 1	52 1 26 3	502 151	353 97	873 213	108 603	78 50 8	101 789	203 0	241 41	285 15	83 635	53 50 7	72 701
2006	481 317	27 6 78	49 2 18 3	474 138	329 81	905 201	47 561	65 47 6	74 729	168 0	212 37	221 0	65 665	79 45 6	93 681
2007	296 262	23 5 49	45 3 14 1	204 43	337 75	947 207	97 621	49 39 6	60 685	154 0	185 31	109 7	57 681	74 31 6	86 662
2008	373 225	30 2 95	43 1 12 3	292 110	254 48	548 136	168 550	52 37 9	114 837	153 0	98 5	137 8	105 908	84 35 9	91 111 0
2009	327 69	40 7 11 1	38 0 12 5	267 55	231 46	362 64	167 481	13 7 33 6	97 678	95 19	48 15	109 27	81 498	70 26 2	87 403
В сред- нем	466	34 7	51 5	449	366	817	199	82	110	225	226	375	69	60	78
	196	11 9	25 4	141	105	186	733	48 7	870	10	35	36	766	52 6	840

*Верхнее число – численность полевого воробья, нижнее – домового.

1. зимний период,
2. начало репродуктивного периода,
3. окончание репродуктивного периода

В центральной части города полевой воробей остается почти так же малочисленным и зимой. В кварталах новостроек численность этого вида с середины декабря начинает увеличиваться и к началу января достигает максимальных значений, после чего до весны существенно не изменяется.

В кварталах со старой малоэтажной застройкой, напоминающих по внешнему облику центр города, но расположенных на окраинах, преобладают полевые воробьи. В районах индивидуальной застройки и на территориях, занятых зелеными насаждениями, домовый воробей также сильно уступает по численности полевому.

На территориях в черте города, занятых зелеными насаждениями, оба вида воробьев встречаются преимущественно в бесснежный период. Преобладает здесь полевой воробей. В тех местах, где есть заросли высоких сорных растений – маревых, щирицы, крапивы, цикория и др. – полевые воробьи регулярно кормятся до середины зимы. К этому времени часть растений оказывается засыпана снегом, а из оставшихся над его поверхностью птицы успевают выбрать все семена. Еще до окончания зимы полевые воробьи снова в массе появляются на территориях, занятых зелеными насаждениями. В это время они проводят здесь много времени у гнезд, а на кормежку обычно летают в городские кварталы. Домовые воробьи почти не гнездятся на занятых зелеными насаждениями участках, но после вылета птенцов из гнезд регулярно кормятся здесь до середины осени. Те особи, гнезда которых расположены в других стациях на расстоянии не более 200 м от парков и лесопосадок, посещают этот биотоп и во время выкармливания птенцов в гнездах.

Анализ динамики численности домового и полевого воробьев за последние 10 лет показывает, что практически во всех стациях наблюдается снижение численности. Слабее оно выражено в тех биотопах, для которых изначально была характерна сравнительно невысокая плотность населения птиц – здесь она осталась столь же низкой, но оказалась стабильной. Напротив, в стациях, где были зарегистрированы максимальные значения, плотность населения воробьев резко снизилась, причем по сравнению с максимально зарегистрированной плотностью снижение зачастую оказывалось трехкратным и более, а по сравнению с началом исследований (1998 г) – двукратным (табл. 2). В западной Европе в последние десятилетия наблюдается катастрофическое снижение численности домового и полевого воробьев (Kate et al., 2003), причем, на наш взгляд, не имеющее пока удовлетворительного объяснения. Во всяком случае, оно вряд ли может быть связано со снижением численности беспозвоночных, используемых воробьями при выкармливании птенцов, как считают зарубежные авторы (Kate et al., 2003), поскольку воробьи часто уже однодневных птенцов кормят растительной пищей, что практически не сказывается на их выживаемости (Ильенко, 1976).

Табл. 3.

Соотношение численности домового и полевого воробьев

Годы	Старые городские окраины			Кварталы дореволюционного типа			Кварталы новостроек			Зеленые насаждения			Центральная часть города		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1998	2,6	2,0	1,7	4,8	3,6	5,5	0,3	0,1	0,1	11,6	12,9	11,2	0,0	0,0	0,0

1999	2,7	2,2	1,5	4,5	3,2	5,9	0,2	0,1	0,1	7,4	10,9	700	0,0	0,0	0,0
2000	3,2	3,5	1,9	3,7	2,8	4,7	0,4	0,1	0,1	44,0	7,2	8,3	0,0	0,0	0,0
2001	2,9	2,1	1,7	1,8	2,8	3,8	0,4	0,2	0,2	6,7	3,3	2,7	0,0	0,1	0,0
2002	2,5	2,6	2,0	3,7	3,6	3,8	0,1	0,2	0,2	245	6,8	60,6	0,1	0,1	0,1
2003	2,8	3,1	1,6	2,1	3,7	3,6	0,4	0,2	0,2	320	5,7	6,8	0,2	0,2	0,2
2004	3,2	3,5	1,9	3,1	2,8	3,7	0,2	0,2	0,2	20,5	5,3	11,4	0,1	0,1	0,2
2005	2,6	3,2	2,0	3,3	3,6	4,1	0,2	0,2	0,1	203	5,9	19,0	0,1	0,1	0,1
2006	1,5	3,5	2,7	3,4	4,1	4,5	0,1	0,1	0,1	168	5,7	221	0,1	0,2	0,1
2007	1,1	4,8	3,2	4,7	4,5	4,6	0,2	0,1	0,1	154	6,0	15,6	0,1	0,2	0,1
2008	1,7	3,2	3,5	2,7	5,3	4,0	0,3	0,1	0,1	153	19,6	17,1	0,1	0,2	0,1
2009	4,7	3,7	3,0	4,9	5,0	5,7	0,3	0,4	0,1	5,0	3,2	4,0	0,2	0,3	0,2
В среднем	2,6	3,1	2,2	3,5	3,8	4,5	0,3	0,2	0,1	15,9	7,7	15,7	0,1	0,1	0,1

Вероятно, в г. Рязани изменения численности воробьев связаны в первую очередь с изменением структуры станций, происходящим при перестройке города. При этом изменяется количество пищевых ресурсов для птиц, а также эффективность их обнаружения. В результате ежегодные миграции, связанные с выбором наиболее подходящих микроучастков для гнездования, линьки и зимовки, претерпели существенные изменения, что и сказалось на плотности населения птиц на модельных участках.

Соотношение численности домового и полевого воробьев в различных станциях в течение всего периода исследований показано в таблице 3. Данные рассчитаны по материалам предыдущей таблицы. В некоторых учетах были обнаружены особи только одного из видов воробьев, поэтому соотношение численности, рассчитанное по данным таких учетов, выражается четырехзначными и более числами. При расчете средних данных такие случаи не учитывались.

Более детальный анализ пространственного разделения двух видов воробьев включает не только соотношение численности в целом по станциям, но и количество смешанных групп, и соотношение в них численности двух видов.

Среднее количество воробьев в группах (в том числе смешанных) 7,58 особей (n=848). Крайние значения – 1-81. В этих же группах домовых воробьев в среднем 7,74 особи (1-81), полевых – 5,52 (1-43).

В группах из 2 особей, как правило, присутствуют птицы только одного вида – был лишь один случай совместной кормежки одного домового и одного полевого воробьев (из 244 групп). Из 77 групп, включающих по 3 особи, было 5 смешанных групп, в них входило 7 полевых и 8 домовых воробьев. Из 83 групп, включающих по 4 особи, было 9 смешанных групп, в их составе было 17 полевых и 19 домовых воробьев. В таблице 4 наглядно видно, что чем больше общее количество птиц в группе, тем больше и вероятность, что данная группа включает особей обоих видов, и больше доля особей в смешанных группах.

Табл. 4.

Особенности распределения воробьев в смешанных группах

Кол-во особей в группе	Кол-во групп	Кол-во смешанных групп (шт., %)	Общее кол-во воробьев (д., п.)	Кол-во воробьев в смешанных группах (д., п.)	Доля особей в смешанных группах от всех особей (д., п.), %
1	49	0	24, 26	0	0
2	244	1; 0,4	183, 305	1, 1	0,55; 0,33
3	77	5; 6,5	98, 139	8, 7	8,16; 5,01
4	83	9; 10,8	191, 145	19, 17	9,95; 11,7
5	47	6; 12,8	90, 150	15, 15	16,67; 10,00
6	52	5; 9,6	171, 147	15, 15	8,77; 10,20
7	31	10; 32,3	133, 91	42, 28	31,58; 30,77
8	38	11; 28,9	159, 153	40, 41	25,16; 26,80
9	20	3; 15,0	113, 64	14, 19	12,39; 29,69
10	10	7; 70,0	49, 51	39, 31	79,59; 60,78
11	14	3; 21,4	107, 47	19, 14	17,76; 29,79
12	25	8; 32	165, 135	57, 39	34,55; 28,89
13	9	2; 22,2	62, 55	10, 16	16,13; 29,09
14	13	6; 42,9	78, 104	50, 34	64,10; 32,69
15	9	4; 44,4	74, 62	29, 32	43,24; 51,61
16	14	4; 28,6	138, 86	26, 38	18,81; 44,18
17	7	3; 42,9	81, 38	30, 21	37,04; 55,26
18	6	1; 16,7	73, 35	1, 17	1,37; 48,57
19	11	7; 63,6	168, 40	92, 40	54,76; 100,00
20	6	2; 33,3	86, 34	26, 14	30,23; 41,18
21	10	2; 20,0	80, 140	38, 14	47,50; 10,00
22	5	3; 60,0	66, 44	22, 44	33,33; 100,00
23	1	1; 100,0	7, 16	7, 16	100,00; 100,00
24	5	4; 80,0	69, 51	45, 51	65, 22; 100,00
25	6	5; 83,3	93, 48	68, 48	73,12; 100,00
26	4	1; 25,0	73, 21	21, 5	28,77; 23,81
27	3	1; 33,3	35, 46	8, 19	22,86; 41,30
28	5	1; 20,0	106, 34	22, 6	20,76; 17,65
29	5	1; 20,0	79, 66	21, 8	26,58; 12,12
30	5	3; 60,0	105, 47	73, 17	69,52; 36,17
32	4	2; 50,0	92, 36	28, 36	30,44; 100,00
33	2	0	66, 0	0, 0	0
34	4	2; 50,0	118, 18	50, 18	42,27; 100,00

35	1	1; 100,0	4, 31	4, 31	100,00; 100,00
37	4	0	111, 37	0, 0	0
39	1	1; 100	16, 23	16, 23	100,00; 100,00
40	1	1; 100	23, 17	23, 17	100,00; 100,00
41	1	0	0, 41	0, 0	0
42	2	0	42, 42	0, 0	0
43	1	0	0, 43	0, 0	0
46	1	0	46, 0	0,0	0
48	1	1; 100	28, 20	28, 20	100,00; 100,00
51	1	1; 100	14, 37	14, 37	100,00; 100,00
65	1	1; 100	62, 3	62, 3	100,00; 100,00
81	1	0	81, 0	0, 0	0

Явное предпочтение обоими видами воробьев групп конспецифичных особей по сравнению с птицами другого вида, может быть связано с особенностями индивидуальной дистанции у птиц. Измерение расстояний между кормящимися птицами в стаях ($n = 160$ для каждого вида) показывает, что среднее расстояние между домовыми воробьями (44,55 см, медиана – 20,5 см) почти в 4 раза превышает таковое для полевых воробьев (13,59 и 10 см соответственно).

Наблюдения на кормушках показывают возможный и в природе механизм такой связи. При малой плотности птиц на кормушках все питаются спокойно. С ее увеличением начинаются конфликты, частота которых возрастает пропорционально увеличению плотности. Так ограничивается число кормящихся одновременно птиц. При наличии на кормушке особей обоих видов домовые воробьи обычно побеждают в конфликтах, изгоняя полевых. Однако последние, имея меньшую индивидуальную дистанцию, постоянно возвращаются и провоцируют этим все новые столкновения. Дальнейшее их учащение заставляет домовых воробьев тратить все больше времени и энергии на конфликты, в то время как полевые, играя в них пассивную роль, продолжают интенсивно кормиться. Поэтому вскоре домовые воробьи покидают кормушку, и на ней остаются только полевые.

Описанная схема не является абсолютной. Очень голодные птицы, особенно при неблагоприятной погоде, могут кормиться, буквально соприкасаясь боками, без каких-либо намеков на конфликты. Несколько наевшись, они проявляют все большую агрессивность. При этом покидающие в результате таких столкновений птицы оказываются уже частично наевшимися. Например, при питании пшеном воробей за 1 минуту способен съесть 4-7 десятков зерен, что составляет значительную часть его суточной потребности в пище. Поэтому уже через несколько минут интенсивной кормежки на кормушке пищевая мотивация птиц значительно ослабевает. В природных условиях эффективность питания значительно ниже, поэтому описанный механизм может способствовать пространственному разделению двух видов воробьев, в первую очередь в условиях недостатка пищи, которая сконцентрирована на небольших участках.

МИКРОБИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Описание кормовых субстратов

В каждом из выделенных нами биотопов представлен целый ряд кормовых субстратов. В разных типах антропогенного ландшафта их набор и соотношение существенно отличается.

Кормовые субстраты характеризуются рядом показателей, оказывающих влияние на эффективность питания воробьев. Наиболее важный из этих показателей – это структура микроместообитания. Она определяет таксономический состав, плотность и характер распределения потенциальных пищевых объектов воробьев. На более ровных и открытых субстратах, таких как асфальт, ровная утоптанная земля и т. д., пищевые ресурсы воробьев представлены почти исключительно объектами антропогенного происхождения. Общее количество пищи в таких местообитаниях невелико, за исключением отдельных участков, сравнительно небольших по площади.

В мало посещаемых людьми местах с более естественной структурой поверхности почвы и растительного покрова корма для воробьев больше, и он разнообразнее. В таких местообитаниях птицы могут питаться семенами растений, беспозвоночными, иногда объектами антропогенного происхождения.

Структура кормовых субстратов не только оказывает существенное влияние на эффективность поиска пищи (на ровной и открытой поверхности корм лучше заметен), но и определяет условия передвижения птиц. Неровности почвы и густая трава представляют собой механические препятствия, затрудняющие наземную локомоцию.

Домовый и полевой воробьи, как правило, кормятся в наземных местообитаниях. В качестве кормовых субстратов воробьям служат асфальт, открытая земля с различным количеством неровностей микрорельефа и трава разной густоты и высоты. Воробьи используют для поиска пищи также деревья и кустарники, где могут собирать пищу со стволов, ветвей разной толщины и листьев. Оба вида воробьев в течение всего года кормятся на различных сооружениях человека, зимой – на снегу.

Основные типы кормовых субстратов можно разделить на следующие группы:

1. Асфальт.

1а. – типичные асфальтовые покрытия.

Для этого кормового субстрата характерна ровная поверхность. Мелкие неровности – дефекты асфальтового покрытия – встречаются единично. Количество пищи на таком асфальте очень невелико, она представлена почти исключительно объектами антропогенного происхождения.

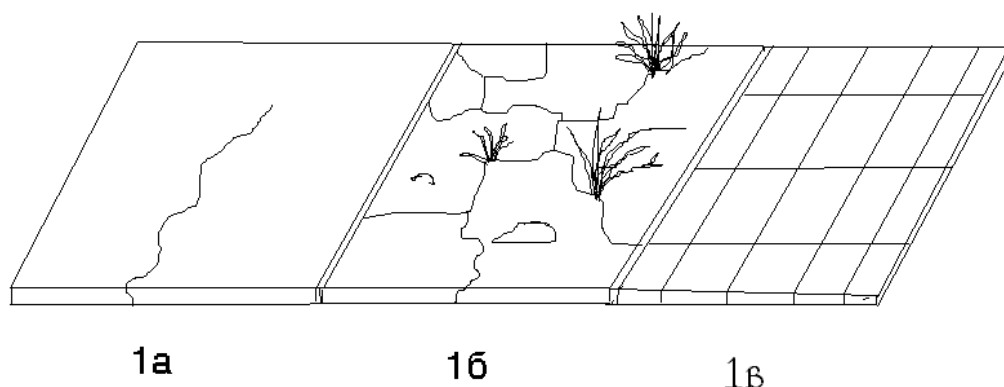
1б. – участки с асфальтом, в той или иной степени разрушенным.

Такой кормовой субстрат встречается преимущественно в районах старой застройки. Асфальт покрыт трещинами (0,2-4 на 25 см²). Часто в отдель-

ных понижениях и трещинах накапливаются перегнившие растительные остатки. В таких местах могут существовать травянистые растения. Их количество достигает 10 стеблей на 25 см². (Рис. 3.). Средняя высота растений – 2,5 см. Асфальт такой структуры мало посещается людьми, пища антропогенного происхождения на нем почти отсутствует, однако встречаются насекомые и семена растений.

Участки с сильно разрушенным асфальтом составляют менее 5% от всей площади асфальтовых покрытий.

1в. – плитка. Начиная с 2007 г., а на отдельных участках и ранее, на центральных улицах Рязани была произведена смена асфальтовых покрытий на плитку. Поэтому морфологическая структура субстрата в ряде мест сменилась, но трофические свойства микростации остались прежними. Плотность распределения пищевых объектов даже уменьшилась.



**Рис. 3. Структура кормовых субстратов воробьев.
Асфальтовые покрытия.**

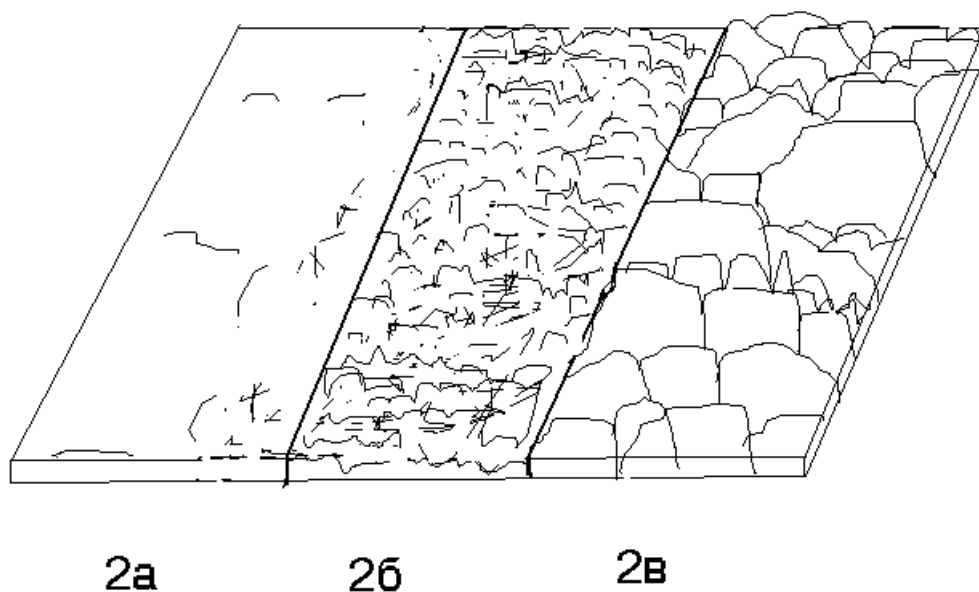
2. Открытая земля.

2а. – ровная утоптанная земля на тропинках.

Как правило, в этом местообитании сильнее, чем в предыдущих, выражен мезорельеф: пологие неровности с размерами до нескольких десятков сантиметров по вертикали и до нескольких метров по горизонтали. Микрорельефы почти не выражены, как и на асфальтовых покрытиях. Пищевые ресурсы представлены преимущественно объектами антропогенного происхождения, но также встречаются семена растений и беспозвоночные.

2б. – земля с многочисленными небольшими неровностями.

Этот микробиотоп занимает наибольшую площадь весной и осенью, летом участки с такой структурой почвы покрыты травой. Неровности достигают размера 0,5-1,5 см, довольно многочисленны (3-14, в среднем 8 на 25 см²) (Рис. 4.). Микрорельеф может быть создан сухой прошлогодней травой, несслежавшимися опавшими листьями, комочками земли и др. Пища для воробьев на земле такой структуры представлена семенами растений и, в меньшей степени, беспозвоночными.



**Рис. 4. Структура кормовых субстратов воробьев.
Открытая земля**

2в. – земля с крупными неровностями.

Такая структура субстрата образована большими комками земли и промежутками между ними. Из-за более крупного, чем в предыдущем случае, размера этих неровностей (5-20 см), на ту же площадь (25 см²) их обычно приходится меньше (1-6, в среднем 3). Запас пищи для птиц на земле с такой структурой невелик. Если участки земли с крупными неровностями появляются в результате земляных работ, то корм для птиц здесь практически отсутствует, так как земля поднимается со значительной глубины. На огородах и в других подобных местах птицы могут находить почвенных беспозвоночных и семена растений.

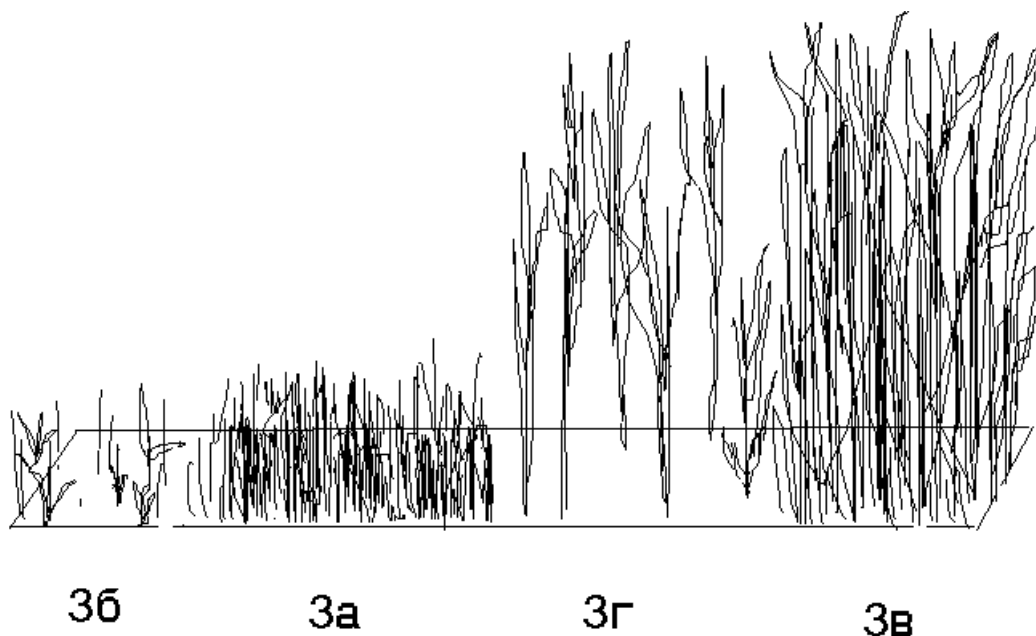
3. Земля с травянистой растительностью.

3а. – густая низкая трава.

Высота травы меньше роста птицы – не более 4-5 см. Некоторые растения могут иметь и более длинные стебли, но в этом случае они представлены стелющимися формами. На 25 см² приходится 11-35 (в среднем 17) вертикальных стеблей. Такая структура местообитаний чаще всего встречается весной и осенью и бывает образована всходами или частично полегшей тра-

вой. Летом густая низкая трава встречается на малопосещаемых людьми тропинках. Растительность здесь представлена видами, устойчивыми к вытаптыванию (подорожник, горец птичий и др.). На участках с такой структурой растительного покрова основной вид пищи для воробьев – семена и всходы растений, преимущественно горца птичьего.

Зб. – редкая низкая трава.



**Рис. 5. Структура кормовых субстратов воробьев.
Травянистая растительность.**

Часто посещаемые людьми места обычно не имеют сплошного растительного покрова. Чаще всего на таких участках встречаются одиночные низкие растения, среди которых доминируют одуванчик и горец птичий. На 25 см^2 приходится 1-7 (в среднем 4) стеблей, расстояние между которыми составляет 0,3-12 см (Рис. 5.). Растения, как правило, угнетены и дают меньше семян, чем те же виды в других местообитаниях. Кроме семян, на участках с редкой низкой травой воробьи могут кормиться остатками пищи человека и немногочисленными здесь беспозвоночными.

Зв. – густая высокая трава.

Этот тип местообитания часто встречается в малопосещаемых человеком местах. Высота травы может превышать 1 метр при густоте 11-50 (в среднем 21) стеблей на 25 см^2 .

Несмотря на то, что в густой высокой траве много пищи, в основном беспозвоночных и в меньшей степени семян растений, воробьи кормятся в таких местах редко, только в том случае, если хотя бы некоторые стебли могут выдержать вес птиц. Передвигаясь от одного прочного растения к другому, воробьи собирают корм с них, а также с соседних мягких стеблей, до которых дотягиваются.

3г. – редкая высокая трава.

В отличие от предыдущего субстрата, такая структура растительности образуется в более посещаемых людьми местах, либо тех, где была нарушена структура почвенного покрова. Высота растений может превышать 1 метр, но расположены они довольно редко – до 5 (в среднем 2) стеблей на 25 см², часто растут куртинами, между которыми находятся участки открытой земли (Рис. 5.).

При кормежке в этом местообитании воробьи обычно передвигаются по поверхности почвы и склевывают корм с нее или с нижних частей растений. Во многих местах высокая редкая трава существует и зимой, так как сорные растения с прочными стеблями не полегают и не засыпаются снегом. В таких местах воробьи кормятся семенами, передвигаясь по стеблям или снегу.

4. Снежный покров.

Снег – это один из наиболее часто используемых в зимний период кормовых субстратов.

4а. – плотный загрязненный снег.

Формируется через несколько дней после снегопада в местах, часто посещаемых людьми. По структуре поверхности напоминает асфальт, отличаюсь от него меньшим количеством пищи, которая представлена почти исключительно объектами антропогенного происхождения.

4б. – рыхлый свежевывпавший снег.

Этот субстрат практически не используется воробьями из-за незначительного запаса пищи и трудностей передвижения.

4в. – плотный не нарушенный человеком снег.

Отличается довольно выровненной поверхностью, но под действием ветра может приобретать структуру, характерную для земли с мелкими неровностями. Общее количество пищи на этом субстрате более значительно, чем на двух предыдущих. Корм представлен семенами растений, в меньшей степени – объектами антропогенного происхождения.

4г. – тающий снег.

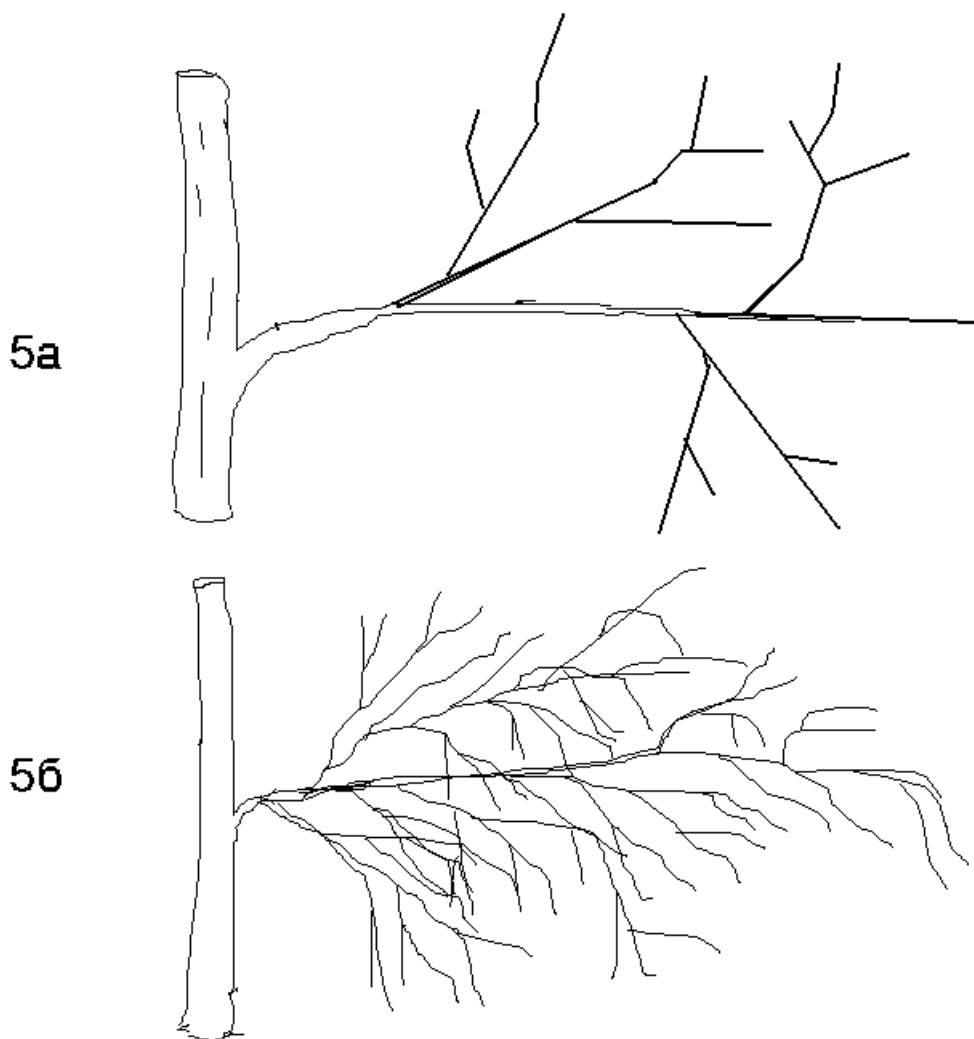
При таянии снег уплотняется, что облегчает воробьям передвижение по его поверхности. По структуре такой снег напоминает открытую землю с многочисленными мелкими неровностями (Рис. 4.). При таянии снега на поверхности оказываются пищевые объекты, накапливавшиеся в течение всей зимы. В основном это корм антропогенного происхождения, в меньшей степени семена растений.

5. Домовые и полевые воробьи часто кормятся и на деревьях. В зависимости от толщины ветвей, структуры кроны и условий обзора можно выделить два основных типа древесных кормовых субстратов (Рис. 6.).

5а. – кроны, состоящие из веток, самые тонкие из которых легко выдерживают вес воробья. Расстояние между ветками обычно превышает длину прыжка воробья, в связи с чем птицам приходится часто совершать небольшие полеты и перепархивания. Как правило, в кронах такого типа хороший

обзор. Такую структуру имеют кроны кленов, тополей, рябины и других деревьев.

5б. – кроны с тонкими концевыми ветками, сгибающимися под тяжестью воробьев. В таких кронах обзор хуже, так как они значительно гуще, но, с другой стороны, это позволяет воробьям перемещаться преимущественно прыжками. Птицы перемещаются по более толстым веткам, выдерживающим их вес, склевывают корм с тонких веток и листьев, дотягиваясь до них. Густые кроны с большим количеством тонких веток наиболее характерны для березы. Участки крон, образующие структуры 5а и 5б, могут располагаться



на одном дереве.

**Рис. 6. Структура кормовых субстратов воробьев.
Кроны деревьев и кустарников.**

Сезонные особенности микробиотопического распределения

Одни и те же кормовые субстраты используются домовым и полевым воробьями с разной частотой. Некоторые местообитания используются воробьями только в некоторые сезоны года.

Зимой оба вида воробьев часто собирают корм на снегу. Из всех встреченных на наземных субстратах птиц здесь кормилось 42% домовых и 32,7% полевых воробьев. Практически все кормившиеся на снегу домовые и примерно треть полевых воробьев были встречены на остановках, тропинках и в других местах с уплотненным снежным покровом, где они питались остатками пищи человека. Остальные кормившиеся на снегу полевые воробьи собирали с его поверхности семена высоких травянистых растений. В начале зимы большая часть полевых воробьев продолжает кормиться в тех же местах, что и осенью, до появления снежного покрова. В это время при поисках пищи они часто раскапывают еще неглубокий снег.

Несмотря на то, что большая часть территории зимой покрыта снегом, в городе регулярно встречаются участки с нарушенным снежным покровом. В таких местах воробьи могут кормиться на асфальте, земле или траве. Зимой чаще, чем в другие сезоны, воробьи кормятся на различных постройках человека – прилавках, кормушках, внутри зданий. Из всех воробьев, встреченных на наземных кормовых субстратах и постройках, на асфальте кормилось 29,5% домовых и 6% полевых, на открытой земле, соответственно, 5,3% и 20,7%, на траве – 7,9% и 33,6% и на сооружениях человека – 15,3% и 7%. Большая часть кормившихся на траве полевых воробьев встречалась в зарослях высоких сорных растений, а домовых – среди редкой свежей и сухой травы на теплотрассах.

Зимой воробьи иногда кормятся и на деревьях, где зарегистрировано 4,3% домовых и 5% полевых воробьев (Табл. 5.).

Табл. 5.

Сезонные особенности микробиотопического распределения домового и полевого воробьев

Кормовые субстраты	Зима		Весна		Лето		Осень	
	д.в.(%)	п.в.(%)	д.в.(%)	п.в.(%)	д.в.(%)	п.в.(%)	д.в.(%)	п.в.(%)
Типичный асфальт	28,3	3,7	55	4,6	34	-	37	-
Полуразрушенный асфальт	-	2,1	-	6,7	-	2,5	-	2,4
Тропинки	1,8	0,5	18,3	11	15	8,5	14,8	4,7
Земля с неровностями	3,2	19,2	5,3	25,5	5,4	12	3,4	14,4
Густая низкая трава	-	10	2,2	14	7	25	4,7	30

ва								
Редкая низкая трава	2,5	1,6	10,8	4,2	16	4	20,6	2
Густая высокая трава	-	-	-	7,8	-	27	-	32,5
Редкая высокая трава	5,4	20,4	2	8	1,4	6	8	1,9
Утоптаный снег	33	7,1	-	-	-	-	-	-
Снег естественной структуры	7	24	-	-	-	-	-	-
Кроны с тонкими ветками	-	5	-	16	5	11,2	-	10,1
Кроны с толстыми ветками	4,3	-	4	-	9,5	3,8	2,3	-
Стены построек	-	-	-	2,2	-	-	-	2
Прилавки и кормушки	14,5	6,4	2,4	-	6,7	-	9,2	-

Весной домовые воробьи чаще всего кормятся на асфальте (58% птиц, кормившихся на наземных кормовых субстратах). Полевые воробьи на асфальте кормятся сравнительно редко (13,5% особей). Обычно они ищут корм на открытой земле, где встречено 43,5% полевых и 24,5% домашних воробьев. При этом домовые воробьи в основном встречались на ровных и уплотненных участках земли, где питались кормом антропогенного происхождения. Полевые воробьи предпочитали места с хорошо выраженным микрорельефом (неровности почвы размером 0,5-1 см), где поедали в основном семена и всходы растений. На покрытых травой участках было зарегистрировано 16% домашних и 40% полевых воробьев, кормившихся в наземных местообитаниях. Оба вида могут искать корм в низкой (до 1 см) густой траве, состоящей в основном из всходов горца птичьего, а также в редкой или растущей куртинами траве большей высоты. В густой траве высотой 10-15 см весной кормятся почти исключительно полевые воробьи.

На постройках человека в весенний период воробьи кормятся редко (менее 3% случаев). При этом домовые воробьи, как и зимой, отыскивают пищу на кормушках и прилавках, а полевые обследуют стены зданий, поедая беспозвоночных.

Еще в конце зимы воробьи перестают кормиться на деревьях, где уже нет семян. Они начинают снова искать здесь пищу, в основном насекомых, в конце весны, при распускании листьев. В это время года на деревьях бывают многочисленными лишь тли и другие мелкие беспозвоночные. Домовые во-

робьи неохотно поедают мелкий корм, поэтому весной кормятся на деревьях значительно реже (4% особей), чем полевые (16%).

Летом, как и в другие сезоны, оба вида воробьев кормятся в основном на наземных кормовых субстратах. Однако соотношение площади этих субстратов в местах обитания птиц к началу лета существенно изменяется – большая часть территории, где весной была открытая земля, теперь покрыта травой. Изменяется также количество и состав пищи в разных местообитаниях. Соответственно, воробьи используют те же самые кормовые субстраты, но уже в другом соотношении, чем весной. Из птиц, кормящихся на наземных субстратах, на асфальт приходится 39,7% домовых и 3% полевых воробьев, на открытой земле зарегистрировано по 24% особей обоих видов, на траве – 28,6% домовых и 73% полевых воробьев. На постройках человека было зарегистрировано 7,7% домовых воробьев, в то время как полевые летом здесь практически не кормятся. К лету травянистая растительность появляется уже во всех пригодных для ее развития местах, поэтому открытая земля представлена в основном тропинками. Поверхность почвы здесь ровная и уплотненная. Кормясь на тропинках, воробьи, особенно полевые, часто передвигаются вдоль границы открытой земли и травы, с которой и склевывают пищу. Кормящиеся среди травянистой растительности домовые воробьи чаще встречаются в местах с редкой и низкой травой, полевых, наоборот, часто можно видеть и в высокой траве, особенно если стебли могут выдержать вес птицы. Так воробьи кормятся семенами сельскохозяйственных культур и сорняков, а также насекомыми. Летом оба вида чаще, чем в другие сезоны, кормятся в кронах деревьев. Этот кормовой субстрат использовало 14,5% домовых и 15% полевых воробьев. В летний период на деревьях воробьи питаются исключительно насекомыми.

Осенью оба вида кормятся на деревьях реже, чем летом (Табл. 5.). Из птиц, кормившихся на других субстратах, на асфальте встречено 37,8% домовых и 2,8% полевых, на земле, соответственно, 18,7% и 21,3%, на траве – 34% и 73,6%, на постройках – 9,5% и 2,3%. Посещаемые домовыми воробьями участки открытой земли представлены преимущественно тропинками. Полевые воробьи чаще кормятся в местах с хорошо выраженным микрорельефом, где в углублениях накапливаются семена растений. Домовые воробьи осенью часто кормятся семенами горца птичьего, который образует заросли различной густоты, но по высоте не более 15 см. В таких местах встречалось 80% кормящихся на траве домовых и 40,5% полевых воробьев. Домовые воробьи предпочитают участки с более редкой и низкой травой, особенно растущей куртинами, вокруг которых они передвигаются по свободной от травы земле. Кормясь внутри куртин или в местообитаниях с равномерно распределенной густой растительностью, домовые воробьи обычно стоят на переплетении стеблей и собирают семена с их верхних частей. Полевые воробьи при кормежке семенами горца птичьего предпочитают более густые участки, склевывают пищу с нижних частей растений или стелющихся по земле стеблей. В отличие от домовых, они часто кормятся семенами высоких сорных

растений (49% кормившихся на траве воробьев), при этом сидят на некоторой высоте над землей на прочных стеблях.

Общие особенности микробиотопического распределения

Наиболее общие выводы о микробиотопическом распределении домового и полевого воробьев касаются отличий в наборе используемых кормовых субстратов и частоте использования тех субстратов, на которых кормятся оба вида. Домовые воробьи чаще кормятся в более ровных и открытых местообитаниях, посещая преимущественно такие субстраты, как асфальт и ровная земля. При кормежке на траве птицы этого вида обычно предпочитают участки с более редкой и низкой растительностью. Полевые воробьи предпочитают менее ровные и открытые местообитания. Хотя птицы этого вида регулярно кормятся на асфальте и открытой земле, они встречаются на этих субстратах в 2-10 раз реже, чем домовые воробьи (Табл. 5.). В то же время на покрытых травой участках полевые воробьи кормятся в 2-4 раза чаще домовых, причем предпочитают более высокую и густую траву.

Степень разнообразия используемых местообитаний у обоих видов воробьев практически одинакова. Индекс разнообразия, рассчитанный по формуле Р. Левинса (1968), в среднем за год составляет 0,4 у полевого воробья и 0,39 у домового. Однако в течение года в разные сезоны спектр используемых воробьями кормовых субстратов не остается одинаковым. Максимальная стенобионтность у обоих видов наблюдается зимой (индекс разнообразия местообитаний у домового воробья равен 0,3, у полевого – 0,32). Наиболее разнообразные биотопы используются птицами в конце весны и в летний период (индекс разнообразия в это время у домового воробья составляет 0,51, у полевого – 0,55) (Табл. 6.).

Табл. 6.

Степень разнообразия используемых двумя видами воробьев местообитаний

	зима	весна	лето	осень	В среднем за год
Домовый воробей	0,3	0,38	0,51	0,36	0,39
Полевой воробей	0,33	0,55	0,38	0,34	0,4

Сравнение данных о пространственном распределении двух видов воробьев показало, что они сильнее отличаются по микробиотопическому распределению, чем по биотопическому (Табл. 7.).

Перекрытие спектра использования кормовых субстратов у двух видов воробьев невелико. В среднем за год индекс перекрытия составляет 0,28. В зимний период значение этого показателя составляет 0,41, в это время сходство микробиотопического распределения домового и полевого воробьев максимально. Весной и летом перекрытие уменьшается, достигая минимальных значений (0,14), осенью, когда домовые и полевые воробьи особенно сильно расходятся по разным кормовым субстратам.

Табл. 7.

Сходство домового и полевого воробьев по биотопическому и микробиотопическому распределению

Сезон	Микробиотопическое распределение	Биотопическое распределение
В среднем за год	0,28	0,34
зима	0,41	0,45
весна	0,3	0,36
лето	0,29	0,36
осень	0,14	0,21

Сходство биотопического распределения двух видов воробьев выражено несколько сильнее, чем микробиотопического. В среднем за год индекс перекрывания составляет 0,34. Наименее выражено расхождение двух видов воробьев по биотопам зимой, показатель сходства в этот сезон составляет 0,45. Весной отличия биотопических предпочтений двух видов воробьев становятся более заметными. К началу репродуктивного периода индекс перекрывания снижается до 0,36 и далее не изменяется в течение всего лета. Осенью, когда пространственное разделение двух видов воробьев наиболее выражено, значения этого показателя опускаются до 0,21.

При сравнении численности домового и полевого воробьев при помощи корреляционного анализа во всех типах биотопов обнаружена слабая отрицательная корреляция ($k = -0,52$; $p < 0,05$). Достоверность отличий в биотопическом распределении двух видов воробьев была определена при помощи хи-квадрат критерия согласия эмпирических распределений. При расчетах в качестве наблюдаемых результатов использовали данные о биотопическом распределении одного из видов, ожидаемыми результатами служили данные по другому виду. Отличия оказались достоверными с уровнем значимости $p < 0,01$. Определяя достоверность сходства биотопического распределения особей одного вида, в качестве ожидаемых результатов использовали объединенные данные по распределению птиц этого вида в разные сезоны. Сходство в этом случае оказалось достоверным ($p < 0,01$).

При сравнении данных о распределении домового и полевого воробьев по таким группам кормовых субстратов, как асфальт, земля, трава, снег, кроны деревьев, коэффициент корреляции в разные сезоны составил от $-0,48$ до $0,53$, в среднем за год $-0,18$. При более детальном выделении кормовых субстратов (Табл. 5.) коэффициент корреляции в среднем за год составил $-0,47$. Таким образом, корреляционный анализ показал отсутствие сходства микробиотопического распределения домового и полевого воробьев.

Достоверность обнаруженных отличий была определена при помощи критерия хи-квадрат. Расчеты показали, что микробиотопическое распределение домового и полевого воробьев достоверно отличается ($p < 0,01$), и в то же время существует сходство в распределении особей каждого из этих видов в разные сезоны и в разных биотопах.

При помощи факторного анализа определяли наиболее важные переменные среды обитания воробьев, влияющие на выбор птицами микроместообитаний. Определяющим фактором оказалась степень неровности субстрата, которая выражается в количестве неровностей микрорельефа на единицу площади. Этот показатель является основным для местообитаний, где отсутствует травянистая растительность. В таких местах в течение года воробьи кормятся более чем в 50% случаев. Для тех кормовых субстратов, где травяной покров хорошо развит, фактор неровности почвы также оказывается ведущим, в этом случае он объясняет 81,5% дисперсии показателей. Вторым по значению фактором, объясняющим 15% дисперсии, оказалась густота травы. Видовой состав растительности, наличие крупных неровностей рельефа и некоторые другие показатели не оказывают заметного влияния на микробиотопическое распределение воробьев

Для оценки сезонных изменений микробиотопического распределения воробьев применяли кластерный анализ. Эта методика показала различие микробиотопического распределения домового и полевого воробьев (коэффициент сходства 0,53), а также сходство в распределении особей каждого из видов в разные сезоны (коэффициент сходства 0,82-0,99) (Рис.7.).

Сравнительный анализ полученных нами результатов и литературных данных позволил выявить некоторые отличия в пространственном распределении домового и полевого воробьев.

Результаты исследований ряда авторов показывают, что в разных регионах домовые воробьи обитают во всех типах городских станций и часто доминируют по численности в урбоценозах (Судиловская, 1952; Saemann, 1973; Ильенко, 1976; Otto, Becher, 1976; Plath, 1981; Gnielka et al., 1983; Александров, Климов, 1984; Асоскова, 1984; Кривцов, 1984; Матвейчук, 1984; Граждлявичус, 1984; Клауснитцер, 1990; Sevcik, 1994; Witt, 1996; Vokotey, 1996; Luniak, 1996; Табачишин и др., 1997; Скільский, 1998б; Кузьменко, 1999; Кирсберг, 2001; Матвеева, 2001; Новаева, 2001; Стариков, Тынтарева, Басс, 2001; Семенова, 2003). В ряде публикаций отмечено также, что максимальная численность домового воробья обычно наблюдается в наиболее урбанизированных станциях – в центре города этих птиц больше, чем на окраинах, в районах новостроек больше, чем в кварталах старой и индивидуальной застройки, на улицах больше, чем в городских парках (Saemann, 1973; Ильенко, 1976; Mulsow, 1974, 1976; Ladusch et al., 1980; Luniak, 1980; Исаков, 1974; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Клауснитцер, 1990; Скільский, 1998а; Маматов, 2001; Мацына, Мацына, Залозных, 2001; Меньшиков, Тюлькин, 2001; Андреев, 2002; Жуков, 2006). Отмечено тяготение домового воробья к местам подкормки птиц, проявляющееся, в отличие от полевого воро-

бья, в течение всего года (Ильенко, 1976; Luniak, 1981; Рахимов, 2001). Обнаружена четкая корреляция численности домового воробья с площадью застроенной зданиями территории (Witt, 2000).

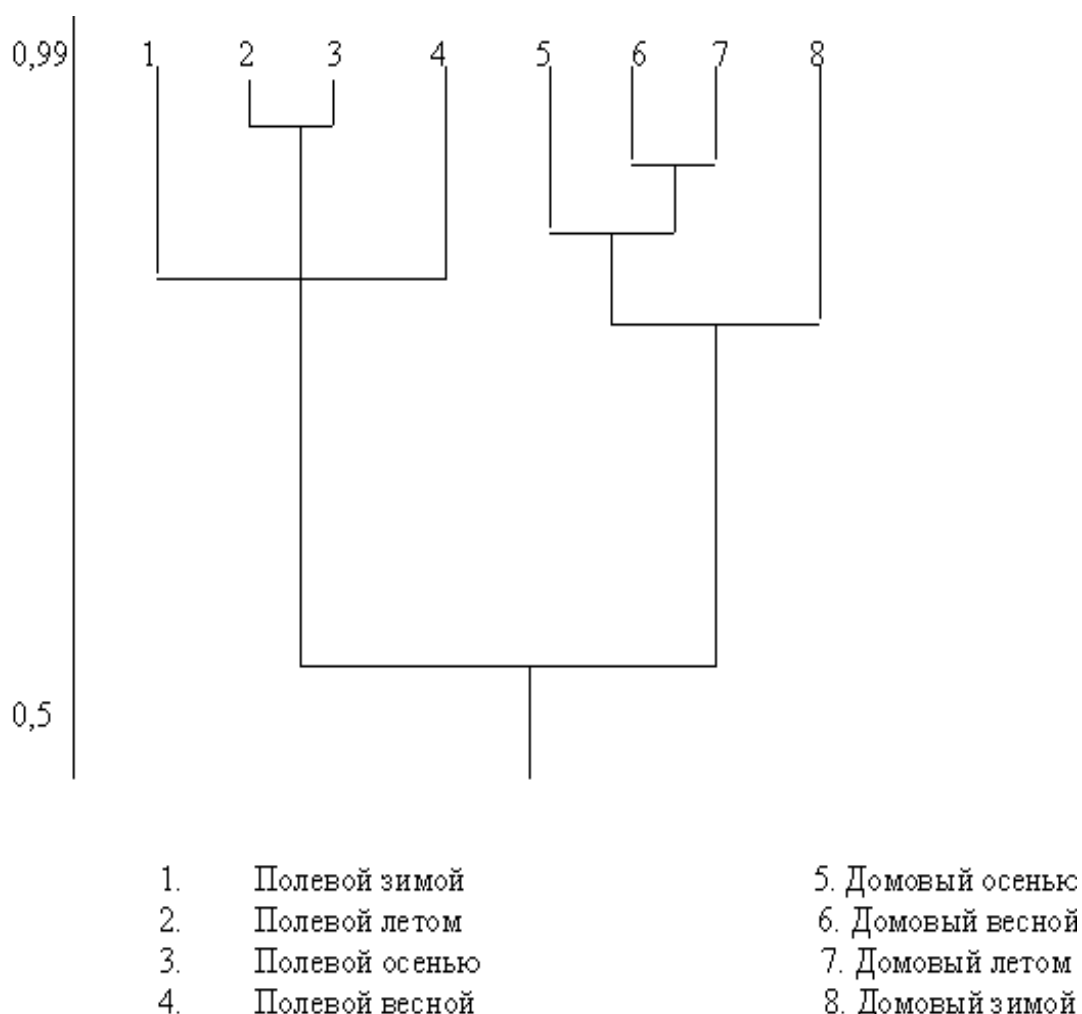


Рис. 7. Дендрограмма пространственного распределения домового и полевого воробьев

Судя по литературным данным, одна из важных особенностей пространственного распределения полевого воробья заключается в том, что эти птицы сравнительно редко населяют весь комплекс городских ландшафтов. Однако, по нашим материалам, в Рязани сложилась именно такая ситуация: полевые воробьи населяют все городские станции, хотя в некоторых и встречаются в десятки раз реже домовых. В целом в Рязани полевой воробей распространён даже шире, так как в массе гнездится на территориях, занятых зелеными насаждениями, что для домового воробья здесь не характерно (Барановский, Быструхина, 2002; Бабушкин, Барановский, Лобов, Чельцов, 2003). По литературным данным, в средней полосе полевой воробей вообще охотнее селится в естественных биотопах, чем домовый (Строков, 1965; Шапошников, 1972; Носков и др., 1981; Ильичев, Бутъев, Константинов, 1987; Маматов, 2001). Часто полевые воробьи встречаются в городских зеленых наса-

ждениях, а также в сельских населенных пунктах и в городских кварталах с индивидуальной застройкой (Судиловская, 1954; Rincofer, 1965; Благосклонов, 1967; Воронеров, 1967; Носков, Соколов, 1972; Saemann, 1973; Соколов, 1974; Носков и др., 1981; Gnielka, 1981; Скільский, 1998а; Воронов, Хмельков, 2001; Кирсберг, 2001; Бабенко, 2002; Равкин и др., 2003; Жуков, 2006). В городах полевые воробьи обычно достигают максимальной плотности на хорошо озелененных участках, где преобладает естественная растительность и слабо выражено искусственное покрытие грунта. Для таких местообитаний немецкими экологами предложено специальное название – «зеленый город» (Saemann, 1970; Klotz, Gutte, Klausnitzer, 1984; Mullerova-Franekova, Kocian, 1995). В центральных кварталах крупных городов полевые воробьи часто бывают столь малочисленны, что даже не отмечаются исследователями при учетах птиц. Особенно это характерно для городов западноевропейских стран (Ladusch et al, 1980; Plath, 1981, 1985; Клауснитцер, 1990). Как правило, это явление связывают с недостатком в центральных частях города беспозвоночных, служащих пищей птенцам полевого воробья (Ильенко, 1976; Клауснитцер, 1990; Summers-Smith, 1998; Kate et al, 2003). Однако как по нашим, так и по литературным данным, оба вида воробьев в равной мере стремятся выкармливать потомство насекомыми, что и наблюдается в благоприятных условиях. При недостатке животной пищи оба вида, опять же в равной мере, способны переходить на использование корма антропогенного происхождения. Более справедливо, на наш взгляд, объяснение, что видовой состав и структура населения городских птиц в значительной мере обусловлены особенностями структуры местообитаний (Klotz, Gutte, Klausnitzer, 1984). Однако в этой и других работах не приводятся сведения о предпочитаемой домовыми и полевыми воробьями структуре кормовых субстратов. Вероятно, именно тонкие особенности структуры местообитаний служат причиной существенных отличий численности воробьев в однородных, на первый взгляд, стациях разных городов. Так, в Саранске в центральной части города, представленной кварталами с многоэтажными каменными домами, на 1 км² приходится 170 домовых воробьев (Луговой, Майхрук, 1974). В аналогичном биотопе г. Пензы численность домовых воробьев достигает 1145,4 особи на 1 км² (Лукьянова, 2001), в Москве – 1-7 тысяч (Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Константинов, Бабенко, 1976), в Санкт-Петербурге – менее 500 (Стариков, Тынтарева, Басс, 2001), а по другим данным – 519 особей на 1 км² (Захаров, 2001). В Уфе численность этого вида в центральной части города составляет 242,5 пар на 1 км² (Маматов, 2001), в Ижевске на ту же площадь приходится около двух тысяч домовых воробьев (Мельников, Тюлькин, 2001). В Саратове – 781 особей на 1 км² (Завьялов, Табачишин, 1998). В центре г. Львова – 830 особей на 1 км² (Vokotey, 1996). В городах Западной Европы плотность населения этого вида составляет 330-366 пар на 1 км² (Plath, 1981, 1985; Dreweck, 1995), 200 особей на 1 км² (Gnielka, 1981), иногда может достигать 420 гнездящихся пар на ту же площадь (Saemann, 1970; Dreweck, 1995), и даже 815 (Ladusch et al., 1980). В большинстве старых городов Евро-

пы на 1 км² приходится около двух тысяч особей этого вида (Клауснитцер, 1990). Доля домового воробья в орнитофауне центральных районов городов может превышать 80% (Шор, 1997).

Таким образом, сравнительный анализ литературных данных показывает, что численность домового воробья в биотопах с внешне сходной структурой может отличаться более чем в 10 раз. Это характерно для всех городских станций, однако максимальные различия наблюдаются не на застроенных участках, а на территориях, занятых зелеными насаждениями. По данным В.Д. Ильичева и др. (1987), в парках Москвы численность домового воробья составляет 360 особей на 1 км². По материалам Р.А. Захарова (2001), в 1970-х г.г. плотность населения этого вида в московских парках составляла всего 3 особи на 1 км². К концу 1980-х г.г. численность этих птиц возросла в десятки раз, но в последние годы снова сократилась. Однако сравнительно с некоторыми другими птицами, такими как грач и городская ласточка, численность которых в крупных городах катастрофически падает, популяция домового воробья в Москве все же относительно стабильна (Ильичев, Константинов, 1996).

В Саранске в парках на 1 км² приходится 153 особи домовых воробьев, примерно столько же, сколько и в других станциях этого города – отличия не более чем в 1,5 раза (Луговой, Майхрук, 1974).

В парках Санкт-Петербурга домовые воробьи встречаются повсеместно, хотя гнездятся в небольшом количестве и не в каждом парке (Божко, 1957). В парках и лесопарковой зоне, прилегающей к небольшим населенным пунктам, домовые воробьи часто не встречаются вообще. Несмотря на специальные меры по их привлечению, в таких местах на гнездовании этих птиц регистрируют отдельными парами и не каждый год (Егорова, 2001).

В парках Братиславы плотность населения домового воробья составляет 3,89 пар на 1 га (778 особей на 1 км²) (Mullerova-Franekova, Kocian, 1995).

Более детальный анализ литературных данных показал, что домовый воробей сравнительно часто встречается в небольших парках (площадью менее 20 га), где его численность достигает 800 особей на 1 км², однако большая часть птиц гнездится не в самом парке. При сравнительно небольшом увеличении площади парка плотность этого вида снижается более чем в 2 раза и продолжает уменьшаться при дальнейшем увеличении площади парка (Стариков, Тынтарева, 2001; Басс, 2001). В парках и ботанических садах крупных городов Южной Европы, напротив, домовый воробей обычно входит в состав доминантов в структуре орнитофауны (Костюшин, 1996; Biadum, 1996a; Vogrin, 1998). В парках западноевропейских городов на 1 км² приходится 210-430 гнездящихся пар домовых воробьев (Saemann, 1970, 1973; Gnielka, 1981). В целом в парках и скверах плотность населения домового воробья в 1,5-2 раза меньше, чем полевого (Завьялов и др., 1997), хотя в отдельных случаях численность этих видов может быть и одинаковой (Табачишин и др., 1998; Лукьянова, 2002).

Полевой воробей, в отличие от домового, в большинстве регионов распространен не во всех типах антропогенного ландшафта. Особенно это характерно для крупных городов. Так, в центральных кварталах Москвы этот вид не встречается ни в один из сезонов. В окраинных районах с застройкой городского типа полевые воробьи встречаются в основном зимой и не достигают высокой плотности – на 1 км^2 приходится 4,4-10,6 особей (Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987). В Рязани примерно такая же численность полевых воробьев зарегистрирована как раз в центре города (наши данные). В Западной Европе эти птицы практически не встречаются в крупных городах (Saemann, 1970; Grimm, Iheis, 1972; Eggers, 1975; Ladusch et al., 1980; Plath, 1981, 1985; Клауснитцер, 1990; Oliver, 1997). Есть указания, что полевые воробьи вообще не гнездятся в городах (Гладков, Рустамов, 1975). Специальные исследования показали, что в основном это характерно для крупных городов, в мелких населенных пунктах или расположенных на окраинах крупных городов районах индивидуальной застройки полевые воробьи встречаются часто (Гладков, Рустамов, 1965; Дроздов, 1966; Пиновский, Равкин, Щеголев и др., 1981; Biadum, 1996b; Иноземцев, 1997; Равкин и др, 2003; Жуков, 2006; Завьялов, Табачишин, 1998). Однако даже в центральной части крупных городов, если они хорошо озеленены, полевые воробьи могут гнездиться в количестве 40-50 особей на 1 км^2 (Saemann, 1973; Wabdert, 1982; Klotz, Gutte, Klausnitzer, 1984). В городских парках численность птиц этого вида еще выше, она может составлять от примерно сотни до нескольких тысяч особей на 1 км^2 (Rinnofer, 1965; Техмак, Флинт, 1967; Птушенко, Иноземцев, 1968; Соколов, 1974; Пиновский, Равкин, Щеголев, 1981; Gnielka, 1981; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Иваницкий, Матюхин, 1990; Tomialojs, 1998; Новаева, 2001; Егорова, 2001; Бабенко, 2002).

В отличие от домового воробья, полевой в средней полосе часто гнездится и в естественных биотопах. Наиболее высокая численность этого вида характерна для небольших лесов, граничащих с открытым ландшафтом, в той или иной степени преобразованным человеком. В островных лесах на границе с естественными открытыми стациями и в глубине значительных по площади лесных массивов плотность населения этого вида ниже (Благосклонов, 1950; Герасимова, Уттенбергер, 1956; Гладков, 1958; Елисеева, 1961; Новиков и др., 1963; Строков, 1968; Владышевский, 1975; Иноземцев, 1978, Пиновский, Равкин, Щеголев, 1981; Букавинцев, 1986; Иваницкий, 1997; Пискунов, 1997; Steinborn, 1998; Водолажская, 2001; Жуков, 2006).

В ряде публикаций отмечено, что численность домового и полевого воробьев в том или ином месте может заметно изменяться в течение нескольких лет. Иногда резкие изменения численности могут быть связаны с гнездовыми условиями (Елисеева, 1961; Егорова, 2001). Однако на значительной части ареала воробьев в последние годы происходит резкое сокращение их численности, связанное, по мнению изучавших этот процесс авторов, с уменьшением пищевых ресурсов, в первую очередь для птенцов (Plath, 1985; Клауснитцер, 1990; Oliver, 1997; Bower, 1999; Захаров, 2001a; Ивлиев, 2001;

Engler, Bauer, 2002; Boulesteix et al., 2002; Hole et al., 2002; Рахимов, 2003; Kate et al., 2003). В Великобритании максимальная численность обоих видов воробьев наблюдалась в 60-х-70-х годах прошлого века, после чего начала резко снижаться (Summers-Smith, 1998). Особенно это характерно для крупных городов. В некоторых городах Германии численность домового воробья с 60-х по 90-е годы снизилась на 60-70%, что авторы связывают с реконструкцией зданий, лишившей птиц гнездопригодных укрытий (Braun, 1999). В течение 90-х годов падение численности домового воробья продолжалось, и она снизилась еще на 50% (Mitshke et al., 2000). Другие авторы, хоть и регистрируют падение численности воробьев за последние 10 лет в 15 раз и более, например, Dont, Brown (2000) в Великобритании в целом и Шотландии в частности, указывают, что среди возможных причин этого явления ни одна не может быть названа специфичной. Тот же вывод был сделан при анализе факторов динамики численности воробьев в парках Санкт-Петербурга (Khrabryi, 2001). В городах Восточной Европы численность снижается в меньшей степени (Константинов, Новицкий, Пичурин, 1995; Гришанов, 1997). Снижение численности полевого воробья в Европе тоже отмечается в течение последних десятилетий. Например, в Гамбурге оно прослеживается начиная уже с 60-х годов прошлого века (Mitshke et al., 2000).

В сельскохозяйственных угодьях Европы численность воробьев также снижается (Engler, Bauer, 2002; Boulesteix et al., 2002). В результате, традиционно считавшиеся «вредными», они уступили первенство в этом отношении перелетным гусеобразным, скворцам, голубям и некоторым другим птицам (Gemmeke, 1996, 1997).

Однако снижение численности воробьев в сельскохозяйственных районах не так значительно, как в крупных городах, что дает основания говорить об относительной стабильности популяций (Абрамова, 1999). Оно также еще не получило удовлетворительного объяснения. Например, уменьшение численности полевых воробьев в Китае, начавшееся с конца 70-х годов прошлого века, пытаются объяснить действием фосфорорганических пестицидов (Guo, Zheng, 2001).

По нашему мнению, снижение численности воробьев, по крайней мере, в отдельных местообитаниях, никак нельзя связать с уменьшением пищевых ресурсов для птенцов. Примером служат данные многолетнего мониторинга состояния орнитофауны в спортлагере РГУ.

С 1973 г. по 2007 г. в спортлагере «Полянка» проводится мониторинг видового состава и численности птиц. После организации национального парка «Мещерский» лагерь находится на его территории. Площадь лагеря составляет около 6 га. Он расположен между опушкой смешанного леса и д. Лаптево (Клепиковский район). К границам участка примыкает зарастающий луг. Жилой комплекс составляют одноэтажные деревянные и кирпичные здания. По периферии участка и вдоль дорожек в начале 70-х гг. были посажены березы, тополя, несколько экземпляров елей и сосен и декоративный кустарник. Около 0,5 га занято молодым осинником с примесью берез (возраст 10-

15 лет). В некоторых местах сохранились старые дуплистые ивы. Значительная часть участка занята травянистой растительностью. На территории лагеря находятся три искусственных водоема. В 2000 г. большинство тополей в центральной части лагеря спилили.

Во второй половине мая-июне здесь проходит полевая практика студентов естественно-географического факультета по зоологии позвоночных и беспозвоночных. До приезда студентов влияние фактора беспокойства со стороны человека на выбор птицами мест гнездования весьма слабое. Во время полевой практики процесс заселения птицами территории лагеря продолжается. До 90-х годов проводилось развешивание искусственных гнездовий: для дуплогнездников, трясогузок, серых мухоловок и др. В настоящее время их осталось сравнительно немного. Однако ежегодно часть гнездовий пустует, так что налицо их избыток.

Результаты исследований приведены в таблице 8. В разные годы на территории стационара гнездились от 12 до 26 видов птиц. Всего за 30 лет наблюдений было зарегистрировано гнездование 45 видов. Общее число гнездящихся птиц колебалось от 24 до 96 пар. Численность некоторых видов достигала 20-40 пар и больше. Ежегодно в течение всего периода наблюдений гнездились лишь 4 вида: белая трясогузка, скворец, иволга, зяблик. Многие виды были зарегистрированы всего 1-2 раза. Перестала существовать гнездовая колония рябинников в небольшом парковом массиве. Здесь в последние годы вырос очень густой подрост высотой до 3-5 м. Появление нового противопожарного пруда в глухой части территории лагеря, примыкающей к заболоченному участку леса, позволило загнеститься здесь чирку-трескунку.

В течение периода наблюдений плотность населения птиц на территории стационара существенно снизилась. Это произошло, в основном, за счет синантропных видов. Очень высокая в 1973-77 гг., их численность (особенно городских ласточек и домовых воробьев) постепенно снижалась, и в последние годы эти виды не отмечены гнездящимися на территории лагеря. Исчезновение гнездящихся ласточек, вероятно, связано с ухудшением подлетов к гнездам из-за разрастания древесных насаждений. Однако, на наш взгляд, исчезновение на гнездовании воробьев не имеет удовлетворительного объяснения.

В целом именно немногие синантропные виды, способные достигать при благоприятных условиях высокой плотности, в первую очередь воробьи, обеспечивают многократное увеличение суммарной численности и биомассы птиц в населенных пунктах по сравнению с природными станциями (Табачишин, Завьялов, 1997). В Европейской России по литературным данным происходит заметное пространственное перераспределение воробьев. При этом даже сохраняя сравнительно стабильную численность в регионе в целом, воробьи перестают гнездиться в лесных станциях и небольших населенных пунктах (Корнилова, 2003).

Табл. 8.

Численность птиц на территории лагеря «Полянка» в разные годы

Виды	Количество гнезд																
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1980	1982	1983	1984	1985	2002	2003	2004	2005	2006	2007
Чирок-трескунок											1	1					1
Коростель								1	1								
Бекас	1							1					1				
Кукушка											1						
Удод									1								
Черный стриж						1	2										
Вертишейка		1															
Малый пестрый дятел							1					1					
Большой пестрый дятел										1	1						
Деревенская ласточка	2	3	1													1	
Городская ласточка	32	3	35	20	42	17	8	12	2	7	3						
Белая трясогузка	1	5	1	1	3	3	1	4	4	6	3	3	3	4	4	2	1
Лесной конек								1							1	1	1
Жулан				1	1			1									
Завирушка лесная								2						1			
Зарянка													1	1	1		1
Соловей	1				1			1	1	1		1	2	2	2	1	2
Горихвостка-лысушка				1								1	1	1	1		
Рябинник	9	5	15		23	12	8	5	3	7	6						
Белобровик	1	1							1								2
Дрозд певчий													1			1	1
Речной сверчок								1	1			1		2	1		1
Болотная								1					1	1	1		1

камышевка																	
Садовая камышевка			1					1			1	1		1		1	
Пересмешка	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	2		1		1	1	
Славка черноголовая													1		1		
Садовая славка		1		1				2	1	2	1	1	1	3	3	4	3
Серая славка		3	2	1	1		1	2		1	1	2	1	3	1	1	
Славка-мельничек												1		1	1		
Весничка		1						2				2	2	4	2		1
Теньковка												1	1	2			
Трещотка								1								1	1
Серая мухоловка						1		2		1	1		1	1	3	2	1
Мухоловка-пеструшка		1											1		2	2	3
Гаичка							1										
Большая синица	1	1		1				2	1	2	1	1	1	2	2	2	
Лазоревка												1		1	1		
Синица длиннохвостая														1			
Зяблик	2	1	1	1	2	2	2	6	2	3	3	2	4	5	6	3	3
Зеленушка	1	1		1	1			2			1	1	1	1			
Щегол	1	1						2			1	1	1	1	1		1
Коноплянка	1	2	1	1	1	1		1									
Чечевица										1	1	1		2	1		1
Дубонос											1						
Домовый воробей	5	3	1		1	1	1			2							
Полевой воробей	8	8	13	13	4	4	1	5	2		2						
Скворец	6	8	23	2	3	4	4	2	1	1	2	6	8	3	4	5	4
Иволга	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	1					
Сорока								2		1							

Общее количество гнезд	74	52	96	47	85	48	32	65	24	40	33	30	34	43	40	27	31
Общее количество видов	17	20	12	15	14	12	13	26	16	16	19	20	20	22	21	14	20

Сравнительный анализ наших и литературных данных показывает, что уровень численности домового и полевого воробьев в тех или иных биотопах определяется в первую очередь соотношением площади разных по структуре кормовых субстратов и запасом пищевых ресурсов. Домовые воробьи обычно кормятся в ровных и открытых местообитаниях – на асфальте, тропинках и в других местах с хорошим обзором. При кормежке на траве они чаще встречаются на участках с редкой и низкой растительностью. Полевые воробьи кормятся на асфальте и открытой земле реже, чем домовые, а в местах, покрытых травой – чаще. При этом они предпочитают участки с более густой и высокой травой, чем домовые.

Проявляя активную избирательность в отношении микростадий, воробьи, следовательно, населяют с высокой плотностью только те биотопы, где предпочитаемые ими кормовые субстраты имеются в достаточном количестве.

ГНЕЗДОВАНИЕ И ДЕМОГРАФИЯ ДОМОВОГО И ПОЛЕВОГО ВОРОБЬЕВ

Сроки размножения, количество репродуктивных циклов

В г. Рязани в разные годы мы наблюдали первые брачные демонстрации домовых воробьев 3-15 февраля. В феврале и начале марта брачное поведение этих птиц сводится к коллективному ухаживанию самцов за самками. В середине первой декады марта самцы начинают рекламировать укрытия, выбранные ими для гнездования. Сначала самцы поют у гнезд преимущественно в утренние часы, затрачивая на это не более нескольких десятков минут в сутки. Однако в середине-конце марта интенсивность брачных демонстраций самцов заметно возрастает, а к середине апреля на них приходится не менее половины светлого времени суток.

Для полевого воробья коллективное ухаживание самцов за самками менее характерно и происходит не так интенсивно, как у домового. Как и демонстрации у гнезд, оно начинается обычно в середине марта (в разные годы первая регистрация – 5-12 марта). Наибольшей интенсивности эти формы поведения достигают у полевого воробья, как и у домового, к середине-концу апреля.

Активная постройка воробьями гнезд начинается после исчезновения основной массы снежного покрова, когда строительный материал становится доступным для сбора и подсыхает. Это обычно происходит в конце первой и в течение второй декады апреля. Однако отдельные регистрации птиц, затаскивающих строительный материал (в данном случае представленный в ос-

новном перьями, тряпками, нитками и другими объектами антропогенного происхождения) в укрытия, приходится на февраль и март. В большей степени столь раннее начало гнездостроения характерно для домового воробья.

Гнезда у обоих видов воробьев состоят преимущественно из сухих стеблей злаков, в наружном слое гнезда часто встречаются и другие грубые растительные остатки, а также контурные перья птиц, веревки, кусочки тряпок, полиэтилена и другой материал антропогенного происхождения. Лоток обычно выстлан мелкими пуховыми перьями, шерстью млекопитающих, ватой, нитками и другим подобным мягким материалом.

Первое отложенное яйцо в гнезде домового воробья нами было обнаружено 12 апреля, у полевого – 15 апреля. Массовая откладка яиц первой кладки в г. Рязани у обоих видов происходит с последней декады апреля до середины мая. Сравнительно небольшое число гнезд, находившихся под наблюдением с начала откладки яиц, не позволило обнаружить достоверного отличия сроков размножения воробьев в разных городских станциях. Это обусловлено большой растянутостью начального этапа размножения и сильно выраженной неодновременностью прохождения одних и тех же стадий репродуктивного цикла отдельными парами.

Однако, судя по срокам появления слетков, оба вида воробьев в центральной части города приступают к размножению несколько раньше, чем в других городских станциях (в среднем на 5 дней).

Во всех типах городского ландшафта домовые воробьи приступают к гнездованию несколько раньше полевых (на 6-10 дней), что особенно заметно по срокам появления первых слетков.

Отличия в сроках начала размножения у двух видов воробьев отмечены и в предыдущих исследованиях (Благосклонов, 1950; Елисеева, 1961; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Иваницкий, 1997; Егорова, Константинов, 2003). Наши данные о сроках начала репродуктивного цикла домового и полевого воробьев хорошо согласуются с полученными другими исследователями в средней полосе Европейской части России (Ильенко, 1976; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Егорова, Константинов, 2003).

Судя по литературным данным, домовые и полевые воробьи за период размножения (с апреля по август) в Центральной России успевают вырастить до трех выводков (Благосклонов, 1950; Елисеева, 1961; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Вахрушев, 1990; Иваницкий, Матюхин, 1990; Иваницкий, 1997; Егорова, Константинов, 2003). По нашим наблюдениям, общая продолжительность репродуктивного периода воробьев в г. Рязани вполне достаточна для последовательного воспитания птицами трех выводков за сезон. Птенцов в гнездах домовых и полевых воробьев можно обнаружить с начала мая до конца второй декады августа. Однако, судя по динамике появления слетков, у большей части пар обоих видов воробьев в году бывает два выводка. Птенцы первого выводка в массовом количестве покидают гнезда с конца мая до середины июня, второго – с на-

чала до середины июля. К началу августа птенцы большинства пар уже становятся самостоятельными, птицы, продолжающие выкармливать птенцов в гнездах, встречаются единично.

Наблюдения за воробьями, помеченными цветными кольцами, показали, что большинство из них выращивало за сезон по 2 выводка, 9% пар – 1. Все птицы, выкормившие 1 выводок, за сезон делали не менее двух попыток загнеститься. Среди пар, вырастивших два нормальных выводка, ни одна не сделала попытки приступить к третьему репродуктивному циклу. Однако у некоторых особей зарегистрировано 3 и даже 4 кладки за сезон. Причина этого заключается в том, что после гибели первой или второй кладки или птенцов взрослые особи возобновляют репродуктивный цикл. У части птиц, за которыми проводили индивидуальные наблюдения, полная гибель потомства произошла при первой попытке размножения. После этого воробьи размножались еще два раза, вырастив в результате два выводка за сезон. При гибели второй кладки после первого успешного гнездования птицы обычно также предпринимали новую попытку размножения, выращивая в конечном итоге также два выводка за сезон.

В отношении продолжительности репродуктивного периода мы не обнаружили существенных отличий домового и полевого воробьев.

Места расположения гнезд

По литературным данным, домовые и полевые воробьи располагают гнезда в самых разнообразных местах. Как правило, оба вида гнездятся в различных укрытиях. Часто птицы используют пустоты стен деревянных, кирпичных и блочных строений, размещают гнезда под крышами, на балконах, за наличниками окон, в местах прикрепления водосточных труб, в фонарях уличного освещения, в пустотах стволов и крупных ветвей деревьев, в искусственных гнездовьях.

В населенных пунктах и их окрестностях полевой воробей, как правило, входит в первую по численности пятерку видов, заселяющих искусственные гнездовья (Елисеева, 1961; Грищенко, 1996, и др.).

Оба вида воробьев часто гнездятся на конструкциях мостов (Friedrich, Freitag, 1996). Иногда воробьи гнездятся в стенках гнезд крупных птиц, в том числе соколообразных и даже врановых (сорок) (Summers-Smith, 1998; Indykiewicz, 1998), занимают гнезда ласточек или селятся в различных пустотах и норах в стенах оврагов и скалах, в лесовых обрывах (Petersen, 1995; Миронов, 1995; Бокотей, 1996). В южных частях ареала воробьи часто размещают гнезда открыто на деревьях (Благосклонов, 1950; Елисеева, 1961; Новиков и др., 1963; Rinnofer, 1965; Птушенко, Иноземцев, 1968; Saemann, 1970, 1973; Никольская, Зайцев, 1973; Ильенко, 1976; Фетисов, 1976; Носков и др., 1981; Gnielka, 1981; Plath, 1981, 1985; Букавинцев, 1986; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Склярченко, 1987; Клауснитцер, 1990; Иваницкий, Матюхин, 1990; Иваницкий, 1997; Егорова, Константинов, 2003). В средней полосе Европейской части России спектр используемых для гнездо-

вания мест несколько уже. Как правило, в этом регионе воробьи гнездятся на различных постройках человека, реже в дуплах, искусственных гнездовьях и старых гнездах ласточек (Птушенко, Иноземцев, 1968; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Ильичев, Бутьев, Константинов, 1987; Иваницкий, 1997; Егорова, Константинов, 2003). В странах Восточной Европы отмечено частое гнездование воробьев в вертикальных металлических трубах (Lesinski, 2000).

Несмотря на интерес исследователей к гнездовой биологии воробьев, попытки точно оценить избирательность в отношении гнездового укрытия чрезвычайно редки. Так, например, обнаружена положительная связь (метод регрессионного анализа) привлекательности дуплянок для домового воробья и дистанции до ближайшего дерева менее 3 метров высотой (Horn et al, 1996). Однако этот фактор может быть следствием, например, возраста и типа застройки, высоты расположения самого укрытия, либо иного показателя, который в действительности и определяет избирательность птиц в отношении гнездопригодных укрытий.

По нашим данным, в г. Рязани домовые воробьи поселяются почти исключительно на сооружениях человека, среди которых отдают предпочтение жилым домам. На балконах, под карнизами подоконников и под крышами жилых зданий располагалось около половины всех обнаруженных гнезд этих птиц. Такие укрытия домовые воробьи используют во всех стациях, где имеются жилые дома. Гнезда домовых воробьев в пустотах стен были нами найдены только на старых городских окраинах с каменными домами. В районах новостроек отмечены случаи поселения птиц этого вида в фонарях уличного освещения или в старых (пустовавших 1-3 года) гнездах городской ласточки, а также в хозяйственных постройках человека (под крышей гаражей). В других городских стациях мы не отмечали гнездования домовых воробьев в подобных укрытиях, хотя они широко распространены.



Рис. 8. Гнездо полевого воробья в отверстии бетонной плиты



Рис. 9. Гнездо полевого воробья в горизонтальной железной трубе (турник)



Рис. 10. Гнездо полевого воробья в искусственном гнездовье



Рис. 11. Гнездо полевого воробья за изоляцией трубы с водой



Рис. 12. Гнездо полевого воробья в гнезде городской ласточки



Рис. 13. Гнездо домового воробья в неработающем радиопередатчике

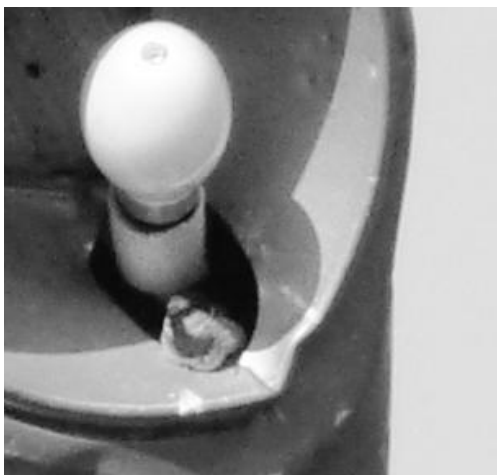


Рис. 14. Гнездо домового воробья в плафоне фонаря



Рис. 15. Гнездо домового воробья под верхним карнизом окна

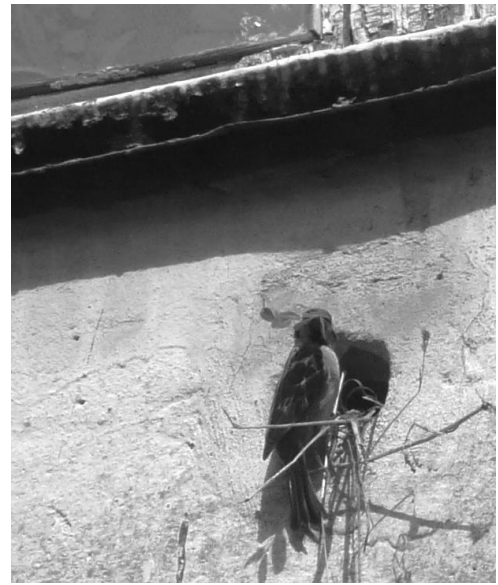


Рис. 16. Гнезда домового и полевого воробьев в отверстиях холодильника кухни

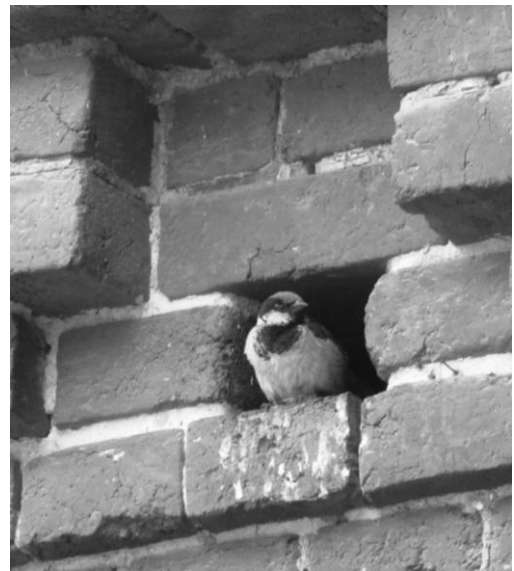


Рис. 17. Гнезда домовых воробьев под карнизом здания и в вентиляционном отверстии



Рис. 18. Гнездо домового воробья в щели



Рис. 19. Гнездо домового воробья под крышей остановки транспорта

стены



Рис. 20. Гнездо домового воробья под подоконником здания



Рис. 21. Гнезда домового воробья между стеной и вывеской



Рис. 22. Гнездо воробья под карнизом балкона

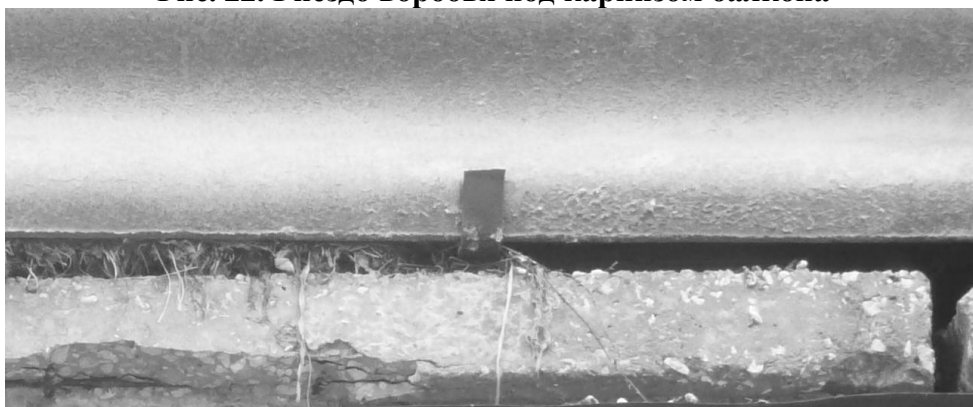
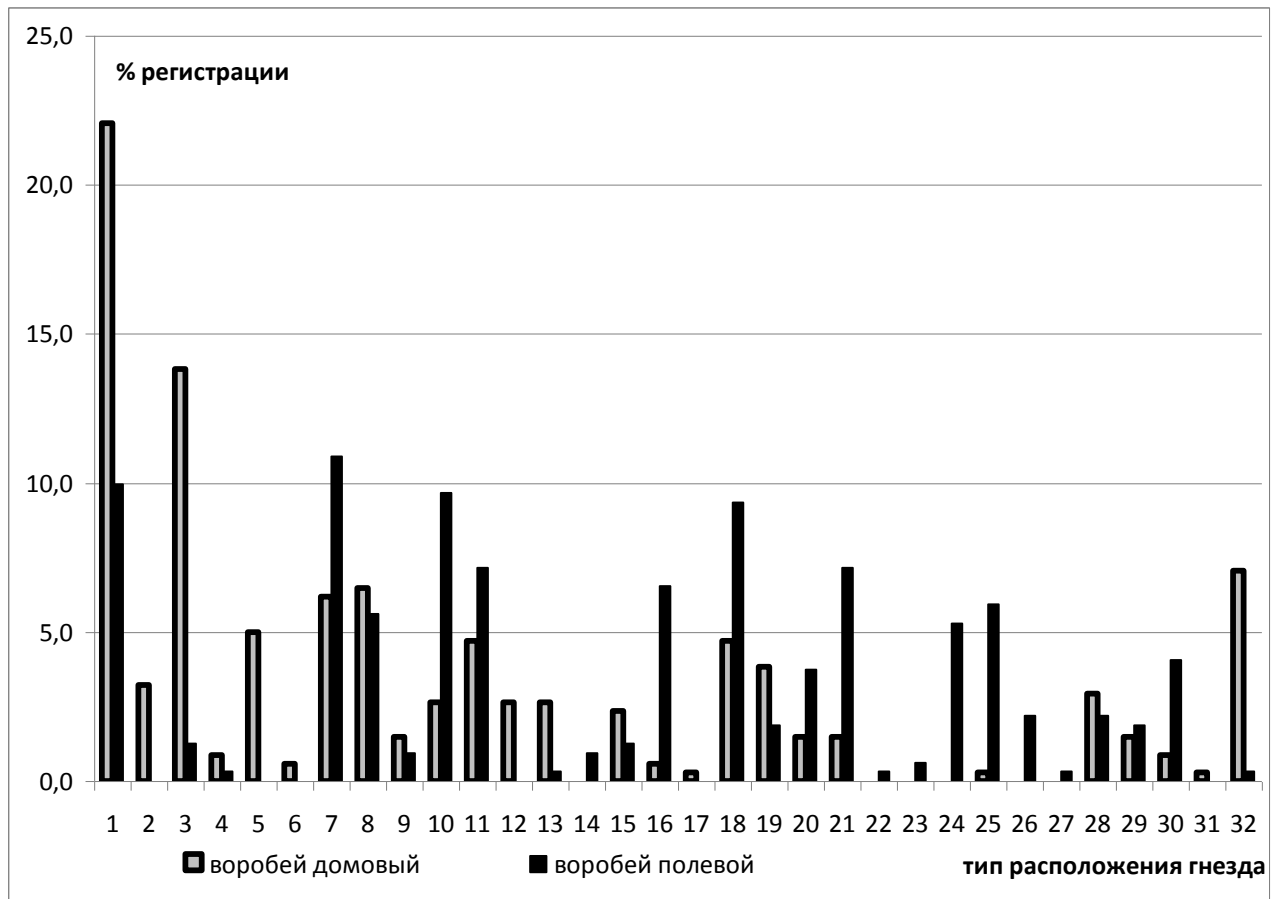


Рис. 23. Гнездо домового воробья за шиферной обшивкой балкона



Рис. 24. Гнезда воробьев за наличником окна деревянного здания



под подоконником здания
 в вентиляционном отверстии дома
 на балконе
 в скворечнике на здании
 за шиферной обшивкой балкона
 под балконом

Тип 1	между стеной и вертикальной трубой	Тип 17
Тип 2	за наличником окна деревянного дома	Тип 18
Тип 3	под карнизом (не подоконники)	Тип 19
Тип 4	в отверстии холодильника кухни	Тип 20
Тип 5	за изоляцией трубы	Тип 21
Тип 6	в отверстии вертикальной металлической трубы	Тип 22

под шиферной крышей здания	Тип 7	в стойке трубы с водой	Тип 23
под крышей здания	Тип 8	в турниках и др. горизонтальных металлических трубах	Тип 24
под крышей остановки транспорта	Тип 9	в дупле	Тип 25
в фонаре	Тип 10	в дупле сучка	Тип 26
в трубе бетонной плиты	Тип 11	в щели ствола	Тип 27
среди украшений колонны	Тип 12	между стеной и рамой или в щели рамы	Тип 28
в гнезде городской ласточки	Тип 13	на месте выпавшего кирпича и в др. пустотах с широким входом	Тип 29
в старом гнезде вороны	Тип 14	под коньком крыши	Тип 30
в щели стены здания	Тип 15	в отверстии кондиционера	Тип 31
в скворечнике	Тип 16	между стеной и вывеской, украшением или рекламой	Тип 32

Рис. 25. Типы расположения гнезд домового и полевого воробьев

Полевые воробьи тоже часто гнездятся в сооружениях человека, но используют более разнообразные постройки, чем домовые. Как правило, они размещают гнезда в нежилых зданиях. В полостях стен и под крышами жилых домов эти птицы гнездятся почти исключительно в кварталах с застройкой сельского типа и на старых городских окраинах с каменными домами. Во всех стациях охотно селятся под крышами гаражей, сараев и других построек сходного назначения, в горизонтальных трубах, фонарях уличного освещения, искусственных гнездовьях. В целом по городу до 10% гнезд полевого воробья находится в дуплах деревьев.

Корреляционный анализ показал, что сходство расположения гнезд домового и полевого воробьев незначительно ($k=0,37$).

Высота расположения гнезд

Домовые и полевые воробьи используют для постройки гнезд укрытия, находящиеся на высоте от уровня земли до нескольких десятков метров (Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Иваницкий, 1997; Егорова, Константинов, 2003).

По нашим данным, домовые воробьи, гнездящиеся на постройках человека, располагают свои гнезда обычно на 2-5 этажах зданий. Среди других укрытий они в первую очередь заселяют находящиеся в таком же высотном интервале. В результате, более 90% гнезд домовых воробьев в Рязани расположено на высоте 4-15 м (Барановский, 2001в). Гнезда, расположенные выше, находятся исключительно в районах новостроек, на балконах современных многоэтажных домов. Одно гнездо домового воробья было найдено на 9-м этаже (высота 24,7 м.). В центральной части города нами был отмечен случай гнездования домового воробья на уровне земли. Гнездо располагалось в нише основания стены дома, на улице с довольно интенсивным движением. Подобный тип гнездования описан для полевого воробья (Егорова, Константинов, 2003).

Полевые воробьи в Рязани обычно поселяются в более низко расположенных укрытиях, чем домовые. Вероятно, это связано не с предпочтением меньшей высоты как самостоятельным фактором, а с тем, что полевые воробьи обычно гнездятся на нежилых зданиях или домах сельского типа, высота которых невелика. Дупла и искусственные гнездовья также редко находятся на значительной высоте. В результате, 60% гнезд этого вида располагается на высоте 2-5 м.

Несмотря на визуальные различия по высоте расположения гнезд корреляционный анализ показал достоверное сходство двух видов воробьев по этому показателю ($k=0,79$, $p<0,01$).

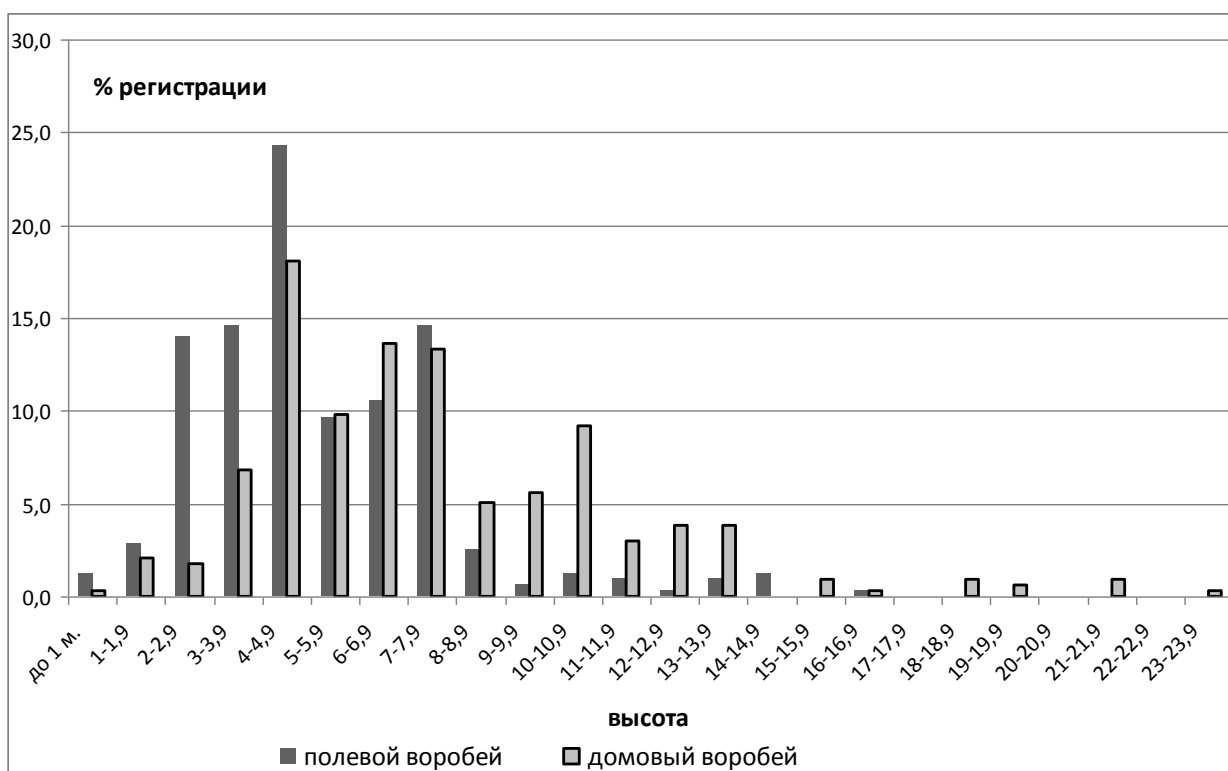


Рис. 26. Высота расположения гнезд домового и полевого воробьев

Отношения воробьев с другими дуплогнездниками

В ряде публикаций имеются сведения, что домовый и полевой воробьи могут конкурировать за места гнездования как между собой, так и с другими видами-дуплогнездниками (Владышевский, 1975; Ильенко, 1976; Носков и др, 1981; Varba et al., 1995; Иваницкий, 1997; Robel, 1997; Егорова, Константинов, 2003). При этом конкуренция может быть прямой (агрессивные столкновения) или косвенной. Некоторые пары воробьев одновременно контролируют по несколько гнездопригодных укрытий, расположенных неподалеку, хотя выводят птенцов только в одном (Kimball, 1997).

В г. Рязани нам не приходилось наблюдать драк домовых и полевых воробьев из-за гнездопригодных укрытий. В то же время агрессия представителей обоих видов в отношении конспецифичных особей регистрировалась неоднократно. В трех случаях нам удалось наблюдать за смешанными коло-

ниальными поселениями двух видов (по 3-5 пар каждого вида) под крышами построек человека. Однако во всех этих случаях птицы занимали лишь часть пригодных для размещения гнезд укрытий. Чаще встречались одновидовые колонии, включавшие до 18 пар. Колониальное гнездование в большей степени характерно для домового воробья.

Периодический контроль одних и тех же укрытий на протяжении 6 лет показал, что в большинстве из них из года в год гнездились особи одного вида. Однако были зарегистрированы случаи, когда на следующий год после гнездования домового воробья в том же укрытии гнездилась полевая, или наоборот. Иногда гнездо в течение одного или нескольких лет пустовало, а затем вновь заселялось тем же или другим видом.

Активных столкновений домового и полевого воробьев с другими видами закрытогнездящихся воробьинообразных птиц мы не наблюдали. Однако многие дуплогнездящиеся очень редко гнездятся в укрытиях, где в прошлые годы обитали воробьи. Большинство мелких закрытогнездящихся птиц не очищает укрытия от прошлогоднего строительного материала, по этой причине они редко занимают старые гнезда воробьев, сами же воробьи способны к чистке гнезда. Эти поведенческие особенности благоприятствуют воробьям в пассивной конкуренции за гнезда (Носков и др., 1981; Varba et al., 1995).

По нашим наблюдениям, до постройки гнезда или в самом ее начале воробьи часто покидают выбранное укрытие в результате беспокойства со стороны хищников или человека, а также при появлении новых гнездопригодных мест. В некоторых случаях освободившиеся укрытия, особенно дупла деревьев и искусственные гнездовья, сразу же занимают другие виды птиц. В первую очередь это большая синица (3 случая), садовая горихвостка, мухоловка-пеструшка (по 2 случая) и лазоревка (1 случай). Это может служить косвенным доказательством существования конкуренции за места постройки гнезд между воробьями и другими птицами.

Несмотря на регулярное гнездование домового воробья в гнездах городской ласточки, в г. Рязани нами ни разу не было обнаружено доказательств конкуренции между этими видами за гнезда. Как правило, ласточки гнездятся колониями, состоящими в Рязани из 3-8 пар, более крупные поселения редки. Большинство случаев использования воробьями гнезд ласточек относилось к покинутым колониям последних, где они не гнездились уже 1-3 года (потом гнезда разрушаются). В нескольких случаях (микрорайон Канищево, поселок Приокский) воробьи гнездились в постройках ласточек в нескольких метрах от их жилых гнезд. При этом на одном и том же здании под одними балконами одно из имевшихся гнезд занимали воробьи (остальные всегда пустовали), под другими находилось 1-2 занятых ласточками и 2-3 пустых гнезда, под третьими все гнезда были пустыми. Во всех случаях пустовало не менее половины гнезд на здании. Агрессивных контактов между воробьями и ласточками (как и в отношении тех и других к конспецифичным особям) не отмечено. Все это позволяет предположить отсутствие в Рязани конкуренции между воробьями и городской ласточкой за гнезда. По литера-

турным данным, фабрические отношения между воробьями и ласточками в разных частях ареала могут существенно варьировать. Отмечаются как случаи интенсивной конкуренции (Ильенко, 1976; Tryjanowski, Kuszynski, 1999 и др.), так и заселение воробьями только пустующих гнезд при избытке последних (Denac, 2000).

По литературным данным, при межвидовых конфликтах из-за гнездо-пригодных укрытий более успешными конкурентами, чем воробьи, являются только скворец и стриж. Каких-либо конфликтов между воробьями и скворцами мы не наблюдали, хотя нам сообщали о единичных подобных случаях, когда скворцы изгоняли воробьев из уже занятых теми искусственных гнездовых. Конфликты домовых воробьев со стрижами отмечались нами достаточно регулярно в течение всех лет исследования (более десятка случаев каждый год). Как правило, воробьи относительно легко уступают стригам укрытия с недостроенными гнездами. Защита воробьями гнезд с кладками и птенцами более интенсивна и, как правило, успешна.

В двух случаях гнезда воробьев были захвачены стрижами во время выкармливания воробьями птенцов. Стрижи изгоняли взрослых воробьев, убивали их птенцов и сами гнездились в освободившемся укрытии.

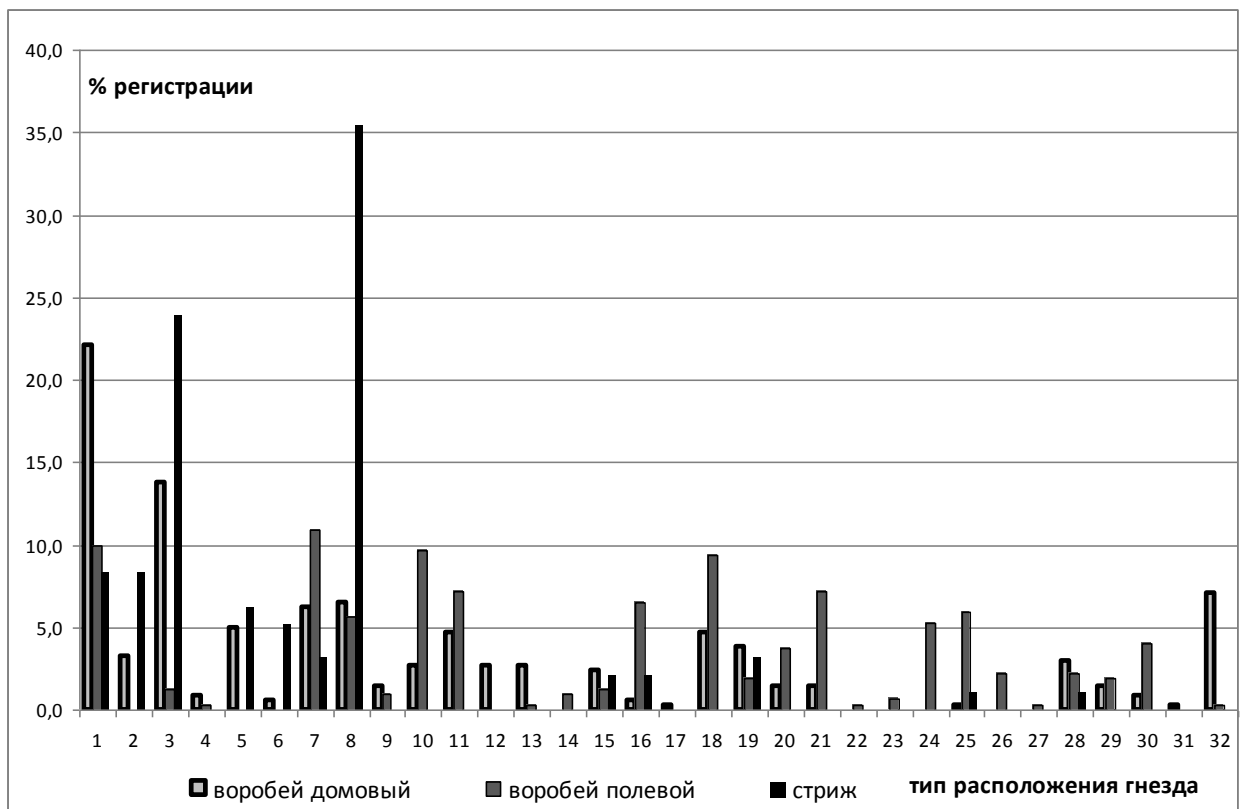


Рис. 27. Типы расположения гнезд домового и полевого воробья и стрижа (обозначения типов см. на рис. 25.)

Несмотря на часто наблюдаемые случаи межвидовой агрессивности, сравнительный анализ данных показывает, что конкурентные отношения воробьев с другими видами дуплогнезdnиков из-за укрытий не являются на-

пряженными. Так, коэффициент перекрытия расположения гнезд у домового воробья и стрижа составляет 0,5, а по высоте – 0,29. Следовательно, общее перекрытие составляет всего 0,145. Перекрытие полевого воробья и стрижа оказывается ничтожным: по типам расположения – 0,08, по высоте – 0,05, общее – 0,004. Приведенные цифры хорошо согласуются с особенностями наблюдавшихся нами межвидовых контактов. В то время как конфликты домовых воробьев и стрижей из-за укрытий представляют собой обычное явление, каких-либо столкновений полевых воробьев со стрижами мы не наблюдали ни разу в течение 12 лет исследований.

Общее перекрытие у двух видов воробьев также невелико – 0,29 (по типам расположения – 0,37, по высоте – 0,79).

В этих расчетах, естественно, не учитываются такие немаловажные факторы, как, с одной стороны, наличие незанятых укрытий (при их избытке конкуренция может не быть острой даже при абсолютном перекрытии), а с другой, – разная привлекательность гнездопригодных укрытий для птиц (за наиболее привлекательные места конкуренция будет существовать даже при многократном избытке мест гнездования). Эти два противоположно направленных фактора, несомненно, оказывают влияние на конкретные отношения птиц, но не могут быть отражены в расчетах из-за трудности их учета. Очевидно, что подсчитать количество потенциально пригодных для гнездования птиц укрытий невозможно (за исключением отдельных их типов, например, искусственных гнездовий). С другой стороны, известно, что даже абсолютно одинаковые на взгляд человека укрытия (одного типа, на одной высоте и т.д.) для птиц на самом деле неравноценны, поскольку на степень их привлекательности влияют расположение по отношению к источникам пищи, центрам социальной активности, местам гнездования «соседей» своего и других видов, защитные условия окрестностей, и многое другое, что не может быть точно оценено. Однако, несмотря на сложность определяющих биоэкологические связи факторов, приведенные цифры все же дают общее представление о низкой напряженности конкурентных отношений как между двумя видами воробьев, так и у воробьев с другими птицами.

Размер кладки и степень успешности размножения

В обнаруженных нами полных кладках двух видов воробьев количество яиц варьировало от 1 до 7 у полевого воробья и от 3 до 6 у домового, в среднем 4,39 у домового и 4,45 у полевого воробья.

Интересен зарегистрированный нами в 2001 г. факт откладки парой полевых воробьев только одного яйца с последующим успешным воспитанием единственного птенца. Описание подобных случаев в литературе нам неизвестно.

До вылета птенцов в гнездах погибло 28,74% потомства домовых и 29,74% – полевых воробьев. Таким образом, общий репродуктивный успех составил у домового воробья 71,26%, и у полевого – 70,26%. По литературным данным, в разных частях ареала этот показатель изменяется от 44,3% до

89,4%, в большинстве районов составляет 50-60% (Елисеева, 1961; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Bricchetti, Caffi, 1995; Summers-Smith, 1998; Pinowski et al, 1998; Егорова, Константинов, 2003). Молодые птицы составляют до 75% популяции (Summers-Smith, 1998).

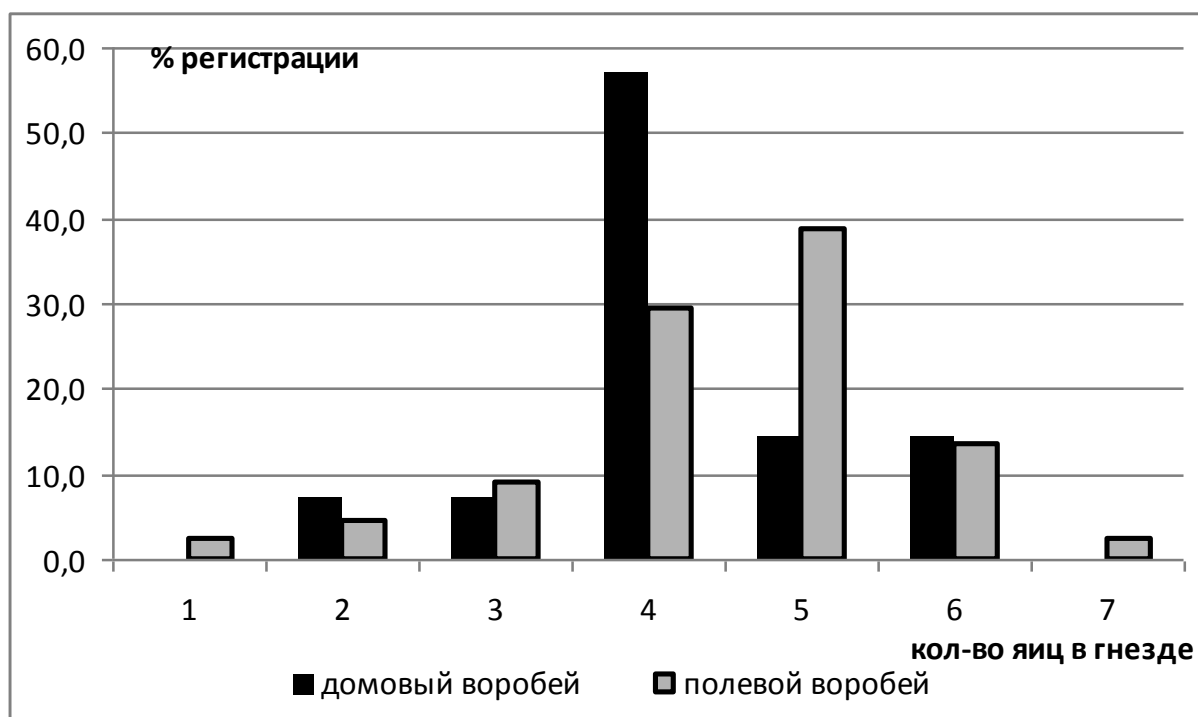


Рис. 28. Количество яиц в полных кладках воробьев

Однако общим недостатком многочисленных работ по демографии птиц, в частности воробьев, является априорное представление, что в размножении участвуют все взрослые особи популяции. Общеизвестно, что у большинства видов воробьинообразных плотность гнездования регулируется при помощи механизма территориальности, при этом особи, не имеющие территорий, живут на участках территориальных пар, но не размножаются. Для подобных воробьям птиц, которые могут гнездиться колониально и в любом случае не являются строго территориальными видами, подобный способ ограничения участия птиц в размножении не действует. Возможно, в некоторых случаях размер колоний регулируется за счет иерархических отношений в социуме. В то же время имеются данные, что доля «непарных» птиц, не проявляющих половой активности в течение всего репродуктивного периода, в популяциях воробьев может достигать четверти и более (Bower, 1999). Однако точное изучение этого аспекта социальной организации воробьев затруднено, так как требует массового индивидуального мечения и регулярных детальных наблюдений за одними и теми же особями. Поэтому такого рода данные в литературе до сих пор единичны, и о причинах неучастия отдельных особей в размножении пока мало что можно сказать.

В результате неучастия в размножении части особей популяции, а также полной гибели потомства в некоторых гнездах, общий репродуктивный

успех популяции оказывается гораздо ниже, чем тот, который наблюдается при изучении отдельных гнезд. Прирост популяции по окончании репродуктивного периода может оказаться еще ниже, до 1,2 раза (Завьялов, Табачишин, 1998), поскольку здесь сказывается также и миграция молодых особей.

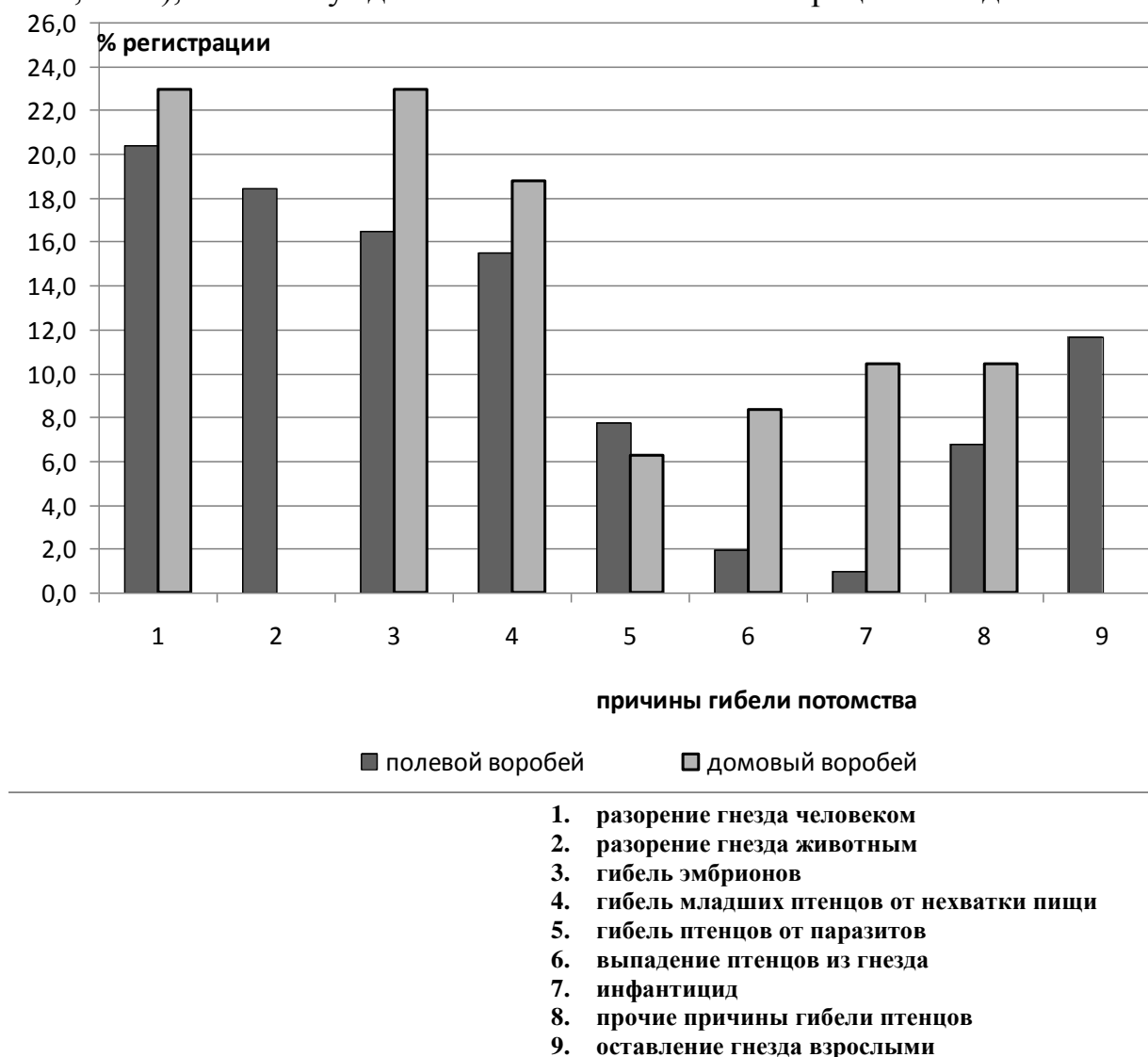


Рис. 29. Причины гибели потомства домового и полевого воробьев

Основными причинами отхода яиц являлось разорение гнезда и гибель эмбрионов на различных стадиях развития (Барановский, 2002в). Несколько гнезд было брошено птицами перед вылуплением птенцов. Вероятно, в этом случае погибали взрослые птицы. В одном гнезде было точно установлено, что погибла самка – она исчезла и больше не была обнаружена (птица была окольцована цветным кольцом). Одной из причин гибели гнездовых птенцов также явилось разорение гнезд. Однако в основном отход на этой стадии обусловлен гибелью отдельных птенцов, как правило, младших, из-за недостатка пищи. В крупных выводках в гнездах иногда наблюдается также высокая численность паразитов (как правило, это личинки двукрылых), которые ослабляют птенцов. Разделить гибель от паразитов и недостатка пищи в этих случаях непросто. Поэтому мы относили к погибшим от паразитов только те

случаи, когда в выводке погибали все или большая часть птенцов, при одновременной высокой численности паразитов.

Нередко птенцы воробьев выпадают из гнезд. Этому способствует конструкция некоторых используемых птицами укрытий. Например, выход из гнезда, находящегося под шиферной крышей, направлен всегда косо вниз. У оперившихся птенцов выпадению их из гнезда может способствовать временный недостаток пищи. При этом повышается их двигательная активность, они интенсивнее тянутся навстречу приносящим корм взрослым, и иногда теряют равновесие и падают. Выпавшие птенцы младших возрастов, даже если не разбились при падении, погибают максимум в течение нескольких часов. Птенцы, выпавшие из гнезда за 2-3 дня до нормального вылета, практически никогда не разбиваются при падении. Если гнездо было расположено невысоко, они могут быть обнаружены взрослыми, которые продолжают выкармливание таких птенцов на земле. Однако, как правило, такие птенцы также вскоре погибают. Основные причины в этом случае – замерзание в течение холодной ночи, затаптывание людьми, попадание под транспорт, а также хищничество врановых и кошек.

Несмотря на чрезвычайно высокий риск гибели преждевременно покинувших гнездо птенцов, мы все же наблюдали несколько случаев, когда, после выкармливания взрослыми на земле в течение 2-3 дней, они приобретали способность к полету и присоединялись к своему выводку, также к этому времени уже покинувшему гнездо.

Табл. 9.

Смертность потомства домового и полевого воробьев

	Домовый воробей	Полевой воробей
Первоначальное число яиц	167,00	343,00
гнезд	38,00	77,00
в среднем яиц на гнездо	4,39	4,45
Отход яиц (%)	7,19	13,41
Число вылупившихся птенцов	155,00	297,00
число вылетевших птенцов	119,00	241,00
Отход птенцов (%)	23,23	18,86
общий успех, %	71,26	70,26
Число слетков на 1 взрослую птицу	1,57	1,56
до вылета погибло, %	28,74	29,74

Одной из причин гибели потомства воробьев является инфантицид. Интенсивность его прямо связана с плотностью гнездования (Иваницкий, 1997). По нашим наблюдениям, воробьи нередко проникают в неохраемые гнезда конспецифичных особей и уничтожают кладки, выбрасывая их полностью или только отдельные яйца за пределы гнезда. Инфантицида птенцов мы не наблюдали.

Сравнительный анализ полученных данных показал, что потомство домовых воробьев чаще, чем у полевых, гибло от самых разных причин, кроме разорения гнезд животными и оставления гнезда взрослыми особями (фактически – гибели родителей), которые были отмечены только у полевых воробьев (Рис. 29).

К моменту вылета птенцов на каждую взрослую птицу приходилось в среднем по 1,57 слетка у домового и по 1,56 у полевого воробья (табл. 9.), то есть по этому показателю оба вида оказались практически идентичными. В более ранних наших публикациях (Барановский, 2002в) сообщалось о некоторых отличиях этого показателя (у домового воробья – 1,5 слетков на взрослую птицу, у полевого – 1,4). Нивелирование этих отличий в дальнейших исследованиях, по нашему мнению, связано с недостаточным количеством данных в первом случае, в связи с чем повышалось влияние на результат случайных факторов.

По результатам подсчета числа слетков, выкармливаемых одной парой взрослых, на одну взрослую птицу приходится больше птенцов, так как при этом не учитываются случаи полной гибели потомства. По литературным данным, при оставлении гнезда у домового и полевого воробьев на одну взрослую птицу приходится 1,6-2,4 птенца (Елисеева, 1961; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981), иногда и больше – до 3,9 птенцов (Bower, 1999).

Наши исследования показали, что в разных городских станциях у обоих видов воробьев среднее число птенцов в выводке несколько отличается. Неодинаково оно также у двух видов в одном биотопе (Табл. 10.).

Табл. 10.

Количество птенцов в выводке на 1 взрослую птицу в разных биотопах

Стация	Домовый воробей	Полевой воробей
Центр города	1,8	1,7
Новостройки	2,1	1,8
Старые окраины с застройкой городского типа	2,2	2,9
Кварталы с застройкой сельского типа	1,5	2,3
Зеленые насаждения	2,8	2,7

Для домового и полевого воробьев характерно полициклическое размножение, одна пара за сезон делает 2-3 попытки гнездования. В то же время смертность среди молодых птиц выше, чем у взрослых. Неодинаков также репродуктивный успех при размножении в разное время года. Отмечено, что при раннем размножении (декабрь-апрель) оно либо заканчивается полностью неудачно, либо имеет очень низкий эффект, в основном из-за отсутствия корма, подходящего для маленьких птенцов (Матюхин, Иваницкий, 1984; Matyukhin, Ivanov, 1998; Bower, 1999).

В Рязани к концу репродуктивного периода при учетах численности на одну взрослую птицу приходится 0,7-3,9 молодых. Однако эти различия связаны в основном не с разным репродуктивным успехом, а с миграцией молодых птиц, которые часто посещают станции с невысокой численностью взрослых воробьев (Табл. 11.).

Табл. 11.

**Соотношение численности взрослых и молодых воробьев
в разных городских станциях**

Стация	Домовый воробей	Полевой воробей
Центр города	1,1	0,9
Новостройки	1,3	0,7
Старые окраины с застройкой городского типа	2,2	3,3
Кварталы с застройкой сельского типа	2,3	2,5
Зеленые насаждения	3,1	3,9

Продолжительность жизни домового и полевого воробьев

Общеизвестно, что для большинства мелких воробьиных птиц характерны высокие темпы размножения и небольшая продолжительность жизни. В среднем у воробьиных птиц разных видов в течение года погибает от 24% до 76% особей (Паевский, 1985). В то же время потенциально они могут жить в несколько раз дольше, чем это реально происходит в природе, что подтверждается более долгой жизнью птиц в клетках при правильном содержании. Городские ландшафты в значительной степени отличаются от природных сильным антропогенным воздействием. На обитающих в нем животных, с одной стороны, влияет наличие значительного количества пищи антропогенного происхождения, с другой, – низкая численность или отсутствие многих видов, как служащих пищей для воробьиных птиц (насекомые), так и питающихся ими. В ряде случаев существенно и прямое воздействие человека, как непосредственно на птиц, так и косвенное, через загрязнение среды обитания. Все это приводит к обеднению биотической среды городского ландшафта, что вообще характерно для интразональных местообитаний и обеспечивает преобладание в городах видов - «ценофобов», избегающих острой межвидовой конкуренции (Иваницкий, 1997).

Особенности динамики численности и продолжительность жизни птиц в условиях города изучены еще недостаточно. Однако воробьям как наиболее типичным представителям птиц антропогенных ландшафтов посвящен ряд публикаций, где рассматриваются и эти вопросы (Бианки, 1906, Благосклонов, 1950, Елисеева, 1961, Ильенко, 1976, «Полевой воробей», 1981, Spreyer, 1956, Summers-Smith, 1956, 1963 и др.). Очевидно, что на успех размножения, продолжительность жизни и динамику численности воробьев в городском ландшафте сильное влияние оказывают факторы среды.

В течение всех сезонов года мы проводили учет численности воробьев. При этом часто встречали окольцованных воробьев. Все помеченные птицы остались вблизи места отлова, не поменяли своих участков обитания и в дальнейшем. Ни один окольцованный воробей не был встречен далее 250 метров от места отлова. Подобная оседлость вообще характерна для взрослых особей обоих видов воробьев (Ильенко, 1976, «Полевой воробей», 1981, Иваницкий, Матюхин, 1990, Иваницкий, 1997). Соответственно практически все исчезнувшие птицы могут быть отнесены к погибшим. (Ильенко, 1976).

Через год после мечения нами было встречено 23 (27,7%) полевых и 21 (28,4%) домовых воробьев. Через два года (начало 2000 г.) было обнаружено 7 окольцованных домовых воробьев (9,5% от помеченных) и 10 полевых (12%). В конце 2000 - начале 2001 г., через три года после мечения, осталось 3 домовых (4%) и 5 (6%) полевых воробьев (табл. 12.).

Полученные нами результаты согласуются с литературными данными и свидетельствуют, что реальная продолжительность жизни воробьев, как и других мелких птиц, много меньше потенциальной. Известно, что максимальный срок жизни домового воробья в неволе составляет 13 лет (Бианки, 1906). Примерно столько же может прожить и полевой воробей. В то же время в условиях как природных, так и антропогенных ландшафтов большинство птиц живет менее одного года. По данным А.И.Ильенко (1976), в популяциях домовых воробьев в г.Москве птицы старше одного года составляют 19%. В сельской местности, по его наблюдениям, доля воробьев в возрасте более одного года после окончания сезона размножения составляет 6%, а в возрасте более двух лет – около 3%. Саммер-Смис (1956,1963) показал, что средняя продолжительность жизни молодых домовых воробьев составляет 9 месяцев, а старых – 21 месяц. По его данным, максимальная продолжительность жизни воробьев в природе превышает 6 лет 9 месяцев. Шпейер (Spreyer, 1956) считает, что воробьи живут не более 3,5 лет. По данным В.В. Иваницкого и А.В. Матюхина (1990) в городских лесопарках г.Москвы уже через полгода после мечения удастся отметить лишь 10% окольцованных полевых воробьев, а через год – 5%. По мнению авторов, столь низкая повторная встречаемость может быть объяснена как несовершенством способов контроля, так и высокой подвижностью птиц, а также значительной долей молодых особей среди окольцованных.

По данным большинства исследователей (Ильенко, 1976, «Полевой воробей», 1981, Иваницкий, Матюхин, 1990; Summers Smith 1956,1963), для

взрослых воробьев характерна более высокая продолжительность жизни, чем для молодых (иногда более чем в 2 раза). Вероятно, именно более высокой выживаемостью взрослых птиц можно объяснить тот факт, что отмеченная нами продолжительность жизни воробьев несколько выше, чем отмечается другими авторами. Полученные нами результаты свидетельствуют о большей продолжительности жизни взрослых воробьев, чем молодых, что согласуется с данными Саммер-Смиса (1956,1963). В то же время наши данные доказывают, что по мере дальнейшего увеличения возраста птиц их выживаемость еще более возрастает.

Так, в среднем по двум видам, в течение первого года после мечения исчезает около 70% особей. За это время возраст оставшихся увеличивается от более 0,5 до более 1,5 лет. За второй год погибает около 60% птиц, выживших к началу этого года, за третий – 55%. Выжившие в течение всего периода наблюдений воробьи достигли возраста более 3,5 лет. Таким образом, чем большее количество лет уже прожито птицей, тем больше вероятность ее выживания в течение следующего года.

В результате изучения структуры экологической ниши воробьев мы выявили четкие отличия домового и полевого воробьев по особенностям кормового поведения, составу пищи, микробиотопическому и биотопическому распределению (Барановский, 1999, 2000). В то же время динамика численности и продолжительность жизни домового и полевого воробьев статистически достоверно не отличаются. Полученные нами результаты показали несколько большую продолжительность жизни воробьев, чем литературные данные.

Вероятнее всего, это связано с преимущественным мечением нами взрослых особей, отличающихся более высокими оседлостью и выживаемостью, чем молодые. С другой стороны, местные условия тоже оказывают определенное влияние на продолжительность жизни птиц, в результате чего данные всех авторов несколько отличаются как между собой, так и от наших результатов. Возможно, более высокая продолжительность жизни рязанских воробьев в какой-то степени связана со своеобразием местных экологических условий, обеспечивающих, например, несколько иной состав пищи и биотопическое распределение, чем у воробьев из других регионов.

Табл. 12.

Продолжительность жизни окольцованных воробьев

		Домовые	Полевые
Помечено в 1998 г.	особей	74	83
Осталось к 1999 г.	особей	21	23
	% от помеченных особей	27,7	28,4
Осталось к 2000 г.	особей	7	10

	% от помеченных особей	9,5	12
	% от выживших к прошлому году	33,3	43,4
Осталось к 2001 г.	особей	3	5
	% от помеченных особей	4	6
	% от выживших к прошлому году	43	50

Активность птиц при выкармливании птенцов и места сбора корма

По литературным данным, частота приносов корма птенцам у домовых и полевых воробьев может существенно изменяться в зависимости от ряда показателей. В значительной степени частота кормлений зависит от возраста птенцов. Наиболее существенно на частоту приносов корма влияет количество птенцов в гнезде. При этом при увеличении числа птенцов в выводке от одного до трех этот показатель возрастает пропорционально, дальнейшее увеличение частоты кормлений в зависимости от увеличения числа птенцов в гнезде не происходит. На частоту кормления птенцов оказывают существенное влияние также погодные условия, запас пищевых ресурсов на кормовом участке и индивидуальные особенности взрослых птиц.

Наши наблюдения не позволили выявить четкой зависимости активности птиц при выкармливании птенцов от какого-либо одного из этих показателей.

Несмотря на существенные отличия в частоте кормления птенцов в разных гнездах, зависящие, вероятно, от их возраста и размера выводка, суточный ход активности у всех пар, находившихся под наблюдением, оказался сходным. Отличия домового и полевого воробьев по этому показателю недостоверны (Рис. 30.).

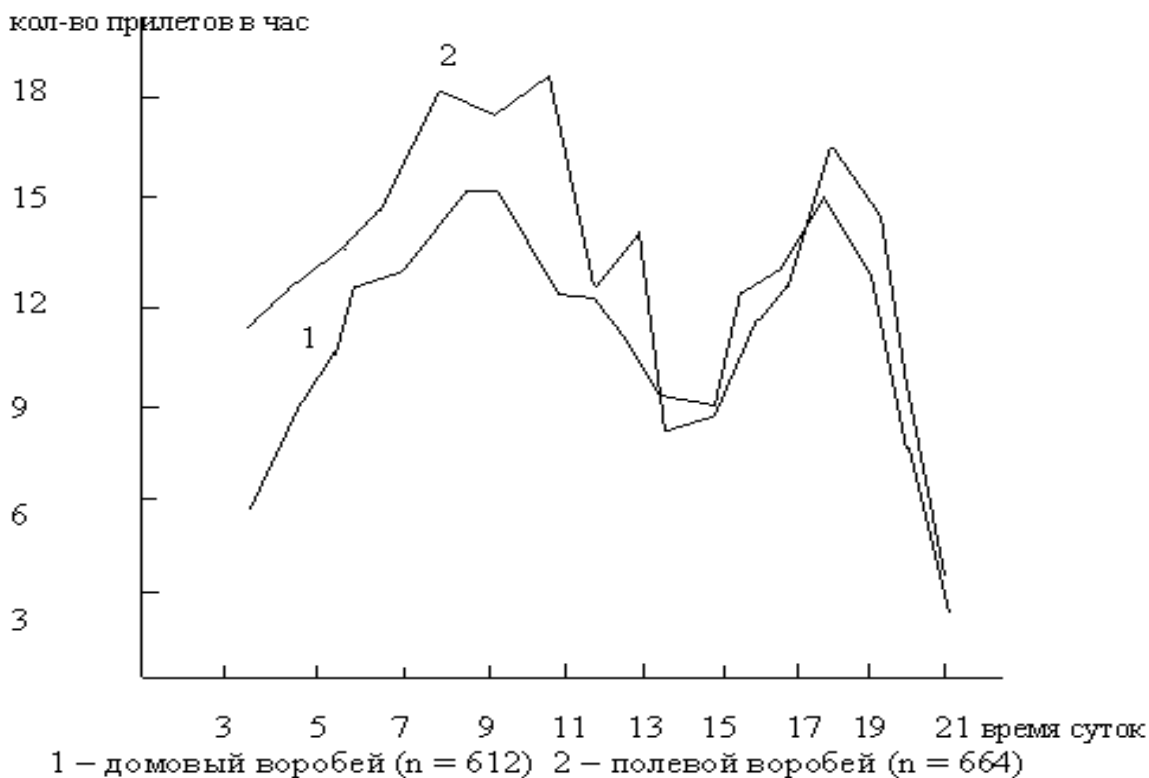


Рис. 30. Частота кормления птенцов в гнездах домового и полевого воробьев

В самом начале дневной активности птицы кормят птенцов сравнительно редко. Однако частота кормлений быстро увеличивается и к 6-9 часам утра достигает максимума – 14-19 прилетов с кормом в час. После 9 часов наблюдается резкий спад активности, продолжающийся до 15-16 часов. В это время за час птенцы получают 7-12 порций пищи. С 15 до 19 часов частота кормлений снова несколько увеличивается, достигая 15-16 в час, после чего резко падает (Рис. 30.)

Полученные нами данные показывают, что в среднем домовые воробьи кормят птенцов несколько реже, чем полевые, хотя отличия статистически недостоверны. Одна из возможных причин этого состоит в том, что домовые воробьи за один прием приносят к гнезду более крупные порции пищи.

Как правило, в период выкармливания птенцов в гнезде взрослые особи домового и полевого воробьев собирают корм недалеко от гнезда. По литературным данным, оба вида воробьев обычно приносят птенцам корм с расстояния не более 250 м. Более далекие полеты за пищей регистрируются единично и, видимо, энергетически невыгодны (Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Иваницкий, 1997). Даже жизнедеятельность взрослых особей в репродуктивный период в основном проходит на расстоянии не более 70 м от гнезда (Bower, 1999).

В этом отношении, а также в интенсивности кормления птенцов, воробьи сходны с некоторыми видами семейств вьюрковых и овсянок, выкармливающими птенцов преимущественно беспозвоночными. В то же время они демонстрируют существенные отличия от другой экологической группы зер-

ноядных птиц, выкармливающих птенцов семенами растений. Представители таких видов обычно летают за кормом за несколько сотен метров от гнезда и кормят птенцов всего 20-30 раз в сутки, принося большие порции корма.

По нашим данным, домовые и полевые воробьи при выкармливании птенцов сравнительно редко отлетают от гнезда дальше, чем на 150 м (Рис. 31.).

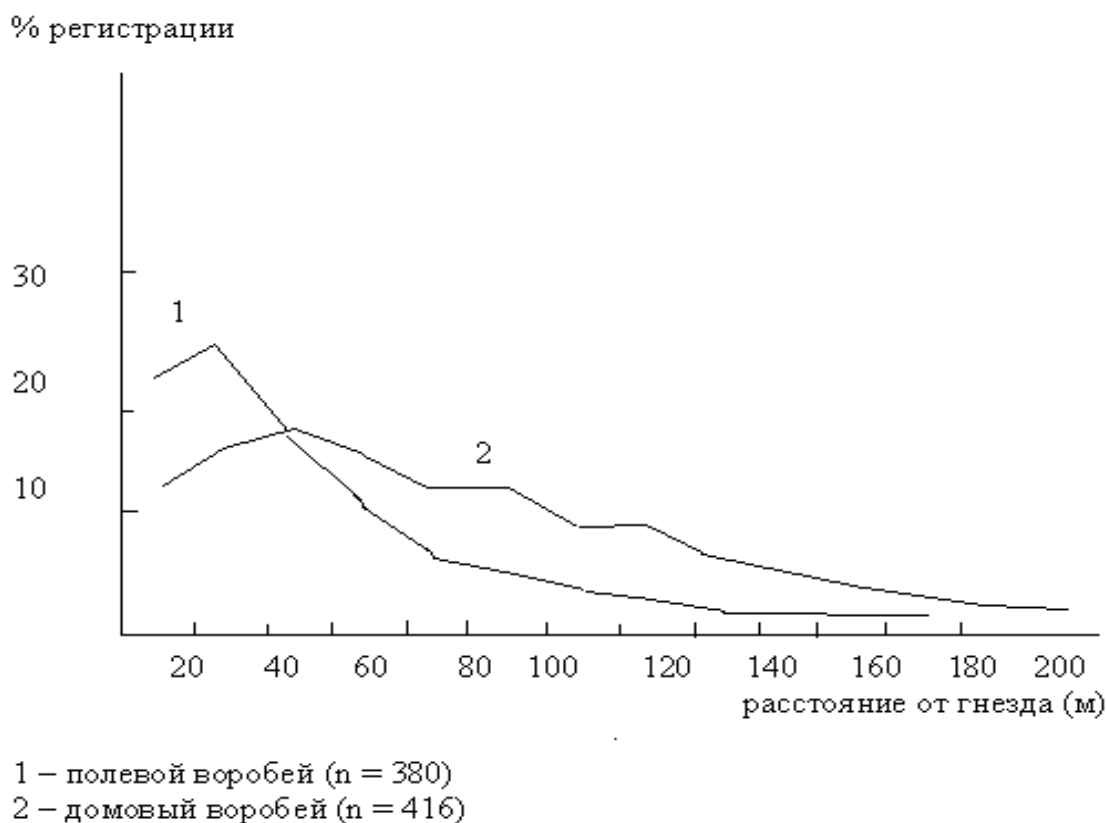


Рис. 31. Расстояние мест сбора корма воробьями от гнезда

Наиболее обычная дистанция отлета от гнезда составляет 20-100 м. Домовые воробьи несколько чаще полевых добывают корм для птенцов в непосредственной близости от гнезд, для полевых в большей степени характерны полеты на 60-160 м. Это может быть связано с большей насекомоядностью птенцов полевого воробья. В отличие от корма антропогенного происхождения, который взрослые птицы часто могут собирать прямо под гнездом, за насекомыми в условиях города воробьям часто приходится летать на значительные расстояния. По литературным данным, численность доступных беспозвоночных в большей степени лимитирует репродуктивный успех полевого воробья, чем домового (Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Plath, 1985; Клауснитцер, 1990; Kate et al., 2003).

Однако отличия двух видов воробьев по дальности кормовых полетов при выкармливании гнездовых птенцов статистически недостоверны. Взрослые птицы для того, чтобы покормиться самим, регулярно отлетают от гнезда на 100-300 м, а при возвращении приносят порцию корма и для птенцов. Та-

кие случаи формально увеличивают среднее расстояние мест кормежки от гнезда и, вероятно, нивелируют межвидовые отличия по этому показателю.

Развитие птенцов

Все авторы, изучавшие развитие птенцов домового и полевого воробьев, отмечают, что его сроки несколько более длительны, чем у открытогнездящихся птиц сходных размеров, но птенцы покидают гнездо уже способными к полету (Благосклонов, 1950; Елисеева, 1961; Ильенко, 1976; Носков и др., 1981; Матюхин, Иваницкий 1984; Фетисов 1977а; Фетисов 1977б; Иваницкий, 1997; Яфарова, 2008 и др.). Однако авторы существенно расходятся в определении сроков развития птенцов воробьев в гнезде. В различных публикациях указываются сроки от 10 до 21 дня, обычно 14-16 дней. Как правило, это связывают с особенностями питания, справедливо полагая, что недостаток корма способствует замедлению развития и роста. Имеются сведения, что продолжительность пребывания птенцов в гнезде зависит от степени их разновозрастности. Даже в больших выводках птенцы обычно оставляют гнездо в один день, при этом возраст младших может быть на 1-3 дня меньше, чем старших. В результате, некоторые птенцы покидают гнездо, еще не умея летать (Носков и др., 1981).

Наши данные в этом плане полностью соответствуют литературным. В гнезде домового воробья в комнатном вольере, в условиях избытка пищи, птенцы находились 10 дней. Взятые из гнезд воробьята, выкармливаемые человеком искусственно, резко увеличивали подвижность и отказывались сидеть в заменяющей гнездо коробке в возрасте 11-13 дней (возраст их в момент взятия из гнезда был установлен приблизительно). Птенцы в гнездах, находящихся под наблюдением, развивались до вылета в течение 14-17 дней. Изменение внешнего вида птенцов по мере их развития показано на рисунке 32.



Птенцам полевого воробья 3 дня



Птенцам полевого воробья 5 дней



Птенцам полевого воробья 8 дней



Птенцам полевого воробья 11 дней



Птенцу полевого воробья 11 дней



Птенцу полевого воробья 14 дней

Рис. 32. Изменение внешнего вида птенцов по мере развития

ПИТАНИЕ

Общие особенности питания двух видов воробьев

Анализ полученных нами данных показывает, что пищевой рацион домового и полевого воробьев в г. Рязани включает три основные пищевые группы – это семена культурных и дикорастущих растений, беспозвоночные животные и пища антропогенного происхождения.

Семена растений поедаются домовыми и полевыми воробьями в течение всех сезонов года. Наиболее охотно птицы питаются семенами злаковых (*Poaceae*), сложноцветных (*Astraceae*), маревых (*Chenopodiaceae*), гречишных (*Poligonaceae*) и некоторых других растений.

Особенно существенную роль в питании домового и полевого воробьев играют: подсолнечник (*Helianthus annuus*), семена которого птицы подбира-

ют на остановках общественного транспорта, рынках и в других местах скопления людей, горец птичий (*Poligonum aviculare*) и куриное просо (*Echinochloa grus-galli*), семенами которых птицы кормятся на пустырях, огородах и в других местах.

Воробьи, обитающие в ландшафте сельского типа, иногда в значительных количествах поедают семена культурных злаков – пшеницы (*Triticulum vulgare*), проса (*Panicum milliaceum*), овса (*Avena sativa*), ячменя (*Hordeum*).

Семена других видов растений поедаются в меньшем количестве, при этом злаковые используются в большей степени в летний период, а маревые и сложноцветные – осенью и в начале зимы.

Животная пища в рационе домового и полевого воробьев представлена большей частью беспозвоночными, преимущественно насекомыми. В рационе двух видов воробьев встречается очень большое число видов разных беспозвоночных, но в каждом конкретном месте основу питания составляет сравнительно небольшая группа животных. Наиболее часто воробьи поедают насекомых из отрядов прямокрылых (*Orthoptera*), равнокрылых хоботных (*Homoptera*), жесткокрылых (*Coleoptera*), двукрылых (*Diptera*) и чешуекрылых (*Lepidoptera*).

Кроме семян и беспозвоночных, домовые и полевые воробьи часто питаются разнообразным кормом антропогенного происхождения. Чаще других ими используется хлеб, различные каши и крупы. Реже воробьи поедают другие объекты антропогенного происхождения.

Сезонные особенности питания

В зависимости от времени года в составе пищи воробьев соотношение объектов антропогенного и природного происхождения, а также растительной и животной пищи существенно изменяется. Роль антропогенных источников корма в питании воробьев повышается в зимний период. В это время их доля в рационе птиц составляет 85% у домового и 46% у полевого воробьев (табл. 13.).

Табл. 13.

Состав пищи домового и полевого воробьев зимой (данные визуальных наблюдений) % по встречаемости

вид пищи	домовый воробей	полевой воробей
семена подсолнечника	30,5	5,3
крошки семян подсолнечника	7,7	5,9
хлеб (куски >1 г)	20,5	8,4
крошки хлеба	5,3	15
мясо	3,1	0,8
прочие остатки пищи	15,8	8,3
пшеница, просо и крупы	2	2,4
семена горца птичьего	4,8	24,2
семена березы	0,5	5,8
семена рябины	4,1	0,6
семена высоких сорных растений	2,8	21,5
прочие семена	1,5	0,4
вегетативные части растений	1,4	1,4

Потребление антропогенных пищевых объектов особенно возрастает к концу зимы в связи с сокращением количества естественной пищи.

В начале зимы воробьи, особенно полевые, охотно кормятся семенами деревьев или высоких травянистых растений, находящихся выше уровня снежного покрова. Неглубокий снег полевые воробьи часто раскапывают, добываясь до семян, находящихся на земле. По нашим наблюдениям, этот способ кормежки они применяют иногда до конца января. Например, зимой 2006-2007 гг. последний случай раскапывания воробьями снежного покрова до земли зарегистрирован 20 января. После установления глубокого снежного покрова птицы могут поедать семена и вегетативные части растений только в местах с нарушенным снежным покровом.



Рис. 33. Полевые воробьи раскапывают неглубокий снег. На фотографии наряду с полевыми видны домовые воробьи, кормящиеся открывшимися в результате деятельности полевых воробьев семенами

Зимой оба вида воробьев питаются почти исключительно растительной пищей, животный корм составляет не более 5% рациона и представлен остатками пищи человека (мясо).

Весной после исчезновения снежного покрова доля антропогенных источников корма в питании воробьев снижается и составляет 56% пищи домового и 12% пищи полевого воробья. Значительную роль в рационе воробьев начинают играть семена растений, становящиеся доступными для птиц при таянии снега. Весной воробьи часто поедают насекомых, которые в это время составляют 6% рациона домового и 20,6% рациона полевого воробья. Птенцов оба вида выкармливают преимущественно насекомыми, составляющими 90-95% пищи. Ими же в этот период в значительной мере питаются и взрослые птицы (Табл. 14.).

В начале лета в питании птенцов и взрослых воробьев заметную роль играют насекомые отряда прямокрылых, преимущественно кобылки. В середине лета взрослые и молодые воробьи переходят на питание созревающими семенами травянистых растений. В это время семена составляют 53% пищи у домового и 82% пищи у полевого воробья, доля насекомых снижается соответственно до 11% и 16%, а корм антропогенного происхождения составляет 34% и 2% пищевого рациона (Табл. 15.).

Табл. 14.

Состав пищи домового и полевого воробьев весной (данные визуальных наблюдений) % по встречаемости

вид пищи	домовый воробей	полевой воробей
семена подсолнечника	20,8	1
крошки семян подсолнечника	3	2,3
хлеб (куски >1 г)	10	4,4
крошки хлеба	4	1
мясо	1,7	–
прочие остатки пищи	18	6
крупы	4,8	0,8
семена горца птичьего	21,7	28,6
семена деревьев	2,3	3,4
семена высоких сорных растений	1,5	10
семена куриного проса	0,4	7,6
прочие семена	0,8	9,3
вегетативные части растений	5	5
насекомые	6	20,6

Табл. 15.

Состав пищи домового и полевого воробьев летом (данные визуальных наблюдений) % по встречаемости

вид пищи	домовый воробей	полевой воробей
семена подсолнечника	12,7	–
крошки семян подсолнечника	12,1	–
хлеб (куски >1 г)	2,2	–
крошки хлеба	1,9	0,5
прочие остатки пищи	2,1	0,8
семена горца птичьего	44,7	39,3
семена куриного проса	1,9	33,2

прочие семена	9,4	10,3
вегетативные части растений	2,2	0,3
тли	1,2	4,9
кобылки	6	8,3
прочие насекомые	3,6	2,4

Осенью насекомые практически перестают встречаться в питании воробьев, их доля в рационе птиц не превышает 5%. Количество корма антропогенного происхождения у домового воробья возрастает до 50% рациона и почти не изменяется у полевого воробья, который в осенний период кормится преимущественно семенами растений (Табл. 16).

Табл. 16.

**Состав пищи домового и полевого воробьев осенью.
(данные визуальных наблюдений) % по встречаемости**

вид пищи	домовый воробей	полевой воробей
семена подсолнечника	15,5	–
крошки семян подсолнечника	16,2	0,3
хлеб (куски >1 г)	14	–
крошки хлеба	1	0,2
прочие остатки пищи	6,4	0,2
семена горца птичьего	37	30
семена высоких сорных растений	3,9	43,6
прочие семена	5	7,4
насекомые	1	5,3

Данные анализа желудков

Результаты, полученные при помощи анализа желудков воробьев, хорошо дополняют данные визуальных наблюдений. Неизбежно меньший, чем при наблюдениях, объем материала приводит к тому, что ряд видов пищи, используемых воробьями, не был обнаружен в исследованных желудках. Обнаружив в желудке фрагменты семян и остатков пищи человека, невозможно определить, расклевывали птицы целые объекты или питались уже фрагментами. Эти данные легко можно получить при визуальных наблюдениях за питанием воробьев.

С другой стороны, соотношение в рационе птиц разных видов пищи по встречаемости и объему точнее определяется при помощи анализа содержимого желудков.

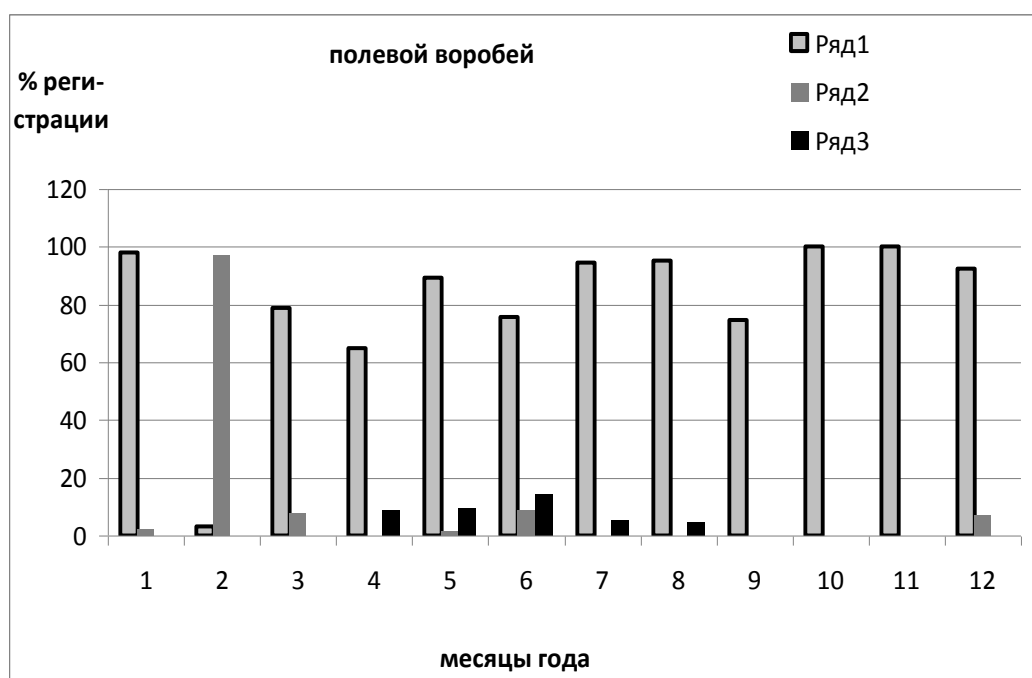
Как и визуальные наблюдения, анализ содержимого желудков показывает, что семена растений чаще всего поедаются воробьями в осенний период, роль антропогенных источников корма повышается зимой, а беспозвоночные обычно используются в конце весны и начале лета (Табл. 17; Рис. 34.).

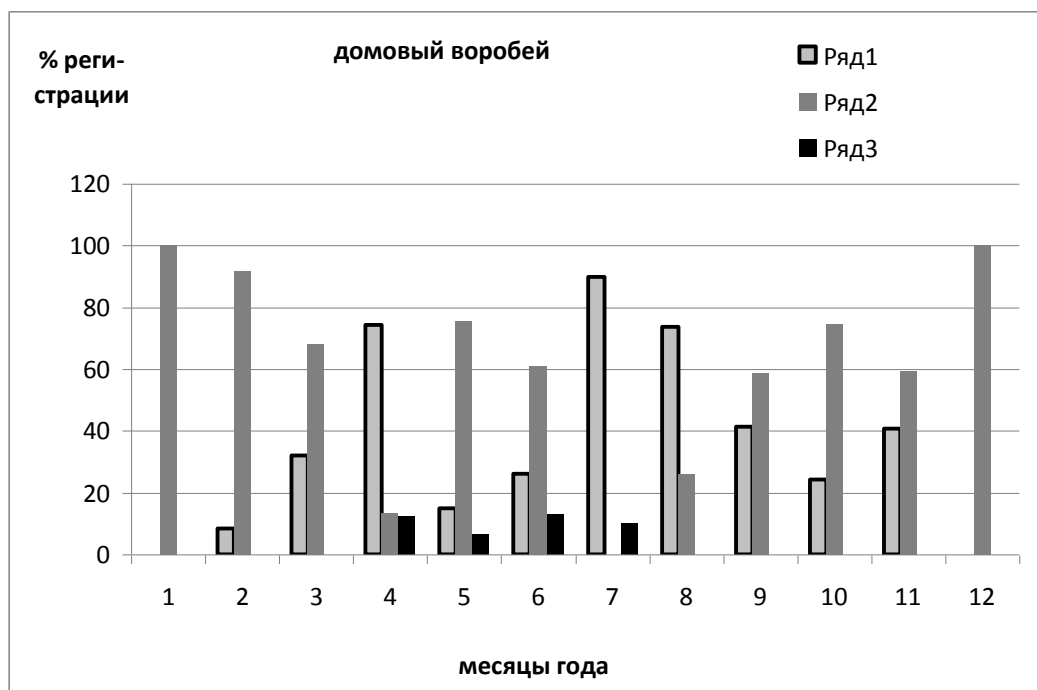
Табл. 17.

**Сезонные изменения в питании домового и полевого воробьев
(по данным анализа желудков)**

	Зима(%)		Весна(%)		Лето(%)		Осень(%)	
	д.в.	п.в.	д.в.	п.в.	д.в.	п.в.	д.в.	п.в.
Семена горца птичьего	-	-	51,4	55,5	56,3	52,8	16,2	30,7
Семена маревых	-	12,7	-	-	-	13,7	-	18
Семена щирицы	-	43,3	-	-	-	3,7	-	35,8
Семена чернобыльника	-	14,7	-	-	-	-	-	-
Семена цикория	-	9,2	-	21,5	-	-	-	-
Семена крестоцветных	-	-	-	-	-	6	-	-
Семена куриного проса	-	0,5	-	0,4	-	5,1	8,1	12,4
Семена др. диких злаков	-	0,3	-	0,4	-	0,4	-	-
Семена одуванчика	-	-	-	-	4,3	6,5	-	-
Семена овса	-	-	-	1,5	-	6	15	-
Семена пшеницы	2,5	-	-	-	8,2	-	-	-
Семена проса	-	-	-	1,9	4	2,1	-	-
Семена подсолнечника	66,4	14,7	29,2	-	5,7	0,8	28,1	-
Пшено	12,3	4,1	9	1,1	2	-	23,2	-
Др. крупы	6,6	-	-	0,8	-	-	-	-
Хлеб	12,3	0,4	4,2	0,8	1,8	-	4,1	-
Др. пищевые отходы	-	-	-	-	12,5	-	4,1	-
Двукрылые	-	-	-	1,4	-	0,2	-	-
Долгоносики	-	-	2,1	0,4	-	0,9	-	-

Листоеды	-	-	-	-	-	0,2	-	-
Личинки листоедов	-	-	-	-	-	1	-	-
Личинки коровок	-	-	-	-	-	0,6	-	-
Др. жуки	-	-	2,1	-	0,4	0,2	-	-
Имаго чешуекрылых	-	-	2,1	0,4	0,7	0,5	-	-
Гусеницы	-	-	2,1	1,2	2,2	-	-	-
Клопы-слепняки	-	-	-	-	0,7	-	-	-
Клопы-щитники	-	-	-	-	-	0,4	-	-
Личинки пилильщиков	-	-	-	-	0,4	0,2	-	-
Муравьи	-	-	-	-	-	0,2	-	-
Одиночные пчелы	-	-	2,1	-	-	-	-	-
Тли и цикадки	-	-	2,1	2,4	-	0,2	-	-
Кобылки	-	-	2,1	-	-	0,4	-	-
Кузнечики	-	-	-	-	0,4	-	-	-
Пауки	-	-	-	-	0,4	0,2	-	-
Вегетативные части растений	-	-	0,4	10,3	-	-	-	-





Ряд 1. Семена дикорастущих растений.

Ряд 2. Корм антропогенного происхождения.

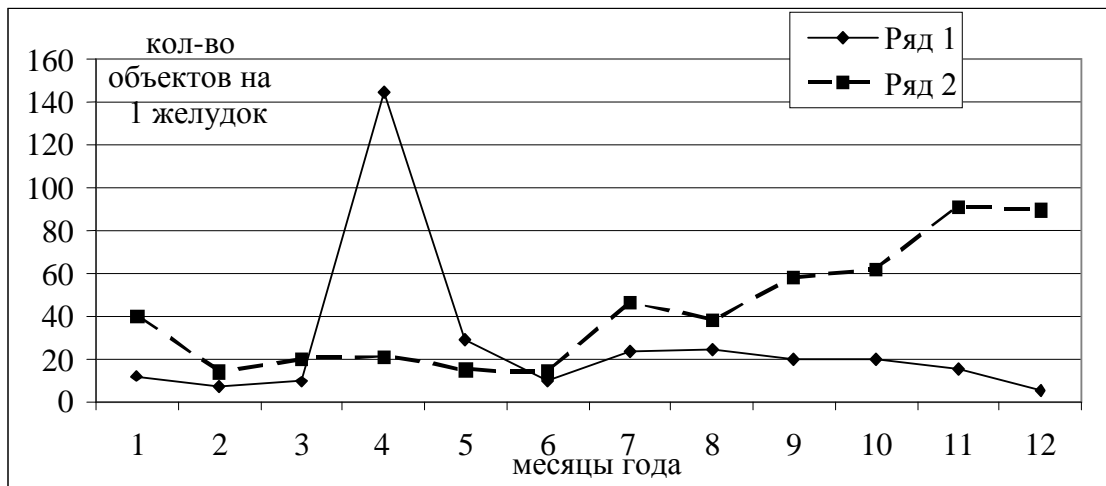
Ряд 3. Насекомые.

Рис. 34. Сезонные изменения доли семян, насекомых и антропогенных объектов в рационе воробьев (по данным анализа желудков)

Степень наполненности желудков

В разные сезоны года количество пищевых объектов, которые можно обнаружить в желудках воробьев, существенно изменяется. У обоих видов минимальное количество кормовых объектов в желудках регистрируется в конце зимы и начале весны – в среднем на 1 желудок около 10 у домового и 15 у полевого воробья. В апреле у обоих видов наполненность желудков увеличивается в 1,5-2 раза, в мае и июне снова несколько уменьшается. Максимальное количество пищевых объектов в желудках воробьев наблюдается в конце лета и осенью – в среднем 51 у полевого и 20,9 у домового. У домового воробья наполненность желудков к концу осени уменьшается, у полевого, наоборот, в это время она максимальна – до 90 объектов на желудок (Рис. 35.).

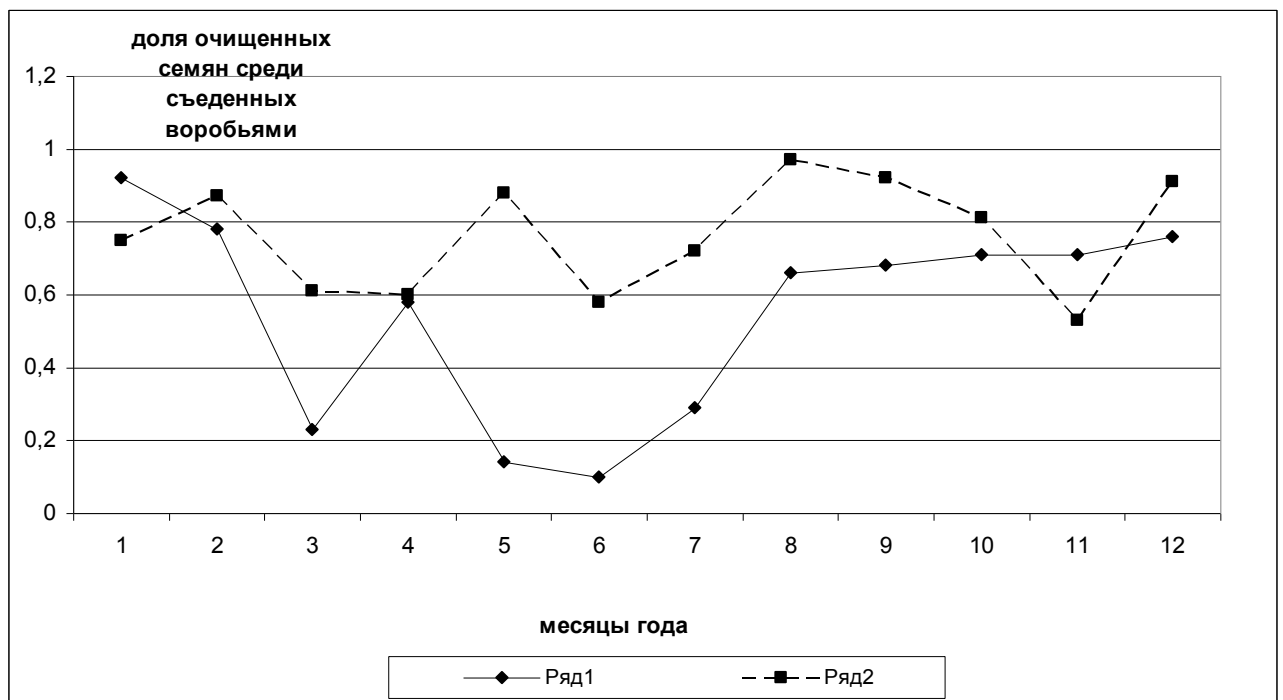
Это связано с сезонными изменениями в питании воробьев. Периоды максимальной наполненности желудков соответствуют тем этапам годового цикла птиц, когда они питаются преимущественно семенами массовых видов растений.



Ряд 1. домовый воробей
Ряд 2. полевой воробей

Рис. 35. Степень наполненности желудков у домового и полевого воробьёв

В течение всего года в желудках полевых воробьёв было зарегистрировано существенно больше пищевых объектов, чем у домовых. Во всех обследованных желудках полевых воробьёв обнаружено в 2,8 раз больше объектов, чем в таком же количестве желудков домовых воробьёв. Основная причина этого отличия заключается в том, что пищевые объекты полевых воробьёв меньше, чем у домовых, поэтому для получения такого же количества пищи полевые воробьёв должны собрать больше объектов.



Ряд 1. Полевой воробей
Ряд 2. Домовый воробей

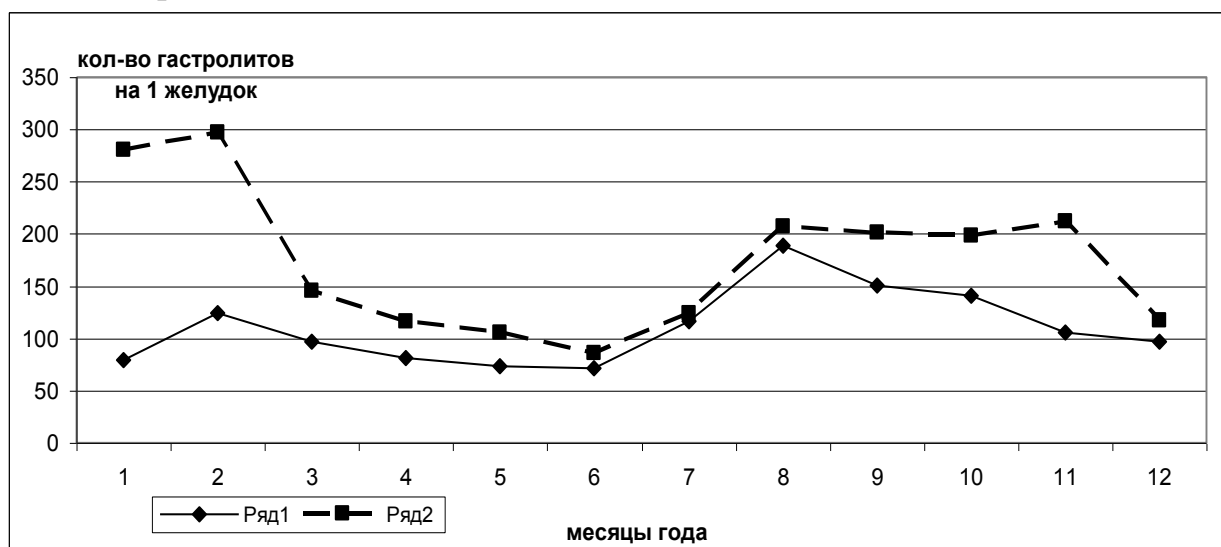
Рис. 36. Соотношение в рационе домового и полевого воробьёв очищенных и неочищенных семян

Домовые воробьи при кормежке, как правило, очищают семена от оболочек. В течение большей части года доля неочищенных семян в их рационе невелика (не превышает 30% от съеденных семян). Несколько выше она зимой (Рис. 36.). Полевые воробьи часто проглатывают целиком зерна с прочными оболочками. Даже и мягкие семена они нередко не очищают от оболочек.

Гастролиты в желудках домового и полевого воробьев

В течение всего года в желудках домового и полевого воробьев встречаются гастролиты – крупные песчинки. Как правило, они представлены кусочками кремня и кварца. Зимой в желудках птиц, особенно у полевых воробьев, можно обнаружить кусочки красного кирпича. В это время снежный покров мешает подбирать гастролиты с земли, и птицы обследуют стены построек, выклеывая песчинки из крошащихся кирпичей или разрушающегося цемента. Несмотря на такие трудности в добывании гастролитов, наименьшее количество их в желудках воробьев наблюдается не зимой, а в конце весны и начале лета (Рис. 37.). В это время в рационе птиц максимальна доля насекомых, переваривать которых легче, чем растительную пищу.

В течение всех сезонов года содержание гастролитов в желудках полевых воробьев несколько выше, чем у домовых, однако отличия статистически недостоверны.



Ряд 1. домовый воробей
Ряд 2. полевой воробей

Рис. 37. Содержание гастролитов в желудках домового и полевого воробьев

Отличия в питании домового и полевого воробьев

Несмотря на некоторые общие особенности питания, состав пищи двух видов воробьев все же существенно отличается по ряду показателей. Наиболее общие отличия состоят в разном соотношении природной растительной и животной пищи и корма антропогенного происхождения. Анализ получен-

ных нами данных показал, что пищевые объекты антропогенного происхождения, семена растений и беспозвоночные животные представлены в рационе домового и полевого воробьев в разной степени. Полевые воробьи чаще, чем домовые, используют насекомых. Антропогенные объекты, напротив, значительно чаще встречаются в питании домовых воробьев.

Отличия в таксономическом составе пищи

Сравнительный анализ полученных нами данных показывает, что при некотором сходстве в соотношении растительной, животной и антропогенной пищи у каждого вида воробьев обнаруживаются специфические предпочтения в использовании определенных видов семян, беспозвоночных или пищевых отходов человека.

Специфические особенности питания полевого воробья

Полевые воробьи обычно питаются мелкими семенами с тонкой оболочкой. Семена размером менее 1 мм составляют 45% всех поедаемых ими семян. Это семена маревых, особенно мари белой (*Chenopodium album*), а также цикория (*Cicorium intibus*), подорожника (*Plantago major*), щиряцы, полыни. Семена одуванчика (*Taraxacum officinale*), горца птичьего (*Poligonum aviculare*), куриного проса (*Echinochloa grus-galli*), и др., имеющие размер 1-3 мм, составляют до 48 % всех используемых этим видом семян. Остальные 7% представлены более крупными семенами – пшеницы (*Triticum vulgare*), овса (*Avena sativa*), ячменя (*Hordeum*), подсолнечника (*Helianthus annuus*) и некоторых других растений. Как правило, эти семена имеют прочные оболочки.

В состав животной пищи полевого воробья входят преимущественно мелкие малоподвижные насекомые. Среди них преобладают гусеницы, мелкие взрослые чешуекрылые, мелкие двукрылые – преимущественно комары Chironomidae и Culicidae, в небольшом количестве Tipulidae. Часто поедаются также мелкие перепончатокрылые (Himenoptera) – в основном муравьи *Lasius niger*, причем практически только крылатые самки. Довольно часто полевые воробьи поедают мелких жесткокрылых, преимущественно мягкотелок, мелких долгоносиков и листоедов. В питании полевых воробьев значительна доля саранчевых (Acrididae), среди которых в большей степени потребляются личинки и линяющие особи. Сравнительно часто полевые воробьи поедают мелких паукообразных (Arachnida) (Табл. 18, 19.) В совокупности малоподвижные, преимущественно мелкие беспозвоночные составляют более 75 % животной пищи полевых воробьев. Более крупные и подвижные насекомые – взрослые летающие кобылки, крупные мухи и др. добываются полевыми воробьями преимущественно в утренние часы, когда из-за низкой температуры и росы активность беспозвоночных сильно снижается, что делает их доступными для птиц. Способные к полету насекомые составляют 11,36% по встречаемости и 22,02% по массе в рационе птенцов. Как правило, это сравни-

тельно крупные формы, чем и объясняется вдвое большее их значение по массе, чем по встречаемости.

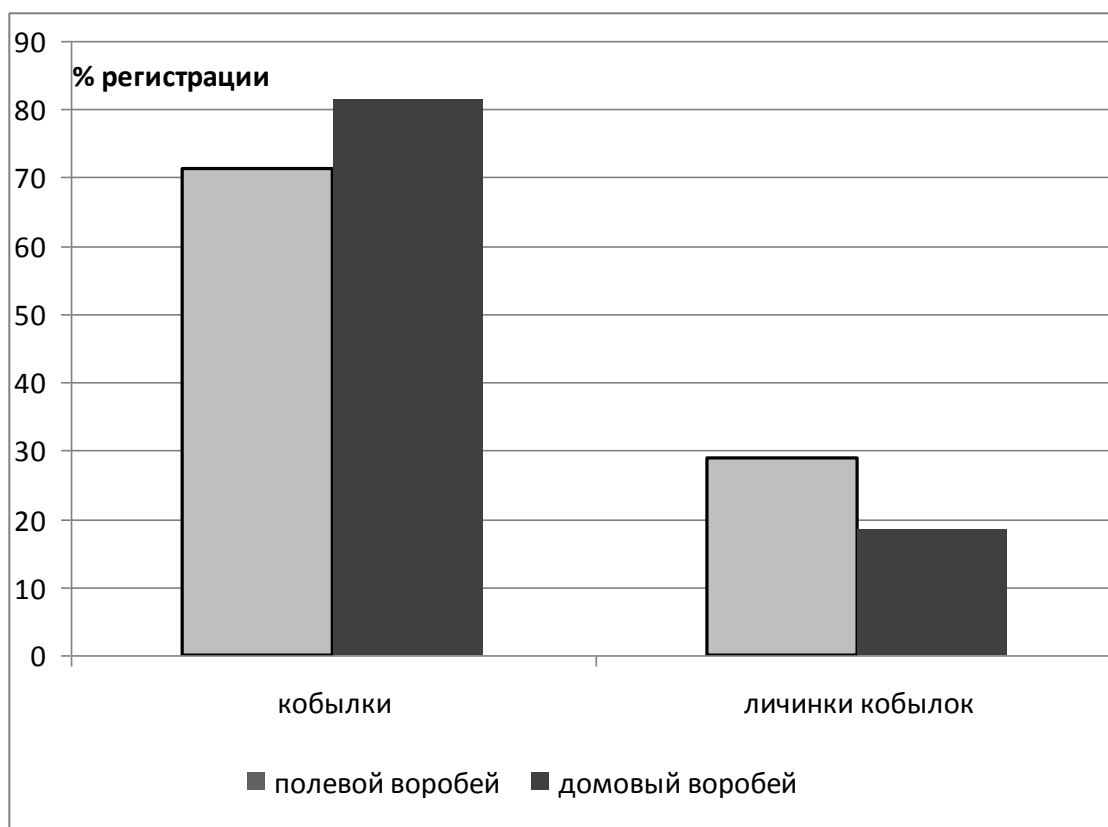


Рис. 38. Соотношение в рационе птенцов домового и полевого воробьёв взрослых кобылок и их личинок

Из объектов антропогенного происхождения полевые воробьи часто поедают мелкие (до 1 мм) крошки хлеба, кусочки раздавленных семян подсолнечника, мелкие крупы и другой мелкий корм. Большие куски хлеба и другие крупные остатки пищи человека полевые воробьи используют сравнительно редко.

Специфические особенности питания домового воробья

В отличие от полевых, домовые воробьи часто питаются крупными семенами с прочными оболочками. В городе заметную долю их рациона (более 10% во все сезоны года) составляют семена подсолнечника. На окраинах города и в деревенском ландшафте домовые воробьи часто поедают семена овса, пшеницы, ячменя и других культурных растений.

Однако домовые воробьи регулярно питаются и мелкими семенами. В конце лета, начале осени и ранней весной они в большом количестве поедают семена горца птичьего. Доля этих семян в рационе в августе достигает 40%. В меньшем количестве домовые воробьи поедают другие мелкие семена, из которых чаще всего – семена куриного проса и одуванчика.

В состав животной пищи домового воробья входят крупные и подвижные насекомые, составляющие более 55% всех поедаемых этими птицами

беспозвоночных. Среди них в основном встречаются кузнечики (Tettigonidae), имаго саранчевых, некоторых чешуекрылых и двукрылых (Sarcophagidae, Syrphidae, Calliphoridae), которых домовые воробьи ловят не только в утренние часы, как полевые, но и в течение всего дня. Часто они поедают жесткокрылых, среди которых встречаются жуки (Carabidae), хрущи и бронзовки (Табл. 18.). Среди поедаемых домовым воробьем кобылок преобладают взрослые, способные к полету особи. Отличия двух видов воробьев, касающиеся размеров и подвижности пищевых объектов, наглядно демонстрирует рисунок 38. Личинки кобылок, в отличие от взрослых особей, как правило, мельче и малоподвижнее, так как не способны даже к непродолжительному полету, напротив, очень характерному для взрослых особей. Доля в рационе птенцов домового воробья личинок кобылок существенно ниже, чем у полевого, а имагинальных особей, напротив, выше.

Способные к маневренному полету насекомые (не включая кобылок) составляют в рационе птенцов домового воробья 6,09% по встречаемости и 19,76% по массе. Это меньше, чем аналогичный показатель у полевого воробья, однако, поскольку приведенные цифры рассчитывались от всех пищевых объектов, а не только от насекомых, нужно принимать во внимание, что доля антропогенной пищи у птенцов домового воробья вдвое выше, чем у полевого (табл. 17.). При исключении из расчетов антропогенных пищевых объектов массовая доля летающих насекомых поднимается до 26% у полевого и 26,5% у домового воробья. Доля по встречаемости при этом возрастает слабо – до 12,7 % (с 11,36) у полевого воробья, и всего на десятые доли процента – у домового. Это связано с значительной массой приносимых птенцам антропогенных объектов и сравнительно (с насекомыми) небольшим их количеством.

Пища антропогенного происхождения в рационе домовых воробьев представлена в основном крупными объектами. Среди них преобладают куски хлеба весом 1-10 г, поедаются и другие остатки пищи человека.

Табл. 18.

Состав пищи птенцов домового и полевого воробьев

	Воробей полевой				Воробей домовый			
	Длина, мм.	Масса, мг.	% по встречаемости	% по массе	Длина, мм.	Масса, мг.	% по встречаемости	% по массе
Мягкотелка (<i>Cantharis sp.</i>), im.	13,4	67,2	1,17	2,20	15	87,5	0,25	0,45
Малашка (<i>Malachius sp.</i>), im.	5	9	0,13	0,03	0	0	0,00	0,00
Листоед (<i>Chrisomelidae sp.</i>), im.	4,3	17	2,22	0,80	5,5	10,5	1,86	0,41
Личинка листоеда (<i>Chrisomelidae sp.</i>), l.	8,2	12,4	0,65	0,23	0	0	0,00	0,00
Личинка плавунца (<i>Macrodytes sp.</i>), l.	12	39	0,13	0,14	0	0	0,00	0,00

Долгоносик (<i>Curculionidae</i> sp.), im.	4,5	11,1	4,18	1,29	10	66	0,62	0,85
Тускляк (<i>Amara</i> sp.), im.	0	0	0,00	0,00	9	35	0,12	0,09
Жужелица (<i>Carabidae</i> sp.), im.	8	46	0,39	0,50	9	55,7	0,37	0,43
Личинка жужелицы (<i>Carabidae</i> sp.), l.	32	366	0,13	1,33	0	0	0,00	0,00
Пилюльщик (<i>Byrrhidae</i> sp.), im.	11	46	0,13	0,17	0	0	0,00	0,00
Карапузик (<i>Histreidae</i> sp.), im.	5	20	0,13	0,07	0	0	0,00	0,00
Бронзовка золотая (<i>Cetonia aurata</i> L.), im.	0	0	0,00	0,00	17	426,3	0,37	3,31
Бронзовка вонючая (<i>Oxythyrea funesta</i> Poda), im.	13	249	0,13	0,91	0	0	0,00	0,00
Майский жук (<i>Melolontha hippocastani</i> F.), im.	0	0	0,00	0,00	22	462	0,50	4,78
Нехрущ (<i>Amphimallon solstitialis</i> L.) im.	13,9	142,4	0,91	3,63	16	251	0,12	0,65
Стафиллин (<i>Staphylinidae</i> sp.) im.	12	41	0,13	0,15	0	0	0,00	0,00
Короед (<i>Ipidae</i> sp.), im.	3	4	0,13	0,01	0	0	0,00	0,00
Коровка 5-точечная (<i>Coccinella quinquepunctata</i> L.), im.	5	18	0,13	0,07	0	0	0,00	0,00
Коровка 7-точечная (<i>Coccinella septempunctata</i> L.), im.	7,3	28,2	0,78	0,61	8	36	0,12	0,09
Коровка 14-точечная (<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i> L.), im.	6	19	0,13	0,07	0	0	0,00	0,00
Личинка коровки (<i>Coccinellidae</i> sp.), l.	4	7	0,13	0,03	0	0	0,00	0,00
Щелкун (<i>Elateridae</i> sp.), im.	10,1	61,9	0,91	1,57	10,5	73,5	0,25	0,38
Личинка щелкуна (<i>Elateridae</i> sp.), l.	10	25	0,26	0,18	15,3	43,8	0,75	0,68
Прочие жуки (<i>Coleoptera</i> sp.), im.	8	68	0,26	0,49	0	0	0,00	0,00
Сферофория (<i>Spherophoria scripta</i> L.) im.	7,7	20,3	0,39	0,22	0	0	0,00	0,00
Личинка журчалки (<i>Syrphidae</i> sp.), l.	7,6	27	1,96	1,47	11	36	0,37	0,28
Личинка мухи (<i>Musca</i> sp.), l.	8	24,3	0,78	0,53	5	17,5	0,25	0,09
Куколка мухи (<i>Musca</i> sp.), pup.	5,3	16,2	1,57	0,71	8,5	34	0,25	0,18
Муха комнатная (<i>Musca domestica</i> L.), im.	0	0	0,00	0,00	9	31	0,37	0,24
Журчалка (<i>Syrphidae</i> sp.), im.	0	0	0,00	0,00	11,3	68,2	1,24	1,77
Ястребница (<i>Dioptria</i> sp.), im.	0	0	0,00	0,00	14	53,5	0,25	0,28
Златоглазик (<i>Chrysops</i> sp.), im.	11	48	0,13	0,17	0	0	0,00	0,00
Муха серая мясная (<i>Sarcophaga carnaria</i> L.), im.	12,8	95,5	1,57	4,17	13,3	104,6	0,37	0,81
Тахина (<i>Tachinidae</i> sp.), im.	12	88,5	0,26	0,64	0	0	0,00	0,00
Толкунчик (<i>Empididae</i> sp.), im.	11,3	18,5	0,52	0,27	0	0	0,00	0,00
Муха синяя мясная (<i>Calliphora</i>	0	0	0,00	0,00	13	127	0,12	0,33

<i>vomitorea</i> L.), im.									
Муха зеленая падальная (<i>Lucilia sp.</i>) im.	0	0	0,00	0,00	11	109	0,12	0,28	
Муха настоящая (<i>Musca sp.</i>), im.	8,6	40,8	1,57	1,78	7,7	28	0,25	0,14	
Долгоножка (<i>Tipula sp.</i>), im.	12,7	62,4	1,04	1,81	0	0	0,00	0,00	
Комар (<i>Culecidae sp.</i>), im.	6,3	10,3	0,78	0,23	7	8	0,12	0,02	
Гусеница совки (<i>Noctuidae sp.</i>), l	22,5	168,5	2,22	10,41	22,5	155,6	2,11	6,85	
Гусеница (<i>Lepidoptera sp.</i>), l	15,2	68,3	2,09	3,97	13,6	40	1,99	1,66	
Гусеница огневки (<i>Pyralididae sp.</i>) l.	0	0	0,00	0,00	13	60,5	0,25	0,31	
Гусеница пяденицы (<i>Geometridae sp.</i>), l	21,1	80,6	1,04	2,35	15,9	55,3	3,23	3,72	
Гусеница крапивницы (<i>Vanessa urticae sp.</i>), l.	31,7	330,7	0,39	3,61	0	0	0,00	0,00	
Гусеница бражника (<i>Sphingidae sp.</i>), l.	29,5	270,5	0,26	1,97	32,9	290	0,99	6,01	
Гусеница кольчатого шелкопряда (<i>Malacosoma neustria</i> L.), l.	0	0	0,00	0,00	22,8	228	0,50	2,36	
Гусеница голубянки (<i>Lycaenidae sp.</i>), l.	8,5	29,3	0,52	0,43	0	0	0,00	0,00	
Пяденица (<i>Geometridae sp.</i>), im.	12,7	56,7	0,39	0,62	16	120	0,12	0,31	
Совка (<i>Noctuidae sp.</i>), im.	15,8	141	0,65	2,56	18,6	164,4	0,99	3,40	
Голубянка (<i>Lycaenidae sp.</i>), im.	14	26,5	0,26	0,19	16,5	30	0,25	0,16	
Моль (<i>Micropteridae sp.</i>), im	9,1	24,9	1,83	1,27	8,3	20,7	0,37	0,16	
Бабочка (<i>Lepidoptera sp.</i>), im.	0	0	0,00	0,00	15,5	156	0,25	0,81	
Златоглазка (<i>Chrysopa sp.</i>), l.	6,5	19	0,26	0,14	0	0	0,00	0,00	
Краевик обыкновенный (<i>Mesocercus marginatus</i> L.), im.	13	83,5	0,26	0,61	0	0	0,00	0,00	
Слепняк (<i>Miridae sp.</i>), im.	7	18	0,13	0,07	0	0	0,00	0,00	
Хищник крошка (<i>Anthocoridae sp.</i>), im.	5,5	14	0,26	0,10	0	0	0,00	0,00	
Пилильщик (<i>Tenthredinidae sp.</i>), im.	14	113	0,26	0,82	0	0	0,00	0,00	
Личинка цимбекса (<i>Cimbex femorata</i> L.), l.	0	0	0,00	0,00	35,7	515,3	0,37	4,00	
Личинка пилильщика (<i>Tenthredinidae sp.</i>), l.	13,9	61,8	1,17	2,03	12,8	76,1	1,74	2,76	
Наездник (<i>Ichneumonidae sp.</i>), im.	12,4	25,2	0,65	0,46	0	0	0,00	0,00	
Муравей (<i>Lasius niger</i> L.), im.	7,1	21,3	8,09	4,81	7,5	25,2	2,73	1,32	
Андрена (<i>Andrena sp.</i>), im.	14	94	0,26	0,68	14	75	0,12	0,19	
Кобылка (<i>Acrididae sp.</i>), im.	13,7	67,6	5,48	10,32	16,5	102,4	6,58	14,06	
Личинка кобылки (<i>Acrididae sp.</i>), l.	10,9	45	2,22	2,78	12,8	60,6	1,49	1,88	
Личинка кузнечика хвостатого (<i>Tettigona caudata</i> L.), l.	15	212	0,13	0,77	33	430	0,12	1,11	
Личинка серого кузнечика	0	0	0,00	0,00	24	400	0,12	1,04	

(<i>Decticus verrucivorus</i> L.), l.								
Цикадка (<i>Jassidae sp.</i>) im.	6,5	10	0,26	0,07	0	0	0,00	0,00
Тля (<i>Aphidodea sp.</i>), im.	1,8	1,45	19,97	0,83	2,2	1,8	57,64	2,26
Листоблошка (<i>Psylloidea sp.</i>), im.	2,3	1,6	14,10	0,64	0	0	0,00	0,00
Коромысло большое (<i>Aeshna grandis</i> L.), im.	0	0	0,00	0,00	63	814	0,12	2,11
Бабка (<i>Corduliidae sp.</i>), im.	35,5	346,5	0,26	1,79	0	0	0,00	0,00
Стрелка (<i>Agrion sp.</i>), im.	34	69	0,13	0,25	0	0	0,00	0,00
Паук (<i>Aranea sp.</i>)	6,4	40,7	0,91	1,04	0	0	0,00	0,00
Паук-бокоход (<i>Thomisidae sp.</i>)	7,5	56,5	0,26	0,41	0	0	0,00	0,00
Сенокосец (<i>Phalangidae sp.</i>)	8	46	0,13	0,17	9	51	0,37	0,40
Паук-крестовик (<i>Epeira sp.</i>)	14	234	0,13	0,85	0	0	0,00	0,00
Паук домовый (<i>Tegenaria domestica</i>)	7	63	0,13	0,23	0	0	0,00	0,00
Паук-ликозида (<i>Licosidae sp.</i>)	12	92	0,13	0,33	8	76	0,12	0,20
Паук-пизаурида (<i>Pisauridae sp.</i>)	9,6	42,3	0,39	0,46	10	45	0,25	0,23
Вегетативные части растений	0	0	0,00	0,00	20,3	126,3	0,37	0,98
Вишня	16	352	0,13	0,92	0	0	0,00	0,00
Белый хлеб	13,8	214,4	1,04	6,34	12,9	216,6	4,22	19,06
Гречневая крупа	5	29,1	1,44	1,16	0	0	0,00	0,00
Семена подсолнечника	6,7	37,4	1,83	1,91	8,7	65,7	2,11	2,89
Фисташка	0	0	0,00	0,00	7	86,3	0,37	0,67
Арахис	0	0	0,00	0,00	7	87,5	0,25	0,45
Картошка	11,3	161,3	0,52	2,35	0	0	0,00	0,00
Каша	10	241	0,13	0,88	11	251	0,37	1,95
Вареный рис	13	10,5	1,70	0,50	0	0	0,00	0,00
Вермишель	11,4	15,4	2,74	1,12	0	0	0,00	0,00
Песок	1	1,8	0,52	0,03	0	0	0,00	0,00
Скорлупа	3,5	5,3	0,39	0,06	4,7	16,3	0,37	0,13
Земля	6	61	0,13	0,22	0	0	0,00	0,00

В целях более наглядного представления полученных результатов данные таблицы 17 были генерализованы (табл.19) с укрупнением таксономических категорий пищевых объектов воробьев.

Табл. 19.

Состав пищи птенцов домового и полевого воробьев (по крупным таксонам)

	Воробей полевой				Воробей домовый			
	Дли- на, мм.	Мас- са, мг.	% по встре- чаемости	% по мас- се	Дли- на, мм.	Мас- са, мг.	% по встре- чаемости	% по мас- се
жуки	7,14	38,77	11,88	12,58	10,34	119,61	4,60	11,46
личинки жу- ков	10,90	52,40	1,31	1,91	15,30	43,80	0,75	0,68
двукрылые	10,41	53,26	6,27	9,30	10,85	62,55	3,11	4,05
личинки и куколки дву- крылых	6,84	22,58	4,31	2,71	8,60	28,60	0,62	0,37
гусеницы	19,65	125,05	6,53	22,73	19,09	110,63	9,07	20,91
бабочки	11,35	53,20	3,13	4,64	15,86	116,83	1,99	4,84
личинки зла- тоглазок	6,50	19,00	0,26	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00
клопы	8,80	42,60	0,65	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00
пилильщики	14,00	113,00	0,26	0,82	0,00	0,00	0,00	0,00
личинки пи- лильщиков	13,90	61,80	1,17	2,03	16,84	153,61	2,11	6,76
наездники	12,40	25,20	0,65	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00
муравьи	7,10	21,30	8,09	4,81	7,50	25,20	2,73	1,32
одиночные пчелы	14,00	94,00	0,26	0,68	14,00	75,00	0,12	0,19
прямокры- лые	12,93	63,60	7,83	13,87	16,20	104,24	8,32	18,09
цикадки	6,50	10,00	0,26	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00
тли	1,80	1,45	19,97	0,83	2,20	1,80	57,64	2,26
листоблошки	2,30	1,60	14,10	0,64	0,00	0,00	0,00	0,00
стрекозы	35,00	254,0	0,39	2,04	63,00	814,0	0,12	2,11

		0				0		
пауки	8,10	59,99	2,09	3,49	9,17	53,17	0,75	0,83
вегетативные части растений	0,00	0,00	0,00	0,00	20,30	126,30	0,37	0,98
ягоды	16,00	352,00	0,13	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00
антропогенный корм	10,04	54,24	9,40	14,25	11,09	163,87	7,33	25,03
песок	1,00	1,80	0,52	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
скорлупа	3,50	5,30	0,39	0,06	4,70	16,30	0,37	0,13
земля	6,00	61,00	0,13	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00

Для воробьев характерна чрезвычайная изменчивость количества объектов, приносимых птенцам за один раз. По нашим данным, число объектов в одной порции может изменяться от 1 до 32. Вероятно, их может быть и еще больше.

Большая часть порций у обоих видов воробьев состоит из одного объекта. По одному птицы приносят к гнезду крупных беспозвоночных (беспозвоночных массой более 200 мг воробьи приносят исключительно по одному и даже весящих в пределах 50-200 мг тоже часто по одному) и объекты антропогенного происхождения (кусочки хлеба, не дифференцированную на отдельные зерна кашу, вермишель, картошку и т.д.).

Порции, состоящие из 2 и более объектов (максимальное их количество в такой порции около десятка), как правило, включают несколько сравнительно мелких беспозвоночных (массой до нескольких десятков мг) или несколько мелких вместе с одним более крупным. Наблюдения за кормящимися птицами показывают, что в этом случае воробьи сперва собирают мелкие объекты, пытаясь довести массу порции до оптимальной, при случайном добывании более крупного беспозвоночного птицы не продолжают дальше сбор мелких объектов, а сразу несут всю порцию в гнездо.

Порции, состоящие более чем из десятка объектов, всегда включают тлей или листоблошек, причем обычно из них состоит вся порция, но иногда в ней встречается еще и какое-нибудь другое насекомое, которое и обеспечивает основную массу порции.



Рис. 39. Размер порций птенцовой пищи домового и полевого воробьев

Порции с разным количеством объектов не только встречаются с разной частотой, но и неравноценны по своей массе. У домового воробья происходит закономерное снижение массы порции при увеличении количества объектов, причем масса порции с 10 и более объектами меньше, чем с одним, более чем в 4 раза (рис. 40).

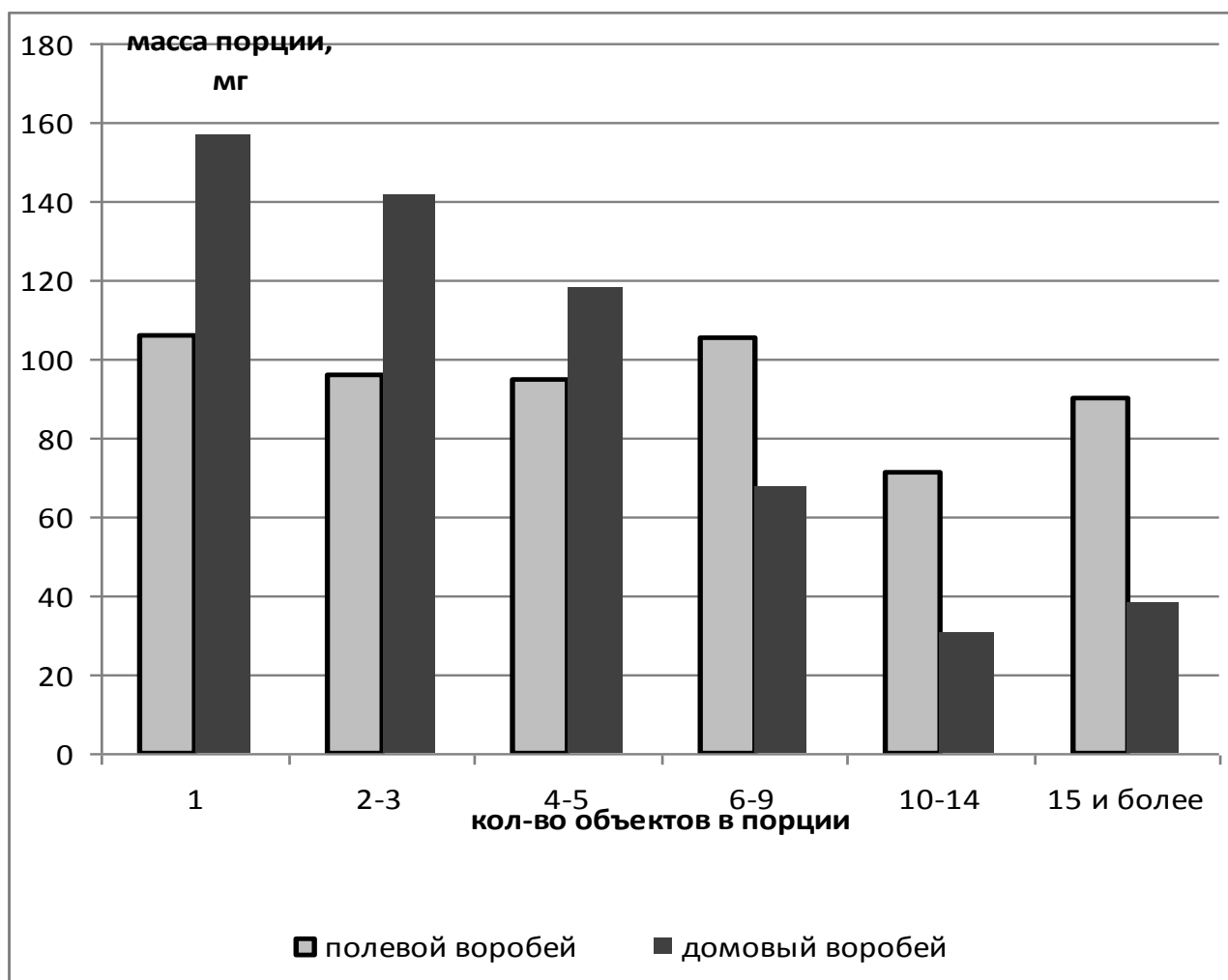


Рис. 40. Масса порций с разным количеством объектов.

Коэффициент корреляции массы порции и количества объектов у него составляет $-0,86$ ($p < 0,05$). У полевого воробья столь четкой картины не наблюдается, но некоторое уменьшение массы порции при возрастании числа объектов в ней характерно и для этого вида. Соответственно, коэффициент корреляции массы порции и количества объектов у него также отрицательный ($-0,5$). Закономерность уменьшения массы порции при увеличении количества составляющих ее объектов характерна для обоих видов воробьев, и степень их сходства по этому показателю составляет $0,64$ ($p < 0,05$).

Отличия по размеру пищевых объектов

Сравнительный анализ полученных нами данных показал, что одно из наиболее важных отличий в питании двух видов воробьев касается размера пищевых объектов (Рис. 41.).

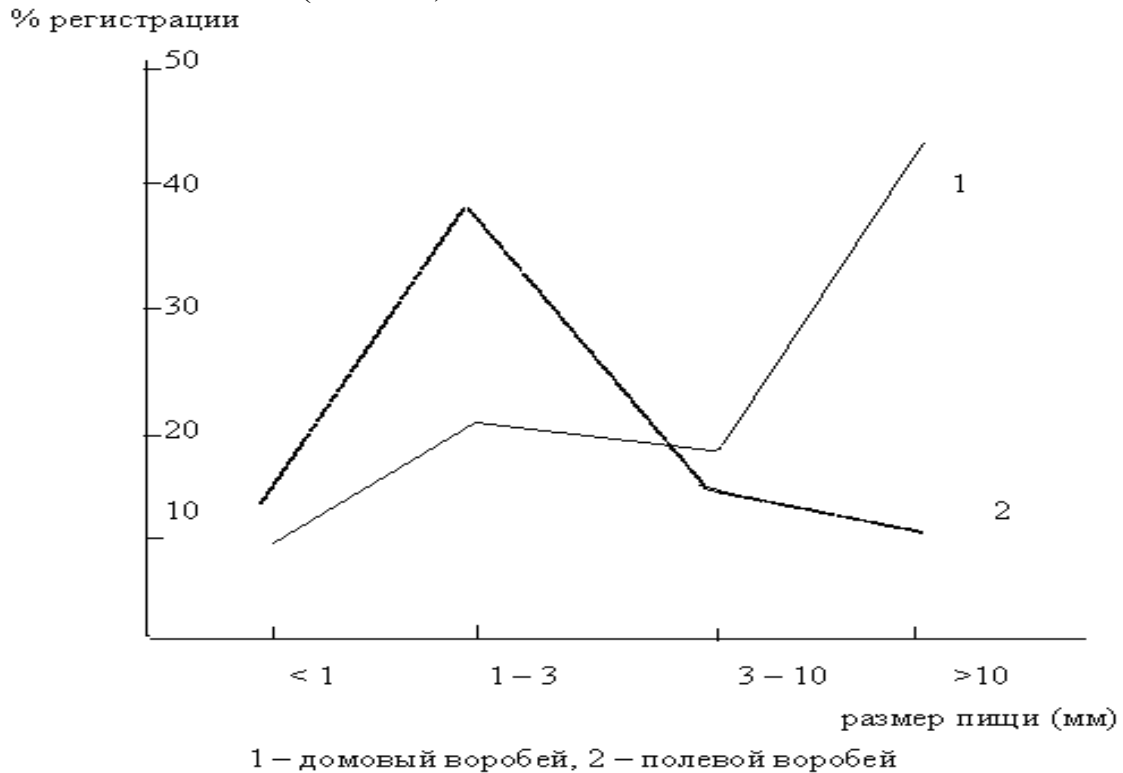


Рис. 41. Размер пищевых объектов воробьев

Пищевые объекты, поедаемые домовым и полевым воробьями, четко отличаются по размеру. Среди поедаемых полевым воробьем семян свыше 90 % составляют мелкие, размером 1-3 мм. Насекомые, которых ловят эти птицы, обычно не превышают по длине 10 мм. Объекты антропогенного происхождения, используемые полевым воробьем, как правило, имеют размер до 2-3 мм и фактически представляют собой крошки остатков пищи человека, образовавшиеся в результате растаптывания. В результате чуть более половины рациона полевого воробья (52 %) составляют пищевые объекты размером 1-3 мм, более мелкий или крупный корм поедается сравнительно редко.

Домовый воробей чаще, чем полевой, питается крупным кормом. Из объектов размером менее 3 мм в массовом количестве он использует только семена горца птичьего, однако они часто встречаются в рационе полевого воробья только в конце лета и осенью. Другие семена, охотно поедаемые домовым воробьем, – в первую очередь зерна сельскохозяйственных культур – достигают в длину 5-10 мм. Большая часть добываемых этими птицами беспозвоночных также входит в эту размерную группу, а такие насекомые, как взрослые кобылки, кузнечики, жуужелицы, хрущи и др., составляющие около трети животной пищи полевого воробья, достигают 15-20 мм. Из объектов антропогенного происхождения полевой воробей обычно поедает крупные

куски пищевых отходов человека. В целом мелкий корм (размером 1-3 мм) составляет не более 20 % рациона этого вида, столько же приходится на объекты длиной 3-10 мм. Основная масса пищи этого вида представлена объектами с размером более 10 мм.

Сезонные отличия в питании

Четкие межвидовые различия в питании двух видов воробьев существуют во все сезоны года. Наибольший уровень отличий наблюдается весной, когда из всех видов используемой воробьями пищи только 30% являются общими для домового и полевого воробьев.

Значительны также отличия в питании в осенний период. В это время рационы домового и полевого воробьев включают 35% общих видов пищи.

Более сходен таксономический состав пищи летом, когда общие виды корма составляют 47%. Максимально сходство по этому показателю зимой. В это время общие для домового и полевого воробьев виды пищи составляют 79% всего используемого ими набора кормов.

На самом деле во все сезоны года различия в питании двух видов воробьев еще значительнее, так как даже при использовании одних и тех же видов пищи их соотношение в кормовом рационе домового и полевого воробьев заметно отличается.

В каждый сезон года основу питания обоих видов воробьев – более 50 % рациона – составляют всего 2-4 вида пищи. За исключением семян горца птичьего, охотно поедаемых обоими видами воробьев, корм, составляющий основу питания одного из видов, в рационе другого в тот же сезон встречается в незначительном количестве – менее 5%. Мало используемые виды пищи могут поедаться домовым и полевым воробьями почти с одинаковой частотой.

Если учесть разное соотношение одних и тех же видов пищи в рационе двух видов воробьев, то оказывается, что сходство питания воробьев минимально в зимний период. Несмотря на то, что в это время в рационе домовых и полевых воробьев количество общих видов пищи максимально, разная роль их в питании двух видов воробьев обуславливает минимальное среди всех сезонов года перекрытие (0,48). Наиболее сходно питание домового и полевого воробьев (0,75) летом, когда основу их рациона составляет один вид пищи – семена горца птичьего, имеющиеся в период созревания в избытке. Весной и осенью, когда количество общих видов пищи в питании домового и полевого воробьев минимально, эти общие виды корма играют примерно одинаковую роль в рационе обоих видов. По этой причине перекрытие пищевых рационов домового и полевого воробьев весной и осенью достигает средних значений – соответственно 0,65 и 0,57 (Табл. 20.).

Состав пищи домового и полевого воробьев часто отличается даже при кормежке в смешанных стаях в одних и тех же местообитаниях. Так, например, в зимний период важным источником корма для воробьев служат семена

подсолнечника. Птицы могут поедать целые семена или мелкие крошки раздавленных людьми семян. Домовые воробьи поедают преимущественно целые семена, доля которых в их рационе в 4 раза превышает долю раскрошенных. Полевые воробьи, наоборот, предпочитают питаться крошками семян подсолнечника.

Табл. 20.

Перекрытие пищевых рационов домового и полевого воробьев

питание взрослых птиц	в среднем за год	0,61
	зима	0,48
	весна	0,65
	лето	0,75
	осень	0,57
питание птенцов	весна – лето	0,72

Это же наблюдается и при питании хлебом. Домовые воробьи примерно в 4 раза чаще поедают крупные (более 1 г) кусочки хлеба, чем хлебные крошки. В рационе полевых воробьев, напротив, доля хлебных крошек почти в 2 раза больше, чем крупных кусочков.

Предпочтение двумя видами воробьев пищи разного размера и твердости проявляется и при кормежке другими пищевыми объектами естественного и антропогенного происхождения.

Питание домового воробья более разнообразно, чем полевого. Вероятно, это связано с тем, что он использует разнообразную пищу антропогенного происхождения, поедая в то же время почти столько же видов насекомых и семян, как полевой воробей.

Сравнительный анализ питания взрослых птиц и птенцов

Питание взрослых воробьев и их гнездовых птенцов существенно отличается. Более 90% рациона (по встречаемости) птенцов обоих видов составляют беспозвоночные животные, преимущественно насекомые. В очень малом количестве гнездовые птенцы получают семена растений. В то же время, семена растений и остатки пищи человека охотно поедаются взрослыми воробьями, в том числе и выкармливающими птенцов. Наблюдая в гнездовой период за птицами, окольцованными цветными кольцами, мы часто видели, как они поедают хлеб, семена подсолнечника и других культурных и дикорастущих растений, разнообразные отбросы. Однако в рационе маленьких птенцов из этих гнезд были обнаружены почти исключительно насекомые. Оперившимся птенцам взрослые птицы иногда приносили и другой корм, но он составлял в рационе птенцов значительно меньшую долю,

чем у взрослых. В питании взрослых воробьев даже в период выкармливания птенцов в гнездах семена и объекты антропогенного происхождения составляют около 80%.

В 2005 г. мы наблюдали за гнездованием пары домового воробья в комнатном вольере. Птицам был предоставлен в избытке зерновой корм (просо, подсолнечник, овес, ячмень, пшеница, семена куриного проса), пшено, размоченный в воде хлеб, а из животной пищи – кобылки, тараканы, муравьиные куколки и живые мучные черви. В первые дни жизни птенцов родители приносили им исключительно насекомых. Хлеб птенцы получили впервые на восьмой день жизни, пшено – на девятый. Гнездо они оставили на одиннадцатый день после вылупления. Еще через день родители кормили их уже почти исключительно хлебом и пшеном, почти не принося насекомых. Сами взрослые птицы во время выкармливания птенцов потребляли животный корм в очень ограниченном количестве (не более трети рациона), причем исключительно муравьиные куколки и мучных червей (остальных насекомых интенсивно носили птенцам, но сами не ели).

Таким образом, коэффициент корреляции спектров питания взрослых воробьев и их птенцов у обоих видов оказался отрицательным. Значения этого показателя для домового воробья составили – 0,16, для полевого – 0,18. Уровень сходства пищевых рационов, рассчитанный по формуле Э. Пианки (1973), также оказался низким. Индекс перекрытия спектров питания птенцов и их родителей у полевого воробья составил всего 0,08, у домового оказался несколько выше (0,21).

Полученные нами данные хорошо согласуются с литературными. Однако по наблюдениям А. И. Ильенко (1976), в питании птенцов городских популяций воробьев преобладают объекты антропогенного происхождения и растительный корм (до 90% встречаемости). Автор объясняет это явление тем, что в условиях крупного города (исследования проводились в Москве) птицам трудно собрать необходимое количество беспозвоночных. Этим же объясняется высокая доля среди поедаемых птенцами насекомых крупных жуужелиц, других крупных жуков с твердыми покровами, жалящих перепончатокрылых и прочих групп, по отношению к которым в нормальных условиях у воробьев наблюдается отрицательная избирательность. Как правило, большинство воробьиных птиц приносит птенцам наиболее мягких, легко перевариваемых беспозвоночных (Симкин, 1990). В значительной степени это характерно и для воробьев. В пищевом рационе их птенцов беспозвоночные с твердыми покровами обычно играют небольшую роль (несколько процентов), основу питания составляет более мягкий корм (Мальчевский, 1959; Ильенко, Жантеев, 1963; Носков и др., 1981). Однако птенцы воробьев могут усваивать даже растительную пищу. По-видимому, они не столь сильно, как птенцы исключительно насекомоядных птиц, нуждаются в выкармливании наиболее мягкими беспозвоночными и в условиях города могут поесть почти любых съедобных насекомых (Лерхе, 1952; Птушенко, Иноземцев, 1968; Dekkert, 1973; Голованова, 1975, 1990; Калецкий, 1982; Клауснитцер, 1990;

Прокофьева, 1998, 2002а). Стремление воробьев выкармливать птенцов более нежной пищей в этих случаях проявляется в том, что птенцы получают довольно много беспозвоночных, в то время, как взрослые особи питаются почти исключительно растительным и антропогенным кормом.

Отличия в составе пищи птенцов

По нашим данным (Табл. 21.), птенцы полевого воробья получают более разнообразную пищу, чем домового (ширина спектра питания отличается в 3,6 раза), хотя вообще рацион птенцов у воробьев менее разнообразен, чем у специализированных насекомоядных птиц (Банникова, 1986).

Это связано с тем, что в рационе птенцов антропогенные объекты играют незначительную роль, а видовой состав поедаемых беспозвоночных несколько богаче у полевого воробья.

Табл. 21.

Ширина спектра питания домового и полевого воробьев

показатель	сезон	домовый	полевой
питание взрослых птиц	в среднем за год	0,29	0,22
	зима	0,23	0,13
	весна	0,36	0,11
	лето	0,18	0,31
	осень	0,41	0,33
питание птенцов	весна – лето	0,1	0,36

Наиболее существенные отличия в питании птенцов домового и полевого воробьев связаны с размером и подвижностью поедаемых насекомых. Полевые воробьи обычно приносят птенцам мелких и малоподвижных беспозвоночных. Более крупные и подвижные виды добываются этими птицами преимущественно в утренние часы, когда низкая температура и роса снижают активность насекомых. Домовые воробьи выкармливают птенцов более крупными насекомыми, многие из которых способны к полету и очень подвижны (Табл. 18.). Однако обнаружение в полученных от птенцов пищевых пробах крупных подвижных насекомых не всегда свидетельствует об их самостоятельной поимке воробьями. На обочинах всех городских автодорог в теплый период года всегда можно найти множество сбитых машинами насекомых, многие из которых могут оставаться живыми в течение нескольких часов, но теряют способность передвигаться и, соответственно, спасаться от преследования птиц. Учет сбитых машинами насекомых (длина маршрута

2750 м) показал, что на каждые 100 м обочины приходится в среднем 10,87 экземпляров насекомых, из них 6,8 (62,5%) относится к группам, обнаруженным в питании птенцов воробьев. Неоднократно доводилось наблюдать одиночных взрослых птиц или небольшие группы, целенаправленно передвигающихся вдоль обочины дороги и собирающих сбитых насекомых, которых потом относят птенцам. Воробьи также часто схватывают насекомых, даже не раненых в результате столкновения с транспортом, а ошеломленных и дезориентированных в результате попадания в турбулентные потоки воздуха, образованные движущимися машинами. Птицы сразу реагируют на аномалии в полете насекомых и ловят даже таких подвижных, как мухи и стрекозы, не прибегая к длительной погоне.

Избирательность в питании птенцов

На состав пищи птиц существенное влияние оказывает не только соотношение обилия разных видов корма в биотопах, но и характерная для каждого вида птиц избирательность в питании. Некоторые группы пищевых объектов в рационе птенцов составляют более высокую долю, чем в тех местах, где собирают корм взрослые птицы. Другие виды пищи, даже широко распространенные, используются редко.

Изучая только спектры питания воробьев, даже при определении насекомых до вида и учете их возрастных стадий не всегда можно в полной мере выявить факторы, определяющие отличия в питании птиц. Домовые и полевые воробьи обычно кормятся в разных микростациях. По данным энтомологического кошения, в местах кормежки двух видов воробьев соотношение численности разных групп беспозвоночных, поедаемых птицами, существенно отличается. По этой причине степень избирательности птиц по отношению к той или иной пище лучше характеризует особенности питания, чем доля этих видов пищи в рационе.

Пищевые предпочтения птиц зависят от многих факторов. По результатам исследований А. А. Иноземцева (1978), на избирательность в питании насекомоядных птиц существенное влияние оказывает соотношение численности разных групп беспозвоночных. Многочисленные виды гусениц поедаются полевыми воробьями почти пропорционально их встречаемости в лесу, тогда как по отношению к сравнительно редким видам птицы проявляют заметную положительную избирательность.

В наибольшей степени воробьями предпочитались некоторые группы жесткокрылых – щелкуны, коровки, несколько меньше – жужелицы. Сильно выраженная отрицательная избирательность проявлялась в отношении паукообразных, моллюсков, клопов, муравьев, стрекоз, прямокрылых и некоторых других насекомых (Иноземцев, 1978).

Анализ полученных нами данных показал, что степень избирательности по отношению к той или иной систематической группе беспозвоночных в разных гнездах воробьев, расположенных в различных местообитаниях, не-

сколько отличается. Однако есть и некоторые общие закономерности, проявляемые всеми особями одного вида.

Домовые и полевые воробьи проявляют неодинаковую избирательность по отношению к тем или иным группам беспозвоночных.

Для полевых воробьев характерна отрицательная избирательность по отношению к большинству жуков (долгоносикам, листоедам и коровкам). По отношению к мягкотелкам, жужелицам, щелкунам и небольшим пластинчатосым жукам избирательность положительная (0,16-0,9). Зависимость элективности по отношению к этим объектам следующая: птицы «избегают» жуков – обитателей густой травянистой растительности и предпочитают обитающих на поверхности почвы, а также демонстрируют активную положительную избирательность к сравнительно крупным жукам, уже безотносительно к их местам обитания. Однако в целом полевые воробьи демонстрируют слабую отрицательную избирательность по отношению к жукам и их личинкам. В отношении взрослых двукрылых полевые воробьи также демонстрируют отрицательную избирательность (за исключением некоторых синантропных мух, а также толкунчиков и долгоножек), которая, вероятно, объясняется высокой подвижностью этих насекомых. Личинок двукрылых, особенно журчалок, они, наоборот, предпочитают приносить птенцам (индекс элективности 0,76). Положительную избирательность полевые воробьи проявляют также к гусеницам и личинкам пилильщиков, муравьям (крылатые самки лазиусов), прямокрылым (особенно кобылкам), листоблошкам, стрекозам. Клопов, тлей, большинство перепончатокрылых и многих других насекомых, а также пауков они приносят птенцам очень редко, в несколько раз реже встречаемости этих объектов в природе, хотя некоторых из них, например, тлей, тем не менее, в значительном количестве. Из бабочек полевые воробьи демонстрируют положительную избирательность к совкам и пяденицам, к остальным – отрицательную или нейтральную.

Домовые воробьи так же неохотно поедают многих жуков (за исключением жужелиц и хрущей), их личинок. В отличие от полевых воробьев, домовые предпочитают самых крупных жесткокрылых, хотя из-за их низкой численности эти жуки и встречаются в пище птенцов реже многих более мелких. К двукрылым в целом они демонстрируют более выраженную отрицательную избирательность, чем полевые, хотя к некоторым синантропным мухам она наоборот, положительна. Часто домовые воробьи не только схватывают мух, малоподвижных в условиях холодной и влажной погоды, но и активно преследуют в воздухе. Более заметную избирательность, чем полевые воробьи, они проявляют в отношении личинок пилильщиков и гусениц, причем среди последних явно предпочитают гусениц совок и пядениц. Кроме этих насекомых, положительная избирательность у домовых воробьев наблюдается в отношении прямокрылых и стрекоз, а отрицательная – пауков, перепончатокрылых и клопов. Интересно, что небольшая положительная элективность (0,32) наблюдается в отношении тлей, что, вероятно, может

объясняться недостатком других насекомых в некоторых кормовых станциях домовых воробьев.

В таблице 22 приведены данные по избирательности в питании птенцов домового и полевого воробьев. При обработке данных мы исключили все случаи, когда численность в природе объектов, встреченных в питании птенцов, не могла быть адекватно определена. При этом дело было не только в недостаточном объеме данных. Так, в питании птенцов полевого воробья была обнаружена личинка плавунца, которую птица добыла, вероятно, на дне высыхающей лужи. Понятно, что в учетах наземных беспозвоночных данный объект не может быть встречен. А учет водной фауны не даст представления о том, какая ее часть останется доступной для воробьев при высыхании луж. Численность беспозвоночных, обитающих в слое почвы, можно определить путем анализа почвенных проб. Но для птиц доступны лишь те особи, которые либо случайно оказались на поверхности, либо находились на глубине нескольких миллиметров. При обычных учетах отделить их от других представителей тех же видов невозможно, следовательно, нельзя рассчитать, сколько доступных представителей таких беспозвоночных находится на кормовых участках воробьев. В тех случаях, когда в питании птиц или при учетах был обнаружен всего один экземпляр какого-либо вида беспозвоночных, на достоверности полученных данных сказывается высокая вероятность случайных факторов, поэтому их репрезентативность оказывается низкой, и мы не включили их в таблицу.

Табл. 22.

**Избирательность в питании птенцов домового и полевого воробьев
разными таксономическими группами беспозвоночных**

Беспозвоночные	Полевой воробей	Домовый воробей
Мякотелка (<i>Cantharis</i> sp.), im.	0,16	-0,55
Листоед (<i>Chrysomelidae</i> sp.), im.	-0,27	-0,35
Личинка листоеда (<i>Chrysomelidae</i> sp.), l.	-0,16	-1,00
Долгоносик (<i>Curculionidae</i> sp.), im.	-0,18	-0,81
Жужелица (<i>Carabidae</i> sp.), im.	0,62	0,60
Личинка жужелицы (<i>Carabidae</i> sp.), l.	0,09	-1,00
Бронзовка золотая (<i>Cetonia aurata</i> L.), im.	-1,00	0,11
Майский жук (<i>Melolontha hippocastani</i> F.), im.	-1,00	0,33
Нехрущ (<i>Amphimallon solstitialis</i> L.) im.	0,90	0,43
Коровки (<i>Coccinellidae</i> sp.), im.	0,55	-0,29
Личинка коровки (<i>Coccinellidae</i> sp.), l.	-0,78	-1,00
Щелкун (<i>Elateridae</i> sp.), im.	0,44	-0,17
Прочие жуки (<i>Coleoptera</i> sp.), im.	-0,72	-1,00
Личинка журчалки (<i>Syrphidae</i> sp.), l.	0,53	-1,00
Муха комнатная (<i>Musca domestica</i> L.), im.	-1,00	0,93

Журчалка (<i>Syrphidae</i> sp.), im.	-1,00	0,22
Ктырь (<i>Asillis</i> sp.), im.	-1,00	0,00
Златоглазик (<i>Chrysops</i> sp.), im.	0,45	-1,00
Муха серая мясная (<i>Sarcophaga carnaria</i> L.), im.	0,52	-0,14
Тахина (<i>Tachinidae</i> sp.), im.	-0,58	-1,00
Толкунчик (<i>Empididae</i> sp.), im.	0,83	-1,00
Муха синяя мясная (<i>Calliphora vomitoria</i> L.), im.	-1,00	-0,58
Муха зеленая падальная (<i>Lucilia</i> sp.) im.	-1,00	-0,63
Муха настоящая (<i>Musca</i> sp.), im.	-0,08	-0,76
Долгоножка (<i>Tipula</i> sp.), im.	0,35	-1,00
Комар (<i>Culecidae</i> sp., <i>Chironomidae</i> sp.), im.	0,13	-0,66
Прочие двукрылые (<i>Diptera</i> sp.), im.	-1,00	-1,00
Гусеница совки (<i>Noctuidae</i> sp.), l	0,57	0,55
Гусеница (<i>Lepidoptera</i> sp.), l	-0,08	-0,10
Гусеница огневки (<i>Pyralididae</i> sp.) l.	-1,00	0,00
Гусеница пяденицы (<i>Geometridae</i> sp.), l	0,05	0,55
Гусеница бражника (<i>Sphingidae</i> sp.), l.	0,98	0,99
Пяденица (<i>Geometridae</i> sp.), im.	0,45	-0,09
Совка (<i>Noctuidae</i> sp.), im.	0,51	0,65
Моль (<i>Micropteridae</i> sp.), im	0,21	-0,52
Бабочка (<i>Lepidoptera</i> sp.), im.	-1,00	-0,50
Златоглазка (<i>Chrysopa</i> sp.), l.	-0,55	-1,00
Краевик обыкновенный (<i>Mesocerus marginatus</i> L.), im.	0,68	-1,00
Слепняк (<i>Miridae</i> sp.), im.	-0,95	-1,00
Хищник крошка (<i>Anthocoridae</i> sp.), im.	-0,21	-1,00
Пилильщик (<i>Tenthredinidae</i> sp.), im.	0,68	-1,00
Личинка пилильщика (<i>Tenthredinidae</i> sp.), l.	0,21	0,47
Наездник (<i>Ichneumonidae</i> sp.), im.	0,04	-1,00
Муравей (<i>Lasius niger</i> L.), im.	0,31	-0,22
Андрена (<i>Andrena</i> sp.), im.	-0,65	-0,82
Кобылка (<i>Acrididae</i> sp.), im.	0,67	0,71
Личинка кобылки (<i>Acrididae</i> sp.), l.	0,34	0,15
Личинка кузнечика хвостатого (<i>Tettigona caudata</i> L.), l.	-0,07	-0,09
Личинка серого кузнечика (<i>Decticus verrucivorus</i> L.), l.	-1,00	-0,09
Цикадка (<i>Jassidae</i> sp.) im.	-0,85	-1,00
Тля (<i>Aphidodea</i> sp.), im.	-0,19	0,32
Листоблошка (<i>Psylloidea</i> sp.), im.	0,55	-1,00
Стрекозы (<i>Odonata</i> sp.), im.	0,97	0,91
Паук-скакунчик (<i>Salticidae</i> sp.)	-1,00	-1,00

Паук (Aranea sp.)	-0,40	-1,00
Паук-бокоход (Thomisidae sp.)	-0,35	-1,00
Сенокосец (Phalangidae sp.)	0,43	0,75
Паук-крестовик (Epeira sp.)	-0,64	-1,00
Паук домовый (Tegenaria domestica)	1,00	0,00
Паук-ликозида (Licosidae sp.)	1,00	1,00
Паук-пизаурида (Pisauridae sp.)	0,32	0,10

Сравнительный анализ наших и литературных данных показал, что степень избирательности воробьев по отношению к большинству групп беспозвоночных в разных условиях мало изменяется. Однако для некоторых групп дело обстоит иначе. По нашим данным, полевые воробьи проявляют сильную положительную избирательность по отношению к саранчевым. По наблюдениям А.А. Иноземцева (1978), избирательность полевого воробья по отношению к ним отрицательна. Это может объясняться биотопическими отличиями. Очень редкие виды корма обычно почти не используются птицами, хотя и встречаются на их кормовых участках (Хайнд, 1975). В лесных экосистемах, где проводилась работа А.А. Иноземцева, численность кобылок очень низка, что, возможно, и определило отрицательную избирательность к этим насекомым со стороны воробьев.

Сравнение полученных нами данных показало значительное сходство пищевых предпочтений воробьев каждого вида даже в разных биотопах. По результатам корреляционного анализа сходство статистически достоверно ($k = 0,56$; $p < 0,05$).

Изучение избирательности в пище домовых и полевых воробьев показало, что насекомые, охотно используемые одним из видов, другим поедаются редко, однако сходство двух видов воробьев по этому показателю все же существенно ($k = 0,57$; $p < 0,05$).

При определении беспозвоночных, служащих пищей птицам, до уровня отряда, пищевые предпочтения двух видов воробьев отличаются еще меньше (Табл. 23).

Табл. 23.

Избирательность в питании птенцов домового и полевого воробьев (насекомые определены до уровня отряда)

компоненты пищи	домовый воробей	полевой воробей
Diptera, im	- 0,61	- 0,35
Diptera, l	0,02	0,76
Coleoptera, im	- 0,54	- 0,13
Coleoptera, l.	- 0,47	- 0,22
Lepidoptera, l.	0,36	0,21
Lepidoptera, im	0,15	0,07

Orthoptera	0,54	0,52
Homoptera	- 0,56	- 0,16
Hemiptera	- 1,0	- 0,84
Hymenoptera	- 0,58	0,32
Odonata	0,97	0,91
Arachnida l, im.	- 0,67	- 0,28

Как правило, при обработке результатов укрупнение систематических групп создает впечатление о совпадении состава пищи близких видов. Это объясняется в первую очередь тем, что в состав крупного таксона входят виды, сильно отличающиеся один от другого по целому ряду параметров. Учитывая наиболее важные из этих параметров, можно обнаружить отличия в использовании разными видами птиц даже одних и тех же групп беспозвоночных.

Анализ полученных данных показал, что по отношению к мелким насекомым (менее 10 мг) независимо от их систематической принадлежности у обоих видов воробьев существует отрицательная избирательность. По мере увеличения размера пищевых объектов домовые воробьи используют их все активнее. Эти птицы предпочитают питаться наиболее крупными беспозвоночными. Это характерно также и для популяций домового воробья, обитающих в южных регионах, где птицы также наиболее часто поедают крупных насекомых (Анохина, 1987). Некоторые другие виды воробьиных птиц также предпочитают корм более крупных размеров, при этом чаще всего поедаются объекты, требующие менее продолжительных манипуляций. Птицы способны игнорировать менее подходящий корм, активно разыскивая предпочитаемый. Они демонстрируют такое поведение независимо от соотношения двух типов пищи (Krebs et al., 1977).

Полевые воробьи чаще всего поедают корм средних размеров (50-100 мг), более крупных беспозвоночных используют сравнительно редко (табл. 24).

Табл. 24.

Избирательность в питании птенцов домового и полевого воробьев разными по размеру пищевыми объектами

Масса беспозвоночных (мг).	Домовый воробей (Е).	Полевой воробей (Е).
1-10	- 0,55	- 0,19
10-50	- 0,12	0,26
50-100	0,64	0,51
100-300	0,77	0,21

Отличия в размере используемых домовым и полевым воробьями пищевых объектов сохраняются во всех станциях. Предпочтение разной по размеру пищи проявляется даже в тех случаях, когда таксономический состав беспозвоночных в рационе домового и полевого воробьев мало отличается. С другой стороны, при значительных индивидуальных особенностях питания, характерных для воробьев, как и для некоторых других птиц (Прокофьева, 2002б).

Результаты природных и лабораторных экспериментов

Зимой, когда оба вида воробьев охотно посещают кормушки, мы проводили эксперименты для оценки влияния размера и твердости пищи на выбор ее птицами. Полученные данные показывают, что при наличии выбора домовые воробьи охотнее поедают крупные, а полевые – мелкие объекты.

При питании на кормушках, в каждом отделении которых находились кусочки высушенного и размолотого белого хлеба разных размеров, максимальное количество полевых воробьев – 37,4% кормилось в отделении кормушки с крошками размером 0,5-1,5 мм. Более крупные объекты поедались полевыми воробьями в меньшей степени – в отделении кормушки с кусочками хлеба размером 1,5-3,5 мм находилось 32,2% птиц, в отделении с кусочками более 3,5 мм – 17,6%. Очень мелкий корм также неохотно поедался полевыми воробьями – в отделении кормушки с крошками хлеба размером 0,5 мм кормилось 12,8% птиц. При питании размолотыми семенами пшеницы и кукурузы полевые воробьи также предпочитают кусочки размером 0,5-3,5 мм.

Домовые воробьи наиболее охотно поедали пищу размером более 3,5 мм. В отделениях кормушки с объектами такого размера находилось 64% домовых воробьев. Корм размером менее 0,5 мм они вообще не поедали. При отсутствии в кормушке более крупных объектов полевые воробьи все же питаются таким мелким кормом, а домовые улетают на поиски другой пищи.

Межвидовые отличия домового и полевого воробьев по использованию в экспериментальных условиях пищевых объектов разного размера статистически достоверны (χ^2 , $p < 0,01$).

Эксперименты по оценке влияния твердости пищи на выбор ее воробьями с использованием семян растений, различающихся по прочности оболочек, показывают, что полевой воробей предпочитает более мелкие и менее твердые семена по сравнению с домовым. В экспериментальных условиях эти различия статистически достоверны (χ^2 , $p < 0,05$).

Полевые воробьи практически не поедают семена, для раздавливания оболочки которых требуется усилие более 7 кг. Как правило, такая непрочная оболочка характерна для мелких семян – например, проса, куриного проса, одуванчика и других.

Домовые воробьи способны поесть крупные твердые семена подсолнечника, овса, пшеницы и других растений. Для раздавливания оболочек таких семян требуется усилие 7-20 кг.

Твердость и размер кормовых объектов оказывают существенное влияние на эффективность питания воробьев. Домовые воробьи значительно быстрее, чем полевые, поедают крупный твердый корм. Напротив, полевые воробьи с большей скоростью собирают мелкие объекты. Семена размером 2-3 мм с не очень прочными оболочками (просо) поедаются обоими видами воробьев почти с одинаковой скоростью (Табл. 25.).

Табл. 25.

Продолжительность манипуляций с кормом при питании домового и полевого воробьев семенами разных размеров и твердости

Вид семян	число семян, съеденных за 1 минуту	
	домовый воробей	полевой воробей
пшеница*	2	–
овес*	3	–
подсолнечник	3,4	1,1
просо	32	36
куриное просо	43	62
одуванчик	33	51
горец птичий	28	40

*спелые сухие семена пшеницы и овса не поедались полевыми воробьями, попытки птиц очистить их от оболочек были неудачными. Неспелые и проросшие семена этих злаков успешно поедаются птицами.

Результаты наших экспериментов свидетельствуют об определенной пищевой специализации у двух видов воробьев по отношению к размеру и твердости кормовых объектов.

В ряде публикаций также имеются отдельные сведения о том, что домовые воробьи питаются более крупным и твердым кормом, чем полевые. Кормясь семенами сельскохозяйственных растений, домовые воробьи поедают как зерно в стадии молочной спелости, так и полностью созревшее (Штегман, 1956; Ильенко, Жантиев, 1963; Голованова, 1975; Ильенко, 1976 и др.). Спелое сухое зерно даже чаще используется домовыми воробьями, чем незрелое. Это обусловлено тем, что домовые воробьи сравнительно редко кормятся на полях со злаковыми культурами, предпочитая посещать места хранения зерна или собирать потерянные при транспортировке семена, в основном на территории населенных пунктов (Судиловская, 1954; Владышевский, 1975, 1982; Ильенко, 1976; Дедкова, 1984; Рахимов, 2001 и др.). Крупные семена культурных злаков могут составлять до 67% рациона этих птиц (Ion, 1992). Домовые воробьи способны поедать даже такие крупные объекты, как орешки липы (Ильенко, 1976). При наличии возможности выбора, однако, птицы предпочитают неспелые или проросшие семена (Кадочников, 1951; Некрасов, 1958; наши данные).

Полевые воробьи также могут поедать семена культурных злаков. В отличие от домовых, в рационе полевых воробьев встречаются почти исключительно незрелые семена этих растений. Спелое сухое зерно пшеницы, овса и другие сходные по размеру и твердости оболочки семян составляют обыч-

но 2-5% рациона полевого воробья (Благосклонов, 1950; Портенко, 1957; Мальчевский, 1959; Dekkert, 1973 и др.). Более мелкие семена культурных растений, например, просо, охотно используются полевыми воробьями и в спелом состоянии. В целом семена зерновых культур в сельскохозяйственных районах в течение всего года могут составлять 20-58% рациона полевых воробьев (Ion, 1992). При этом анализ содержимого желудков показывает, что птицы не всегда очищают зерна от оболочек, хотя покровы поедаемых ими семян отличаются небольшой прочностью (Носков и др., 1981; наши данные).

Изучение питания воробьев в природных условиях, как и результаты экспериментов, свидетельствует об определенной пищевой специализации двух видов в отношении твердости пищевых объектов. Полевой воробей предпочитает поедать мелкие и нетвердые объекты, домовый кормится крупной и более твердой пищей.

Таким образом, основные отличия в питании домового и полевого воробьев касаются размеров и твердости пищи. В различных условиях птицы могут использовать разнообразные кормовые объекты, однако при этом каждый вид демонстрирует специфические предпочтения, которые проявляются в питании как взрослых особей, так и гнездовых птенцов.

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Альбинизм в городских популяциях домовых и полевых воробьев

О причинах аномалий окраски у птиц антропогенных ландшафтов у исследователей нет единого мнения. В ряде работ отмечена связь степени проявления альбинизма с условиями питания, полом и возрастом птиц (Ильенко, 1960; 1976). Изменения окраски пера у птенцов обычно связывают с условиями их жизни в гнездовой период.

В то же время известно, что полный альбинизм является результатом мутации и при скрещивании оказывается рецессивным признаком (Бородин, 1983; Dewsbury, 1978).

В 1998-2001 гг. мы специально изучали частоту проявления альбинизма у воробьев. За это время было обнаружено 29 воробьев – частичных альбиносов, среди которых домовые воробьи составили 69% (20 особей), а полевые – 31% (9 особей). Пять особей удалось отловить и содержать в течение 6-30 месяцев в вольерах. С этими птицами проводили эксперименты по определению влияния условий питания на степень проявления альбинизма. За 4-6 месяцев до очередной линьки птиц начинали кормить только одним видом пищи и не изменяли рацион до окончания линьки. Использовали три основных вида пищи: 1) насекомые (кузнечики и кобылки), 2) семена растений (40% проса, 40% овса, 20% семян подсолнечника), 3) стандартная кормовая смесь для насекомоядных птиц – "мягкий корм" (тертая морковь, размолотый белый хлеб) (Носков, 1984).

Вместе с каждым частичным альбиносом содержали по две особи того же вида с нормальной окраской. При линьке анализировали изменения в окраске оперения птиц.

Как показал в подобных экспериментах с черными дроздами (*Turdus merula*) Роллин (Rollin, 1959), у этих птиц в зависимости от условий питания развивались черные, серые или белые (при кормлении "мягким кормом") перья. Появление частичного альбинизма в лабораторных условиях характерно и для других видов птиц. Нам приходилось наблюдать зарянку (*Erithacus rubecula*), содержащуюся в клетке с двухмесячного возраста. В течение 6 месяцев эту птицу кормили исключительно "мягким кормом". При линьке в этих условиях у нее появилось 7 белых перьев (маховых и рулевых). За 4 месяца до следующей линьки зарянку стали кормить только насекомыми, в результате при линьке белые перья вновь заменились нормальными.



Рис. 42. Молодой домовый воробей-абберант (с белыми маховыми перьями)

Однако у всех воробьев, с которыми мы проводили эксперименты, при линьках количество и расположение белых перьев не изменялось. Перья с нормальной окраской заменялись нормальными, белые – белыми. В тех же условиях у птиц с нормальной окраской признаков альбинизма не появилось.

При наблюдении в течение четырех лет за частичными альбиносами в природе также не было отмечено изменения степени альбинизма у взрослых птиц. Видимо, по крайней мере в части случаев, частичный альбинизм не связан с условиями среды и, вероятно, имеет генетическую природу. Однако у части молодых воробьев при постъювенильной линьке исчезали все признаки альбинизма. Вероятно, в этих случаях аномальная окраска была связа-

на с питанием птенцов в гнездовой период, как описано в ряде публикаций (Ильенко, 1976).

Доля частичных альбиносов в популяциях воробьев заметно отличается в разных биотопах. Среди домовых и полевых воробьев альбиносы встречаются в основном в городских популяциях (Ильенко, 1976).

При учетах численности воробьев наибольшее количество птиц с отклонениями в окраске зарегистрировано в центре города и в районах новостроек. В этих биотопах частичные альбиносы могут составлять до 1,3% воробьев, что близко к результатам, полученным А.И. Ильенко (1976) для г. Москвы, где этот показатель равен 1,2%. В других биотопах г. Рязани частичные альбиносы встречаются единично. Доля птиц с аномальной окраской отличается не только в разных городских биотопах, но и в соседних микропопуляциях, обитающих в одном типе биотопа. В каждой популяции доля частичных альбиносов не изменялась в течение 4-х лет наблюдений, хотя персональный состав популяции за это время обновляется более чем на 80%. В ряде случаев между такими популяциями не было выявлено достоверных отличий ни по питанию птиц, ни по структуре биотопа (сходство статистически достоверно, χ^2 , $p < 0,05$). Сами частичные альбиносы также не отличались от птиц нормальной окраски ни по питанию, ни по поведению, ни по продолжительности жизни. При визуальных наблюдениях за питанием (насекомые определялись до отряда, семена растений и антропогенные объекты – до вида) сходство пищевых рационов частичных альбиносов и птиц нормальной окраски, обитающих в одном биотопе, оказалось статистически достоверно (χ^2 , $p < 0,05$). Еще более сходным оказалось кормовое поведение частичных альбиносов и нормальных птиц, особенно последовательности выполнения кормовых маневров (χ^2 , $p < 0,01$). По продолжительности жизни частичные альбиносы также не отличаются от птиц с нормальной окраской (χ^2 , $p < 0,05$).

В г. Рязани среди частичных альбиносов преобладают воробьи со слабым проявлением альбинизма, составившие 88% всех частичных альбиносов, 24% составили птицы со средним и 14% – с сильным проявлением альбинизма. Среди последних было отмечено три совершенно белых воробья, которые почти не встречаются в московских популяциях (Ильенко, 1976). По данным ряда публикаций, белые перья обычно располагаются на теле птицы асимметрично (Ильенко, 1960; 1976). Среди 62 частичных альбиносов, обследованных А.И. Ильенко (1976) в г. Москве, не было ни одного с симметричным расположением белых перьев. Однако среди наблюдавшихся нами 29 птиц с признаками частичного альбинизма было отмечено 4 таких особи, все со средним проявлением альбинизма.



Рис. 43. Самка домового воробья со средним проявлением альбинизма с почти симметричным расположением белых перьев

Кроме альбинизма, у домовых и полевых воробьев встречаются и другие аномалии окраски. Мы наблюдали по одной особи домового и полевого воробьев палевой окраски, был зарегистрирован домовый воробей с нормальной окраской оперения, но розовыми когтями (в норме они темно-серые). Кроме того, наблюдали полевого воробья с одновременным проявлением альбинизма и меланизма. Этого воробья окольцевали птенцом в гнезде, в то время его окраска не отличалась от нормальной. После постъювентильной линьки у него появилось 8 белых с черными кончиками маховых перьев, бока головы стали черными без типичного для вида рисунка, появились черные перья на зобе и брюхе. При следующей линьке окраска этой особи не изменилась.

По нашим наблюдениям, все типы аномальной окраски у взрослых домовых и полевых воробьев в природных условиях не изменяются в течение всей жизни особи, изменчивость наблюдается только у молодых птиц.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВОРОБЬЕВ

Антропотолерантность

Данные, полученные при изучении антропотолерантности домового и полевого воробьев, свидетельствуют о глубоком сходстве в реакциях этих видов на присутствие человека. Так, во всех городских станциях оба вида воробьев гораздо спокойнее реагируют на приближение человека, если он идет не прямо в направлении птицы, а под довольно большим углом (рис. 44,45). При повторном приближении того же человека дистанция испугивания птиц увеличивается.

На отношение воробьев к присутствию человека оказывает влияние целый комплекс факторов. По нашему мнению, среди них можно выделить два основных. Это:

1. интенсивность движения людей в данном месте (чем она выше, тем меньше дистанция испугивания);
2. характер биоценологических связей воробьев с человеком в данном месте и в данное время года.

Под биоценологическими связями в данном случае мы понимаем только один момент: рассматривают ли птицы человека как источник потенциальной подкормки. Несомненно, любое проявление агрессии человека по отношению к птицам повышает дистанцию испугивания последних, однако такие случаи за 12 лет исследований нами наблюдались единично, и вряд ли они могут сильно влиять на поведение популяции птиц в целом. В то же время, подкормку воробьев человеком удается наблюдать (даже не ставя специальной цели) практически ежедневно.

Люди подкармливают воробьев или теряют остатки пищи, что в данном случае аналогично подкормке, неодинаково часто в разных станциях. В центральной части города существует множество пунктов питания, люди часто едят на улице и теряют остатки пищи. Густая дорожная сеть оснащена многочисленными остановками транспорта, многие из них в то же время являются пунктами продажи семечек подсолнечника и других пищевых продуктов, которые люди тоже едят здесь же, и часть этой пищи потребляется воробьями. Сходная ситуация наблюдается в районах новостроек, но здесь меньше как концентрация источников антропогенной пищи, так и количество людей в светлое время суток (это в основном «спальные районы»). На участках старых городских окраин постоянных источников антропогенной пищи в несколько раз меньше. В деревенском ландшафте они вообще практически отсутствуют. На территориях, занятых зелеными насаждениями, источником антропогенной пищи для воробьев служат только немногочисленные места массового отдыха, где люди едят и теряют остатки пищи. Целенаправленная подкормка воробьев людьми происходит чаще всего в центральной части города (на крупных площадях, остановках транспорта и др.), в районах новостроек (в основном на остановках) и, в меньшей степени, в небольших скверах, где птицы концентрируются у наиболее посещаемых лавочек.

С другой стороны, потребность птиц в подкормке тоже меняется в течение года. Поэтому даже в одном и том же месте, не говоря уже о разных станциях, в разные сезоны птицы существенно отличаются по степени антропопотолерантности. Даже в течение одного сезона и в одном месте могут наблюдаться существенные различия в зависимости от состояния птицы в данный момент. Так, воробьи, ожидающие подкормки где-нибудь на остановке транспорта, подпускают к себе людей на более близкое расстояние, чем те же самые особи, кормящиеся на соседнем газоне семенами.

В результате, при обобщении всех имеющихся данных межвидовые отличия практически полностью стираются, хотя и можно отметить, что домовые воробьи более спокойно реагируют на приближение людей (рис. 44).

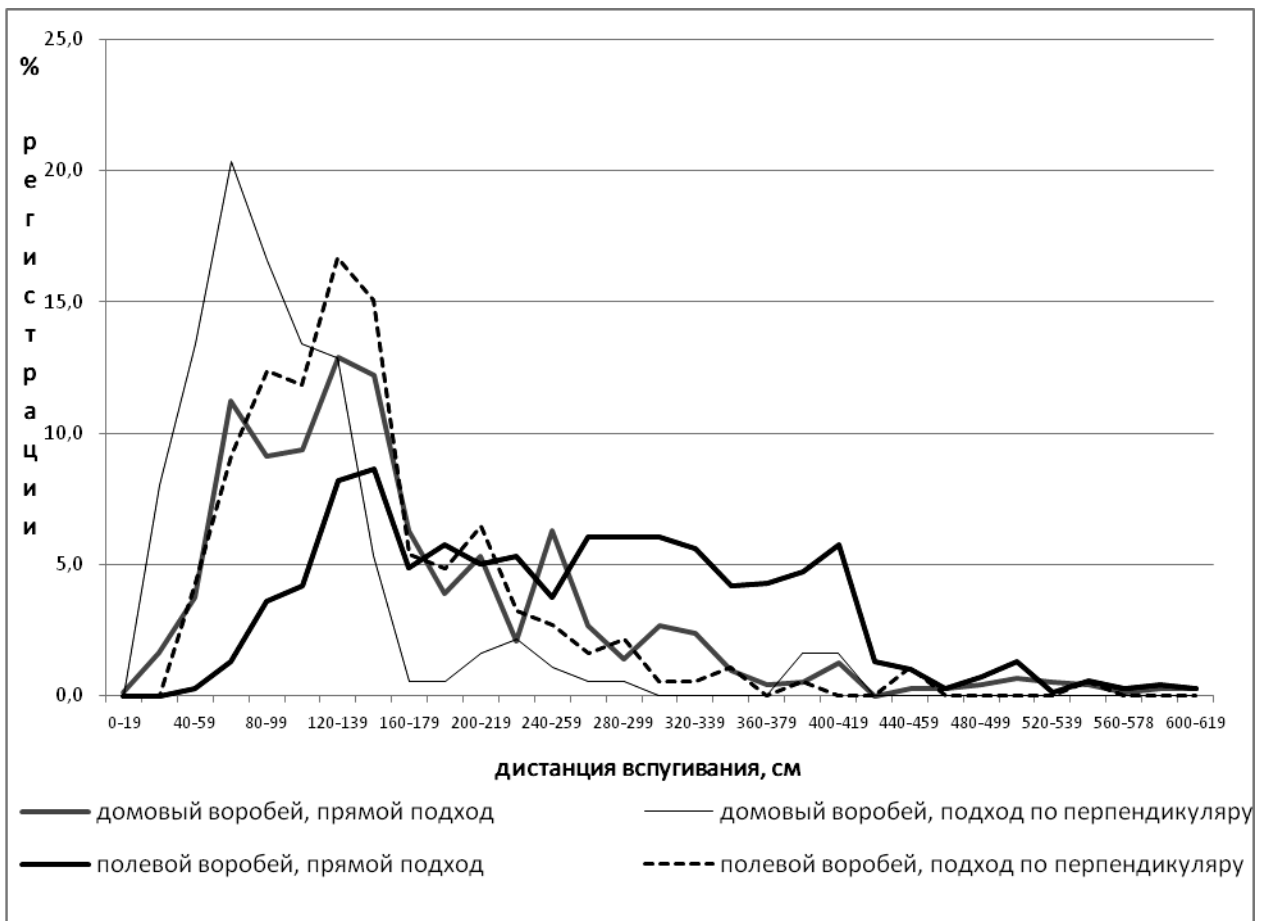
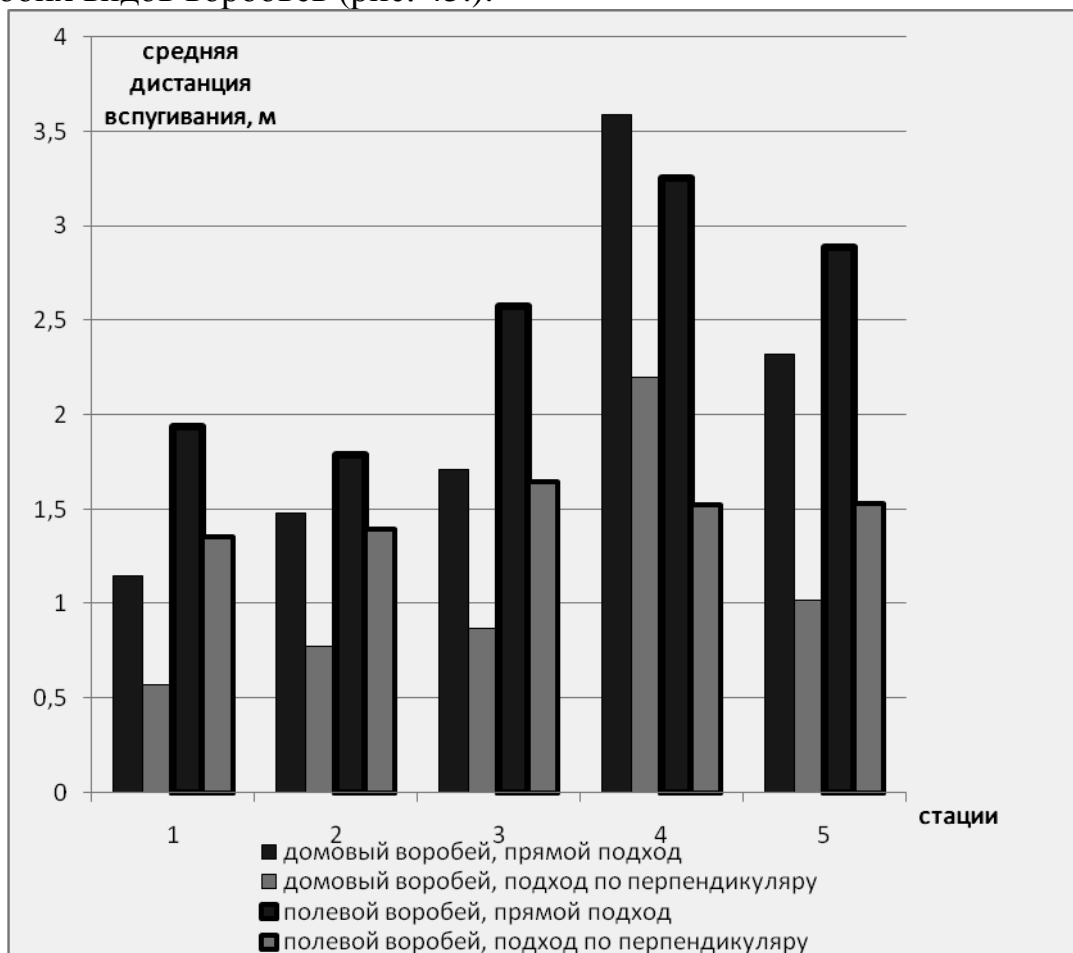


Рис. 44. Обобщенные данные по дистанции испугивания воробьев (все сезоны и все станции)

По графику видно, что, с одной стороны, птицы даже одного вида демонстрируют широчайший разброс реакции на приближение человека (дистанция испугивания у отдельных особей обоих видов может составлять от 0,2-0,5 до более 6 м), а с другой, существует определенный пик реакции, более крутой у домового воробья. Больше разнообразие реакций воробьев характерно для случаев, когда человек подходит к птице по прямой (рис. 44).

Анализируя дистанцию испугивания воробьев в зависимости от станции, можно отметить, что существует непосредственная связь между степенью урбанизации территории и антропоустойчивости воробьев. В центральной части города и в районах новостроек птицы относятся к появлению человека наиболее спокойно (рис. 45.). Несколько больше дистанция испугивания в районах старых городских окраин, еще больше на территориях, занятых зелеными насаждениями, и максимальна она в деревенском ландшафте. Можно было бы предположить, что в деревенском ландшафте птицы должны бы проявлять большую терпимость к человеку, чем в парках и лесопосадках. Однако в состав последней станции оказались включены и небольшие парки и скверы, где высока интенсивность движения людей, а воробьи нередко питаются остатками пищи человека около лавочек, урн, а также пользуются подкормкой. Многие из этих птиц посещают зеленые насаждения только эпизодически, при поисках пищи, а в остальное время кормятся в прилегающих

городских кварталах, где в основном и проходит их жизнь. В деревенском ландшафте, напротив, большинство особей пребывает в течение длительного времени, а трофические связи с человеком у птиц здесь наиболее слабые. Это и определяет максимальную среди изученных станций дистанцию испугивания обоих видов воробьев (рис. 45.).



1. Центр города
2. Новостройки
3. Старые окраины
4. Деревенский ландшафт
5. Парки, лесопосадки

Рис. 45. Стациональные отличия антропотолерантности домового и полевого воробьев

Во всех станциях четко прослеживаются следующие закономерности. Дистанция испугивания у полевых воробьев существенно больше, чем у домовых, причем, в отличие от объединенных данных, это заметно очень отчетливо (рис. 45.). При прямом подходе человека птицы взлетают с 1,5-2 раза большего расстояния. Единственное исключение наблюдается опять-таки в деревенском ландшафте, где дистанция испугивания домовых воробьев при непрямом подходе оказалась немного большей, чем у полевых.

Кластерный анализ полученных данных (рис. 46.) показал, что наиболее сходны уровни антропотолерантности воробьев в центральной части горо-

да и в районах новостроек, а особняком в этом плане стоит деревенский ландшафт.

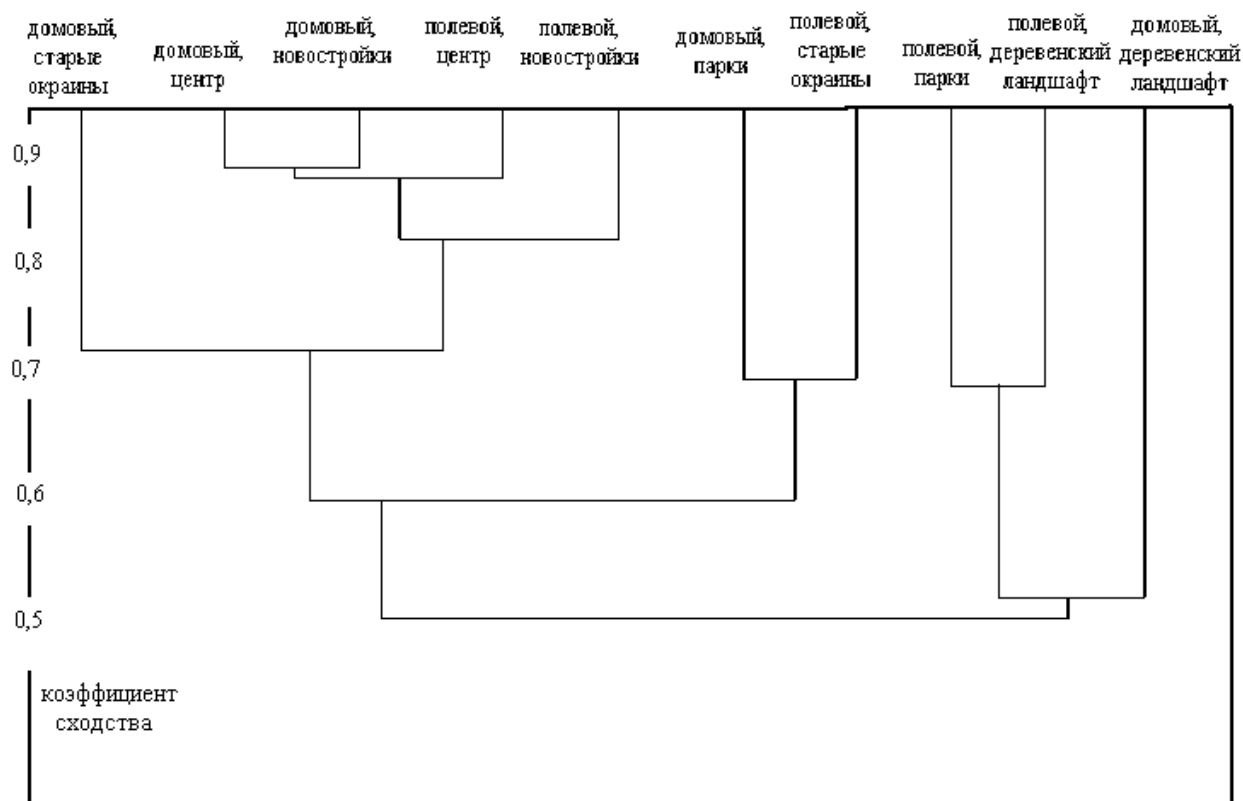


Рис. 46. Дендрограмма сходства антропоустойчивости домового и полевого воробьев в разных станциях

Корреляционный анализ показал, что между интенсивностью движения людей и уровнем антропоустойчивости птиц существует четкая статистически достоверная связь. Коэффициент корреляции между количеством людей, проходящих через наблюдательный пункт за 10 минут, и дистанцией испугивания птиц составил от – 62 до – 85.

Некоторые враги и причины гибели воробьев

Транспорт

Как и другие синантропные животные, воробьи иногда гибнут от столкновения с транспортом. Эти птицы часто кормятся на обочинах автомобильных дорог сбитыми насекомыми или просыпанным зерном, их привлекают наличием корма антропогенного происхождения остановки транспорта. При этом можно постоянно наблюдать большие группы воробьев, перелетающих через оживленные дороги на высоте меньше высоты автомобиля. Однако анализ видового состава погибших на дорогах позвоночных показывает, что воробьи испытывают сравнительно слабое воздействие транспорта. Всего за 2006-2009 годы на дорогах нами найдено и определено 74 позвоночных животных. Из них на домовых воробьев пришлось всего 5 особей (6,8%), причем 4 молодых и только 1 взрослый (столкнулся с автомобилем во время сильного дождя). Погибших в результате столкновения с транспортом поле-

вых воробьев обнаружено всего 2 (2,7%), из них 1 молодой и 1 взрослый. Причина меньшей гибели полевых воробьев определяется не столь сильной их связью с человеком, и, соответственно, с автомобильными дорогами. Однако общие показатели гибели воробьев от столкновения с транспортом ничтожны, что, несомненно, свидетельствует о их высокой степени приспособленности к обитанию в антропогенном ландшафте.

Ястреб-перепелятник

Ястреб-перепелятник в Рязани является единственным специализированным потребителем мелких птиц. В зимний период перепелятник встречается во всех городских станциях. Численность его составляет от 0,4 особей на 1 км² в кварталах с застройкой деревенского типа, до 2,1 – в парках и лесопосадках (рис. 47.).

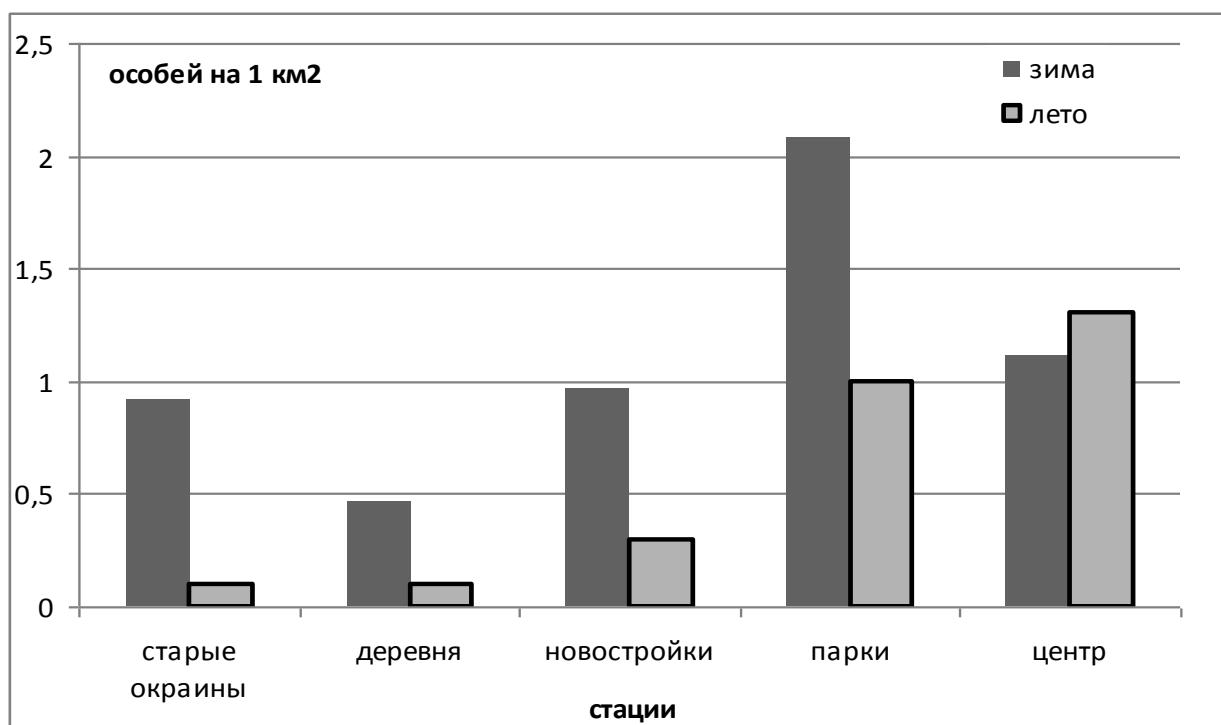


Рис. 47. Численность перепелятника в разных станциях г. Рязани.

Оба вида воробьев играют довольно заметную роль в питании перепелятника. Процентное соотношение воробьев и других пищевых объектов показано на рисунке 48.

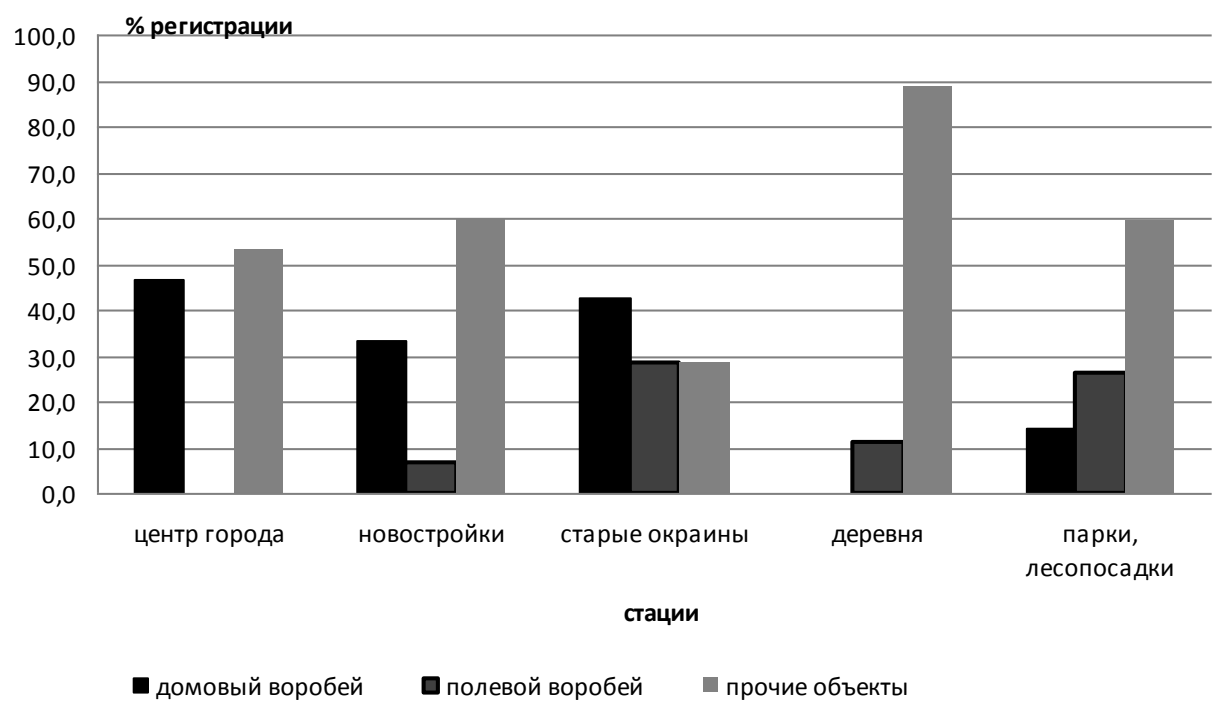


Рис. 48. Доля в питании перепелятника домового и полевого воробьев и прочих объектов

К сожалению, объем данных по питанию перепелятника, полученных в разных стациях, отличается в несколько раз. Наибольшее количество остатков пищи ястреба обнаружено в парках и лесопосадках (153 объекта), в центральной части города и в районах новостроек – по 15 объектов, в деревенском ландшафте – 9, а на старых городских окраинах – всего 7. Поэтому как степень точности определения доли воробьев в питании ястреба, так и расчет изъятия птиц из популяции в разных стациях определена с разной точностью.

Считая, что 1 ястреб за сутки добывает 1,5 птицы, что, вероятно, близко к реальным цифрам, можно рассчитать суточное изъятие этим хищником воробьев во всех городских стациях (табл. 26.).

Табл. 26

Воздействие ястреба-перепелятника на популяции воробьев

Изъятие, особей за сутки				станции
Зима		Гнездовой и осенний периоды		
домовый	полевой	домовый	полевой	
0,1	0	0,1	0	центр города
0,06	0,05	0,02	0,03	новостройки
0,3	0,08	0,02	0,01	старые окраины
0	0,02	0	0,002	деревня
4,3	0,3	0,6	0,09	парки, лесопосадки

При анализе полученных данных сразу обращает на себя внимание аномально высокий уровень изъятия воробьев, особенно домовых, в парках и лесопосадках. Однако высокие цифры еще не означают действительно сильного воздействия хищника на жертву. Причина заключается в том, что ястреб редко поедает жертву в том месте, где ее поймал. Как правило, он переносит добычу иногда за несколько сотен метров в более спокойное место, которым, как правило, и являются зеленые насаждения. Поэтому значительная часть птиц, чьи остатки обнаружены в парках и лесопосадках, на самом деле были пойманы в соседних станциях, как правило, в кварталах с застройкой сельского типа и на участках старых городских окраин (именно они располагались вблизи лесопосадки, в которой собрано большее количество данных). Поэтому произведенный подсчет в значительной мере является формальным. Тем не менее, по нашему мнению, имеющийся объем данных позволяет приблизительно оценить биотические отношения воробьев и ястреба-перепелятника.

Домашние кошки

Домашних, и особенно бродячих кошек традиционно считают одними из наиболее опасных врагов домового и полевого воробьев. Отмечается, что особенно сильно от них страдают молодые неопытные птицы (Ильенко, 1976).

По нашим данным, воробьи составляют довольно заметную долю среди добываемых кошками животных. Причем все особи воробьев, которых мы регистрировали среди пойманных кошками, оказались либо нелетными, слишком рано оставившими гнездо, либо уже вполне самостоятельными, но еще в птенцовом оперении.

В отличие от специализированных хищников, кошки в городах в основном питаются остатками пищи человека. Лишь немногие из них охотятся на животных целенаправленно. Часто можно наблюдать индифферентное отношение целых групп кошек к кормящимся в нескольких метрах от них птицам. Поэтому, даже имея точные данные о численности кошек в городе, определить их воздействие на популяции жертв не представляется возможным, поскольку нельзя подсчитать, какая доля популяции кошек регулярно занимается охотой, и сколько животных добывает в единицу времени каждая особь.

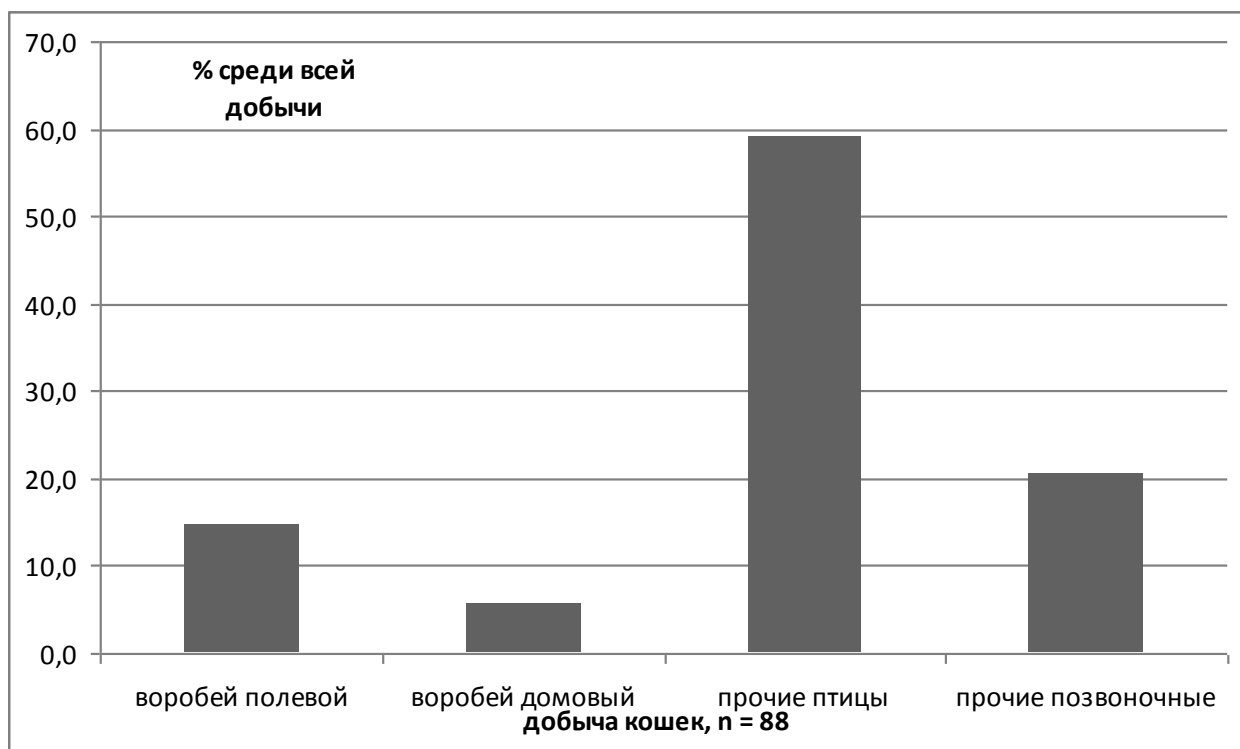


Рис. 49. Доля домового и полевого воробьев среди добычи кошек

КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Общая манера кормежки воробьев

Литературный обзор кормовых методов воробьев

В отличие от питания и биотопического распределения воробьев, вопросы, связанные с их кормовым поведением, рассматриваются в небольшом числе публикаций. По имеющимся работам можно сделать некоторые выводы об отличиях кормового поведения домового и полевого воробьев.

Для домового и полевого воробьев характерно большое разнообразие способов поиска и добывания пищи, а также в ряде случаев сложные и продолжительные манипуляции с уже добытыми объектами перед их поеданием. Наиболее полный обзор применяемых воробьями кормовых методов (наряду с другими птицами) представлен в монографии А.Г. Резанова (2000). В основном по материалам указанного источника, а также данным других авторов и собственным наблюдениям, приводим литературный обзор способов кормового поведения воробьев.

Наземная кормежка

При кормежке на наземном субстрате воробьи, как правило, используют два основных типа локомоции разыскивания: передвижение прыжками (сравнительно быстрое) и медленное передвижение (ходьба). При этом могут

использовать и дополнительные движения – сотрясающие удары по стеблям, раскапывание грунта клювом.

Одним из отличий кормового поведения домового и полевого воробьев служит способность полевого воробья раскапывать неглубокий снег или верхний слой почвы. Птицы при этом пользуются клювом, совершая движения, внешне напоминающие обычные клевки. Иногда воробьи резкими движениями головы разбрасывают субстрат в стороны (Соколов, 1974; Носков, 1976; Фетисов, 1981; Резанов, 2001; Резанов, Андреев, 1984). При таком способе кормежки для добывания одного кормового объекта птица применяет серию из двух или более клевков (как и при расклевывании добытого крупного пищевого объекта).

Для домового воробья раскапывание субстрата нехарактерно. Однако эти птицы могут отгонять полевых воробьев от раскопанных теми участков и поедать оказавшийся на поверхности субстрата корм. За весь период наблюдений мы зарегистрировали такое явление всего 3 раза (всегда – поздней осенью, после выпадения первого снега), но каждый раз одновременно у нескольких особей.

Обнаружив пищевой объект, птица приступает к его добыванию. При этом сближение может отсутствовать, когда воробей, например, раскапывал грунт в поисках семян, или сразу обнаружил несколько рядом расположенных объектов и поедает их, находясь на одном месте. Как правило, воробей приближается к обнаруженному объекту с использованием тех же локомоций, что и при разыскивании. Однако может наблюдаться и целенаправленная атака. Нередко домовые воробьи, кормясь в группах, следят за поведением конспецифичных особей, полевых воробьев или птиц других видов, и выхватывают корм у них из клюва, или подхватывают объект, оказавшийся на земле при манипулировании (Владышевский, 1975; Резанов, 2000). Пищевой объект при наземной кормежке либо просто подбирается или схватывается с земли, либо отрывается от растительного субстрата (обычно семена).

Полевые воробьи кормятся на наземных субстратах в основном так же, как и домовые, однако для них более характерно пригибание высоких стеблей к земле подтягиванием. Описано для этого вида сопровождение животных, вспугивающих насекомых, и кормежка на нарушенном деятельностью роющих животных почвенном покрове (Резанов, 2000). Нередко полевые воробьи, начав разыскивать корм среди густой высокой травы, периодически взлетают и осматривают заросли с воздуха, используя трепещущий полет. Как правило, этот метод применяется при добывании насекомых. Питаясь семенами сельскохозяйственных злаков и иных растений с высоким, но сравнительно непрочным стеблем, воробьи, сев на него, пригибают к земле своей тяжестью и поедают семена уже на земле. Семена из колосьев таких растений они выклевают, стоя на земле и придерживая колос. Нередко в этом участвует сразу несколько птиц (Благосклонов, 1950; Голованова, 1975 и др.). При возможности воробьи избегают использовать специфические локомо-

торные акты, необходимые среди густой и высокой травы, и передвигаются по открытым местам, склевывая корм со стеблей (Новиков, 1959).

Полевые воробьи, также как и домовые, могут отнимать корм у других птиц. Обычно они ожидают, когда те очистят семена от оболочек, а затем выхватывают их. Это наблюдается в тех случаях, когда на кормовом участке птиц в изобилии имеются крупные и твердые семена, которые полевые воробьи сами не могут очистить от оболочек, но это могут сделать другие зерноядные птицы (Deckert, 1973).

Для полевого воробья описана кормежка на мелководье (Резанов, 2000). При этом действия птиц принципиально не отличаются от таковых на обычных наземных субстратах.

Наземная кормежка домового воробья (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
1	2	3	4	5	6	7
1.0	2.3	2.3	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.4	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.1	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.1 (2.11)	1.0	1.0	5.7	1.11 (3)	1.1
1.0	2.1 (2.2)	1.0	1.0	1.2	1.0 (3)	1.1
1.0	2.3	2.1	1.0	4.1	3.4 (0)	2.1
1.0	2.3 (3.5)	2.4	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3 (1.7)	1.0	1.0	1.1	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.3 (4.5)	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1 (1.3)
1.0	2.3	2.3 (4.5)	1.0	1.3	1.0 (2)	1.1 (1.3)

Наземная кормежка полевого воробья (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
1	2	3	4	5	6	7
1.0	2.3	2.3	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.4	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.1	1.0	1.1	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.1	1.0	4.1	3.4 (0)	2.1
1.0	2.3	5.8-5.1 (3.4-1.4)	13.1-3.1	4.1	3.4 (0)	2.1
1.0	2.3 (2.14)	1.0	1.0	4.1	3.4 (0)	2.1
1.0	2.3 (4.19:6)	2.3	1.0	5.7	1.0 (3)	1.1
1.0	2.1 (4.1:1)	2.4	1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3	2.3	1.0	1.2	3.2 (2)	1.1
1.0	2.3 (2.11)	1.0	1.0	5.1	1.0 (3)	1.1
1.0	2.3 (2.1)	1.0	1.0	1.2	1.0 (3)	1.1
1.0	2.3 (2.2)	1.0	1.0	5.10	1.0 (3)	1.1
1.0	2.3-5.5 (4.17)	2.4	13.1-1.0	1.2	1.0 (2)	1.1
1.0	2.3-5.5 (4.17)	2.4	13.1-1.0	1.2	3.0 (2)	1.1
2.0	2.3	2.3	2.0	1.2	2.0 (2)	1.1

Древесная кормежка.

Древесная кормежка воробьев наблюдается реже наземной, однако в репродуктивный период на деревьях воробьи могут добывать до 50% всей приносимой в гнездо пищи (Bower, 1999; Резанов, 2000). Отмечено, что полевой воробей чаще домового кормится на деревьях, передвигаясь при этом

не только по ветвям, но и вертикально вверх по наклонным стволам (Deckert, 1973; Фетисов, 1981). При этом полевые воробьи проявляют гораздо большую ловкость, чем домовые, благодаря своей короткой цевке (Промптов, 1956). Однако даже и полевой воробей не имеет специальных кормовых маневров, позволяющих эффективно кормиться на очень тонких ветвях или стеблях трав (Фетисов, 1981).

При кормежке на кустах и деревьях воробьи обычно разыскивают пищу в ветвях кроны. При этом как для перемещения при разыскивании, так и при приближении к обнаруженной добыче они используют обычно прыжки и перепархивания, иногда добычу преследуют с заметной дистанции. Для полевого воробья в литературе описано лазание по стволам и собирание насекомых с их поверхности (Промптов, 1956; «Полевой воробей», 1981; Резанов, 2000). Обнаруженная пища, которая может быть частью растений (почки, ягоды, семена, цветы, пыльники) или беспозвоночными (местом их локализации являются ствол, ветви, листья), птицы, соответственно, либо срывают с субстрата, либо схватывают. Заметив пищу в таком месте, где ее неудобно склевывать, оставаясь на присаде, воробьи могут взлетать и схватывать корм в трепещущем полете (как правило, с листьев или тонких веток). Кормясь на тонких ветках, воробьи часто подвешиваются к ним вниз спиной, боком или головой. При этом в отличие от синиц, целенаправленно подвешивающихся даже к тонким веткам, локомоция у воробьев иная. Они обычно садятся на ветку, близкую к горизонтальному положению, а позу вниз спиной или головой принимают при ее наклоне под тяжестью птицы.

Для полевого воробья характерно применение «древесной» группы методов и при кормежке семенами на высоком бурьяне. Хотя субстрат здесь другой, структурно он сходен с древесным, что и определяет сходное поведение.

Древесная кормежка домового воробья (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
4.1	3.3	3.1	4.1	1.2	4.1 (2)	1.1
4.1	3.3	3.1	4.1	1.2	4.2 (2)	1.1
4.1	3.3	3.1	4.1	4.1	4.4 (0)	2.1
5.3	3.3	3.1	5.3	1.2	5.8 (2)	1.1
5.3	3.3	3.1	5.3	5.7	5.9 (0)	1.1
5.3	3.3	3.1	5.3	4.1	5.10 (0)	2.1
5.3	3.3	3.1	5.3	1.2	5.3 (2)	1.1
5.3	3.3	3.1	5.3	4.4	5.10 (0)	2.2
5.3	3.3	3.1	5.3	1.2	5.1 (2)	1.1

Древесная кормежка полевого воробья (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
3.1	3.3	3.1	3.1	1.2	3.1 (2)	1.1
3.1	3.3	3.1	3.1	1.2	3.2 (2)	1.1
4.1	3.3	3.1	4.1	1.2	4.2 (2)	1.1
4.1	3.3	3.1	4.1	4.1	4.4 (0)	2.1
5.1	3.4	3.1	5.1	1.2	5.1 (2)	1.1
5.3	3.3	3.1	5.3	1.2	5.8 (2)	1.1

5.3	3.3	3.1	5.3	4.1	5.10. (0)	2.1
5.3	3.3	3.1	5.3	1.2	5.3 (2)	1.1
5.3	3.3	3.1	5.3	5.11	5.9 (3)	1.6
5.3	3.3	5.8 (3.4)	13.1	1.2	5.3 (2)	1.1

«Воздушная» кормежка

Нередко при разыскивании корма воробьи перемещаются по воздуху. При этом они могут разыскивать как одиночные крупные кормовые объекты, так и их скопления (например, заросли растений со съедобными семенами), с дальнейшим поиском пищевого объекта уже на земле или ином субстрате. При разыскивании пищи может применяться как полет в обычном режиме, так и зависание в трепещущем полете для более детального осмотра «перспективных» мест. Нередко воробьи, особенно домовые, патрулируют места периодического появления пищевых отходов или подкормки, перелетая от одного такого места к другому и ожидая появления пищи в каком-нибудь из них. Обнаружив пищу, воробьи либо схватывают ее в трепещущем полете (оставаясь в воздухе, без посадки на субстрат), либо совершают посадку на землю, ветви, здания, кормушки и т.д. с дальнейшими действиями уже на субстрате.

«Воздушная» кормежка домового воробья (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
13.1	5.5	5.8 (3.4)	13.1	3.1	10.13 (2)	1.1
13.1	5.6 (5.14:8)	5.2	13.1	3.1	13.1	1.1
13.1	5.5 (5.12:11)	5.1 (1.5)	13.1-7.7	5.12	7.7 (3)	1.6
13.1	5.5	5.1 (1.4)	13.1-3.3	5.7	3.3 (0)	2.1
13.1	5.5	5.1 (1.4)	13.1-3.3	4.1	3.4 (0)	2.1
13.1	5.6	5.1 (3.4)	13.1	1.2	5.8 (2)	1.1
13.1	5.6	5.1 (3.4)	13.1	1.2	3.2 (2)	1.1
13.1	5.6	5.1 (3.4)	13.1	1.2	4.2 (2)	1.1
13.1	5.5 (5.11)	1.0	13.1-3.1	5.7	3.3 (0)	2.1
13.1	5.5 (5.12)	5.1 (3.4)	13.1	5.7	7.6 (3)	1.1
13.1	5.5 (5.12)	5.1 (1.5-1.2)	13.1-7.6	5.7	7.6 (3)	1.1

«Воздушная» кормежка полевого воробья (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
13.1	5.5	5.3	13.1	3.1	13.1	1.1
13.1	5.5	5.1 (1.5-1.2)	13.1-3.3	5.7	3.3 (0)	2.1
13.1	5.5 (1.11)	1.0	13.1-3.1-1.0	5.7	3.3 (0)	2.1
13.1	5.5	5.6 (4.5-1.4)	13.1-1.0	1.2	1.0 (2)	1.1 (1.3)
13.3	5.5	5.1-1.4	13.3-2.6	1.2	12.0 (2)	1.1

Кормежка на сооружениях человека и использование иных присад

Считается, что одним из условий глубокой синантропизации вида является его способность использовать при добывании пищи хозяйственную деятельность человека. Это более характерно для домового воробья. Повсеместно эти птицы зимой проникают в общественные помещения, где наблюдают за людьми и быстро подхватывают потерянные ими куски пищи и упавшие

крошки. Такой же способ кормежки они часто применяют и вне помещений, в местах скопления людей. Для полевых воробьев это нехарактерно (Владышевский, 1975, 1982; Носков и др., 1981).

Домовые воробьи часто кормятся на сооружениях человека, используя различные кормовые методы. Во время разыскивания пищи они либо перемещаются по зданиям или технике при помощи полетов, либо, сидя на сооружениях человека, поджидают появления пищевых отходов, подкормки и других источников пищи. Обнаружив корм, как правило подлетают к нему, либо следуют к месту его возможного появления (например, увидев, как люди выбрасывают мусор, сразу же проверяют содержимое контейнеров. Пищевые объекты подбирают с субстрата или даже подхватывают еще в воздухе. При использовании в пищу корма антропогенного происхождения воробьи могут извлекать его из упаковки, выковыривая через имеющиеся отверстия либо самостоятельно проделывая их. Корм может находиться на земле, транспортных средствах, в контейнерах и т.д.

Для домовых воробьев очень характерно ожидание появления пищи на присадах.

Полевые воробьи при кормежке на сооружениях используют значительно менее разнообразные кормовые методы.

Кормовые методы домового воробья при использовании сооружений или других присад (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
7.12	3.3 (2.10)	1.0	7.12	5.10	7.12 (3)	1.1
8.0	1.1 (5.12)	5.1 (1.4)	13.1-7.14	1.1	7.14 (2)	1.1
8.0	1.1 (5.12)	5.1 (1.4)	13.1-7.14	5.10	7.14 (2)	1.1
8.0	1.1	5.7 (4,5-1,4)	13.1-1.0	1.2	1.0 (2)	1.1 (1.3)
8.0	1.1 (5.12:11)	5.1 (1.5)	13.1-7.7	5.12	7.7 (3)	1.6
8.0	1.1	5.7	13.1	3.1	13.1	1.1
8.0	1.1	5.7-5.3	13.1	3.1	13.1	1.1
8.0	1.1 (5.14:8)	5.7	13.1	3.1	13.1	1.1

Кормовые методы полевого воробья при использовании сооружений или других присад (по А.Г. Резанову, 2000)

классификаторы						
6.1	3.4	3.1	6.1	1.2	6.1 (2)	1.1
7.2	3.4	3.1	7.2	1.2	7.2 (2)	1.1
8.0	1.1	5.7	13.1	3.1	13.1	1.1

Набор и частота использования кормовых методов воробьев в г. Рязани

Наши наблюдения, как и анализ литературных данных, свидетельствуют о чрезвычайном разнообразии кормового поведения домового и полевого воробьев. Однако при всем разнообразии поведения особей каждого вида существуют и четкие межвидовые отличия. Домовый воробей, используя для добывания пищи деятельность человека, может применять целый ряд свойств

венных почти исключительно для него кормовых методов. Птицы могут ожидать появления пищи, сидя на тротуарах, крышах, прилавках, ветках деревьев и других присадах. С другой стороны, домовые воробьи не используют целый ряд кормовых методов, характерных для полевого воробья, например, почти не раскапывают субстрат. Все это приводит к тому, что степень сходства набора кормовых методов, применяемых двумя видами воробьев, очень низка. Коэффициент корреляции, рассчитанный по данным А. Г. Резанова (2000), составляет – 0,57. Однако большая часть кормовых методов применяется воробьями очень редко. Проанализировав по методике цифрового кодирования поведение 1101 домового и 1237 полевых воробьев и сравнив получившиеся наборы методов, мы получили коэффициент сходства 0,49. Очевидно, нам не удалось зарегистрировать именно наиболее редко используемые птицами методы, которые как раз и различаются у двух видов воробьев, поскольку объем данных, несомненно, был на порядки меньше, чем все имеющиеся в литературе сведения.

Поскольку поставленная задача заключалась в детальном анализе поведения всего двух видов птиц, мы сочли целесообразным пользоваться при кодировании дополнительными кодами, несколько расширив их набор по сравнению с оригинальной методикой. Основное внимание при этом обращалось на кормовые микростации, в том числе антропогенные видоизменения горизонтальных субстратов. Подробно предложенный нами для воробьев вариант цифрового кодирования приведен в приложении.

Два вида воробьев не могут использовать один и тот же кормовой метод (даже характерный для обоих видов) с одинаковой частотой. Учитывая этот показатель, мы регистрировали количество птиц, применявших при кормежке тот или иной кормовой метод. Сравнительный анализ кормовых методов домового и полевого воробьев с учетом частоты их использования показал наличие существенных межвидовых отличий (уровень сходства 0,07).

Рассмотрим теперь частоту применения различных групп кормовых методов двумя видами воробьев.

Наземная кормежка.

Как правило, домовые и полевые воробьи кормятся на земле. При этом они обычно передвигаются прыжками, периодически останавливаясь для высматривания пищи. Иногда во время остановок воробей принимает характерную позу «столбиком» для расширения обзора.



Рис. 50. Домовый (слева) и полевой (справа) воробьи в позе «столбика» при высматривании добычи

Осматривание может наблюдаться после каждого прыжка или после серии из 2 или более прыжков. Обнаружив корм, птицы подбегают к нему и склевывают. Воробьи могут совершать клевки и сразу после осматривания, без дополнительных прыжков. В богатых пищей местах воробьи могут совершать серии клевков, прерываемые прыжками и высматриванием добычи. Среди наземных субстратов, помимо указанных в методике А.Г. Резанова, мы выделили отдельно асфальт, тропинки (в том числе в зимний период образованные утоптаным снегом) а также, в связи с их высокой ролью в зимней жизни воробьев, теплотрассы.

Большая часть кормящихся на наземных субстратах воробьев не проявляла какой-либо целенаправленной избирательности в отношении способов кормежки, направленных на добывание какого-либо одного вида корма. Они осматривали открытую землю или асфальт, собирая различные незакрепленные сравнительно мелкие объекты (которыми могли легко манипулировать при помощи клюва). К этим типам относится кормовое поведение 9,4% домовых и 13,3% полевых воробьев. Цифровая запись по системе классификаторов:

- 1) 1.3 2.3 2.1 1.3 1.1 1.3 1.1
- 2) 1.3.1 2.3 2.1 1.3.1 1.1 1.3.1 1.1

Во время поисков мелких объектов воробьи могут случайно обнаружить более крупный пищевой объект, заметный с большого расстояния. Последний может оказаться настолько большим, что оказывается «формально закрепленным», то есть птица не может перенести такой кусок пищи и вынуждена расклевывать его на месте, либо сравнительно некрупным (например, семена подсолнечника, небольшие кусочки хлеба и т.д.). В том или другом случае, заметив пищу издалека, птицы часто подлетают к ней, особенно при групповой кормежке, чтобы опередить возможных конкурентов. В зависимости от типа кормового объекта и, соответственно, манипуляций с ним, поведение воробьев можно выразить в виде следующих схем:

- 3) 1.3.1 2.3 5.1 1.3.1 4.4 1.3.1 2.3

4) 1.3.1	2.3	5.1	1.3.1	1.1	1.3.1	1.1
5) 1.3.2.	2.3	2.1	1.3.2	4.4	1.3.2	2.3
6) 1.4	2.3	2.1	1.4	4.4	1.4	2.3
		5.1				

Очевидно, что помимо вышеуказанных, воробьи могут демонстрировать еще целую группу сходных методов, различающихся используемой микростацией, типом атаки объекта (наземная или воздушная локомоция) и типом клевка. Однако, поскольку сами птицы в данном случае, в отличие от приведенных ниже, вероятно, не разделяют различные микростации, а остальные переменные зависят от типа обнаруженной пищи, вся указанная группа может быть сведена к одному методу.

Совокупная частота применения данных методов составила 6,6% у домовых воробьев и 0,1% – у полевых.

При добывании одного из наиболее характерных видов пищи – семян горца птичьего – воробьи применяют следующие методы. Они могут склевывать семена с растений или собирать с земли уже осыпавшиеся; забираться при поиске осыпавшихся семян под полог сплошных зарослей горца, так что многих птиц в стае может быть даже не видно при взгляде сверху; могут весной кормиться на густой щетке всходов, выбирая задержавшиеся в процессе прорастания семена или склевывая семядоли всходов. Цифровая запись указанных типов поведения, соответственно,

7) 1.4	2.3	2.1	1.4	1.1	1.4	1.1
				4.1.1	3.4	2.1
8) 1.4	2.3	2.1	1.4	1.1	1.17	1.1
9) 1.4	2.3	2.1	1.4	1.1	1.4	2.1

В совокупности эти методы наблюдались у 21,6% домовых и 17,3% полевых воробьев. Хотя они близки к предыдущей группе, однако отличаются не только используемым субстратом, но и тем, что птицы разыскивают не отдельные кормовые объекты (семян горца в плотных зарослях всегда избыток, птица лишь выбирает из многих доступных объектов), а места их концентрации (заросли). Учитывая, что воробьи, как правило, хорошо знакомы со своим кормовым участком, элемент собственно разыскивания присутствует здесь в весьма слабой степени, птицы просто прилетают кормиться на хорошо знакомое место.

В первом случае (тип 7) птицы фактически одновременно применяют два метода, однако разделять их, по нашему мнению, нецелесообразно, поскольку они всегда используются совместно.

К последнему методу (тип 9) близок применяемый птицами при поиске насекомых в низкой густой траве:

10) 1.4	2.3	2.1	1.4	1.1	1.4	1.1
---------	-----	-----	-----	-----	-----	-----

(отличается фактически только типом пищевого объекта).

Его использовало 2,5% домовых и 3,1% полевых воробьев. Избегая кормиться в густом травостое, воробьи часто предпочитают полуразрушенный трещиноватый асфальт, где в трещинах развивается довольно обильная растительность, дающая съедобные для птиц семена. В связи с особой структурой такой растительности воробьи вынуждены более активно перемещаться, что дает основания для выделения следующего кормового метода:

11) 1.4.1 2.3 2.1 1.4.1 1.1 1.4.1 1.1.

Такой тип кормежки использовало 2,1% домовых и 0,6% полевых воробьев. При сопоставлении этих цифр с малым распространением полуразрушенного асфальта (менее 5% асфальтовых покрытий) очевидна его привлекательность для птиц.

В качестве отдельного метода наземной кормежки мы выделили зимнее питание семенами на теплотрассах, где земля остается не покрытой снегом, либо он лежит короткое время:

12) 1.3.3 2.3 2.1 1.3.3 1.1 1.3.3 1.1

От предыдущих способов кормежки он отличается только используемым субстратом, однако данный метод следует считать вполне обособленным ввиду целенаправленного выбора птицами именно этой микростации. Такой способ применяли 2,2% домовых и 4,9% полевых воробьев.

Иногда воробьи выкапывают корм из толщи субстрата, разбрасывая его в стороны боковыми движениями клюва, иногда открытого. Как правило, источником пищи в этом случае служат семена массовых видов растений. Обычно выкапывание пищи чередуется с ее сбором с поверхности субстрата. Подбрав лежащие открыто семена, воробей не переходит на новое место, а начинает раскапывать субстрат в виде пологой неглубокой воронки, выбирая семена из толщи грунта. Когда корм начинает попадаться реже, воробей переходит на новое место. Поэтому в данном случае целесообразно считать попеременное раскапывание грунта и сбор семян с поверхности одним кормовым методом.

13) 1.3 2.3 (4.17-2.11) 1.0 1.3 1.0 1.3 1.1
2.1 5.7

Частота использования данного метода невелика – у домового воробья 0,3%, у полевого – 1,8%. Домовые воробьи нередко пользуются результатом деятельности полевых, отгоняя их от уже готовых лунок, при этом собирают только открытые семена, но сами раскопок не продолжают и направляются к другой лунке. Освободившаяся может быть тут же вновь занята полевым воробьем. Описанный способ кормежки воробьи чаще применяют поздней осенью и в начале зимы.

Во многих случаях при кормежке на наземных субстратах птицы активно избирают тот или иной субстрат, или кормятся вдоль границы микро-

станций. Например, 1,9% домовых и 2,6% полевых воробьев, чья кормежка была описана, передвигаясь прыжками по асфальту или земляным тропинкам вдоль границы зарослей травы, делали броски в траву и схватывали насекомых:

15) 1.3.1 2.3 2.4 1.4 1.1 1.4 1.1

Поедали добычу они, предварительно выбравшись на открытый субстрат, после чего вновь продолжали движение вдоль границы травы. Высокая густая трава представляет определенные неудобства для кормящихся птиц, поэтому воробьи предпочитают использовать участки скошенного травостоя (стерню), где в основном охотятся на насекомых, бывших малодоступными в ненарушенной траве:

15) 1.8 2.3 2.1 1.8 1.1 1.8 1.1.

Так кормились 1% домовых и 1,5% полевых воробьев.

Кормясь на узких утопанных тропинках, птицы могут и не использовать окружающий травостой, отыскивая корм на самой тропинке (1,3% домовых и 0,6% полевых воробьев). Последняя в таком случае выполняет роль направляющей линии, делая передвижение птиц направленным. Как правило, при этом птиц интересует в первую очередь корм антропогенного происхождения, в поисках которого они специально посещают тропинки (например, в парках).

16) 1.3.2 2.3 (5.12:11) 2.1 1.3.2 1.1 1.3.2 1.1

Некоторые птицы (0,5% домовых и 0,2% полевых воробьев) целенаправленно передвигались по обочинам автодорог, собирая сбитых транспортом насекомых.

17) 1.3.1 2.3 (5.17:5) 2.1 1.3.1 1.1 1.3.1 1.1

Домовые воробьи изредка (2% кормящихся птиц) ищут беспозвоночных в нижней части стен зданий, или в щелях, где стены соединяются с субстратом. При этом птицы идут по асфальту вдоль стены, склеивают добычу с нее либо на высоте своего роста, либо несколько выше, с подскоком или взлетом.

18) 1.3.1 2.3 2.3 1.3.1 1.2 7.2 1.1
5.10



Рис. 51. Воробей, осматривающий стену здания в поисках насекомых

Перемещаясь прыжками по земле, воробьи иногда целенаправленно осматривают комли деревьев, затем поднимаются по ним на 1-1,5 м, насекомых собирают в основном с коры:

19)	1.4	2.3	2.1	5.1	1.1	5.1	1.1
			3.5				

При кормежке на высокой траве воробьи также применяют несколько основных методов кормового поведения:

20)	1.4	3.3 (3.4)	5.1	1.4	1.2	1.4	1.1
21)	1.4	2.3 (1.1)	1.0	1.4	4.1.1	3.4	2.1
22)	3.1	3.3	3.1	3.1	4.1.1	3.1	2.1

Первый из них птицы применяют во время охоты за животной пищей: ищут насекомых в высокой траве, садясь на прочные стебли, для осмотра мягкой травы применяют трепещущий полет. Питаясь семенами высоких растений со сравнительно непрочными стеблями – сельскохозяйственных и дикорастущих злаков и некоторых других, воробьи применяют еще один специфический кормовой метод. Сев на стебли высокой травы, птицы своим весом пригибают их к земле и, стоя на земле, придерживая стебель, поедают семена. Данные методы используются воробьями сравнительно редко: первый – 1,2% домовых и 1% полевых, второй, соответственно, 1,9% и 3,6%. Третий метод, применяемый птицами при питании семенами на высоком

бурьяне, также редко используется домовыми воробьями (0,5%), но сравнительно часто – полевыми (16,3%).

Древесная кормежка

Древесная кормежка используется воробьями сравнительно редко. Наиболее регулярно воробьи кормятся на деревьях во время выкармливания птенцов, когда основой их пищи являются насекомые. Многие особи большую часть охотничьих вылетов совершают именно на деревья. Однако в г. Рязани древесная растительность достаточно развита только в районах старых городских окраин (во дворах), местами в деревенском ландшафте (старые сады) и, естественно, в парках. В других стациях на кормовых участках многих пар воробьев имеется всего по несколько деревьев. В целом период наиболее интенсивной древесной кормежки не превышает трех месяцев, причем он приходится именно на тот период годового цикла, когда численность птиц минимальна. Поэтому в целом за год доля древесной кормежки не превышает 3,5% у домовых и 3,7% у полевых воробьев.

В период максимального распространения древесной кормежки доля использующих этот метод птиц составляет 29,7% домовых и 50% полевых воробьев. При поиске насекомых на кустах и деревьях воробьи для осмотра тонких концевых ветвей часто применяют трепещущий полет, или питаются насекомыми на тонких ветках, подвешиваясь к ним:

23) 4.1 3.3 (3.4) 5.1 4.1 1.2 4.1 1.1

24) 5.3.2 3.3 (1.14) 3.1 (1.2) 5.3.2 1.2 5.3.2 1.1
3.3 (1.2)

В зимний период воробьи обычно питаются на деревьях семенами, как правило, березы или рябины, выклеывая их из ягод, сережек:

25) 5.3.2 3.2 3.1 5.3.2 5.7 5.3.2 2.1
2.2

При этом воробьи также могут подвешиваться к тонким концевым веткам головой или спиной вниз. Особенно это характерно для кормежки на тонких ветках березы, не выдерживающих тяжести птиц.

Домовые воробьи, охотясь на деревьях на крупных насекомых, например, майских жуков, часто сбивают их на субстрат, расклеывая уже на горизонтальной поверхности:

26) 5.3.2 3.3 3.3 5.3.2 1.2 1.3 1.1

Древесные субстраты используются воробьями также как присады при разыскивании пищи в других средах или ожидании пищевых объектов в местах сброса мусора, подкормки и т.д. Однако при этом свойства самого дре-

весного субстрата не имеют для птиц важного значения, поэтому использование его как присад рассматривается в соответствующем разделе.

Кормежка на постройках человека

Кормовые методы, применяемые воробьями на постройках человека, можно подразделить на две основные группы: когда постройки используются как присады при разыскивании корма на других субстратах, или когда разыскивание корма осуществляется на самих постройках.

Домовые воробьи часто сидя под крышей остановки транспорта или на самой крыше, поджидают потерянные семена подсолнечника. При их появлении подлетают и схватывают с асфальта:

27) 8.10	1.1 (5.12:11)	5.1	1.3.1	1.1	1.3.1	1.1
28) 7.9.1	1.1 (5.12:11)	2.4	7.9.1	1.1	7.9.1	1.1
	2.3	5.1				

Воробьи могут не ограничиваться потерянными или специально брошенными птицам семенами, а «воровать» их в местах продажи. Сидя под крышей остановки, они наблюдают за мешком с семенами подсолнечника, при благоприятных моментах садятся на край мешка и уносят семена (рис. 52.).

29)	8.10	1.1 (5.12:11)	5.9	7.15	1.1	7.15	1.1
-----	------	---------------	-----	------	-----	------	-----

Нередко домовые воробьи посещают прилавки на рынках, утаскивая оставленные без присмотра крупы, печенье и другую пищу.

30)	7.9	5.5 (5.12:11)	5.1	7.9	4.4	7.9	2.3
-----	-----	---------------	-----	-----	-----	-----	-----



Рис. 52. Воробей, «ворующий» семена подсолнечника

Эти методы применяло 6,6% кормящихся домовых воробьев. Для полевых они нехарактерны.

В летний период воробьи регулярно, особенно в центральной части города, осматривают стены и подоконники в поисках насекомых.

31) 7.2 2.3 2.1 7.2 1.1 7.2 1.1
 7.4 5.5 7.4 7.4

Воздушная кормежка

Воробьи могут отыскивать кормовые объекты в полете. Однако в этом случае летящая птица, как правило, обнаруживает не конкретный пищевой объект, а место их скопления, или перспективный для наземной кормежки участок. Дальнейшее разыскивание корма осуществляется на земле. В таких случаях бывает трудно дифференцировать именно воздушную среду от иных сред разыскивания. Поэтому здесь мы рассматриваем только методы, включающие воздушную атаку добычи. Наиболее распространенный из них: взлет-клевок-посадка. Его применяли 0,6% домовых и 0,4% полевых воробьев.

32) 8.2 1.1 5.7 13.1 3.1 13.1 1.1

В приведенном случае воробьи взлетали с присады, на которой пассивно выжидали появления добычи. В качестве присады могут выступать здания, другие сооружения человека, кусты, деревья и т.д. Довольно распространенной является модификация указанного метода, когда воробей кормится на наземном субстрате, и, внезапно обнаружив летящее насекомое, прекращает наземную кормежку и совершает взлет-клевок-посадку. Иногда насекомое может быть вспугнуто самой птицей при наземной кормежке, после чего воробей приступает к воздушному преследованию. Не всегда при воздушном преследовании насекомого его добывание также происходит в воздухе. Сравнительно крупных жуков, а также некоторых других насекомых воробьи при воздушной атаке сперва сбивают на субстрат, а затем, спустившись вслед за ними, схватывают, прежде чем насекомое успеет взлететь. Такой кормовой метод зафиксирован у 0,8% домовых и 0,1% полевых воробьев.

33) 1.3.1 2.3 5.7 (3.1) 13.1 6.2 1.3.1 1.1

В указанном примере первоначально разыскивание пищи шло на асфальте. Однако в данном случае мог быть любой из горизонтальных субстратов, за исключением высокой густой травы, где птица была бы не в состоянии отыскать сбитое насекомое.

Модификация кормовых методов при кормежке на снегу

Снег принципиально отличается от других микростаций наличием почти исключительно антропогенного корма. Его распределение подчиняется иным закономерностям, чем природных кормовых объектов. Поэтому и поиск такой пищи требует от птиц иной тактики. Однако анализ применяемых методов при помощи цифрового кодирования обнаруживает только микростациальные отличия от сходных методов, применяемых птицами на других горизонтальных субстратах. При питании крупными «формально незакрепленными» объектами птицы замечают их издалека, подбегают или подлетают к ним и расклеивают.

34) 1.13 2.3 2.4 1.13 4.4 1.13 2.3
 35) 1.13 2.3 2.1 1.13 4.4 1.13 2.3

Указанную группу методов демонстрировали 4,9% домовых и 4,3% полевых воробьев.

Птицы также могут питаться на снегу мелким антропогенным кормом (2,8% домовых и 3,6% полевых воробьев).

36) 1.13 2.3 2.1 1.13 1.1 1.13 1.1
 37) 1.13.2 2.3 2.1 1.13.2 1.1 1.13.2 1.1

Второй из методов этой группы выделен по субстрату разыскивания – птицы целенаправленно осматривали тропинки в снегу, отличающиеся от окружающего субстрата только плотностью и интенсивностью передвижения людей (а следовательно, и количеством потерянной пищи).

Кормовые методы при питании отбросами и использовании специальной подкормки

Специфика питания отбросами и использования подкормки заключается в том, что здесь практически отсутствует элемент собственно поиска конкретного объекта. Птица отыскивает место концентрации пищи (свалку, помойку, кормушку, место концентрации отдыхающих, зачастую бросающих птицам недоеденную пищу). Причем даже в отношении отыскания такого места элемент собственно разыскивания практически отсутствует. Воробьи, как правило, прекрасно знают все места периодического появления отбросов или подкормки, и даже в первый раз часто находят их не самостоятельно, а следуя за более опытными особями. Обнаружив «кормовое пятно», птицы обычно имеют возможность выбора того или иного кормового объекта.

С другой стороны, специфика источника пищи накладывает определенный отпечаток на локомоцию в процессе кормежки, возможность одновременной кормежки нескольких особей, индивидуальную дистанцию и другие важные трофические аспекты. Все это определяет существование нескольких потенциальных кормовых методов. При питании мелким антропогенным кормом на кучках мусора около помоек, свалках и т.п. в зависимости

от размера объектов и, соответственно, способа манипуляции, можно выделить два метода:

- 38) 1.12 2.3 2.1 1.12 4.4 1.12 1.2
 39) 1.12 2.3 2.1 1.12 1.1 1.12 1.1

Нами они отмечены только у полевого воробья (около 1% особей). Причина редкого использования этих методов является в основном редкость свалок подобного типа.

При кормежке на обычных помойках с контейнерами воробьи могут добывать корм как в самих контейнерах, так и рядом с ними, при этом контейнеры в любом случае могут использоваться хотя бы как присады или субстрат для разыскивания корма.

- 40) 7.14 2.3 (5.11:11) 2.3 1.13 4.4 1.13 2.3
 1.13 5.5 (5.11:11) 5.1 7.14 7.14

- 41) 7.14 2.3 (5.11:11) 2.3 1.13 1.1 1.13 1.1
 1.13 5.5 (5.11:11) 5.1
 1.3

- 42) 1.3. 2.3 (5.11:11) 2.1 1.3 4.4 1.3 2.3
 7.14 5.5 5.1 7.14 7.14

Данные методы широко используются обоими видами воробьев (12% регистраций домовых и 9,7% полевых воробьев). По существу каждая птица здесь одновременно использует два или даже три метода, однако органически они составляют единое целое, поэтому разделять их нецелесообразно.

Помойки представляют собой более или менее гарантированные источники пищи для птиц. Однако в городе существует множество более мелких источников корма, где он появляется периодически и небольшими порциями, однако достаточно регулярно. Воробьи используют и такие источники пищи, регулярно их патрулируя: 3,5% домовых и 0,7% полевых воробьев целенаправленно осматривали окрестности подъездов, участки земли под балконами и подоконниками, выставленные для кошек тарелки и тому подобные места регулярного появления антропогенной пищи.

- 43) 7.9 2.3 (5.11:11) 2.1 1.3.1 1.1 1.3.1 1.1
 5.5 (5.11:11)

- 44) 8.2 5.5 (5.12:11) 5.1 7.5.2 4.4 7.5.2 2.3
 8.4
 8.10

Воробьи знают места постоянной подкормки, и в каждом таком месте можно в любой момент увидеть хотя бы нескольких птиц, которые ожидают появления подкармливающих их людей. Люди при этом могут целенаправ-

ленно подкармливать вовсе не воробьев, а голубей или уток, однако часть пищи все равно достается воробьям:

45) 4.1 1.1 (5.12:11) 5.1 1.3 4.4. 1.3 2.3

Таким образом кормилось 1,8% домовых и 0,3% полевых воробьев. Хотя в приведенном примере воробьи ожидали подкормки сидя на кусте (так и бывает чаще сего), однако в качестве присады могут выступать и здания, и деревья, а в качестве субстрата взятия пищи не обязательно открытая земля, а асфальт, трава и т.д.

Иногда в местах постоянной подкормки отдельные особи домовых воробьев привыкают брать пищу с рук человека (рис.53.). Для полевых воробьев такое поведение нехарактерно.



Рис. 53. Домовые воробьи, берушие корм с руки человека

Нередко люди не устраивают специальных кормушек для птиц, а регулярно раскладывают корм на подоконниках. Воробьи начинают постоянно посещать такие места. От обычного обследования зданий данный кормовой метод отличается тем, что, за исключением первого обнаружения пищи, собственно разыскивания здесь не происходит, поскольку местоположение подоконника с регулярной подкормкой птицам хорошо известно:

46) 7.4 2.3 1.0 7.4 1.1 7.4 1.1
 4.2
 5.12

Часто такие места воробьи находят не самостоятельно, а наблюдая за кормящимися синицами. Кормежку на подоконниках зафиксировали у 2% домовых и 1,1% полевых воробьев.

Нередко воробьи, особенно в зимнее время, посещают кормушки-бутылки, коробки или столики:

47) 4.1 5.5 (5.12:11) 5.1 7.6.1 4.4 7.6.1 2.3
 48) 4.1 1.1 (5.12:11) 5.1 7.5.1 1.1 7.5.1 1.1
 5.3
 8.2
 8.10
 49) 8.2 1.1 (5.12:11) 5.1 7.5 1.1 7.5 1.1
 8.4

Данную группу методов применяли 4,8% домовых и 7,7% полевых воробьев.

Тонкие показатели кормового поведения домового и полевого воробьев

Анализ кормового поведения воробьев свидетельствует, что межвидовые отличия могут наблюдаться на двух уровнях. Первый из них – это преимущественное использование тех или иных кормовых методов. Однако даже при использовании одних и тех же методов кормовое поведение двух видов воробьев отличается более тонкими показателями.

Из литературных данных видно, что у воробьев имеется определенный набор стереотипных двигательных актов, с помощью которых они добывают себе корм. Сам по себе этот набор схож с набором кормовых маневров у большинства мелких зерноядных птиц (Фетисов, 1981).

Рассмотрим подробнее тонкие отличия для наиболее часто применяемой как домовыми, так и полевыми воробьями группы наземных кормовых методов. В рассматриваемом случае птицы добывают пищу на горизонтальном субстрате, на котором происходит либо весь процесс кормежки, либо стадии сближения с добычей и ее поедания (например, при предварительном разыскивании на присаде и полете к земле при обнаружении пищи).

Набор кормовых маневров воробьев при наземной кормежке довольно ограничен и у обоих видов включает преимущественно три типа кормовых маневров – прыжки, осматривания и клевки. При кормежке на деревьях для передвижения наряду с прыжками используются и полеты.

Частота кормовых маневров

Количество кормовых маневров каждого типа, выполняемых птицами в единицу времени, изменяется в зависимости от структуры кормовых субстратов и запаса пищевых ресурсов. В целом и у домового, и у полевого воробьев при увеличении запаса пищи и повышении степени неровности кормовых субстратов сокращается количество прыжков и увеличивается количество клевков в единицу времени. Однако частота выполнения кормовых маневров у двух видов воробьев четко отличается даже на одинаковых кормовых субстратах.

В среднем по всем местообитаниям домовые воробьи за одну минуту выполняют 50 прыжков ($n = 276$) (Рис. 54.), 16 клевков ($n = 207$) и 18 осматриваний ($n = 306$).

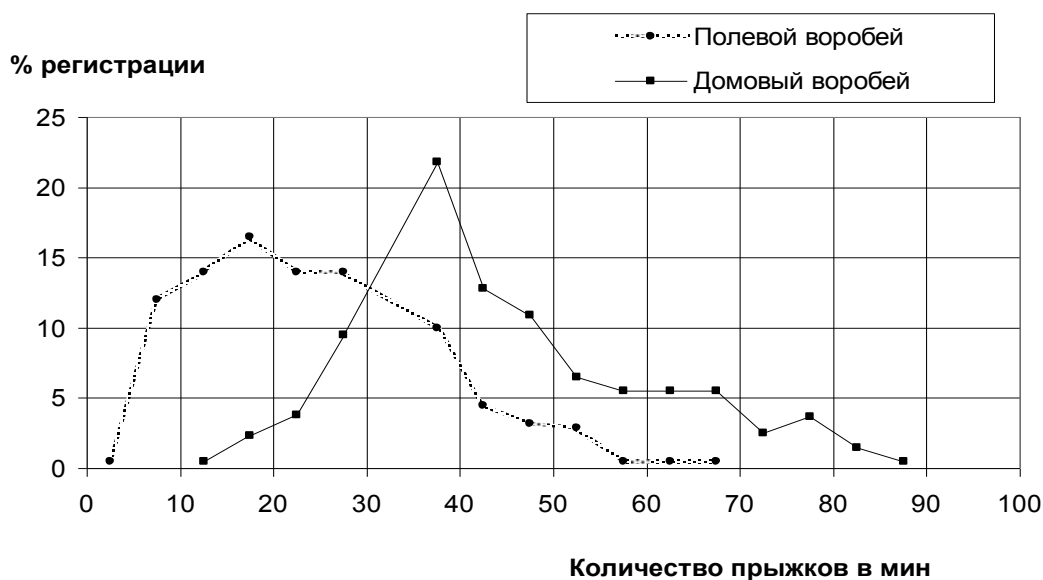


Рис. 54. Частота прыжков у домового и полевого воробьев.

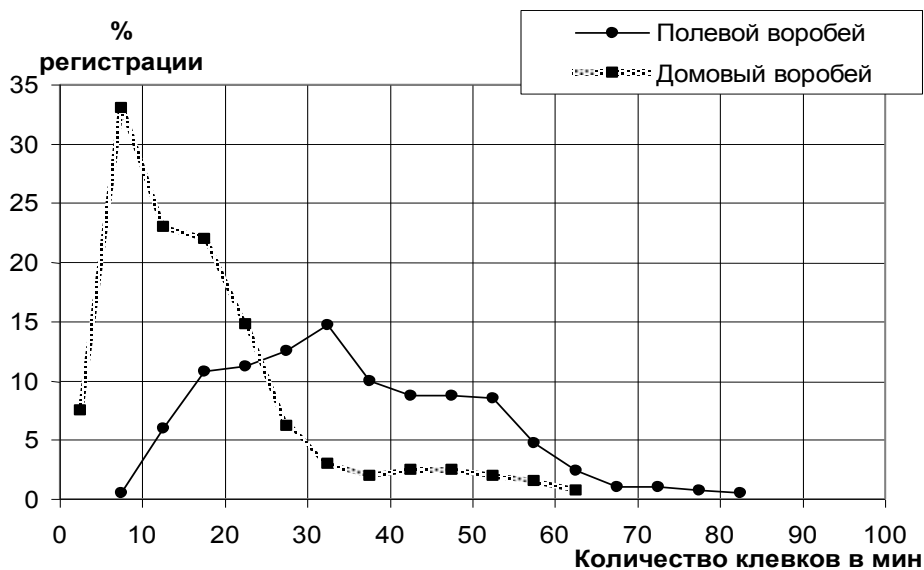


Рис. 55. Частота клевков у домового и полевого воробьёв

Полевые воробьи передвигаются несколько медленнее домашних, совершая за одну минуту в среднем 29 прыжков ($n = 215$). Наоборот, частота клевков у них выше – в среднем 39 ($n = 237$) (Рис. 54.). Полевые воробьи несколько чаще, чем домашние, останавливаются для высматривания пищи, совершая в среднем 23 осматривания в минуту ($n = 320$) (Рис. 56.).

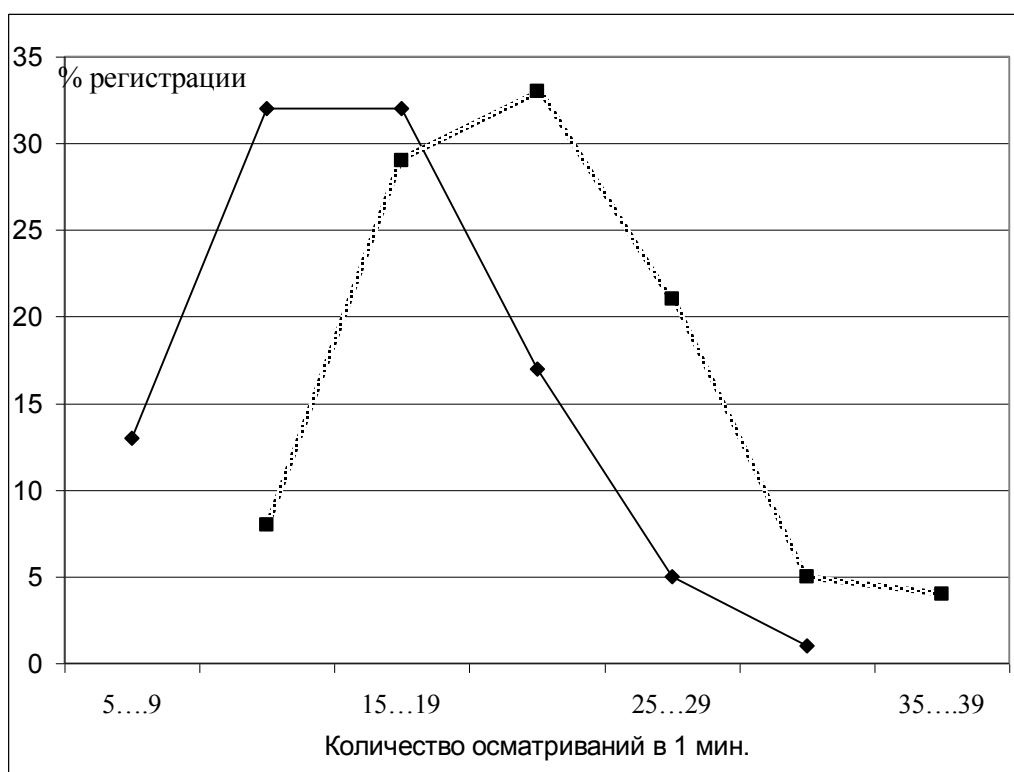


Рис. 56. Частота осматриваний у домового и полевого воробьёв

Степень перекрытия двух видов воробьёв по количеству прыжков и клевков в единицу времени составляет в целом для всех кормовых субстра-

тов 45%. При кормежке птиц на сходных по структуре субстратах значения этого показателя снижаются в среднем до 7% по частоте прыжков и до 17% по частоте клевков. Межвидовые отличия по этим параметрам статистически достоверны (χ^2 , $p < 0,01$). Частота осматриваний у двух видов воробьев отличается в меньшей степени.

Последовательность кормовых маневров

Одним из наиболее специфичных показателей кормового поведения птиц является последовательность выполнения кормовых маневров. Несмотря на то, что оба вида воробьев используют один и тот же набор кормовых маневров, манера кормежки каждого вида весьма своеобразна. На схемах кормового поведения (Рис. 56.) видно, что манера кормежки домовых воробьев состоит в том, что они, как правило, довольно долго отыскивают добычу, затем быстро подбегают к ней, склевывают и начинают высматривать следующую. Иногда новое осматривание следует не сразу после клевка, а после одного или нескольких дополнительных прыжков.

Полевые воробьи кормятся несколько иначе. Они, не торопясь, передвигаются короткими прыжками и склевывают попадающуюся на пути пищу, при этом замечают ее на меньшем расстоянии от себя, чем домовые, хотя осматриваются чаще.

На схемах последовательности кормовых маневров при наземной кормежке видно, что для домовых воробьев наиболее типичны следующие последовательности кормовых движений: Прыжок – прыжок – прыжок, прыжок – клевок – прыжок, прыжок – клевок – клевок, клевок – клевок – клевок. Последние два варианта, включающие серии клевков, обычно встречаются при поедании крупных пищевых объектов (как правило, антропогенного происхождения).

Полевой воробей тоже имеет специфичные только для него последовательности: Осматривание – прыжок – клевок, прыжок – осматривание – клевок, клевок – осматривание – клевок, клевок – прыжок – осматривание. У домового воробья они встречаются редко (с частотой менее 0,1). Доля осматриваний среди кормовых маневров у полевого воробья несколько выше, чем у домового. У полевого воробья серии из нескольких клевков встречаются чаще (0,6), чем у домового (0,5), и связаны не с манипуляцией крупным пищевым объектом, а с поеданием на одном месте мелкой массовой пищи. Серии из нескольких прыжков, наоборот, чаще используются домовым воробьем (0,7), чем полевым (0,5). После клевка домовый воробей сравнительно часто сразу совершает прыжок (0,4), у полевого это наблюдается редко (0,2). Выполнив сразу после клевка прыжок или серию прыжков, полевой воробей совершает новый клевок, то есть пища, к которой он двигался, была обнаружена им еще до предыдущего клевка (одновременно было замечено несколько кормовых объектов). У домового воробья серия прыжков обычно завершается не клевком, а осматриванием. Осматривание сразу после клевка чаще

встречается у полевого воробья. Клевочек после прыжка чаще наблюдается у домового воробья (0,47), чем у полевого (0,3) (Рис. 57.).

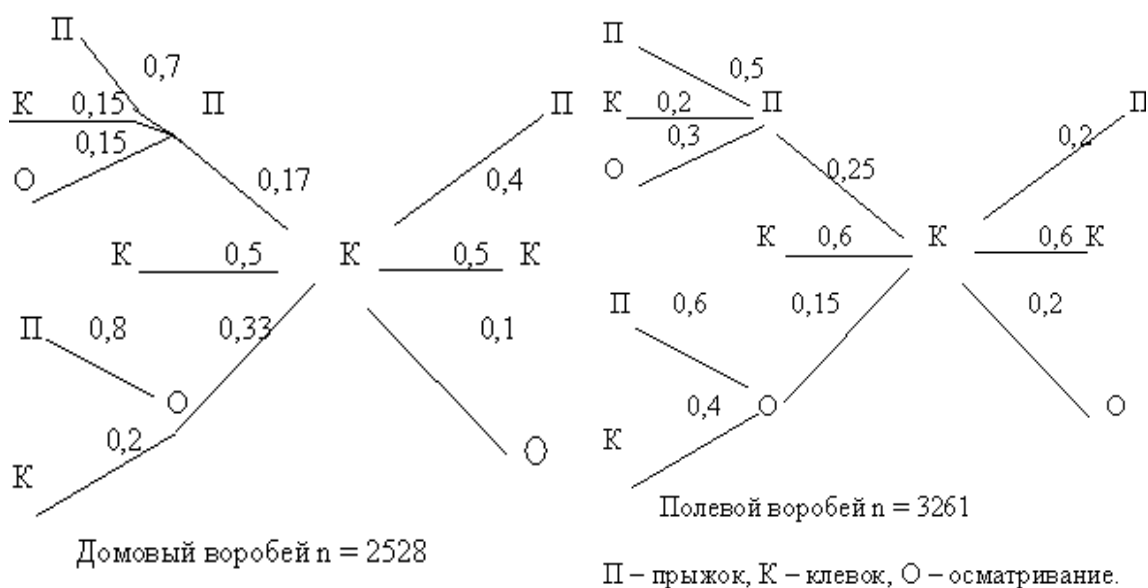


Рис. 57. Схема последовательности кормовых маневров домового и полевого воробьев при кормежке на земле

Схемы кормового поведения у птиц одного вида, кормящихся на разных кормовых субстратах, сходны (χ^2 , $p < 0,01$).

Для оценки влияния на кормовое поведение воробьев структуры кормовых субстратов применяли кластерный анализ (метод одиночной связи). Коэффициент сходства последовательности кормовых маневров домового и полевого воробьев в 1,9 раза меньше, чем максимальный коэффициент сходства поведения особей одного вида в разных условиях.

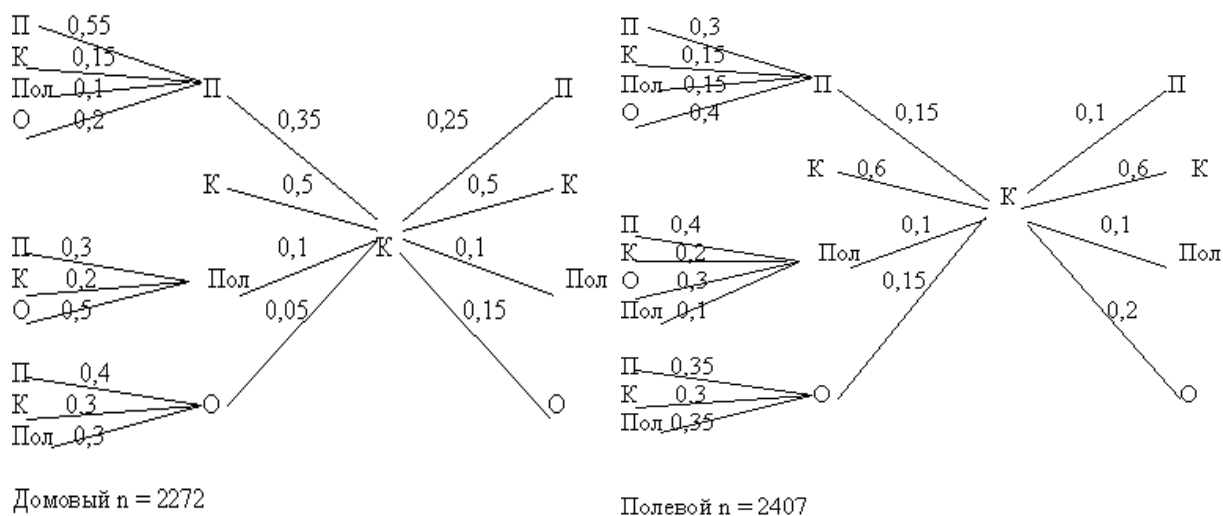
Домовый и полевой воробьи отличаются также по уровню устойчивости кормового поведения. У домового воробья последовательность выполнения кормовых маневров почти не изменяется в зависимости от условий кормежки. Уровень устойчивости этого показателя у полевого воробья меньше в 3,5 раза.

Во все сезоны года домовые и полевые воробьи кормятся не только в наземных местообитаниях, но и на деревьях. При этом для передвижения наряду с прыжками они используют полеты. Доля полетов среди кормовых маневров составляет 12% у домового и 15,5% у полевого воробья.

На схеме кормового поведения воробьев на древесных субстратах (Рис. 58.) видно, что при древесной кормежке общие особенности поведения домового и полевого воробьев сохраняются.

Для домового воробья при кормежке на деревьях характерны те же последовательности кормовых маневров, что и на земле: Прыжок – прыжок – прыжок, Прыжок – клевочек – прыжок, Прыжок – клевочек – клевочек, Клевочек – клевочек. После полета домовый воробей чаще всего совершает осматривание (0,3), реже – прыжок или клевочек. Полет наблюдается обычно после осматривания (0,5), реже – после прыжка или клевочка. На деревьях, как и на земле, эти птицы в поисках пищи активно перемещаются (прыжки и поле-

ты составляют 58,3% кормовых маневров). Они замечают корм на большом расстоянии от себя. Заметив пищу, воробьи подлетают или подбегают к ней по веткам и склевывают. Серии клевков у домового воробья при кормежке на деревьях встречаются с той же частотой (0,5), что и на земле (Рис.58.).



П – прыжок, К – клевок, О – осматривание, Пол – полет.

Рис. 58. Схема последовательности кормовых маневров домового и полевого воробьев при древесной кормежке

Для кормящегося на деревьях полевого воробья наиболее характерны такие последовательности кормовых маневров, как Прыжок – прыжок – клевок, Прыжок – осматривание – клевок, Осматривание – прыжок – клевок, Клевков – клевков – осматривание, Клевков – клевков – клевков, те же, что и на земле. Серии клевков он выполняет с той же частотой, что и на земле (0,6), то есть чаще, чем домовый. На другое место полевой воробей перелетает обычно после осматривания (0,4) или клевка (0,3). После полета более чем в половине случаев следует осматривание. Полевой воробей передвигается менее активно, чем домовый (прыжки и полеты составляют 40% его кормовых маневров), чаще осматривается и совершает клевки. В отличие от домового воробья, который обычно перелетает с одной ветки на другую, уже заметив добычу, полевой чаще взлетает, просто дойдя до конца ветки или ее участка, менее удобного для передвижения, иногда после клевка (0,3). После полета полевой воробей обычно приступает к высматриванию пищи. Обнаружив корм, птица приближается к нему одним или несколькими прыжками и совершает клевок. В том случае, если добыча на новом месте не обнаружена, после осматривания полевой воробей перелетает на другую ветку.

На деревьях, как и при кормежке на земле, последовательность выполнения кормовых маневров у двух видов воробьев четко отличается (χ^2 , $p < 0,01$). Перекрывание домового и полевого воробьев по этому показателю одинаково на всех наземных кормовых субстратах и составляет 0,34. При кормежке на деревьях индекс перекрывания несколько больше – 0,36.

Длина прыжка

Длина прыжка у домового воробья в среднем несколько больше (11,3 см, n = 1240), чем у полевого (8,8 см, n = 926).

Прыжки длиной 6-12 см встречаются у обоих видов (Рис. 59.), в этом интервале находится 52,4% прыжков домового и 72,2% прыжков полевого воробья. Несмотря на сильное перекрытие (40%), различие между видами по длине прыжка статистически достоверно (χ^2 , p < 0,05).

Длина прыжка может сильно изменяться (примерно в 4 раза даже у одной особи) в зависимости от обилия пищи и структуры кормового субстрата. При увеличении количества пищи и степени неровности кормовой поверхности прыжки у обоих видов становятся короче. Так, на асфальте прыжок домового воробья составляет в среднем 13,5 см, полевого – 8,3 см, на покрытых травой участках – соответственно 10,6 и 6,9 см.

Сезонных вариаций длины прыжка у взрослых воробьев не отмечено. У молодых птиц (в ювенильном оперении) прыжки короче, чем у взрослых. Длина прыжка молодого полевого воробья составляет в среднем 85% длины прыжка взрослого, у домового воробья этот показатель равен 90%.

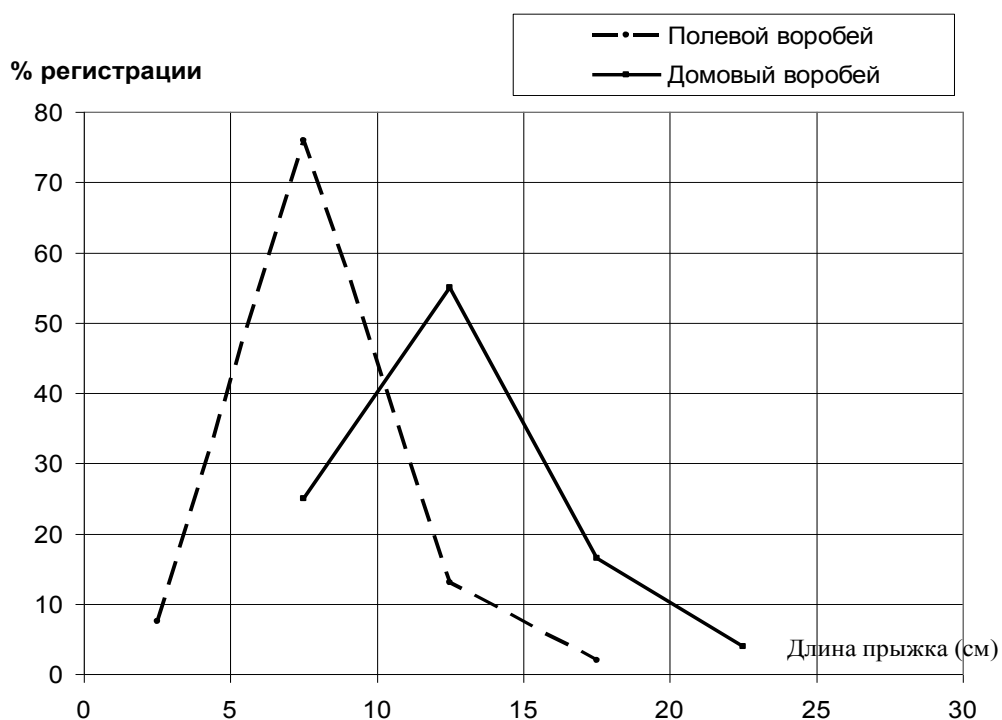


Рис. 59. Длина прыжка домового и полевого воробьев.

Скорость передвижения

Скорость передвижения птиц зависит как от количества прыжков в единицу времени, так и от длины одного прыжка. Значения обоих этих показателей у домового воробья больше, чем у полевого. Соответственно, при кормежке домовые воробьи передвигаются примерно в 2 раза быстрее, чем полевые. Средняя длина пути, пройденного при кормежке за 1 минуту, у домо-

вого воробья составляет 463 см ($n = 184$), в то время как полевой воробей за то же время проходит в среднем 205 см ($n = 181$) (Рис. 60.).

Различия в скорости передвижения у двух видов воробьев статистически достоверны (χ^2 , $p < 0,01$).

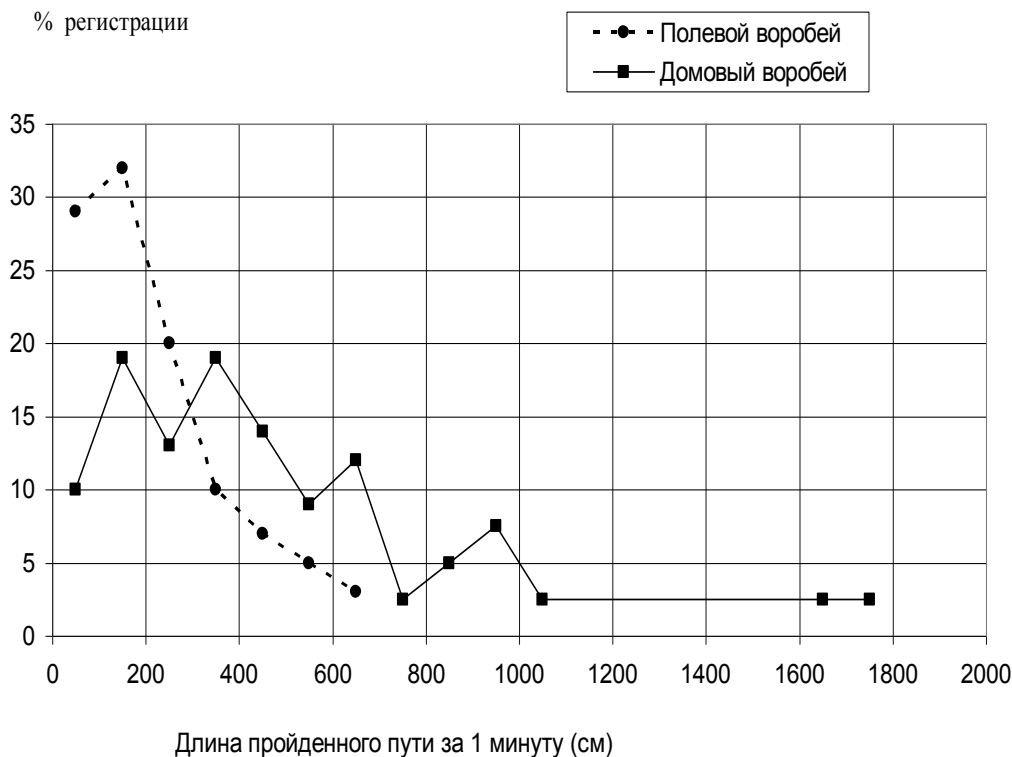


Рис. 60. Скорость передвижения домового и полевого воробьев.

Дистанция атаки кормового объекта

У домового и полевого воробьев значительно отличается дистанция атаки кормового объекта, то есть расстояние, пройденное птицей между осматриванием и клевком. Домовый воробей атакует пищевой объект в среднем на значительно большем расстоянии (37 см, $n = 146$), чем полевой (12 см, $n = 135$) (Рис. 61.). Вероятно, в большинстве случаев, особенно когда речь идет о мелких объектах, дистанция атаки аналогична расстоянию обнаружения пищи, то есть обнаруженную добычу птица сразу же схватывает.

В данном случае мы учитывали только дистанцию атаки птицами сравнительно небольших кормовых объектов – семян растений, беспозвоночных и соизмеримых с ними по размеру остатков пищи человека. Очевидно, что крупный пищевой объект, например, буханку хлеба, как домовые, так и полевые воробьи заметят с расстояния по крайней мере в пределах первого десятка метров, особенно сидя на достаточно высокой присаде. Отсутствие видимой реакции на такой объект свидетельствует не о том, что птица его не замечает, а скорее об отсутствии у нее в данный момент пищевой мотивации.

Также нами здесь не рассматривались случаи, когда воробей обнаруживает корм, наблюдая за действиями конспецифичных особей или экологически близких видов птиц, а также иных животных или человека.

При использовании птицами постоянных мест подкормки, кормушек или помоек, вопрос об обнаружении конкретного пищевого объекта вообще лишается смысла, поскольку птица не только не разыскивает конкретный пищевой объект, но даже место концентрации пищи, как правило, уже прекрасно зная его расположение.

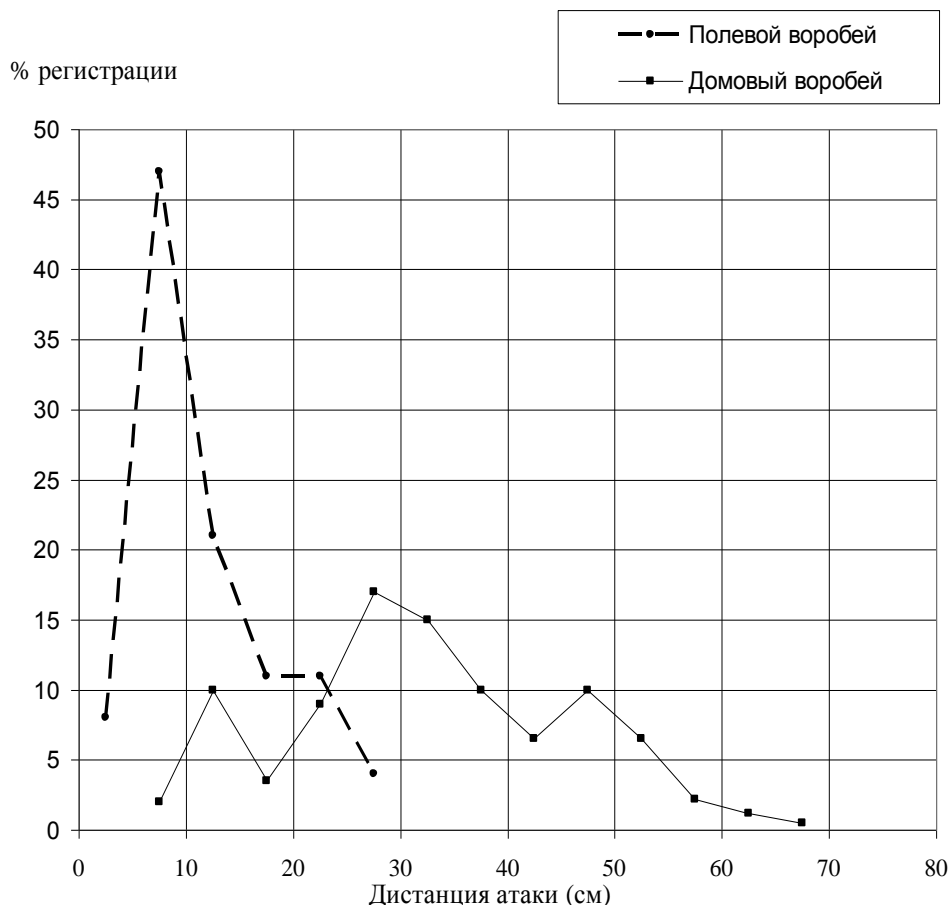


Рис. 61. Дистанция атаки пищевого объекта двумя видами воробьев

Продолжительность высматривания пищи у обоих видов воробьев одинакова – остановки, во время которых птицы осматриваются, составляют около 1 секунды. Чаще останавливаются для высматривания пищи полевые воробьи, для этого вида характерен меньший радиус осматривания. Отношение количества прыжков к числу произведенных за то же время осматриваний у полевого воробья равняется 2,1, у домового – 5,1. Отличается у них и соотношение прыжков и клевков. Из всех кормовых маневров у домового воробья на клевки приходится 25,3%, у полевого – 37,7%. Отношение количества прыжков к числу клевков у домового воробья составляет 2,5, у полевого – 1,1.

Воробьи могут использовать в пищу крупные объекты, требующие для их поедания некоторого времени и нескольких клевков для манипуляций с добытым кормом. В большей степени поедание крупных объектов характерно для домового воробья. По этой причине доля клевков среди кормовых маневров у двух видов воробьев отличается не очень значительно. Учитывая, что воробьи используют пищу разного размера, реальную картину лучше отражает показатель отношения количества прыжков к числу съеденных объектов. Это соотношение составляет 3,7 для домового и 1,3 для полевого воробья. Частота использования крупной пищи несколько изменяется по сезонам года, но отличия между видами по этому показателю во все сезоны статистически достоверны (χ^2 , $p < 0,01$).

Траектория передвижения

Домовые воробьи во время кормежки обычно передвигаются более прямолинейно, чем полевые. Индекс прямолинейности движения, то есть отношение кратчайшего расстояния между начальной и конечной точками движения к общей длине пройденного пути для домового воробья составил в среднем 0,62 ($n = 150$), для полевого – 0,44 ($n = 150$) (Рис. 62.).

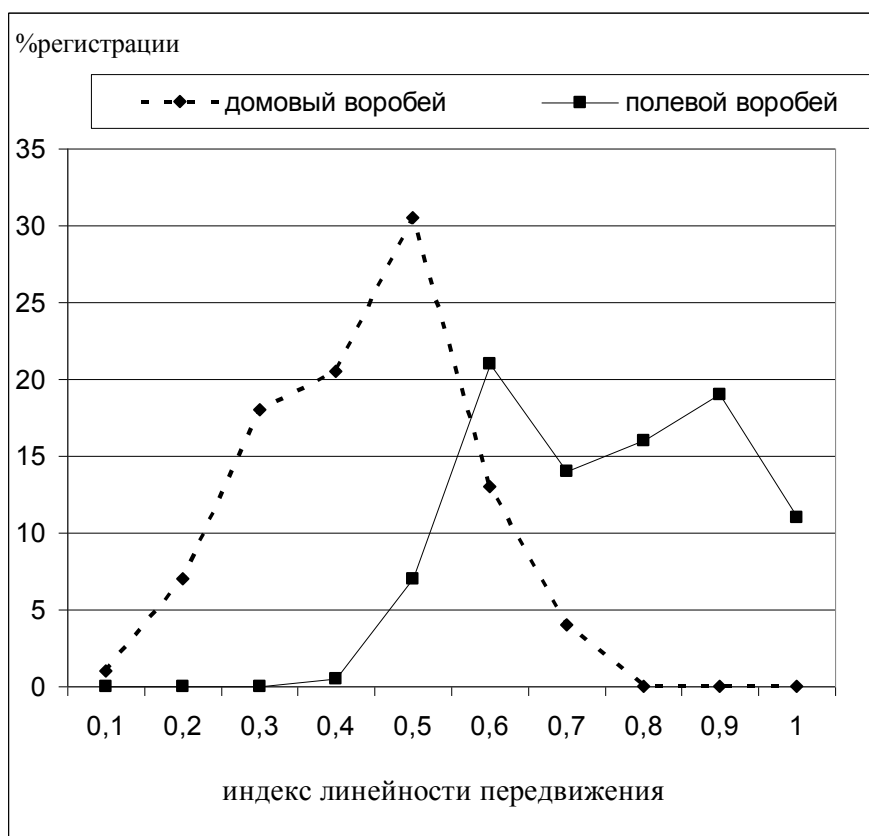


Рис. 62. Степень направленности передвижения двух видов воробьев

Различия двух видов воробьев по этому показателю статистически достоверны (χ^2 , $p < 0,01$). Степень прямолинейности движения воробьев изменяется при кормежке на разных кормовых субстратах. В более ровных и откры-

тых местообитаниях птицы передвигаются более прямолинейно. Индекс линейности передвижения у домового воробья достигает максимальных значений (0,73) на асфальте, минимальны его значения при кормежке на траве – 0,54. У полевого воробья степень прямолинейности движения в меньшей степени зависит от структуры кормовых субстратов. В разных условиях кормежки средние значения индекса линейности у этого вида изменяются всего на 0,05.

При кормежке воробьи обычно передвигаются не отдельными прыжками, а сериями по 2-10 (в 1% случаев – больше) прыжков. При этом все прыжки одной серии обычно производятся в одном направлении. Серия прыжков заканчивается осматриванием или клевком. После этих маневров начинается новая серия прыжков, причем движение иногда продолжается в прежнем направлении, однако чаще направление изменяется на 10-90 градусов.

Ситуация, когда новая серия прыжков производится в прежнем направлении, чаще наблюдается у домового воробья. Отношение случаев, когда направление движения при начале новой серии прыжков не изменяется, к общему числу серий у этого вида составляет в среднем 0,23 (зарегистрировано 908 серий прыжков), в то время как у полевого – 0,19 (820 серий). У двух видов воробьев этот показатель достигает максимальных значений при кормежке на асфальте, где составляет 0,26 у домового и 0,23 у полевого воробья. Минимальные значения зарегистрированы на земле с хорошо выраженным микрорельефом (0,18 и 0,13, соответственно). Хотя отличия двух видов воробьев по соотношению одиночных прыжков и серий недостоверны, этот показатель, также как и индекс линейности, свидетельствует о большей прямолинейности движения домового воробья, чем полевого.

Изучение кормовых маневров птиц позволяет более тонко охарактеризовать отличия в поведении близкородственных видов. Анализ полученных нами данных показал, что у двух видов воробьев, нередко применяющих одинаковые кормовые методы, в этих случаях остаются тонкие отличия в поведении. В первую очередь эти отличия касаются последовательности выполнения кормовых маневров. В значительной мере определяют манеру кормового поведения каждого вида воробьев также различия в частоте выполнения тех или иных кормовых маневров, соотношении разных кормовых маневров, скорости и степени направленности передвижения, расстоянии обнаружения пищи (Барановский, 1999, 2001а, 2001б, 2002а, 2002б, 2003б, 2004).

МЕХАНИЗМЫ РАЗДЕЛЕНИЯ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СЕГРЕГАЦИИ ДВУХ ВИДОВ ВОРОБЬЕВ

Наши исследования структуры экологической ниши домового и полевого воробьев позволили обнаружить существенные отличия во многих аспектах экологии этих птиц. Наиболее важные из этих отличий касаются питания, пространственного распределения и кормового поведения домового и полевого воробьев.

Анализ литературных данных показал, что по результатам предыдущих исследований невозможно в полной мере судить о механизмах экологической сегрегации двух видов воробьев. По литературным данным можно обнаружить некоторые специфичные для каждого вида особенности питания, биотопического распределения и кормового поведения. Однако большинство публикаций включает сравнительный анализ отличий домового и полевого воробьев лишь по одному из показателей. Во многих частях своего ареала домовый и полевой воробьи обитают на одной и той же территории, иногда образуя смешанные группы. Ряд исследователей, не обнаруживая принципиальных отличий в биологии этих видов, считает, что домовый и полевой воробьи находятся в состоянии напряженной конкуренции, в результате которой один из видов вытесняется другим из тех или иных стадий (Гладков, Рустамов, 1975; Ильичев, 1978; Деккерт, 1985). Представление о существовании конкурентных отношений между двумя видами воробьев основывается на том, что наряду с фактами совместного обитания этих видов в одних и тех же биотопах, в литературе отмечены и случаи частичного пространственного разделения домового и полевого воробьев. Для городского ландшафта типична ситуация, когда в некоторых стадиях обитают оба вида воробьев, а в других – только один из этих видов.

Однако частичное пространственное разделение домового и полевого воробьев объясняют не только при помощи конкурентной гипотезы. Получены данные, свидетельствующие, что распространение этих видов объясняется в первую очередь структурой биотопа. В разных типах антропогенного ландшафта условия могут оказаться пригодными как для обоих видов воробьев, так и только для одного из них (Klotz, Gutte, Klausnitzer, 1984).

Руководствуясь фактами совместного обитания домового и полевого воробьев, большинство исследователей считает, что у этих видов должны существовать эффективные механизмы разделения ресурсов и экологической сегрегации. Согласно наиболее распространенным представлениям, наибольшее значение при расхождении видов по экологическим нишам придается отличиям в питании и биотопическом распределении (Pianka, 1969; Владышевский, 1974; Schoener, 1974; Пианка, 1981; Одум, 1986).

Поскольку пища – это самый необходимый вид ресурсов, большинство исследователей уделяет серьезное внимание питанию птиц. Результаты целого ряда исследований свидетельствуют, что состав пищи домового и полевого воробьев чрезвычайно разнообразен. Однако при определенных условиях отличия в систематической принадлежности кормовых объектов птиц могут отсутствовать или быть незначительными (Судиловская, 1954; Пыльцына, 1956; Ардамацкая, Пыльцына, Семенов, 1956; Хватова, 1956; Аманова, 1964; Мустафаев, 1969; Некрасов, 1978). С другой стороны, у птиц, как и любых достаточно высокоорганизованных животных, существуют индивидуальные пищевые предпочтения, обуславливающие нередко наблюдаемые отличия в питании даже обитающих по соседству особей одного вида (Прокофьева, 2002б, Барановский и др., 2005).

Наши исследования питания домового и полевого воробьев показали, что, как правило, таксономический состав поедаемых двумя видами воробьев пищевых объектов четко отличается. Однако в течение года бывают периоды, когда основу рационов обоих видов составляет один и тот же вид пищи. Наиболее вероятны такие ситуации в конце зимы, когда воробьи питаются преимущественно остатками пищи человека, а также в конце лета и начале осени, когда созревают семена массовых видов растений, используемые двумя видами воробьев. В результате, перекрывание пищевых рационов домового и полевого воробьев часто оказывается значительным. Наиболее высокий уровень перекрывания наблюдается в конце лета, когда созревают семена большинства травянистых растений, которыми питаются оба вида воробьев. В зимний период и во время выкармливания птенцов может наблюдаться недостаток пищи (в целом или только определенных ее видов) для птиц при одновременном повышении потребности в ней. Во время выкармливания птенцов повышаются также требования птиц к качеству корма. Именно наиболее нежного и легко перевариваемого корма и может не хватать в этот период, пищи для взрослых птиц весной и летом обычно бывает достаточно. Зимой и во время выкармливания птенцов сходство в питании домового и полевого воробьев уменьшается (перекрывание пищевых рационов 0,36-0,48).

Сравнительный анализ полученных нами данных по питанию домового и полевого воробьев показал, что даже в том случае, когда таксономический состав поедаемых этими птицами объектов сам по себе существенно не отличается, в питании воробьев все же остаются некоторые тонкие отличия. Эти различия касаются, в первую очередь, размера кормовых объектов. В рационе домового воробья в течение всего года преобладают более крупные семена, беспозвоночные животные и пищевые объекты антропогенного происхождения, чем у полевого воробья.

Помимо размера корма, при питании воробьев семенами важную роль играет прочность их оболочек. Домовые воробьи, как правило, поедают более твердые семена, чем полевые, которые вообще не могут очищать семена с прочной оболочкой. Даже семена со средней прочностью оболочек полевые воробьи предпочитают глотать целиком и делают это тем чаще, чем менее благоприятны условия кормежки (например, короткий световой день, низкая температура воздуха и т. д.). При возможности выбора они предпочитают самый мягкий корм.

Беспозвоночные животные, поедаемые домовым и полевым воробьями, отличаются по степени подвижности. Домовый воробей часто ловит очень подвижных, способных к быстрому полету насекомых, полевой обычно поедает менее подвижных беспозвоночных.

Расхождение двух видов воробьев по размеру и твердости пищи связано и с их морфологическими отличиями. Домовый воробей отличается более массивным клювом, при этом отличия наиболее выражены в отношении длины клюва, а не его ширины и высоты. Именно эти показатели наиболее тесно

связаны с размером и твердостью поедаемой пищи. Для других групп зерноядных птиц, таких как вьюрковые и овсянковые, очищающих семена от оболочек перед их поеданием, также характерна тесная связь ширины и высоты клювов с прочностью оболочек используемых семян (Некрасов, 1958, 1978; Хайнд, 1975; Владышевский, 1982). По нашим данным, размеры клювов домового и полевого воробьев отличаются в большей степени, чем другие морфометрические показатели и соотносятся в пропорции 1,2:1-1,3:1 (Барановский, 2003). Такой уровень отличий свидетельствует о том, что два вида занимают разные экологические ниши (Schoener, 1965).

Предпочтение двумя видами воробьев пищи разного размера и твердости, в свою очередь, способствует увеличению степени отличий пищевых рационов.

Индексы перекрытия, рассчитанные с учетом не только видового состава потребляемой пищи, но и размера кормовых объектов, оказались меньше, чем при учете только первого из этих показателей и составили 0,41-0,69 (в среднем 0,62).

Специфические особенности питания домовых и полевых воробьев тесно связаны с запасом и распределением пищи, а также со структурой кормовых станций.

Различие микробиотопических предпочтений двух видов воробьев может служить одним из важных компонентов разделения ресурсов. Отличия микробиотопического распределения домового и полевого воробьев одинаково четко выражены во всех станциях. Это приводит к тому, что даже при высокой численности обоих видов воробьев в одном биотопе они в значительной степени расходятся по разным кормовым субстратам. В то же время наибольшая численность каждого из видов воробьев наблюдается в тех станциях, где наиболее распространены характерные для них микроместообитания. В результате даже в зимний период, при наиболее сходном биотопическом распределении двух видов они оказываются в значительной степени пространственно разделенными. Полного пространственного разделения двух видов воробьев мы не наблюдали.

Микробиотопические предпочтения воробьев в первую очередь определяются структурой кормовых субстратов. Наиболее общие особенности микробиотопического распределения домовых воробьев состоят в том, что птицы этого вида предпочитают кормиться на наиболее ровных и открытых кормовых субстратах. Полевые воробьи, наоборот, чаще встречаются на участках с хорошо выраженным микрорельефом, покрытых травянистой растительностью. Однако, как биотопическое, так и микробиотопическое разделение двух видов воробьев не абсолютно. Перекрытие по этим показателям в разные сезоны года составляет 0,45-0,21.

В течение большей части года периоды максимального перекрытия трофической и пространственной компонент ниши не совпадают. Максимальное сходство питания в конце лета и начале осени соответствует наибольшему расхождению по пространственному распределению. В зимний

период, наоборот, биотопическое и микробиотопическое распределение домового и полевого воробьев оказывается наиболее сходным. В это время наблюдается максимальное перекрывание пространственной и минимальное – трофической компонент ниши. Сходные с полученными нами значения ширины и перекрывания отдельных показателей ниши были получены и в других исследованиях экологии близкородственных симпатричных видов (Лэк, 1957; Вахрушев, 1984; Банникова, 1986; Боголюбов, Преображенская, 1990; Доржиев, 2001; Березанцева, 2001).

Полученные нами данные показывают, что кормовое поведение домового и полевого воробьев существенно отличается.

Для каждого вида характерна особая тактика кормового поведения, которая проявляется при кормежке в разных местообитаниях. Тактика домового воробья направлена на питание в открытых местообитаниях с хорошим обзором, что позволяет ему замечать кормовые объекты с большого расстояния и выбирать наиболее подходящую пищу. При кормежке домовый воробей передвигается быстрее, чем полевой. Среди его кормовых маневров преобладают прыжки, а клевки и осматривания встречаются значительно реже. Во время поиска пищи домовый воробей обычно сохраняет какое-либо определенное направление движения, путь птицы между двумя обнаруженными кормовыми объектами часто представляет собой прямую линию.

Полевой воробей кормится в более закрытых местообитаниях сравнительно мелкими кормовыми объектами. В связи с меньшей заметностью такой пищи и более высокой ее концентрацией, птицы этого вида при кормежке чаще совершают осматривания, но замечают корм с меньшего расстояния, чем домовые воробьи. Среди кормовых маневров полевого воробья выше, чем у домового, доля клевков, поскольку за один клевок он получает меньшее количество пищи. Собирая преимущественно мелкий корм, полевой воробей передвигается медленно, короткими прыжками, часто осматривается.

При питании разной пищей и, особенно, при кормежке на разных кормовых субстратах, отдельные элементы кормового поведения воробьев могут изменяться. При этом количественные изменения происходят у обоих видов в одном направлении.

Уменьшение ровности и открытости кормового субстрата вызывает у полевого и домового воробьев сходные изменения в поведении. При этом уменьшается число прыжков в серии и скорость передвижения, которое становится менее прямолинейным. Однако независимо от структуры мест кормежки отличия в поведении домового и полевого воробьев остаются статистически достоверными. Каждый вид продолжает применять собственную тактику поиска пищи.

Тактика кормового поведения домового воробья, состоящая в активном поиске наиболее подходящих кормовых объектов, как правило, крупных и заметных со значительного расстояния, должна оказаться более эффективной в условиях хорошего обзора. Исследования показали, что домовые воробьи предпочитают кормиться на более ровных и открытых субстратах, где неров-

ности почвы и растительность не мешают обнаружению пищи. Одним из наиболее важных моментов тактики поиска пищи домового воробья является обнаружение кормовых объектов на большом расстоянии от себя. Растения и неровности микрорельефа препятствуют этому. В результате, домовые воробьи предпочитают кормиться на асфальте или ровной земле. Благодаря лучшим условиям обзора, здесь они быстрее находят корм, чем среди травянистой растительности.

Полевые воробьи, в отличие от домашних, обнаруживают пищу на небольшом расстоянии от себя. Неровности почвы и растительность в этом случае служат менее существенным, чем на большом расстоянии от птицы, препятствием для обнаружения пищи. При этом в покрытых травой местах пищевые ресурсы для воробьев обычно больше, чем на ровных и открытых кормовых субстратах. В результате, именно в таких местообитаниях и предпочитают кормиться полевые воробьи.

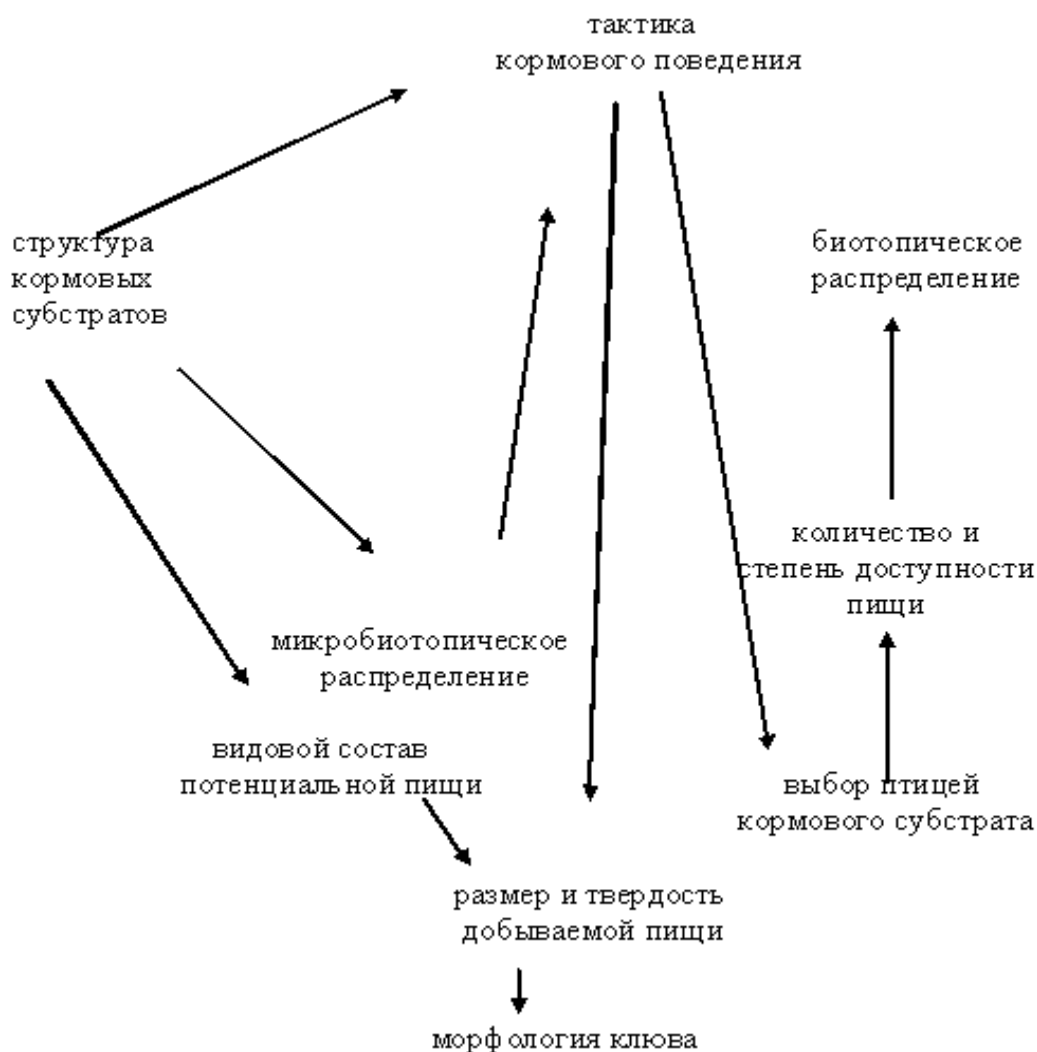


Рис. 63. Схема взаимосвязи различных показателей экологической ниши домового и полевого воробьев

Микробиотопические предпочтения двух видов воробьев определяют их биотопическое распределение. Каждый вид достигает максимальной численности в тех биотопах, где наиболее распространены характерные для него микростанции. Этим объясняются случаи полного пространственного разделения двух видов воробьев, а также тяготение домового воробья к кварталам и населенным пунктам с наиболее выраженным городским обликом, а полевого воробья – к поселениям сельского типа.

Структура используемых местообитаний и особенности тактики кормового поведения связаны с размером, твердостью и некоторыми другими показателями используемой пищи. Замечая корм на большом расстоянии от себя, домовые воробьи чаще поедают крупные, хорошо заметные объекты. Полевые воробьи, напротив, используют в основном мелкий массовый корм, так как они обычно замечают пищу в непосредственной близости от себя и не разыскивают специально более крупные объекты. Этим же объясняется и тот факт, что домовые воробьи чаще, чем полевые, добывают крупных подвижных беспозвоночных. Часто они схватывают уже взлетевших насекомых, гоняясь за ними в воздухе. Полевые воробьи, напротив, передвигаются медленно, внимательно осматривают возможные места нахождения добычи и поедают в основном мелких и малоподвижных беспозвоночных, не способных быстро улететь при приближении птицы. Во второй половине лета они уже не охотятся на насекомых целенаправленно. В это время в рационе полевых воробьев встречаются только те виды беспозвоночных, которые обитают на обычных кормовых растениях этих птиц. Кормясь семенами, воробьи склевывают и попадающихся им насекомых.

Как правило, более крупные пищевые объекты птиц оказываются наиболее твердыми. Особенно это характерно для семян растений. Отличия по показателям размера и твердости пищи способствовали формированию заметных отличий в морфологии челюстного аппарата домового и полевого воробьев.

Результаты сравнительного изучения экологии и поведения двух видов воробьев показали, что одним из самых специфичных показателей является способ поиска пищи. Отличия в комовом поведении служат важным механизмом разделения ресурсов и экологической сегрегации домового и полевого воробьев. Эффективность разных тактик кормового поведения в конкретных условиях обитания определяется структурой кормовых субстратов, а также запасом, распределением и степенью доступности пищевых ресурсов. В видоспецифичной тактике поиска пищи наиболее наглядно отражаются различия домового и полевого воробьев по остальным показателям, которые в системе определяют экологическую специфику каждого вида.

Основной список источников

1. Абрамова И.В. Годовые ритмы динамики видового состава и численности орнитофауны дачных поселков. // Биол. ритмы, 1999, 41-43.
2. Александров В. Н., Климов С. М. 1984. Особенности формирования городской авиафауны в условиях Центрального Черноземья. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас, С. 14 – 15.
3. Аманова М. А. 1964. Некоторые данные о потребности птиц в воде в условиях пустыни. // Проблемы орнитологии. Труды третьей Всесоюзной орнитологической конференции. Изд-во Львовского ун-та, С. 189 – 202.
4. Аманова М. Б., Добринский Л. Н., Данилов Н. Н., Некрасов Е.С., Кошин К. И. 1969. К вопросу об изменчивости популяций домовых и полевых воробьев. // Орнитология в СССР. Книга 1. Пятая Всесоюзная орнитологическая конференция. Ашхабад, «Ылым», С. 14 – 16.
5. Аманова Н. А. 1978. Сравнительная морфология рельефа кишечника у представителей рода *Passer* в условиях пустыни. // Зоол. ж. Т. 57. Вып. 8, С. 1218 – 1223.
6. Ананьева С. И., Барановский А. В., Лещенко Т. В. 2003. Использование метода энтомологического кошения для изучения пищевых ресурсов насекомоядных птиц. // Экология и эволюция животных. Рязань, С. 111 – 116.
7. Андреев В. А. 2002. Зимняя орнитофауна Архангельска. // Русский орнитологический журнал, экспресс-вып. 207. С. 1170 – 1172.
8. Анохина Ю. Р. 1987. Кормовые предпочтения птиц при сборе насекомых с различной длиной тела. // Зоол. ж. Т. 66. Вып. 9, С. 1426 – 1430.
9. Ардамацкая Т. Б., Пыльцина Л. М., Семенов С. М. 1956. Материалы по питанию скворца и полевого воробья. // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М. Изд. Министерства сельского хозяйства СССР. С. 45 – 49.
10. Асоскова Н. И. 1984. Особенности населения птиц города Архангельска. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас, С. 17 – 18.
11. Бабенко В. Г. Население птиц антропогенных ландшафтов Нижнего Приамурья. // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы Международной научной конференции. Нижний Новгород. НГПУ. С. 79 – 80.
12. Бабушкин Г. М., Барановский А. В., Лобов И. В., Чельцов Н. В. 2003. Мониторинг численности и видового состава орнитофауны на базе научного стационара кафедры зоологии РГПУ. // Экология и эволюция животных: сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ. / Под ред. Чельцова Н. В. Рязань. РИРО. С. 34 – 36.
13. Банникова А. А. 1986. Кормодобывание и экологическая сегрегация трех видов мухоловок. // Экология, № 6, С. 21 – 27.
14. Барановский А. В. 1999. Роль кормового поведения в разделении ресурсов и расхождении по экологическим нишам. // Экологическая безопасность и устойчивое развитие регионов. РГПУ, Рязань. С. 6.

15. Барановский А. В. 2001а. Практика учета численности домового и полевого воробьев в антропогенном ландшафте. // Площадочный метод оценки обилия птиц в современной России: Материалы Всероссийского совещания «Учеты птиц на площадках: совершенствование и унификация методов, результаты их применения». Тамбов. С. 5 – 14.
16. Барановский А. В. 2001б. Кормовое поведение как ключевой фактор разделения ресурсов и расхождения по экологическим нишам домового и полевого воробьев (*Passer domesticus* и *P. montanus*). // Фауна, экология и эволюция животных. Рязань. С. 17 – 21.
17. Барановский А. В. 2001в. Стратегия кормового поведения как фактор, обусловивший пищевые предпочтения домового и полевого воробьев. // Фауна, экология и эволюция животных. Рязань. С. 21 – 24.
18. Барановский А. В. 2002а. Кормовое поведение домового (*Passer domesticus*) и полевого (*P. montanus*) воробьев в природных и лабораторных условиях. // Поведение, экология и эволюция животных : сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ/ Под ред. Чельцова Н. В. Рязань. РИРО. С. 12 – 18.
19. Барановский А. В. 2002б. Роль кормового поведения в экологической сегрегации домового (*Passer domesticus*) и полевого (*P. montanus*) воробьев. // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы Международной научной конференции. Нижний Новгород. НГПУ. С. 82.
20. Барановский А. В. 2002в. Успешность размножения домового (*Passer domesticus*) и полевого (*P. montanus*) воробьев в антропогенном ландшафте. // Экологические и социально-гигиенические аспекты среды обитания человека: Материалы республиканской научной конференции. Рязань. РГПУ. С. 36 – 40.
21. Барановский А. В. 2003а. Механизмы экологической сегрегации домового (*Passer domesticus*) и полевого (*P. montanus*) воробьев. // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 214. С. 1207 – 1218.
22. Барановский А. В. 2003б. Морфологические адаптации челюстного аппарата домового и полевого воробьев (*Passer domesticus* и *P. montanus*) к использованию пищевых объектов разных размеров. // Экологические и социально-гигиенические аспекты среды обитания человека: Материалы республиканской научной конференции. Рязань. РГПУ. С. 219 – 222.
23. Барановский А. В., Быструхина С. В. 2002. Гнездящиеся птицы отряда воробьинообразные города Рязани. // Вопросы естествознания. Вып. 10. Липецк: ЛГПУ, С. 5 – 8.
24. Барановский А.В. 2004а. Избирательность в питании птенцов домового и полевого воробьев. // Аспирантский вестник Рязанского государственного педагогического университета им. С.А. Есенина. Рязань. РГПУ. № 3. С. 3-8.

25. Барановский А.В. 2004б. Механизмы экологической сегрегации домового и полевого воробьев. Автореферат дисс. на соискание уч. степени к.б.н. М.: МПГУ, 16 с.
26. Барановский А.В., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Чельцов Н.В. 2005. Индивидуальные особенности поведения и питания серых мухоловок. // Русский орнитологический журнал. С-Петербург. С. 744-748.
27. Березанцева М. С. 2001. Анализ трофических взаимоотношений родственных видов воробьиных птиц в гнездовой период. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 83 – 84.
28. Бианки В. К вопросу о продолжительности жизни домового воробья. - Ежегодник Зоологического музея АН. СПб., 11.
29. Благосклонов К. Н. 1950. Биология и сельскохозяйственное значение полевого воробья в полезащитных насаждениях юго-востока.// Зоол. ж. Т. 29, вып. 3, С. 244 – 254.
30. Благосклонов К. Н. 1967. Птицы города Москвы. // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направление преобразования. М. С. 59 – 61.
31. Боголюбов А. С., Преображенская Е. С. 1990. Временная динамика численности и компоновки пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи. // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. С. 64 – 79.
32. Божко С. И. 1957. Орнитофауна парков Ленинграда и его окрестностей. // Вестник Ленинградского Университета. № 15. С. 38 – 52.
33. Бокотей А.А. Про способности гніздування хатнього горобця // Беркут № 2, 1996, т.5, 173.
34. Бородин П.М. Этюды о мутантах. М.: Знание, 1983. 112 с.
35. Будниченко А. С. 1955. О составе фауны и хозяйственном значении птиц в полезащитных лесонасаждениях.// Зоол. ж. Т. 34, вып. 3. С. 1128 – 1144.
36. Букавинцев В. И. 1986. Сороки в естественных природных комплексах европейской части СССР. // Орнитология. Вып 21. С. 149 – 150.
37. Вахрушев А. А. 1984. Сегрегация экологических ниш у городских птиц. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 82 – 83.
38. Вахрушев А. А. 1990. Экология московской популяции домового воробья.// Экология животных лесной зоны. М. С. 40 – 51.
39. Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука, 189 с.
40. Владышевский Д. В. 1974. Значение трофического фактора для птиц в разных экологических ситуациях. // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск. С. 119 – 265.
41. Владышевский Д. В. 1975. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука, 150 с.

42. Владышевский Д. В. 1982. В мире птиц. Новосибирск: Наука, 160 с.
43. Водолажская Т. И. 2001. Тенденции синантропизации и урбанизации птиц республики Татарстан. // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань: Магариф. С. 461 – 469.
44. Воронеров Е. М. 1967. Птицы Горьковской области. Горький, 165с.
45. Воронов Л. Н., Хмельков Н. Т. 2001. Птицы г. Чебоксары. // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань: Мастер Лайн, С. 215 – 231.
46. Высоцкий В. Г. 2001. Использование данных по индивидуальному мечению и повторной регистрации для оценки абсолютной численности птиц на исследуемом участке с помощью специальных стохастических моделей. // Площадочный метод оценки обилия птиц в современной России. Тамбов, С. 15 – 26.
47. Ганя И. М. 1963. О питании и хозяйственном значении некоторых птиц садов Молдавии. // Зоол. Ж. Т. 17. Вып. 6. С. 893 – 902.
48. Герасимова Т. Д., Уттенбергер В.К. 1956. Опыт привлечения и изучения питания насекомоядных птиц в сосновых насаждениях. // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М. Изд. Министерства сельского хозяйства СССР. С. 62 – 68.
49. Гладков Н. А. 1958. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта. // Орнитология. М.: Наука. Вып. 1. С. 17 – 34.
50. Гладков Н. А., Рустамов А. К. 1965. Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов. // Современные проблемы орнитологии. Фрунзе. С. 111 – 156.
51. Гладков Н. А., Рустамов А. К. 1975. Животные культурных ландшафтов. М.: Мысль. 220 с.
52. Голованова Э. Н. 1964. Биологические основы и результаты применения приманочного метода борьбы с воробьями. // Проблемы орнитологии. Труды третьей Всесоюзной орнитологической конференции. Изд-во Львовского ун-та. С. 132 – 137.
53. Голованова Э. Н. 1975. Птицы и сельское хозяйство. Л.: Лениздат. 150 с.
54. Головатин М. Г. 2001. О влиянии размера, местоположения площадок и продолжительности учета на результаты при изучении динамики численности и распределения птиц. // Площадочный метод оценки обилия птиц в современной России.: Материалы Всероссийского совещания «Учеты птиц на площадках: совершенствование и унификация методов, результаты их применения». Тамбов. С. 33 – 45.
55. Гражданкин А. В. 1992. Моделирование инкубации яиц трех видов воробьиных птиц. // Зоол. Ж. Т. LXXI. № 12. С. 117 – 124.
56. Граждлявичус Г. Б. 1984. Видовой состав птиц города Клайпеда. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 47 – 49.

57. Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 408 с.
58. Гришанов Г.В. Особенности территориального распределения гнездящихся птиц Калининграда. Экол. пробл. Калинингр. обл., 1997, 19-24.
59. Грищенко В.Н. Материалы по срокам и успешности размножения некоторых видов птиц Сумского посеянья // Беркут № 1, 1996, т.5, 56-60.
60. Данилов Н. Н. 2002. О возрастной структуре популяций птиц. // Русский орнитологический журнал, экспресс-вып. 197. С. 828 – 842.
61. Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов. М.-Л. Сельхозиздат. 608 с.
62. Дедкова И. И. 1984. Использование сельскохозяйственных территорий в качестве кормных мест городскими популяциями птиц. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 50 – 51.
63. Деккерт Г., Деккерт К. 1985. Как ведут себя животные. М.: Лесная промышленность. 224 с.
64. Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
65. Джурбаева Е. Н. 1975. Миграции воробьев в Чуйской долине. // Материалы Всесоюзной конференции по миграции птиц. 1 часть. М.: МГУ. С. 68 – 70.
66. Дольник В. Р. 1995. Энергетические потребности и рост птиц // Успехи современной биологии. Т. 115. № 5.
67. Доржиев Ц. З. 2001. Механизмы становления и поддержания симпатрии у близких видов птиц. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 23 – 24.
68. Дроздов Н. Н. 1966. Птицы больших городов. // Природа, № 2. С. 34 – 39.
69. Дроздов Н. Н. 1967. Фауна и население птиц культурных ландшафтов. // Орнитология. М., вып. 8. С. 3 – 46.
70. Егорова Г. В. 2001. Особенности формирования и изменения фауны закрытогнездящихся птиц антропогенных ландшафтов. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 223 – 224.
71. Егорова Г. В., Константинов В. М. 2003. Экология птиц-дуплогнездников небольшого промышленного города центра Европейской России. М.: МГАВМиБ, 248 с.
72. Елисеева В. И. 1961. О размножении полевого воробья в искусственных гнездовьях. // Зоол. ж. Т. 10, вып. 4. С. 583 – 591.
73. Завьялов Е.В., Капранова Т.А., Табачишин В.Г. Структура и толерантность внутриэкосистемных парцеллярных сообществ птиц в условиях сезонных флуктуаций факторов абиотической среды // Пробл. изуч. краев. структур биоценозов, 1997, 38-39.

74. Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Сравнительный анализ уровня синантропизации на примере видов птиц рода *Passer*. // Экол. и охрана окруж. среды, 1998, стр.36-37.
75. Захаров Р. А. 2001 а. Птицы в большом городе. // Экология и жизнь. № 2. С. 38 – 40.
76. Захаров Р. А. 2001б. Методы учета пространственно-временной структуры зимнего населения птиц в условиях парковых насаждений города. // Площадочный метод оценки обилия птиц в современной России. Тамбов. С. 71 – 84.
77. Зверев М. Д. 1954. Изучение питания птиц непосредственными наблюдениями и с применением счетчиков. // Привлечение и переселение полезных птиц в лесонасаждениях. М. С. 42 – 52.
78. Иваницкий В. В. 1984. Филогенетические аспекты синантропизации и урбанизации воробьев (*Passerinae*). // Птицы и урбанизированный ландшафт (сборник кратких сообщений). Каунас. С. 58 – 59.
79. Иваницкий В. В. 1989. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и экологические аспекты. // Зоол. Ж. Т. LXVIII, № 4. С. 83 – 93.
80. Иваницкий В. В. 1997. Воробьи и родственные им группы зерноядных птиц: поведение, экология, эволюция. М.: КМК Scientific Press. 148 с.
81. Иваницкий В. В., Матюхин А. В. 1984. О роли ночевки и связанного с ними поведения в организации внутривидовых отношений у разных видов воробьев. // Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Наука. С. 50 – 54.
82. Иваницкий В. В., Матюхин А. В. 1990. К популяционной биологии полевого воробья (*Passer montanus*) в городских лесопарках. Зоол. Ж. Т. 69, № 4. С. 78 – 89.
83. Ивлиев В. Г. 2001. Тенденции изменения численности лесных и синантропных птиц на территории республики Татарстан в конце 20 столетия. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 266 – 268.
84. Ильенко А. И. 1962а. К изучению сезонных изменений веса мелких птиц. // Орнитология. Вып. 4. С. 427 – 430.
85. Ильенко А. И. 1962б. О вреде и пользе домовых воробьев. // Природа. № 2. С. 111 – 112.
86. Ильенко А. И. 1976. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М.: Наука, 120 с.
87. Ильенко А. И., Жантеев Р. Д. 1963. Питание домовых воробьев в центральной части Московской области.// Зоол. ж. Т. 42, вып. 11. С. 1736 – 1740.
88. Ильенко А. И., Загородняя Г. Ю. 1961. Значение искусственных гнездовий для ночевки некоторых птиц-дуплогнездников зимой. // Зоол. Ж. Т. XL. № 2. С. 1736 – 1738.

89. Ильенко А.И. 1960. О явлении альбинизма среди воробьев г. Москвы. Охр. природы и озеленение. М.: Изд-во Всес. об-ва охраны природы и озелен. насел. пунктов.
90. Ильичев В. Д. 1978. Рецензия на книгу А. И. Ильенко «Экология домовых воробьев и их эктопаразитов». М.: Наука. 1976. 120 с. // Зоол. Ж. Т. LXII. № 2. С. 1754.
91. Ильичев В. Д., Бутьев В. Т., Константинов В. М. 1987. Птицы Москвы и Подмосковья. М., Наука. 220 с.
92. Ильичев В.Д., Константинов В.М. Птицы столицы // Наука в России № 4, 1996, 54-56.
93. Иноземцев А. А. 1978. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: ЛГУ, 263 с.
94. Иноземцев А.А. Изменение сообществ наземных позвоночных в новых условиях природопользования // Докл. РАН № 6, 1997, т.357, 844-846.
95. Ковалев В.А. К гибели птиц на автомобильных дорогах // Матер. 3 Конф. мол. орнитологов Украины, Київ, 14-15 березня, 1998, 1998, 70-71.
96. Исаков Ю. А. 1984. Изменение структуры населения птиц в процессе роста городов. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 9 – 13.
97. Кадочников Н. П. 1951. Воробей – вредитель риса. // Природа. № 7. С. 70.
98. Калецкий А. А. Пернатые горожане. // Человек и природа. М.: Знание. № 2. С. 17 – 73.
99. Кашкаров Д. Ю. и др. 1981. Практическое значение. Методы регуляции численности. // Полевой воробей. Л. ЛГУ, С. 269 – 280.
100. Кирсберг А. В. 2001. Предварительные материалы по учету ткачиковых птиц в населенных пунктах юго-востока Пермской области. // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 122 – 125.
101. Клауснитцер Б. 1990. Экология городской фауны. М. :Мир, 248 с.
102. Коли Г. 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 369 с.
103. Константинов В. М. 2001. Закономерности формирования авиофауны урбанизированных ландшафтов. // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань.: Магариф. С. 449 – 461.
104. Константинов В. М., Бабенко В. Г. 1976. О закономерностях годичной динамики численности некоторых видов воробьиных птиц в антропогенных ландшафтах Московской области. // Фауна и экология животных. М. С. 67 – 78.
105. Константинов В.М. 2000. Особенности формирования авиофауны урбанизированных ландшафтов // Животные в городе, С. 18-21.
106. Константинов В.М., Новицкий В., Пичурин А.Г. 1995. Современное состояние авиофаун и населения птиц городов Восточной Европы // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского № 2, 26-31.

107. Корнилова О.Ю. 1996. Анализ изменения в составе гнездовых участков птиц заповедника "Лес на Ворскле" // Биология - наука XXI века, 2003, С. 180.
108. Костюшин В.А. 1996. Орнитофауна ботанических садов и некоторых центральных парков Киева // Вестн. зоол. № 1-2, с. 89-92.
109. Кривцов С. Н. Зимняя орнитофауна города Сыктывкара и его окрестностей. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 82 – 83.
110. Кузьменко Л.П. 1999. Гніздова орнітофауна міста Ніжина. Вестн. зоол. N 4-5, т.33, 107-114,127.
111. Кусенков А.Н. 1995. Птицы сельскохозяйственных угодий юго-востока Белоруссии // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского № 2, 41-46.
112. Лерхе А. В. 1952. Воробьи и мохнатые гусеницы. // Природа. № 5. С. 119.
113. Луговой А. Е., Майхрук М. И. 1974. О проведении учета птиц в городе.// География и экология наземных позвоночных. Вып. 2, Владимир. С. 53 – 59.
114. Луговой А.Е., Майхрук М.И. 1974. О проведении учетов птиц в городе. География и экология наземных позвоночных. Вып. 2. Владимир, С. 53-59.
115. Лукьянова И. Ю. 2001. Предварительная характеристика орнитофауны г. Пензы в зимний и гнездовой периоды. // Экологические и социально-гигиенические аспекты окружающей человека среды. Рязань. «Поверенный». С. 289 – 292.
116. Лукьянова И.Ю. 2002. Современное состояние орнитофауны скверов и центрального парка г. Пензы // Фауна и экология животных N 3, С. 84-90,160.
117. Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ. 403 с.
118. Майхрук М. И. 1972. Динамика населения птиц в городском ландшафте (на примере г. Саранска). // География и экология наземных позвоночных. Вып. 1. Владимир. С. 25 – 33.
119. Мальчевский А. С. 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие воробьиных птиц Европейской части СССР. Л. Изд-во ЛГУ. 279 с.
120. Мальчевский А. С. 1969. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц. // Орнитология в СССР. Книга 1. Пятая Всесоюзная орнитологическая конференция. Ашхабад, «Ылым». С. 111 – 124.
121. Мальчевский А. С. 1988. Дисперсия особей и контакт поколений как фактор и движущая сила эволюции высших позвоночных (на примере птиц).// Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука. С. 65 – 71.
122. Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. 1953. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц.// Зоол. ж. Т. 32, вып. 2, С. 277 – 282.

123. Маматов А. Ф. 2001. Птицы Уфы и окрестностей. // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань: Мастер Лайн. С. 26 – 47.
124. Матвеева Г. К. 2001. Предварительные материалы по учету птиц на Егошихинском кладбище г. Перми. // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. 118 – 125.
125. Матвейчук С. А. 1984. К характеристике зимующих птиц окраин города Иркутска. // Птицы и урбанизированный ландшафт (сборник кратких сообщений). Каунас. С. 93 – 95.
126. Матюхин А. В., Иваницкий В. В. 1984. О зимнем размножении домовых воробьев в Московской области. // Птицы и урбанизированный ландшафт (сборник кратких сообщений). Каунас. С. 95 – 96.
127. Матюхин А. В., Кречетов Ю. Н. 2001. Внутривидовые отношения у полевого воробья в осенне-зимний период. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 408 – 409.
128. Матюхин А.В., Грабовский В.И., Калякин М.В., Бодяк Н.Д., Иваненков В.И., Матюхин А.А. Пенетрация (проникновение) птиц в крытые помещения // Животные в городе, 2000, С. 126-127.
129. Мацына А. И., Мацына Е. Л., Залозных Д. В. 2001. Птицы города Нижнего Новгорода. // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань: Мастер Лайн. С. 100 – 120.
130. Мельников А. Г., Тюлькин Ю. А. 2001. Птицы г. Ижевска. // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань, : Мастер Лайн. С. 191 – 207.
131. Миронов В.И. Фауна и население птиц техногенных ландшафтов степной зоны Украины // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского № 2, 1995, 49-52.
132. Пискунов В.В. Влияние изменений пограничных зон пойменных ландшафтов на структуру сообществ гнездящихся птиц Волгоградского водохранилища // Пробл. изуч. краев. структур биоценозов, 1997, 21-22.
133. Муравьев И. В., Фролов В. В. 2001. Характеристика орнитофауны г. Пензы. // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань, : Мастер Лайн. С. 133 – 147.
134. Мустафаев Г. Т. 1969. К экологии гирканского домового воробья. // Орнитология в СССР. Книга 1. Пятая Всесоюзная орнитологическая конференция. Ашхабад, «Ылым». С. 433 – 435.
135. Некрасов Б. В. 1958. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых выюрковых птиц. // Известия Казанского филиала Академии Наук СССР. Серия биологических наук. № 6. С. 47 – 68.
136. Некрасов Б. В. 1978. Морфологические особенности челюстного аппарата выюрковых (Fringillidae), связанные с зерноядностью. // Систематика, морфология и биология птиц. Л.: Наука. С. 35 – 175.
137. Некрасов Е. А. 1969. Морфологические особенности ранних и поздних выводков мухоловки-пеструшки и полевого воробья. // Материалы

отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск. С. 19 – 20.

138. Никольская В. И., Зайцев И. А. 1973. Материалы по гнездовой биологии полевого воробья в Пермской области. // Сборник статей по орнитологии. Пермь. С. 35 – 38.

139. Новаева Т. В. 2001. Влияние характера застройки на состояние птичьего населения г. Арзамаса. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 518 – 519.

140. Новиков Г. А. 1959. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л. ЛГУ. 350 с.

141. Новиков Г. А., Мальчевский А. С., Овчинникова Н. П., Иванова Н. С. 1963. Птицы «Леса на Ворскле» и его окрестностей. // Вопросы экологии и биоценологии. Вып. 8. Л.: ЛГУ. С. 9 – 118.

142. Носков А. Г., Соколов Л. В. 1972. Методические указания к описанию биотопического распределения полевого воробья. // Материалы III заседания межсекционной группы по проблеме исследования вида в пределах ареала. Вильнюс. С. 60 – 62.

143. Носков Г. А. 1976. К вопросу об эволюции территориального поведения так называемых «оседлых» видов воробьиных птиц. // Биоценологические отношения организмов. // Труды Петергофского биологического института, т. 24. С. 163 – 176.

144. Носков Г. А. 1981. Возможные пути возникновения и становления синантропного образа жизни. // Полевой воробей. Л. ЛГУ, С. 259 – 262.

145. Носков Г. А. и др. 1981. Среда обитания. // Полевой воробей. Л. ЛГУ, С. 94 – 109.

146. Носков Г.А. Ловля и содержание птиц. Изд-во ЛГУ, 1984. 280 с.

147. Носков Г.А., Фетисов С. А., Гагинская А. Р. и др. 1981. Полевой воробей (характеристика вида на пространстве ареала). Л.: ЛГУ, 292 с.

148. Одум Ю. 1968. Экология. М., Просвещение. 168 с.

149. Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 375 с.

150. Паевский В. А. 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с.

151. Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир., 400 с.

152. Пиновский Я., Равкин Ю. С., Щеголев В. И. и др. 1981. Численность и ее динамика. // Полевой воробей (характеристика вида на пространстве ареала). Л.: ЛГУ, С. 221 – 235.

153. Плешак Т.В. Случаи нетипичного питания воробьев *Passer domesticus* и *P. montanus* // Рус. орнитол. ж. Экспресс-вып. N 47, 1998, стр.22.

154. Познанин Л. Б. 1949. Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни. // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР. Т. 3. № 2. С. 1 – 110.

155. Познанин Л. Б. 1941. Об экологическом значении функции. // Журнал общей биологии. Т. 2. № 3. С. 417 – 430.

156. Познанин Л. Б. 1956. Новая методика изучения биологии птиц в гнездовой период. // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. С. 50 – 56.
157. Портенко Л. А. 1957. Полезные и вредные в сельском хозяйстве дикие птицы. М.-Л. 135 с.
158. Постников С. Н. 1974. Выживание воробьиных птиц в зимний период. // Экология. № 4. С. 84 – 85.
159. Постников С. Н. 1975. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах. // Зоол. Ж. Т. LIV, № 3.
160. Постников С.Н. 2000. Питание и поведение воробьиных птиц в зимний период // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия, С. 58-59.
161. Постников С.Н. 1995. Стратегия питания воробьиных птиц // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского № 2, 64-66.
162. Прокофьева И. В. 1998. Жалящие насекомые как корм воробьиных птиц. // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 40: С. 13 – 18.
163. Прокофьева И. В. 2002а. Поедание птицами божьих коровок *Coccinellidae*: личинок, куколок и имаго. // Русский орнитологический журнал, XI, вып. 198. С. 861 – 865.
164. Прокофьева И. В. 2002б. Проявление индивидуальных особенностей питания среди воробьиных птиц. // Русский орнитологический журнал, XI, вып. 204. С. 1066 – 1072.
165. Прокофьева И.В. 1998. Использование пищевых отходов человека воробьиными птицами в летнее время. // Рус. орнитол. ж. Экспресс-вып. N 48, стр.3-9
166. Прокофьева И.В. 2000. Питание гнездовых птенцов домового *Passer domesticus* и полевого *Passer montanus* воробьев // Рус. орнитол. ж. Экспресс-вып. N 123, С. 7-13
167. Промптов А. Н. 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц. // Доклады АН СССР. Т. 27. № 2. С. 171 – 175.
168. Промптов А. Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.- Л. Изд-во АН СССР. 310 с.
169. Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. 1868. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М. МГУ, 461 с.
170. Пыльцына Л. М. 1956. Некоторые данные о воздействии привлекаемых птиц на численность вредных насекомых. // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М. : Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. С. 71 – 74.
171. Равкин Е. С., Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Торопов К. В., Цыбулин С. М., Жуков В. С., Покровская И. В., Бышнева И. И., Кочанов С. К. 2003. Классификация птиц по сходству летнего распределения на равнинах Северной Евразии. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. Вып. 3. С. 26 – 32.

172. Рахимов И. И. 2001а. К вопросу об экологических нишах птиц в условиях урбанизации. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 519 – 521.
173. Рахимов И. И. 2001б. Орнитофауна г. Казани. // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань: Мастер Лайн. С. 175 – 191.
174. Резанов А. Г. 1998. Эволюция антропогенных кормовых методов птиц. // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. М.: С. 5 – 17.
175. Резанов А. Г. 2000. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М., «Издат-школа». 223 с.
176. Резанов А. Г., Андреев К. И. 1984. Некоторые аспекты экологии и поведения полевого воробья при сборе корма. // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоол. дисциплин педвуза. Ч. 1. Витебск. С. 142 – 143.
177. Резанов А.А. 2007. Дистанция вспугивания различных видов птиц в условиях города.//Современные проблемы гуманитарных и естественных наук. Материалы международной научно-практической конференции. Рязань: РИУП. С. 178-179.
178. Ростова Н. С., Четверикова Т. Г. 1981. Изменчивость морфологических признаков.// Полевой воробей. Л. ЛГУ, С. 41 – 56.
179. Рыжановский В. Н. 1984. Определение численности варакушки (*Luscinia svestica*) в послегнездовой период методом «мечение – повторный отлов».// Зоол. ж. Т. 63, вып. 3. С. 446 – 449.
180. Самчук Д. Н., Прокофьева И. В., Петров В. С., Нанкинов Д. Н., Майхрук М. И., Омелько М. А., Зонов Г. Б. 1981. Питание.// Полевой воробей. Л. ЛГУ, С. 109 – 114.
181. Семенова Е. Г. 2003. Особенности орнитофауны г. Пскова как урбанизированного ландшафта. // Экологические и социально-гигиенические аспекты среды обитания человека. Рязань, РГПУ. С. 174 – 177.
182. Симкин Г. Н. 1990. Певчие птицы. М. : Лесная промышленность, 400 с.
183. Скільський І.В. 1998. Динаміка чисельності хатнього та польового горобців у м. Чернівці. // Матер. 3 Конф. мол. орнітологів України, Київ, 14-15 березня, pp 132-135.
184. Скляренко С. А. 1987. Занятие воробьем гнезда черноголового ремеза. // Орнитология. Вып. 22. С. 119.
185. Смогоржевский А. Л., Котков Л. И. 1973. Характеристика питания птенцов некоторых видов насекомоядных синантропных птиц. // Вестник зоологии, № 3. С. 34 – 39.
186. Соколов Л. В. 1974. Зимнее территориальное поведение полевого воробья в условиях Ленинградской области. // Вестник Ленинградского Университета, № 15.

187. Стариков И. Ю., Тынтарева Н. А., Басс М. Г. 2001. Исследование гнездящейся орнитофауны г. Санкт-Петербурга. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 574 – 575.
188. Строков В. В. 1965. Пути проникновения птиц в города и гнездование в городских условиях. // Птицы искусственных лесонасаждений. Вып. 22. С. 286 – 311.
189. Строков В. В. 1968. Численность птиц в лесных полосах северного лесостепья. // Орнитология. М.: Наука, вып. 9. С. 77 – 87.
190. Строков В. В. 1970. Орнитофауна некоторых городов Советского Союза и ее динамика. // Вопросы географии. Т. 82. С. 146 – 159.
191. Судиловская А. М. 1952. О расселении домашнего воробья // Бюллетень МОИП, Отделение биологии. Т. 57. Вып. 5. С. 33 – 37.
192. Судиловская А. М. 1954. Ткачиковые. // Птицы Советского Союза. М.-Л., Т. 5. С. 306 – 371.
193. Табачишин В.Г., Завьялов Е.В. Специфика функционирования экотонных сообществ птиц в условиях высокого градиента урбанизации // Пробл. изуч. краев. структур биоценозов, 1997, 49-50.
194. Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В. Внутригодовая характеристика населения птиц городских парков г. Саратова // Матер. 3 Конф. мол. орнітологів України, Київ, 14-15 березня, 1998, 1998, 144-147.
195. Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Лобанов А.В. Динамика орнитокомплексов г. Саратова // Сиб. экол. ж. № 6, 1997, т.4, 655-661.
196. Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Лобанов А.В., Капранова Т.А. Структура эколого-фаунистических комплексов населения птиц г. Саратова // Беркут № 1, 1996, т.5, 3-20.
197. Техмак А. Л., Флинт В. Е. 1967. Новые данные по орнитофауне Измайловского парка. // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направления преобразования. М. С. 217 – 218.
198. Успенский С. М. 1959. Особенности авиафауны культурного ландшафта Арктики и Субарктики. // Орнитология. М.: Наука, вып. 2. С. 7 – 15.
199. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. 1980. Экология. М.: Изд-во МГУ. 464 с.
200. Фесенко Г. В., Цвелых А. Н. 2001. Возрастные изменения в форме крыла у домового воробья. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. «Матбугат йорты». С. 603 – 604.
201. Фетисов С. А. 1976. К размножению полевого воробья в Ленинградской области. // Материалы IX Прибалтийской орнитологической конференции. Вильнюс, С. 261 – 267.
202. Фетисов С. А. 1977а. Материалы по росту и развитию гнездовых птенцов полевого воробья в условиях Ленинградской области. // Вестник ЛГУ. № 15. С. 14 – 21.

203. Фетисов С. А. 1977б. К характеристике роста гнездовых птенцов полевого воробья (*Passer m. montanus* L.)// Вестник ЛГУ. № 21. С. 49 – 57.
204. Фетисов С. А. 1981. О степени постоянства брачных пар у полевого воробья. // X Прибалт. орнитол. конф. Т. 2. С. 192 – 194.
205. Фетисов С. А. 1981. Поведение. // Полевой воробей. Л. ЛГУ, С. 115 – 133.
206. Фетисов С.А. 2002. О степени постоянства брачных пар у полевого воробья *Passer montanus* // Рус. орнитол. ж. Экспресс-вып. . N 191, С. 690-691.
207. Хайнд Р. 1975. Поведение животных: синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 855 с.
208. Хватова Л. П. 1956. Питание большой синицы, полевого воробья и вертишейки.// Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М. Изд. Министерства сельского хозяйства СССР. С. 45 – 49.
209. Хлебосолов Е. И. 1993а. Стереотип кормового поведения птиц. // Успехи современной биологии. Т. 113. № 6. С. 717 – 730.
210. Хлебосолов Е. И. 1996. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц.// Успехи современной биологии 116, 4: С. 447 – 462.
211. Хлебосолов Е. И. 1999. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: 284 с.
212. Хлебосолов Е. И. 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние.// Рус. орнитол. журн., 11. С. 1019 – 1037.
213. Чернобай В. Ф. 1984. Птицы как компонент городской среды обитания человека. // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас. С. 9 – 13.
214. Чернов Ю. И., Хлебосолов Е. И. 1988. Механизмы разделения пищевых ресурсов и формирования видовой структуры населения тундровых куликов. // Кулики в СССР: распространение, биология и охрана. М.: Наука. С. 147 –153.
215. Чернов Ю. И., Хлебосолов Е. И. 1989. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц. // Птицы в сообществе тундровой зоны. М.: Наука. С. 39 – 51.
216. Шапошников Л. В. 1972. Вероятные причины различий в половом диморфизме у домового и полевого воробьев. // Доклады МОИП. МГУ. С. 240 – 243.
217. Шор Е.Л. Птицы города Нижневартовска // Биол. ресурсы и природопольз. № 1, 1997, 74-81.
218. Штегман Б. К. 1956. Воробьи в Казахстане и изыскание мер борьбы с ними. // Зоол. Ж. Т. 35. Вып. 8. С. 1203 – 1213.
219. Шураков А. И. 1977. Некоторые особенности размножения полевого воробья в Пермской и Астраханской областях. // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 16 – 24.

220. Яфарова Т.Ш. 2008. Гнездование домового и полевого воробьев в г. Казани.//Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения (материалы международной научной конференции). Т. 2. Пенза. С.311-312.
221. Altwegg R., Ringsby T. H., Saether B.-E. Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus* // *J. Anim. Ecol.* N 5, 2000, т.69, стр.762-770.
222. Barba E., Gil-Delgado J. A., Monros J. S. The costs of being late: Consequences of delaying great tit *Parus major* first clutches // *J. Anim. Ecol.* № 5, 1995, т.64, 642-651.
223. Barkowska M., Pinowska B., Pinowski J., Romanowski J., Hahm K.-H. Evaluation of the TOBEC method for calculating fat mass in Tree Sparrows *Passer montanus* and House Sparrows *Passer domesticus*. // *Acta ornithol.* № 2, 2000, т.35, стр.137-145.
224. Barnard. C. J. 1980. Equilibrium flock size and factor affecting arrival and departure in feeding sparrows (*Passer domesticus* L.)// *Ibis.* Vol. 28. P. 503 – 511.
225. Bell. J. 1990. Searching Behaviour. London., New York: Chapman and Hall. 235 p.
226. Best L. B., Stafford T. R., Mihaich E. M. House sparrow preferential consumption of pesticide granules with different surface coatings // *Environ. Toxicol. and Chem.* № 10, 1996, т.15, 1763-1768.
227. Biadun W. Ptaki legowe i zimujace osiedli mieszkaniowych w Lublinie. *Not. ornitol.* N 1-2, 1996, т.37, 83-95.
228. Biadun W. Ptaki ogrodow dzialkowych w Lublinie. *Not. ornitol.* N 3-4, 1996, т.37, 247-258.
229. Bokotey A. Preliminary results of work on the ornithological atlas of Lvov city (Ukraine) // *Acta ornithol.* № 1, 1996, т.31, 85-88.
230. Boulesteix P., Nore T., Bienvenu J.-M. L'ornithologie en Limousin: Bilan de 25 ans d'observations - evolution et statut de certaines especes // *Alauda* N 1, 2002, т.70, С. 161-174.
231. Bower S. Fortpflanzungsaktivitat, Habitatnutzung und Populationsstruktur eines Schwarms von Haussperlingen (*Passer d. domesticus*) im Hamburger Stadtgebiet. // *Hamburg. avifaun. Beitr.*, 1999, т.30, стр.91-128.
232. Bracko F. Ornitoloski atlas Drave od Maribora do Ptuja (1989-1992). // *Acrocephalus* № 82, 1997, т.18, 57-97.
233. Braun H.-G. Auswirkungen der Altbausanierung auf die innerstadische Brutvogelfauna: Siedlungsokologische Untersuchungen in Berlin-Kreuzberg. *Vogelwelt* N 1, 1999, т.120, 39-51.
234. Bricchetti P., Caffi M. Biologia riproduttiva di una popolazione di *Passera mattugia*, *Passer montanus*, nidificante nella Pianura Lombarda. *Riv. ital. ornitol.* N 1, 1995, т.65, 37-45.
235. Brown J. 1994. The ecology of coexistence. // *Science.* V. 263. P. 985 – 986.

236. Clergeau P., Savard J.-P. L., Mennechez G., Falardeau G. Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: A comparative study between two cities on different continents // *Condor* № 3, 1998, т.100, 413-425. Dreweck Ingo. Die Vogelwelt des Ebbetales (Gemeinde Herscheid, Westsauerland) 1995 // *Charadrius* № 1, 1998, т.34, 16-26.
237. Cody M. 1973. Parallel evolution and bird niches. // *Ecological Studies*. V. 7. P. 307 – 338.
238. Deckert G. 1973. Der Feldsperling.// *Die Neue Brehm-Bucherei* 398 . Ziemsen Verlag. Wittenberg Luthstadt. 90 S.
239. Denac K. Znacilnosti gnezdisc mestne lastovke *Delichon urbica* v Kozjanskem parku *Acrocephalus* N 100, 2000, т.21, стр.153-159.
240. Dewsbury D. Comparative animal behavior. McGraw-Hill. Inc. 1978. 480 p.
241. Dice L. 1952. Natural communities Anntbor : Michigan University Press. 547 p.
242. Dott H.E.M., Brown A.W. A major decline in House Sparrows in central Edinburgh Scot. *Birds* N 2, 2000, т.21, стр.61-68.
243. Eckhardt R. C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous bird in the Colorado Rocry Mountans. // *Ecological Monographs*. V. 79. P. 129 – 149.
244. Elton C. 1927. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 209 p.
245. Engler B., Bauer H.-G. Dokumentation eines starken Bestandsrückgangs beim Haussperling (*Passer domesticus*) in Deutschland auf Basis von Literaturangaben von 1850-2000 // *Vogelwarte* N 3, 2002, т.41, C. 196-210.
246. Feinsinger P., Spears E., Poole R., 1984. A simple measure of niche breadth. // *Ecologi*. V. 62. P. 27 – 32.
247. Fitzpatrick J. W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers // *Condor*. V. 82. P. 43-57.
248. Fitzpatrick J. W. 1982. Search strategies of tyrant flycatchers. // *Anim. Behav*. V. 29. P. 810 – 821.
249. Fitzpatrick J. W. 1985. Form, foraging behaviour, and adaptive radiation in the tirannidae. // *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs № 36. P. 447 – 470.
250. Friedrich C., Freitag B. Brutvogel in und an Brucken steirischer Autobahnen und SchnellstraSSen (Aves) // *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark.*, 1996, т.126, 215-222.
251. Gause G. F. 1934. *The Struggle for Existense*. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
252. Gemmeke H. Art und Umfang von Schaden durch Vogel in der Landwirtschaft heute // *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin-Dahlem* № 321, 1996, 371.
253. Gemmeke H. Schaden durch Vogel an Kulturpflanzen - Ergebnisse einer Umfrage bei Pflanzenschutzdienststellen sowie Obst- und Weinbauinstituten // *Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst*. № 6, 1997, т.49, 142-145.

254. Gnielka R. 1981. Die Vogel des Sudfriedhofs in Halle. // *Hercyna N. F. Leipzig*. V. 18. P. 134 – 184.
255. Gnielka R., Spretre T., Tauchnitz H., Reuter B. 1983. Aviafauna von Halle und Umgebung. // *Natur und Umwelt, Halle*. V. 1. P. 1 – 96.
256. Gonzalez Guillermo, Sorci Gabriele, Smith Linda C., de Lope Florentino. Social control and physiological cost of cheating in status signalling male house sparrows (*Passer domesticus*) // *Ethology N 4*, 2002, т.108, С. 289-302.
257. Griffith S. C., Owens I. P.F., Burke T. Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows // *Proc. Roy. Soc. London. B N 1421*, 1999, т.6, стр.765-770.
258. Grimm H., Theis G. 1972. Die Vogelarten in Berlin-Stadtmitte. // *Falke*. V. 19. P. 150 – 156.
259. Grinnel J. 1928. Presence and absence of animals *University of California Chronicle* V. 30., P. 429-450.
260. Grinnel J. 1924. Geography and evolution *Ecology*. V. 5., P. 225-229.
261. Grinnel J. 1917. The niche - relationships of the California Thrasher. *Auh. vol.34.*, P.427-433.
262. Guo Yan-Shu, Zheng Hui-Zhen. Изменения в распространении полевых воробьев в провинции Сычуань // *Dongwuxue yanjiu N 4*, 2001, т.22, С. 242-248.
263. Hespeneide H. A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. // *Ecology and evolution of communities (M. Z. Cody and I. M. Diamond, eds)*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. P. 150 – 180.
264. Hole D. G., Whittingham M. J., Bradbury R. B., Anderson G. Q.A., Lee Patricia L.M., Wilson J. D., Krebs J. R. Widespread local house-sparrow extinctions // *Nature N 6901*, 2002, т.418, С. 931,932.
265. Holmes R., Bonney R., Pacala S. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. // *Ecology*. V. 60. P. 512 – 520.
266. Horn D. J., Benninger-Truax M., Ulaszewski D. W. The influence of habitat characteristics on nestbox selection by eastern bluebirds (*Sialia sialis*) and four competitors // *Ohio J. Sci. № 3*, 1996, т.96, 57-59.
267. Hulbert S. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. // *Ecology*. V. 32. P. 571 – 577.
268. Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. // *Cold Spring Harbot Symposia on Quantitative Biology*. V. 22. P. 415 – 427.
269. Hutchinson G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?// *American Naturalist*, vol. 93, P. 145 – 159.
270. Hutchinson G. E. 1965. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven: Vale University Press. 139 p.
271. Hutchinson G. E. 1978. An Introduction to Population Ecology. New Haven: Vale University Press. 260 p.
272. Indykiewicz P. Gniezdzenie sie wrobla *Passer domesticus*, mazurka *P. montanus* i szapaka *Sturnus vulgaris* w gniazdach biociana bialego *Ciconia ciconia*. // *Not. ornitol. № 2*, 1998, т.39, стр.97-104.

273. Ion I. New investigations of food of sparrows *Passer domesticus* L. and *Passer montanus* L // An. sti. Univ. Iasi. Sec. 2 b, 1992, т.38-39, 139-144. Mullerova-Franekova Milena, Kocian Ludovit. Structure and dynamics of breeding bird communities in three parks of Bratislava // Folia zool. № 2, 1995, т.44, 111-121.
274. Jackson J. 1979. Tree surfaces as foraging substates for insectivorous birds. // The bale of Insectivorous Birds in Forest Ekosystems. Ntw Yoxk: Academic press. P. 69 – 93.
275. James F. G., Johnston R. F., Wamer N. O., Niemi G. J., Boecklen W. G. J. 1984. The Grillenian niche of the Wood Thrush.// American naturalist 124, P. 17 – 47.
276. Jancar T., Trebusak M. Price Kozjanskega regijskega parka *Acrocephalus* N 100, 2000, т.21, стр.107-134.
277. Jawor J. M. Female dominance and aggressive behaviors in house sparrow flocks // Auk N 3, 2000, т.117, С. 799-802.
278. Kate E. V., William P., Fowler J. A. 2003. An investigation into the causes of population decline of the house sparrow (*Passer domesticus*) in urban Britain. // Die vogelwarte. Abstract Volume. 4 Conference of the European Ornithologists Union. Band 43. Heft 1-2. P. 9 – 10.
279. Kate E. V., William P., Fowler J. A. 2003. An investigation into the causes of population decline of the house sparrow (*Passer domesticus*) in urban Britain. // Die vogelwarte. Abstract Volume. 4 Conference of the European Ornithologists Union. Band 43. Heft 1-2. P. 9 – 10.
280. Khrabryi V. M. Long-term dynamics of specific composition and numbers of breeding birds in St. Petersburg parks // Avian ecol. and behav., 2001, т.6, С. 67-68.
281. Kimball R. T. Морфология самца и качество места гнездования у домовых воробьев. Male morphology and nest-site quality in House Sparrows // Wilson Bull. № 4, 1997, т.109, 711-719.
282. Klotz L., Gutte P., Klausnitzer B. 1984. Vorschlad einer Gliederung urbaner Okosisteme. // Areh. f. Landschaftsforsch u Naturschubz. Tabelle. V. 24. P. 153 – 156.
283. Krebs J. R., Davies N. B. 1987. An introduction to behavioural ecology. Oxford, London, Edinburg, Boston: Blackwelle Scientific Publication. 389 p.
284. Krebs J. R., Erichsen J. T., Webler M. J., Charnov E. L. 1977. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). // Anim. Behav. V. 25. P. 30 – 38.
285. Kujawa K. Relationships between the structure of mid-field woods and their breeding bird communities // Acta ornithol. N 2, 1997, т.32, С. 175-184.
286. Kulesza G. 1975. Comment on “Niche, Habitat and ecotope”.// American Naturalist, vol. 109, P. 476 – 479.
287. Lack D. 1944. Ecological aspects of species-formation in passerine birds. // Ibis. V. 86. P. 260 – 286.

288. Ladusch M., Lehnert J., Strache R. 1980. Die Blutvogel des Stadtkorus von Leipzig in Jahre 1979. // *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig*. V. 29. P. 556 – 560.
289. Leisler B. 1980. Morphological aspects of ecological specialization in bird genera// *Okol. Vogel*. Vol.2. pp.199-220.
290. Leisler B., Thaler E. 1982. Differences in morphology and foraging behaviour in the Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *R.ignicapillus*// *Annales Zoologici Fennici*. Vol.19. pp.277-284.
291. Lesinski G. Location of bird nests in vertical metal pipes in suburban built-up area of Warsaw *Acta ornithol.* N 2, 2000, т.35, стр.211-214.
292. Lesiriski G. Ptaki srodowisk ruderalnych w peryferyjnych dzielnicach WarszawyЯзык: Пол.*Not. ornitol.* N 3, 1997, т.38, стр.223-228.
293. Levins R. 1968. Evolution in changing environnements. *Monographs in Population Biology*, 2. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 120 p.
294. Liker A., Barta Z. Male badge size predicts dominance against females in House Sparrows // *Condor* N 1, 2001, т.103, С. 151-157
295. Luniak M. 1980. Birds of allotment gardens in Warsaw. // *Asta Orn.* V. 17, № 20, P. 297 – 317.
296. Luniak M. 1981. The birds of the park Habitats in Warsaw. // *Asta Orn.* V. 18. P. 335 – 374.
297. Luniak M. Inventory of the avifauna of Warsaw - species composition, abundance, and habitat distribution // *Acta ornithol.* № 1, 1996, т.31, 67-80.
- Sevcik Jan. Kvalitativni a kvantitativni slozeni avifauny na sidlisti v Ostrave-Porube v prubehu roku // *Cas. Slezsk. muz., Opava. A* № 2, 1994, т.43, 161-178.
298. Macarthur R. 1958. Population Ecology of some warblers of northeastern coniferons. // *Ecology*. V. 39. P. 599 – 619.
299. Macarthur R. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. // *American Naturalist*, V. 98. P. 387 – 397.
300. Macarthur R. 1968. The theory of niche. *Population Biology and Evolution*. Siracuse, New York. Siracuse University Press. P. 159 – 176.
301. Macarthur R. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. // *Theoretical Population Biology*. V. 1. P. 1 – 11.
302. Macarthur R. 1972. *Geographical ecology*. New York: Harper and Row. 269 p.
303. Macarthur R., Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. // *American Naturalist*, V. 101. P. 377 – 385.
304. Macarthur R., Pianka E. 1966. On optimal use a patchy environment. // *American Naturalist*, V. 100. P. 603 – 609.
305. Macarthur R., Wilson E. 1967. *The theory of island biogeography*. // Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 203 p.
306. Matyukhin A.V., Ivanov I.P. Reproductive cycle of House Sparrow *Passer domesticus* in winter season. // *Ostrich* № 3-4, 1998, т.69, стр.298.

307. May R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. // *Ecology and evolution of communities*. // Cambridge: Harvard University Press. P. 81 – 120.
308. May R. M. 1984. Models for two interacting populations. // *Theoretical Ecologi. Principles and Applications*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. P. 78 – 104.
309. Mitschke A., Garthe S., Mulsow R. Langfristige Bestandstrends von häufigen Brutvögeln in Hamburg // *Vogelwelt* N 2-3, 2000, т.121, стр.155-164.
310. Monus F., Liker A., Barta Z. The effect of changing predation hazard on the use of the scrounger foraging tactic // *Adv. Ethol.* N 36, 2001, C. 220.
311. Moreno-Rueda G. The capacity to escape from predators in *Passer domesticus*: An experimental study // *J. Ornithol.* N 4, 2003, т.144, C. 438-444.
312. Moreno-Rueda G., Soler M. Reconocimiento de huevos en el gorrión común *Passer domesticus*, una especie con parasitismo de cría intraespecífico // *Ardeola* N 2, 2001, т.48, C. 225-231
313. Mulsow R. 1974. Der Sommervogelbestand 1971 – 1973 in einer Waldstück zwischen Villenvierteln im Nordsten Hamburgs. // *Hamb. avifaun. Beitr.* V. 12. P. 151 – 160.
314. Mulsow R. 1976. Die Avizonose des Gartenstadtadtzone Vogelwelt. V. 97. P. 55 – 68.
315. Odum E. 1945. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds. // *Willson Bulletin.* V. 57. P. 191 – 201.
316. Oliver P.J. The breeding birds of Inner London, 1966-1994 // *Brit. Birds.* № 6, 1997, т.90, 211-225.
317. Orszaghova Z., Suplatova M., Orszagh I. Changes in food composition of the tree sparrow (*Passer montanus*) nestlings // *Biol. Sec. Zool.* N 2, 2002, т.57, C. 251-259.
318. Otto W., Recker W. 1976. Einfluss nistocologischer Faktoren auf die Abundans des Haussperlings in Berliner Neubauwohnvierteln. // *Falke.* V. 23. P. 330 – 337.
319. Petrescu A. Recent remarks on the avifauna of the Romanian marine coast during summer (Agigea-Vama Veche) // *Trav. Mus. hist. natur. "Gr. Antipa"*, 1995, т.35, 627-642.
320. Pianka E. 1973. The structure of lizard communities.// *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 4, P. 315 – 326.
321. Pianka E. R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenopus*) in western Australia. // *Ecology.* V. 50. P. 1012 – 1030.
322. Pingsby T. H., Saether B.-E., Tufto J., Jensen H., Solberg E. J. Asynchronous spatiotemporal demography of a house sparrow metapopulation in a correlated environment // *Ecology* N 2, 2002, т.83, C. 561-569
323. Pinowski J., Barkowska M., Kruszewicz A.H., Kruszewicz A.G. The causes of the mortality of eggs and nestlings of *Passer* spp // *J. Biosci.* № 4, 1994, т.19, 441-451.

324. Pinowski J., Hahm K.-H., Lebedeva N., Barkowska M., Pinowska B. Changes in weight of eggs, the mortality of embryos and development of nestlings of Tree Sparrows *Passer montanus*. *Ostrich* N 3-4, 1998, т.69, 352.
325. Plath L. 1981. Entwicklung und Wertung des Brutvogelbestandes eines Rostoker Neubeuwohngbietes. // *Natur und Umwelt*, Rostok. P. 55 – 73.
326. Plath L. 1985. Die Besiedlung eines Neubauwohngbietes durch Vogel – Ergebnisse 13 jähriger Bestandserhebungen. // *Falke*. V. 32. P. 335 – 343.
327. Pugacewicz E. Awifauna legowa krajobrazu rolniczego Rowniny Bielskiej // *Not. ornitol.* N 1, 2000, т.41, C. 1-28.
328. Rinnofer G. 1965. Die Vogelwelt eines Grosstadtfreidhofes am Fusse des Erzgebirges. // *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden*. V. 28. P. 1 – 55.
329. Robel K. Bemerkenswertes zur Brutbiologie des Mauerseglers *Apus apus*. // *Ornithol. Anz.* № 1, 1997, т.36, стр.51-53.
330. Robinson S., Holmes R. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure. // *Ecology*. V. 63. P. 1918 – 1931.
331. Rollin N. White plumage in blackbirds. *Bull. Brit. Ornithol. Club.* .V. 79. 6. 1959. P. 56-61.
332. Root R. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. // *Ecological Monographs*. V. 37. P. 317 – 350.
333. Rouhgarden J. 1974. Species packing and the competition function with illustration from coral reef fish. // *Theoretical Population Biology*. V. 9. P. 388 – 424.
334. Saemann D. 1970. Die Brutvogelfauna einer sachsichen Grosstadt. // *Veroff. Mus. Naturkde. Karl-Marx-Stadt*. V. 5. P. 21 – 85.
335. Saemann D. 1973. Untersuchungen zur Siedlungsdichte der Vogel in verschiedenen Grosstadthabitaten. // *Mitt. IG. Aviafauna DDR* V. 6. P. 3 – 24.
336. Schoener T. W. 1965. The evolution of bill size differences among simpatric congenetic species of birds. // *Evolution*. Vol. 19. P. 189 – 213.
337. Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // *Sciense*. V. 185. P. 27 – 39.
338. Schoener T. W. 1989. The ecological niche Ecological concepts (vol. J. M. Cherrel). Oxford: Blakwell schientifie Publications, P. 79 – 113.
339. Southwood T. R. E. 1978. *Ecological Methods*. With particular reference to the study of juscet populatins. London.: Chapman and Hall. 524 p.
340. Stafford T. R., Best L. B. Effects of application rate on avian from granular pesticides // *Environ. Toxicol. and Chem.* № 3, 1998, т.17, 526-529. Steinborn Garlef. Brutvogel fühlen sich wohl // *Dtsch. Weinmag.* № 11, 1998, 33-35.
341. Summers-Smith D. 1988. *The sparrows. A study of the genus Passer*. T. AD. Pouser. Calton. 342p.
342. Summers-Smith J. D. *Studies of West Palearctic birds* // *Brit. Birds* № 4, 1998, т.91, 124-138.

343. Tomialojc L. Breeding bird densities in some urban versus non-urban habitats: The Dijon case. *Acta ornithol.* N 3-4, 1998, т.33, 159-171.
344. Tryjanowski Piotr, Kuszynski Lechoslaw. Shifting from outdoor to indoor breeding: House martin's (*Delichon urbica*) defence against house sparrow (*Passer domesticus*) // *Folia zool.* N 2, 1999, т.48, C. 101-106.
345. Vaclav R., Hoi H. Different reproductive tactics in house sparrows signalled by badge size: Is there a benefit to being average? // *Ethology* N 7, 2002, т.108, C. 569-582.
346. Vaclav R., Hoi H. Importance of colony size and breeding synchrony on behaviour, reproductive success and paternity in house sparrows *Passer domesticus* // *Folia zool.* N 1, 2002, т.51, C. 35-48.
347. Vogrin M. Bird communities in the suburbs and town centre of Zalec (Lower Savinja Valley, Slovenia) *Aquila*, 1996-1997(1998), т.103-104, стр.95-99.
348. Voltura K. M., Schwagmeyer P.L., Mock D. M. Parental feeding rates in the house sparrow, *Passer domesticus*: Are larger-badged males better fathers? // *Ethology* N 11, 2002, т.108, C. 1011-1022.
349. Whittaker R. H., Levin S. A., Root R.B., 1973 Niche, habitat, and ecotope. // *American naturalist.* V.107. P. 321-328.
350. Wiens G. A. 1989. The ecology of bird communities. *Cambridg.* New York, Part Chester, Melbourne, Sydney; Cambridge University Press, vol. 1, 487p, vol. 2, 361 p.
351. Witt K. Atlasarbeiten zur Brutvogelwelt und Wintervogelprogramm Berlin // *Vogelwelt* № 4-6, 1996, т.117, 321-327.
352. Witt K. Situation der Vogel im städtischen Bereich: Beispiel Berlin // *Vogelwelt* N 2-3, 2000, т.121, стр.107-128
353. Zavialov E.V., Tabachishin V.G., Shliakhtin G.V., Lobanov A.V. Morphological characterization and taxonomic status of tree sparrow (*Passer montanus*) from the southeastern part of Euroepan Russia // *J. Morphol.* № 3, 1997, т.232, 345.

**Система классификаторов для описания кормового поведения воробьев
(по материалам А.Г. Резанова, 2000, с авторскими изменениями)**

**МАТРИЦА ДАННЫХ (КЛАССИФИКАТОРЫ) для ЦИФРОВОГО КОДИРОВАНИЯ
КОРМОВЫХ МЕТОДОВ**

**КЛАССИФИКАТОР (параметр) 1
(среда нахождения фуражира при разыскивании)**

Основ- ные ко- ды	Доп. Ко- ды (1)	Наименования
1.0	-	Земля (основной горизонтальный субстрат)
	1.1	Урез «земля-вода»
	1.2	Урез «земля-лёд»
	1.3	Открытый грунт, лишённый растительности (1.3.1 – асфальт, 1.3.2 – тропинки, 1.3.3 – теплотрассы (только в зимний период, когда они выделяются из покрытого снегом окрестного субстрата).
	1.4	Грунт, покрытый травянистым, мохово-лишайниковым покровом и/или опадом (1.4.1 – растительность на полуразрушенном асфальте)
	1.5	Гарь (участки выжженной растительности)
	1.6	Пашня, другие антропогенные нарушения поверхности грунта
	1.7	Всходы с.-х. культур
	1.8	Стерня (участки скошенного травостоя)
	1.10	Порои и копанки животных
	1.11	Навозные кучи, навозные стоки ферм
	1.12	Захламлённый грунт («выбросы моря», помойки, свалки и пр.)
	1.13	Снег, лёд (1.13.2 – покрытые утопанным снегом тропинки)
	1.14	Граница таяния снега
	1.17	Наземное пространство под плотным пологом трав, кустарничков и низких кустов
3.0	-	Трава (включая кустарнички)
	3.1	Стебли
	3.2	Листья, мутовки, пазухи
	3.3	Цветки (соцветия)
4.0	-	Куст (включая древесный подрост)
	4.1	Ветви, побеги
	4.2	Листья (хвоя), мутовки
	4.3	Цветки (соцветия), шишки
5.0	-	Дерево:
	5.1	Ствол
	5.3	Крона (ветви кроны)
	5.3.1.	Ветви основные и скелетные
	5.3.2.	Ветви тонкие и концевые
	5.8	Листья (хвоя), мутовки, пазухи
	5.9	Цветки (соцветия), шишки
5.11	Поваленные и сильно наклонённые стволы, штабеля дров	
7.0	-	Сооружения человека, иные предметы антропогенного происхождения
	7.1	Крыша
	7.2	Стена дома
	7.3	Оконные переплёты, стекла
	7.4	Подоконники, карнизы
	7.5	Кормушки-столики (7.5.1 – кормушки-коробки, 7.5.2 – кормушки-тарелки)

	7.6	Кормушки-сетки (7.6.1 – кормушки-бутылки)
	7.7	Бутылки с молоком и пр. продукты в аналогичной упаковке
	7.8	Сложные конструкции (краны, пролёты мостов и пр.)
	7.9	Открытые и внутренние помещения (магазины, столовые, кафе и пр.), 7.9.1 – остановки транспорта
	7.10	Столбы, шесты, мачты и пр.
	7.11	Провода, натянутые верёвки
	7.12	Транспортные средства
	7.14	Контейнеры (бачки, урны) с пищевыми отходами
	7.15	Продукты питания (кроме молочных бутылок) в упаковке
8.0	-	Присады
	8.1	Формы рельефа
	8.2	Деревья, столбы, шесты, мачты и пр.
	8.3	Корни, коряги, пни и пр.
	8.4	Кусты
	8.5	Травы (обычно стебли высоких трав)
	8.7	Провода, натянутые верёвки
	8.10	Здания, различные сооружения (конструкции мостов, ЛЭП, строительные леса и пр.)
	8.11	Наземные транспортные средства
13.0	-	Воздух:
	13.1	Приземный слой
	13.2	Надземный слой

КЛАССИФИКАТОР (параметр) 2
(1. локомотии разысквания)

Основные коды	Доп. коды (1)	Наименования
1.0	-	ПОДКАРАУЛИВАНИЕ и иное нахождение в стационарной позе
	1.1	Подкарауливание
2.0	-	«ПЕШЕЕ» НАЗЕМНОЕ ПАТРУЛИРОВАНИЕ
	2.3	Прыжки; нередко с выраженными («фиксированными») паузами (поза «столбиком») со сканированиями – «stop-leap-peek manner», «hop and searching».
3.0	-	ЛАЗАНИЕ
	3.2	Ходьба, прыжки – варианты наземных локомотий в пределах одного горизонтального уровня (для толстых горизонтальных ветвей); иногда продвижение боком («siddling»).
	3.3	Прыжки и прыжки-перепархивания для перемещений по разным горизонтальным уровням (для трав и вертикальных побегов – «поза камышевки» – поперечная ориентация; для ветвей горизонтальной и близкой к ней направленности – нормальная поза «спиной вверх» и др. позы разысквания). В определённой степени присутствуют элементы собственно лазания.
	3.4	Цепляние к вертикальным поверхностям; обычно в «позе дятла»
	3.5	Движение вертикально вверх в «позе дятла»
	3.9	Движение вниз в «позе дятла», часто по спирали
5.0	-	ПОИСКОВЫЙ ПОЛЁТ
	5.5	ПРЕРЫВИСТЫЙ Прерывистый поисковый («оценочный») полет; нередко сочетается с посадками (не присады, с которых осуществляется разысквание конкретного объекта); используется внутри древесных крон, а также при транзитном перелёте с одного растения на другое. Обычно не продолжительный, не охватывает большие пространства.

	5.6	«Порхающий» полёт («fluttering»); обычно при облёте крон и травостоя; непродолжителен, сочетается с «зависаниями» в трепещущем полёте («hovering»); дополнительного обозначения «ховеринга» (код 3.4) не вводится
--	-----	---

(2. Моторные и локомоторные акты)

Основные коды	Доп. коды (1)	Наименования
1.0	-	Использование ног (лап)
	1.1	Разгребание, разрывание, раскапывание Разгребание лапой, лапами («scratch out», «foot-scratching») в стационарной позиции; как неглубокое раскапывание («digging»)
	1.2	Разгребание в прыжке
	1.8	Непроизвольное переворачивание лапами частиц грунта Переворачивание камушков при ходьбе
	1.11	Посадки на растительный субстрат Посадки с пригибанием стеблей к земле (дальнейшие действия на земле)
	1.12	Стрясающие посадки на деревья
	1.13	Вспугивающие посадки
	1.14	Посадки с использованием различных вариантов «подвешиваний» («hanging»): спиной вниз, хвостом вниз, головой вниз, боком вниз (поза в значительной степени определяется структурой ветвей)
	1.15	Пригибание веток Пригибание (подтягивание) ветки, стебля (при нахождении на другой ветке или стебле) для удобства расклёвывания плода, соцветия и т.п.
	2.0	-
2.1		Отбрасывание и переворачивание. Сметание, или отбрасывание («sweeping», «tossing», «swinging»), переворачивание («turning over») листьев
2.10		Зондирование Пробное или поисковое зондирование («jabbing», «poking»), т.е. использование неглубоких «тычков» клювом; прокалывание оболочек, прикрывающих семена («piercing»)
2.11		Поисковое разрывание, выкапывание (раскапывание) («grubbing», «digging», «digging up»); нередко используются долбящие удары («delivering blows», «flicking» – легкие удары из стороны в сторону); Используется на грунте (чем тверже, тем больше долбящих движений), навозе; на мхе – «splitting» (разбивание на части); для ходулочника (<i>Himantopus himantopus</i>) описано разгребание взад-вперёд («raking»)
2.14		Пригибание стеблей
2.15		Пригибание надкусыванием (надламыванием), ударами (надламывающими)
2.24		Другие специфические предварительные действия Сбивание (срывание «pulling», выбивание «dislodging», сдирание «tipping off» и сбрасывание) плодов птиц, находящейся на растении, вытаскивание и сбрасывание семян как предварительные действия перед их добыванием
3.0	-	Использование крыльев (иногда – хвоста)
	3.4	«Трепетание» («hovering»)

(3. Сопровождения, ассоциации)

Основные коды	Доп. коды (1)	Наименования
4.0	-	Сопровождение животных, коллективные и иные дополнительные действия, связанные с разыскиванием корма

	4.1	Сопровождение движущихся и отдыхающих крупных (обычно) наземных млекопитающих, идущего человека, т.н. «пастбищная ассоциация»
	4.2	Сопровождение кормящихся наземных птиц
	4.8	Слежение за поисковой активностью других (своего и других видов) птиц
	4.14	Ассоциации с животными-кронниками и наствольниками (древозазами)
	4.17	Коллективное разыскивание: ходьба, полёт в загонном режиме; для мелких стайных наземнокормящихся птиц – типа «roller feeding», или «leapfrog feeding»
	4.19	Использование деятельности роющих животных или нарушающих почвенный (грунтовый) покров при ходьбе или иных действиях
	4.20	Сопровождение животных, делающих запасы или совершающих иные действия, нарушающие почвенный покров
5.0	-	Сопровождение движущейся (работающей) техники
	5.1	Следование за землеобрабатывающей техникой
	5.1.1.	Сопровождение садовых работ, связанных с обработкой земли
	5.2	Следование за уборочной техникой (комбайны, косилки и пр.)
	5.3	Сопровождение автотранспорта
	5.4	Сопровождение ж.д. транспорта
	5.11	Выжидание и патрулирование мест периодического появления пищевых отходов (свалки, помойки), мест разгрузки продуктов питания, рыбных ферм (отход мальков), птицефабрик и других мест антропогенной концентрации кормов; для всех случаев «scavenging» и т.п.
	5.12	Выжидание и патрулирование мест постоянной подкормки, мест выставления (вывешивания) пищевых продуктов или сопровождение людей, вьючных животных, машин с продуктами
	5.13	Нахождение у кромки наступающей воды при разливе улиц
	5.14	Патрулирование источников искусственного освещения; используется также тактика выжидания
	5.17	Патрулирование дорог

ПРИЛОЖЕНИЕ к ЛОКОМОЦИЯМ СОПРОВОЖДЕНИЯ

Коды	Функции (что даёт сопровождение, ассоциация)
1	Вспугивание добычи
3	Воздушный локальный пищевой апвеллинг
4	Водный локальный пищевой апвеллинг
6	Экспонирование добычи, скрытой в толще твердого субстрата (грунта, почвы)
10	Ожидание остатков трапезы, утерянного (оброненного) корма, погибших птенцов, фекалий
11	Ожидание сброса пищевых отходов (остатков пищи), отходов промысла, оставленных без присмотра продуктов, подкормки; антропогенная модификация кода 10

Примечание:

- Коды моторных актов, сопровождений и ассоциаций, указываются в скобках после кода основной локомоции. Коды функций указываются через двоеточие после кода сопровождения. Например, «пешее» сопровождение плуга с целью визуализации добычи может быть описано как: 2.1(5.1:1).

КЛАССИФИКАТОР (параметр) 3

(локомоция сближения с добычей на дистанцию использования моторного акта по её схватыванию, т.е. атака добычи)

Основные коды	Доп. коды (1)	Наименование
1.0	-	Сближение отсутствует; при подкарауливании и совершении моторных актов, направленных, например, на экспонирование добычи (разгребание, отбрасывание и т.п.)
2.0	-	Наземное (по типу локомоции) сближение:

	2.1	Нефорсированное сближение в режиме «пастьбы» с использованием характерных локомоций;
	2.2	В режиме подкрадывания («stalking», «creeping»); часто дополняет подкрауливание
	2.3	В режиме атаки «по ходу», с короткими выпадами в стороны; во время клевка возможна остановка
	2.4	В режиме целенаправленной атаки с заметной дистанции; обычно пробежки, резкие скачки (с элементами перепархивания); характерно для случаев, когда локомоционные возможности добычи сопоставимы с таковыми птицы-фуражира
3.0	-	Сближение с использованием «древесных» локомоций
	3.1	Сближение с использованием характерных локомоций; отсутствуют ярко выраженные скачки за добычей; возможны короткие выпады-броски по ходу движения
	3.2	В режиме подкрадывания
	3.3	В режиме атаки с заметной дистанции; обычно резкие скачки (с элементами перепархивания и подлётов); характерно для случаев, когда локомоционные возможности добычи сопоставимы с таковыми у птицы-фуражира
5.0	-	Воздушное сближение
	5.1	Сближение в различном режиме: Спуск, подлёт к поверхности субстрата, с использованием различного режима; планирование, парашютирование, «трепетание», спуск по спирали и т.п.
	5.2	Облавливание («пастьба», «порхание», «трепетание») (элементы «hovering»), реюший полёт в «карусели») «воздушных столбов» насекомых с совершением коротких бросков в различных направлениях («screening»- просеивание); иногда как «swallow-like flight»; также обрывание плодов и схватывание насекомых с деревьев
		Сближение в режиме «атаки»:
	5.3	1) в продолжение полёта: Преследующий машущий полет («охота в угон», «преследующий полёт»)
	5.7	2) с присады или иного твёрдого субстрата «Схватывающий полёт» («sally», «flycatching»): взлёт в режиме атаки (короткого воздушного броска)
	5.8	«Схватывающий подлёт»: взлёт к субстрату с посадкой (см. Дополнение 1.4) для взятия объекта; часто используется внутри крон; «подлет» без посадки («sally-hover», «sallies to foliage», «hover-glean»), часто с порханием («fluttering») – (см. Дополнение 3.4)
	5.9	Прямая атака с присады к субстрату («sally rounce») с резким снижением высоты (при помощи пикирования или иного полёта или прыжка вниз); возможно схватывание добычи без посадки с использованием «fluttering» (см. Дополнение 3.4); возможно взятие добычи в воздухе;
	5.10	Форсированное сближение в режиме подскока (с твёрдого субстрата)
	5.11	Выдвижение на рубеж атаки (см. Дополнение 4.1)

ДОПОЛНЕНИЕ: некоторые особенности сближения с добычей
(Указываются в скобках после кода сближения с добычей)

Основные коды	Доп. коды (1)	Наименования
1.0	-	Локомоторные и моторные акты Использование ног (лап)
	1.2	«Подвешивание» («hanging») к концевым ветвям при помощи 1-2 лап; обычно вниз спиной, боком и даже головой
	1.3	«Подвешивание» головой вниз
	1.5	Посадка-цепляние

2.0	-	Использование клюва.
	2.3	Схватывание и пригибание стебля к земле (как атакующее действие, направленное на «головку» растения)
	2.4	Сбивание добычи клювом
3.0	-	Использование крыльев
	3.3	Использование крыльев для прыжка-подлёта; Посадка на тот же субстрат
	3.4	«Трепетание» («hovering») для «фиксирования» положения в воздухе при взятии добычи; также элемент вспугивания при разыскивании; возможно использование «порхания» («fluttering»)
	3.5	Взмахи крыльями (элементы «порхания»), ускоряющие бег
4.0	-	Другие действия Специфические действия, направленные на жертву
	4.5	Атака фуражира (клептопаразитизм)

КЛАССИФИКАТОР (параметр) 4
(среда нахождения фуражира при атаке и контакте с добычей)

Основ-ные коды	Доп. Ко-ды (1)	Наименования
1.0	-	Земля (основной горизонтальный субстрат)
	1.1	Урез «земля-вода»
	1.2	Урез «земля-лёд»
	1.3	Открытый грунт, лишённый растительности (1.3.1 – асфальт, 1.3.2 – тропинки, 1.3.3 – теплотрассы (только в зимний период, когда они выделяются из покрытого снегом окрестного субстрата).
	1.4	Грунт, покрытый травянистым, мохово-лишайниковым покровом и/или опадом (1.4.1 – растительность на полуразрушенном асфальте)
	1.5	Гарь (участки выжженной растительности)
	1.6	Пашня, другие антропогенные нарушения поверхности грунта
	1.7	Всходы с.-х. культур
	1.8	Стерня (участки скошенного травостоя)
	1.10	Порои и копанки животных
	1.11	Навозные кучи, навозные стоки ферм
	1.12	Захламлённый грунт («выбросы моря», помойки, свалки и пр.)
	1.13	Снег, лёд (1.13.2 – покрытые утоптаным снегом тропинки)
	1.14	Граница таяния снега
1.17	Наземное пространство под плотным пологом трав, Кустарничков и низких кустов	
3.0	-	Трава (включая кустарнички)
	3.1	Стебли
	3.2	Листья, мутовки, пазухи
	3.3	Цветки (соцветия)
4.0	-	Куст (включая древесный подрост)
	4.1	Ветви, побеги
	4.2	Листья (хвоя), мутовки
	4.3	Цветки (соцветия), шишки
5.0	-	Дерево:
	5.1	Ствол
	5.2	Дупло
	5.3	Крона (ветви кроны)
	5.3.1.	Ветви основные и скелетные
	5.3.2.	Ветви тонкие и концевые
	5.8	Листья (хвоя), мутовки, пазухи
	5.9	Цветки (соцветия), шишки
5.11	Поваленные и сильно наклонённые стволы, штабеля дров	

7.0	-	Сооружения человека, иные предметы антропогенного происхождения
	7.1	Крыша
	7.2	Стена дома
	7.3	Оконные переплёты, стекла
	7.4	Подоконники, карнизы
	7.5	Кормушки-столики (7.5.1 – кормушки-коробки, 7.5.2 – кормушки-тарелки)
	7.6	Кормушки-сетки (7.6.1 – кормушки-бутылки)
	7.7	Бутылки с молоком и пр. продукты в аналогичной упаковке
	7.8	Сложные конструкции (краны, пролёты мостов и пр.)
	7.9	Открытые и внутренние помещения (магазины, столовые, кафе и пр.) 7.9.1 – остановки транспорта
	7.10	Столбы, шесты, мачты и пр.
	7.11	Провода, натянутые верёвки
	7.12	Транспортные средства
	7.14	Контейнеры (бачки, урны) с пищевыми отходами
	7.15	Продукты питания (кроме молочных бутылок) в упаковке
8.0	-	Присады
	8.1	Формы рельефа
	8.2	Деревья, столбы, шесты, мачты и пр.
	8.3	Корни, коряги, пни и пр.
	8.4	Кусты
	8.5	Травы (обычно стебли высоких трав)
	8.6	Надводные гнёзда
	8.7	Провода, натянутые верёвки
	8.8	Животные
	8.10	Здания, различные сооружения (конструкции мостов, ЛЭП, строительные леса и пр.)
	8.11	Наземные транспортные средства
	8.12	Водные (в надводном положении) транспортные средства
13.0	-	Воздух:
	13.1	Приземный слой
	13.2	Надземный слой

- Если сближение с добычей осуществляется в двух средах, то эти среды указываются через тире. Например, 13.1-1.0 (где 13.1 – приземный слой воздуха; 1.0 – земля) – посадка хищной птицы на землю и последующее приближение к падали при помощи наземной локомоции. При взятии живой добычи пикированием с воздуха к земле указывается только 13.1 (приземный слой воздуха); среда нахождения добычи соответственно 1.0 (поверхность наземного субстрата).

КЛАССИФИКАТОР (параметр) 5
(характер контакта с добычей)

Основные коды	Доп. коды (1)	Наименования
1.0	-	ВЗЯТИЕ ОБЪЕКТОВ ПРИ ПОМОЩИ КЛЮВА Клевки с поверхности субстрата, направленные на «незакреплённый» объект
	1.1	Подбирание (собираение, взятие) («gleaning», «picking up», «plucking», «slow picking»)
	1.2	Схватывание (также с подводных поверхностей); иногда схватыванию предшествуют клевки-удары, направленные на сравнительно крупные объекты («stabbing», «rapid picking», «pouncing», «grabbing»)
	1.2.1.	- с дотягиванием вверх (из нормальной позы)
	1.2.2.	- с дотягиванием вниз (из нормальной позы)
	1.3	Выхватывание (из клюва); при клептопаразитизме

2.0	-	Специфические клевки с поверхности субстрата, направленные на «незакрепленный» объект
	2.1	Слизывание («licking»)
	2.6	Питьё древесного сока
3.0	-	Схватывание в толще «не твёрдых» сред «незакрепленных» объектов
	3.1	Схватывание (в воде, в воздухе); обычно для одиночных объектов
4.0	-	Клевки, направленные на «закрепленный» объект
	4.1	Срывание, обрывание, склёвывание («pulling», «picking»):
	4.1.1.	Пищевых объектов (ягод, почек, сережек, цветов и т.п.);
	4.1.2.	Пищесодержащих объектов (шишек, листьев с галлами и пр.); шишки могут быть сбиты при помощи долбления
	4.2	Сщипывание («nipping»), отщипывание, выщипывание («pulling out») (травы, листьев и пр.)
	4.3	Обкусывание («nibbling»), обламывание, обстригание (хвои, побегов и пр.), обрезание («snipping off»), отрезание («cutting»)
	4.4	Расклёвывание (плодов, отбросов); вариант – пробивание и расклёвывание (вырывание, отрывание, разрывание). Для добытых животных объектов эти действия относятся к «манипулированию», т.к. им уже предшествовало схватывание добычи. «Расклёвывание» отличается от «выклёвывания» («pecking out»), при котором фуражир целенаправленно выбирает отдельные части (объекты) (см. код 5.7)
	4.5	Соскребание («scraping»)
4.6	Выдёргивание (корней, клубней) без предварительного разрывания (ослабления) («pulling up»)	
4.8	Питьё сока плодов («sap- sucking or drinking»)	
5.0	-	Клевки из толщи твердого субстрата (варианты «зондирований-извлечений»), направленные на «незакреплённые» или «слабозакреплённые» объекты
	5.7	Выклёвывание («pecking out»), выборание (семян и насекомых из шишек, ягод, соцветий, навозных куч, насекомых из гнезд и т.п.); объекты «незакреплённые», т.е. извлекаются без особых на то усилий; иногда вариант выдергивания; объекты, как правило, частично экспонированы и находятся в визуальном контакте с фуражиром
	5.8	Вытягивание («dragging out», «pulling out») (объектов животного происхождения); объекты видны из норок или частично открыты птицей или «вызваны наверх» моторными актами («pattering» и др.), или экспонированы в результате пахоты (черви, червеобразные личинки)
	5.9	Выдергивание, удаление («plucking», «extracting», «pulling out», «dragging out», «tugging») объектов растительного происхождения из сделанных углублений (при «персинге» - «piercing»); объекты частично открыты и освобождены, т.е. «незакреплённые объекты»
	5.10	Выковыривание («picking out»), вытаскивание («pulling out») из щелей (коры, иного твердого субстрата), из-под предметов, т.е. «зондирование щелей», иногда при помощи языка
	5.11	Высасывание нектара

КЛАССИФИКАТОР (параметр) 6
(среда нахождения добычи при её взятии)

Основные коды	Доп. Коды (1)	Наименования
1.0	1.0	Земля (основной горизонтальный субстрат)
	1.3	Открытый грунт, лишённый растительности (1.3.1 – асфальт, 1.3.2 – тропинки, 1.3.3 – теплотрассы (только в зимний период, когда они выделяются из покрытого снегом окрестного субстрата).

	1.4	Грунт, покрытый травянистым, мохово-лишайниковым покровом и/или опадом (1.4.1 – растительность на полуразрушенном асфальте)
	1.5	Гарь (участки выжженной растительности)
	1.6	Пашня, другие антропогенные нарушения поверхности грунта
	1.7	Всходы с.-х. культур
	1.8	Стерня (участки скошенного травостоя)
	1.10	Порои и копанки животных
	1.11	Навозные кучи, навозные стоки ферм
	1.12	Захламлённый грунт («выбросы моря», помойки, свалки и пр.)
	1.13	Снег, лёд (1.13.2 – покрытые утопанным снегом тропинки)
	1.14	Граница таяния снега
	1.16	Трещины, щели, узкие пространства под предметами.
	1.17	Наземная поверхность под плотным пологом трав, кустарничков и низких кустов
3.0	3.0	Трава (включая кустарнички)
	3.1	Стебли
	3.2	Листья, мутовки, пазухи
	3.3	Цветки (соцветия); при посадке на соцветия и пристеблевую часть соцветия могут использоваться созревшие семена
	3.4	Семена (добывание из всех положений, кроме «посадки на растения»), ягоды (включая бахчевые культуры), почки; обычно клевки = 4.1 и 4.4 (Классификатор 5)
	3.5	Корни, клубни, загрунтованные семена
4.0	4.0	Куст (включая древесный подрост)
	4.1	Ветви, побеги
	4.2	Листья (хвоя), мутовки
	4.3	Цветки (соцветия), шишки
	4.4	Почки, семена, плоды
5.0	5.0	Дерево:
	5.1	Ствол
	5.2	Дупло
	5.3	Крона (ветви кроны)
	5.3.1	Ветви основные и скелетные
	5.3.2	Ветви тонкие и концевые
	5.5	Пни, комли
	5.8	Листья (хвоя), мутовки, пазухи
	5.8.1	Верхняя сторона листьев
	5.8.2	Нижняя сторона листьев
	5.9	Цветки (соцветия), шишки
	5.10	Почки, семена, плоды
	5.11	Поваленные и сильно наклонённые стволы, штабеля дров
7.0	7.0	Сооружения человека, иные предметы антропогенного происхождения
	7.1	Крыша
	7.2	Стена дома
	7.3	Оконные переплёты, стекла
	7.4	Подоконники, карнизы
	7.5	Кормушки-столики (7.5.1 – кормушки-коробки, 7.5.2 – кормушки-тарелки)
	7.6	Кормушки-сетки (7.6.1 – кормушки-бутылки)
	7.7	Бутылки с молоком и пр. продукты в аналогичной упаковке
	7.8	Сложные конструкции (краны, пролёты мостов и пр.)
	7.9	Открытые и внутренние помещения (магазины, столовые, кафе и пр.), 7.9.1 – остановки транспорта
	7.10	Столбы, шесты, мачты и пр.
	7.11	Провода, натянутые верёвки
	7.12	Транспортные средства

	7.14	Контейнеры (бачки, урны) с пищевыми отходами
	7.15	Продукты питания (кроме молочных бутылок) в упаковке
13.0	13.0	Воздух:
	13.1	Приземный слой
	13.2	Надземный слой

ДОПОЛНЕНИЕ: Пространственная локализация пищевых объектов относительно субстрата.
(код указывается в скобках после кода субстрата)

Коды	Наименование
0	«Закреплённые» пищевые объекты, являющиеся продолжением субстрата (листья, семена, почки, ягоды), содержимое гнезда (яйца)
1	Объекты находятся в воздухе непосредственно над поверхностью субстрата; указываются коды 13.1 или 13.3 (см. Классификатор 6)
2	Объекты находятся на поверхности субстрата; поверхность открывшаяся после переворачивания предметов (см. 3)
3	Объекты находятся в толще субстрата (твёрдого, жидкого), включая щели, трещины, поверхность под предметами (листья и пр.), перевёрнутыми птицей

КЛАССИФИКАТОР (параметр) 7
(тип кормового объекта или объекта «носителя»)

Основ-ные ко-ды	Доп. коды (1)	Наименования
1.0	-	«Незакрепленные» объекты
	1.1	Кормовые объекты, которыми, в силу их незначительной массы, птица способна манипулировать при помощи клюва
	1.2	Кормовые объекты, которыми, в силу их значительной массы, птица не способна манипулировать при помощи клюва, но, в редких случаях, может транспортировать в лапах
	1.3	Объекты клептопаразитизма, т.е. объекты, являющиеся носителями пищи
	1.4	Объекты, препятствующие добыванию пищи (например, наседка на гнезде)
	1.5	Кормовые объекты, закрепление которых «формально» (например, гусеница на паутинке, насекомые в паутине)
	1.6	Сок, нектар
2.0	-	«Закрепленные» объекты
	2.1	«Закрепленные» кормовые объекты, являющиеся частью растительного субстрата (почки, ягоды); отрываются и поедаются; также семена в шишках, соцветиях
	2.2	«Закрепленные» кормовые объекты, являющиеся частью растительного субстрата; расклёвываются без отрывания (например, яблоко, арбуз, иногда мелкие ягоды, почки)
	2.3	Формально «незакрепленные» объекты, отрыв которых от поверхности субстрата птице не под силу вследствие их высокой массы (падь, крупные яйца и пр.); объект «конкретизирован» типом клевка
	2.4	Кормовые объекты животного происхождения, прикрепленные к грунту или иному твёрдому субстрату (например, моллюски, баянусы, кладки насекомых)

Научное издание

Антон Валерьевич Барановский

Механизмы экологической сегрегации домового и полевого
воробьев. Монография. – Рязань. 2010. - 192 с.



Сдано в набор 15.01.2010. Подписано в печать 17.03.2010.
Формат 60X84 1/16. Гарнитура Times Roman. Печать офсетная
Усл. печ. л. 11,5 заказ №545
Тираж 1100 экз.

Отпечатано в
ООО «Полиграфический комплекс «Тигель»»
390006, г. Рязань, Касимовское Шоссе, д. 25, корп. 2.

