

## Механизмы экологической сегрегации двух совместно обитающих видов трясогузок – белой *Motacilla alba* и жёлтой *M. flava*

Е. А. Фиолина

Рязанский государственный университет,  
ул. Свободы, 46, Рязань, 390000, Россия. E-mail: fionina2005@mail.ru

Поступила в редакцию 7 апреля 2008

Одна из ключевых проблем современной биологии состоит в выявлении механизмов экологической сегрегации близкородственных видов птиц в условиях совместного обитания. Её решение позволяет установить факторы, обеспечивающие совместное существование видов на общей территории, определить механизмы экологической и этологической дифференциации видов, охарактеризовать структуру их экологической ниши.

Согласно современным представлениям, первостепенную роль в экологической сегрегации и видовой дифференциации птиц играют трофические факторы: состав пищи, разнообразие кормовых микростаций и кормовое поведение. Многочисленные исследования показали, что между трофическими факторами существует иерархическая взаимосвязь, при этом кормовое поведение можно рассматривать в качестве интегрального признака, в котором отражаются другие трофические факторы – тип пищи и структура кормовых микростаций. В свою очередь, выбор характерных микростаций во многом определяет распределение видов по разным биотопам и географическое распространение видов (Robinson, Holmes 1982; James *et al.* 1984; Schoener 1989; Wiens 1989; Хлебосолов 1996, 1999, 2002; Хлебосолов и др. 2003; Марочкина и др. 2006; Барановский и др. 2007; Шемякина и др. 2007). Использование этого подхода даёт возможность выявить специфические черты, позволяющие близкородственным видам занимать характерные экологические ниши, избегать конкуренции друг с другом и сосуществовать с другими видами птиц.

Удобной модельной группой для выявления механизмов экологической сегрегации служат два совместно обитающих вида трясогузок – белая *Motacilla alba* и жёлтая *M. flava*. В европейской части России они относятся к числу наиболее обычных и широко распространённых видов. Многие стороны их биологии хорошо изучены в разных частях ареала. Установлены специфические черты гнездовой биологии трясогузок, их биотопические предпочтения, особенности питания и поведе-

ния (Поливанова 1957; Прокофьева 1974, 1981, 2006; Davies 1977; Нумеров 1978; Вержуцкий 1980; Чернышов 1981; Цветков 1991; Муравьев 1993, 1995, 1996; Кузнецова 1995, 1997, 1998, 2002, 2006; Цветков, Коблик 2001; Резанов 2003; и мн. др.). Существуют работы, в которых проводится сравнительный анализ отдельных аспектов экологии этих видов (Резанов 1981; Цветков, Редькин, Коблик 1993; Цветков 1994, 2004; Доржиев, Перетолчина 2004). Однако вопрос о механизмах разделения ресурсов, расхождения по нишам и экологической сегрегации этих видов до сих пор остается открытым.

Цель данной работы – выявить различия в пространственных и трофических связях белой и жёлтой трясогузок и проанализировать механизмы их экологической сегрегации.

## Материал и методы

Полевые исследования проводили в Окском государственном природном биосферном заповеднике и его охранной зоне в течение весенне-летних сезонов 2004–2007 гг. Определяли численность, пространственное распределение, кормовое поведение и состав пищи трясогузок.

**Численность и пространственное распределение.** Численность птиц устанавливали на четырёх модельных участках общей площадью 129 га с помощью картографического метода учёта (Tomialojc 1980; Приедниекс, Куресоо, Курлавицус 1986; Морозов 1999). Биотопическую приуроченность трясогузок определяли путём подробного анализа растительности в местах их обитания. Описание растительности осуществляли на территориях площадью 100 м<sup>2</sup> по стандартной геоботанической методике (Неронов 2002). Для описания структуры биотопа использовали следующие показатели: рельеф; тип и степень увлажнения почвы; мощность, проективное покрытие и состав компонентов мёртвой подстилки; виды деревьев и кустарников; высота и сомкнутость древостоя; высота, обилие и проективное покрытие кустарников; высота, общее проективное покрытие и истинное покрытие травостоя; число ярусов травостоя, высота и проективное покрытие каждого яруса; флористический состав фитоценоза: виды растений, их высота, принадлежность к тому или иному подъярусу, обилие; фенофаза. Всего проанализировано 91 описание местообитаний трясогузок. Для выявления более тонких пространственных связей птиц применяли описание структуры кормовых микростадий трясогузок. Под микростадией мы понимаем участок пространства, в котором птица передвигается при кормёжке и добывает пищевые объекты. По своим масштабам этот участок сопоставим с размерами самой птицы (Марочкина 2004; Марочкина, Чельцов 2005). Структуру кормовых микростадий описывали при встрече кормящейся птицы, применяя для этого специально разработанный бланк (Фионина 2006). Отмечали характеристики субстрата, по которому передвигается птица при кормёжке, а также субстрата, с которого она склевывает корм.

**Кормовое поведение.** Кормовое поведение трясогузок изучали методом непрерывных наблюдений, регистрируя выполняемые птицей маневры при помощи диктофона. Отмечали последовательность выполнения кормовых маневров, длину и направление перемещений, характер атаки и клевка. В ходе камеральной обработки данных все сведения с диктофона переписывали на бумагу, используя соответствующие символы и отмечая время, затрачиваемое птицей на каждый маневр (Remsen, Robinson 1990; Хлебосолов 1999). Общая продолжительность наблюдений

за кормовым поведением составила для белой трясогузки 70.2 мин (69 серий непрерывных наблюдений), для жёлтой – 35.4 мин (32 серии). Всего зарегистрировано 2294 кормовых маневра (1649 – для белой трясогузки, 645 – для жёлтой).

Одним из наиболее специфических показателей кормового поведения воробьиных птиц является последовательность выполнения ими кормовых маневров (Хлебосолов 1993, 1999; Дубровский, Хлебосолов, Корсунский 1995). Поэтому мы строили графические схемы кормового поведения птиц, которые показывают последовательность и частоту совершения ими характерных кормовых маневров. Для упрощения схемы и выделения наиболее существенных последовательностей мы включали в графическую схему лишь те из них, которые следовали друг за другом с частотой не менее 5%.

**Состав пищи.** Данные по питанию птенцов получали методом наложения шейных лигатур (Мальчевский, Кадочников 1953; Титаева, Поливанов 1953). Пробы брали у птенцов в возрасте от 3 до 9 дней. Всего для белой трясогузки проанализировано 105 проб, содержащих 380 пищевых объектов, для жёлтой трясогузки – 120 проб, содержащих 313 пищевых объектов. Собранные пищевые объекты взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Определение беспозвоночных проводили до отряда с учётом стадий развития насекомых.

## Результаты

### *Пространственное распределение*

Предыдущими исследователями установлено, что в Окском заповеднике трясогузки населяют преимущественно открытые местообитания: пойменные луга, луговые поляны и вырубки на ранних стадиях зарастания, а также берега рек и антропогенные ландшафты (Нумеров 1978; Кулешова 1988; Радецкий 1995).

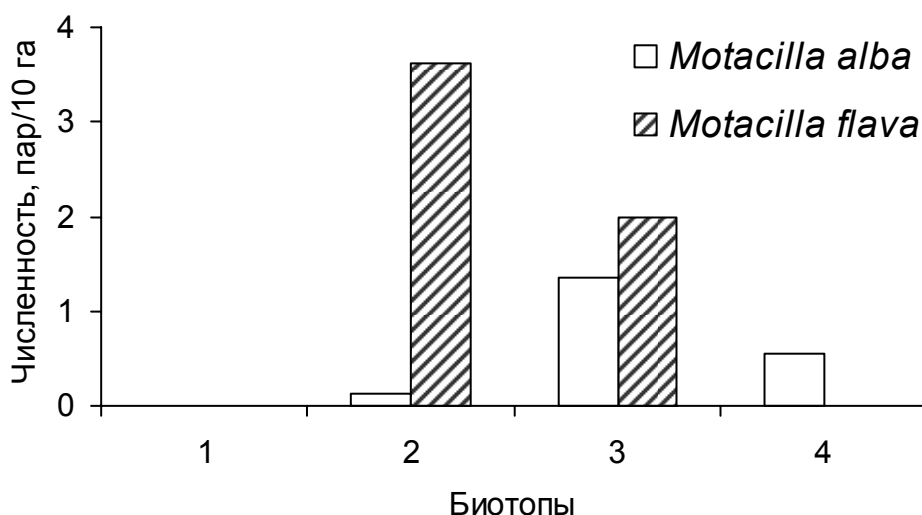


Рис. 1. Средняя плотность населения белой и жёлтой трясогузок в четырёх модельных биотопах Окского заповедника в 2005-2007 гг.

Б и о т о п ы : 1 – влажный осоковый луг; 2 – разнотравно-злаково-подмаренниковый луг; 3 – злаково-разнотравная луговая поляна в пойменной дубраве (включает элементы антропогенного происхождения); 4 – влажнотравно-осоковая луговая поляна в пойменной дубраве.

Численность белой и жёлтой трясогузок в разных биотопах неодинакова (рис. 1). Жёлтая наиболее многочисленна в пойменных лугах, где селится отдельными парами или образует групповые поселения. Реже она встречается на луговых полянах и на лугах, зарастающих шиповником. Наиболее благоприятны для неё разнотравно-злаковые ассоциации с преобладанием мятлика лугового *Poa pratensis*, осоки заячьей *Carex leporina*, таволги обыкновенной *Filipendula vulgaris* и земляники зелёной *Fragaria viridis*. Численность жёлтой трясогузки в оптимальных биотопах достигает 3.9 пар/10 га.

Местообитания белой трясогузки включают в себя ровные участки, лишённые растительности, где птицы добывают корм. В естественных биотопах это преимущественно территории вдоль уреза воды и песчаные косы. Эта птица охотно селится также вблизи человеческого жилья и кормится на тропинках, обочинах дорог и других участках с нарушенным травянистым покровом, а также на хозяйственных постройках. Плотность населения белой трясогузки наивысшей оказалась в биотопе, имеющем антропогенно изменённые участки. Здесь её численность достигает 1.5 пар/10 га (рис. 1).

С помощью факторного анализа мы предприняли попытку выявить наиболее значимые переменные среды, обуславливающие выбор трясогузками тех или иных местообитаний. На рисунке 2 показано распределение признаков в системе ординат, определяемых первыми двумя факторами. Первый фактор показывает переход от станций с отсутствием травянистого покрова к луговым станциям, он отражает увеличение высоты и проективного покрытия травостоя и кустарникового яруса. Этот фактор объясняет 20.6% дисперсии показателей. Между белой и жёлтой трясогузками по этому фактору имеются чёткие различия. Белая трясогузка предпочитает селиться в лишённых густой растительности местообитаниях. При этом наблюдается слабая отрицательная корреляция между пространственным распределением белой трясогузки и высотой травостоя ( $-0.19$ ), его проективным покрытием ( $-0.17$ ) и сомкнутостью крон кустарникового яруса ( $-0.21$ ). Жёлтая трясогузка населяет луговые биотопы, где травостой сравнительно высокий и густой, присутствует кустарниковый ярус, а древесный ярус отсутствует или слабо выражен. Пространственное распределение жёлтой трясогузки положительно коррелирует с увеличением высоты травостоя ( $+0.18$ ), проективного покрытия основного яруса травостоя ( $+0.22$ ), сомкнутостью крон кустарников ( $+0.40$ ). Отрицательная корреляция наблюдается с сомкнутостью крон деревьев ( $-0.31$ ).

Второй фактор отражает увеличение мощности и проективного покрытия подстилки, а также степени неровности почвы, он объясняет 18.4% дисперсии показателей. По этому фактору местообитания трясогузок отличаются менее чётко. Белая трясогузка населяет биотопы,

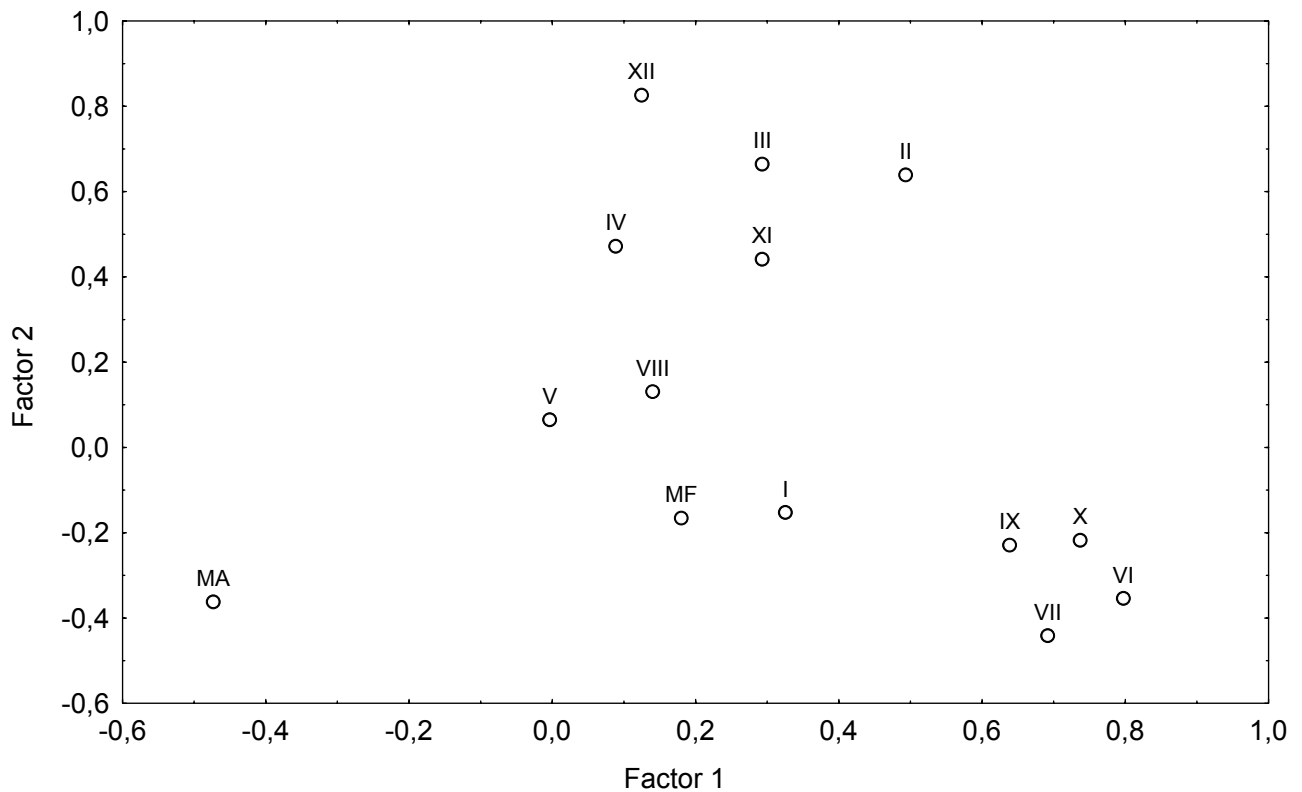


Рис. 2. Ординация белой трясогузки (МА) и жёлтой трясогузки (MF) по первым двум факторам ФА: – уровень увлажнения почвы; II – толщина подстилки; III – проективное покрытие подстилки; IV – сомкнутость крон деревьев; V – сомкнутость крон кустарников; VI – общее проективное покрытие травостоя; VII – высота верхнего яруса травостоя; VIII – проективное покрытие верхнего яруса травостоя; IX – высота основного яруса травостоя; X – проективное покрытие основного яруса травостоя; XI – число видов травянистых растений фитоценоза; XII – степень развития неровностей почвы.

включающие ровные участки, в связи с этим её пространственное распределение обнаруживает более или менее тесную отрицательную связь с толщиной ( $-0.38$ ) и проективным покрытием ( $-0.34$ ) подстилки, а также степенью развития неровностей почвы ( $-0.30$ ). Для жёлтой трясогузки корреляционный анализ выявляет лишь незначительную связь пространственного распределения с толщиной подстилки ( $+0.06$ ), её проективным покрытием ( $+0.09$ ) и степенью развития неровностей почвы ( $-0.12$ ). Вероятно, это объясняется тем, что распределение жёлтой трясогузки по биотопам в меньшей степени обусловлено развитием подстилки и неровностей почвы, а прежде всего определяется высотой и густотой травостоя.

Обитание птиц в тех или иных биотопах связано с наличием предпочитаемых кормовых микростаций. Трясогузки кормятся на поверхности почвы, в травостое, а также схватывают летающих насекомых в воздухе. Кормовые микростации каждого вида трясогузок имеют свои характерные особенности.

Белая трясогузка собирает корм в местах с хорошим обзором. Она часто кормится на земле, выбирая участки без травяного покрова, в

редком травостое (общее проективное покрытие не более 10%) или густой низкой траве (общее проективное покрытие 10-60% при высоте не более 12 см). При этом в большинстве случаев в местах кормёжки почва не имеет неровностей, а подстилка либо отсутствует, либо толщина её не превышает 1 см. Реже птица обследует участки с небольшими неровностями почвы и более мощной подстилкой (рис. 3). Белая трясогузка может кормиться на слабоолиственных ветвях деревьев, а также крышах строений, кучах дров, битого кирпича и других предметах антропогенного происхождения. Кроме того, она обследует урез воды и неглубокие лужицы на глубине не более 5 см. Все эти микростанции характеризуются наличием открытых гладких поверхностей, с которых птица собирает корм.

Жёлтая трясогузка может собирать корм как в негустом, так и в высоком и густом травянистом покрове. При этом она кормится в нижних ярусах травостоя, обычно имеющих небольшую густоту (общее проективное покрытие не превышает 30%), не препятствующую передвижению птицы (рис. 4). Часто эти микростанции характеризуются наличием крупных и средних неровностей почвы и мощной (толщиной 2-10 см) подстилки. Реже птица обследует участки с нарушенной подстилкой.

### *Кормовое поведение*

Наши наблюдения показывают, что для белой и жёлтой трясогузок характерны разные способы кормового поведения.

Белая трясогузка добывает пищу обычно на ровных, хорошо просматриваемых горизонтальных поверхностях. В связи с этим при поиске корма она обычно передвигается шагами или пробежками, чередуясь с осматриваниями. Большинство отдельных перемещений осуществляется на небольшое расстояние – 5-20 см (рис. 5). Птица часто останавливается для высматривания возможной добычи, однако продолжительность осматриваний невелика (рис. 6). Чаще всего она составляет 1-2 с (67% случаев), но может превышать 10 с (2.4%). Средняя продолжительность одного осматривания – 2.8 с. На этот маневр птица затрачивает 27.7% времени кормёжки. Белая трясогузка совершает клевок или серию клевков чаще всего после ходьбы (41% случаев) или пробежки (12%), реже она склёвывает добычу после осматривания (8%) или полёта (6%). После одного или нескольких клевков она обычно начинает новую серию кормовых маневров с шагов (36% случаев), осматривания (21%), пробежки (6%) или полёта (5%) (рис. 7). Белая трясогузка весьма подвижна, во время кормёжки она совершает в среднем 23.4 маневра за 1 мин, из них 6.5 клевков (табл. 1).

Жёлтая трясогузка при кормёжке перемещается в более густом травостое, в соответствии с этим ее кормовое поведение имеет целый

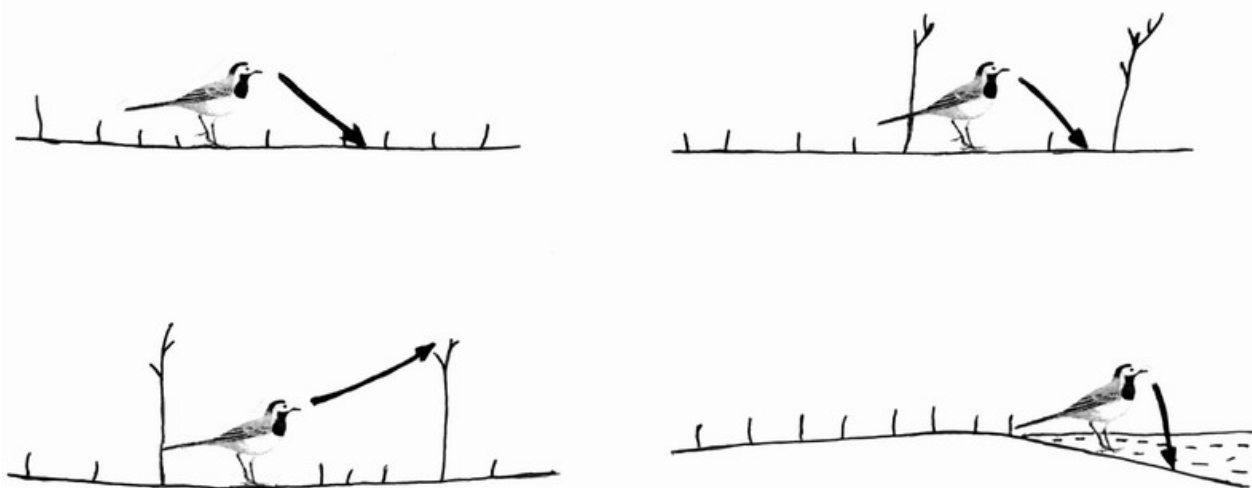


Рис. 3. Кормовые микростации белой трясогузки *Motacilla alba*.

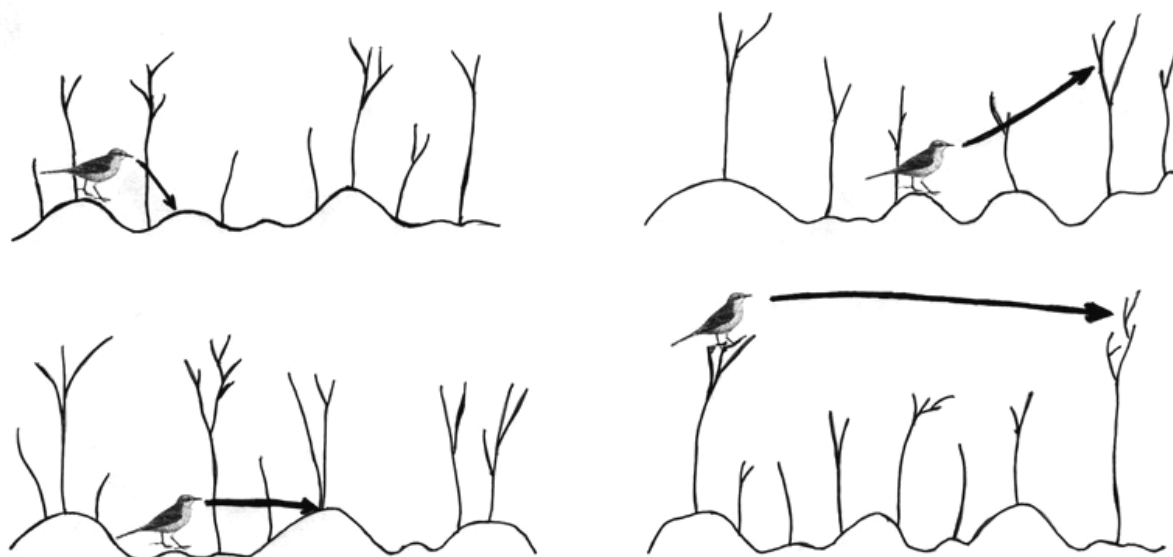


Рис. 4. Кормовые микростации жёлтой трясогузки *Motacilla flava*.

ряд отличительных особенностей. При кормежке птица передвигается чаще всего сериями шагов, реже использует пробежки и полёты с зависаниями у субстрата. Шагами птица перемещается, как правило, на небольшие расстояния – 5-20 см, иногда дальше (рис. 5). Она также регулярно останавливается для высматривания потенциальной добычи. Осматривания занимают 34% времени, затрачиваемого птицей на поиск пищи. Обычно они длятся 1-2 с, средняя продолжительность одного осматривания составляет 3.6 с (рис. 6). При этом длительные осматривания (более 3 с) жёлтая трясогузка применяет чаще, чем белая (29.0 и 17.5%, соответственно).

Таблица 1. Частота использования различных кормовых маневров белой и жёлтой трясогузками (в расчёте на 1 мин кормового поведения)

Прием кормодобывания	Количество	
	<i>Motacilla alba</i>	<i>Motacilla flava</i>
Осматривания	6.1	6.0
Шаги	7.2	6.5
Пробежки	2.3	0.7
Клевки	6.5	2.7
Всего	23.4	18.2

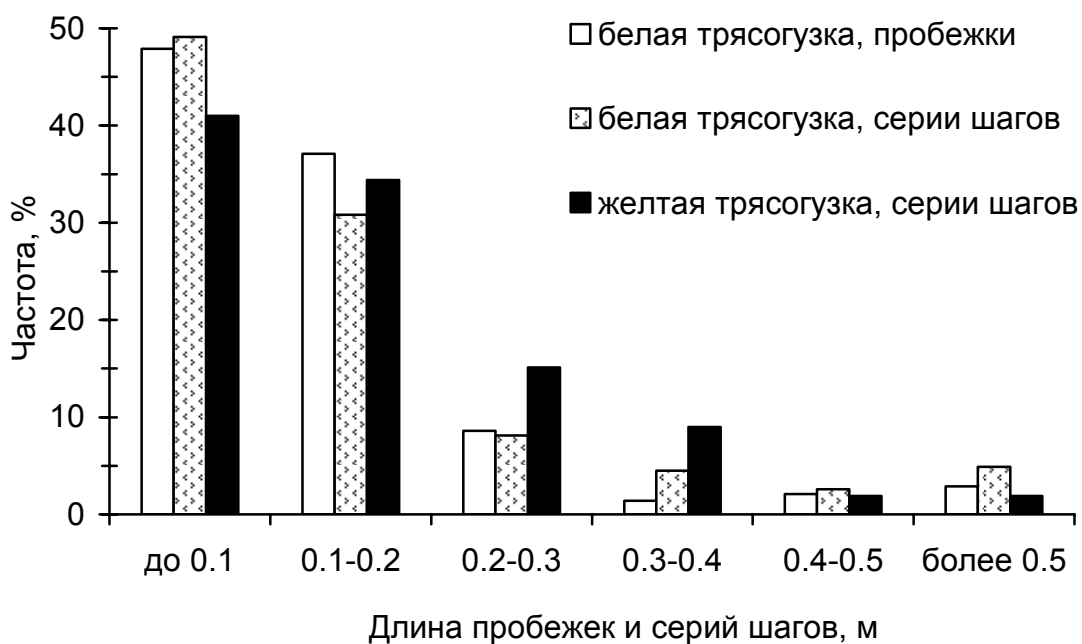


Рис. 5. Распределение частот перемещений разной длины у белой и жёлтой трясогузок.

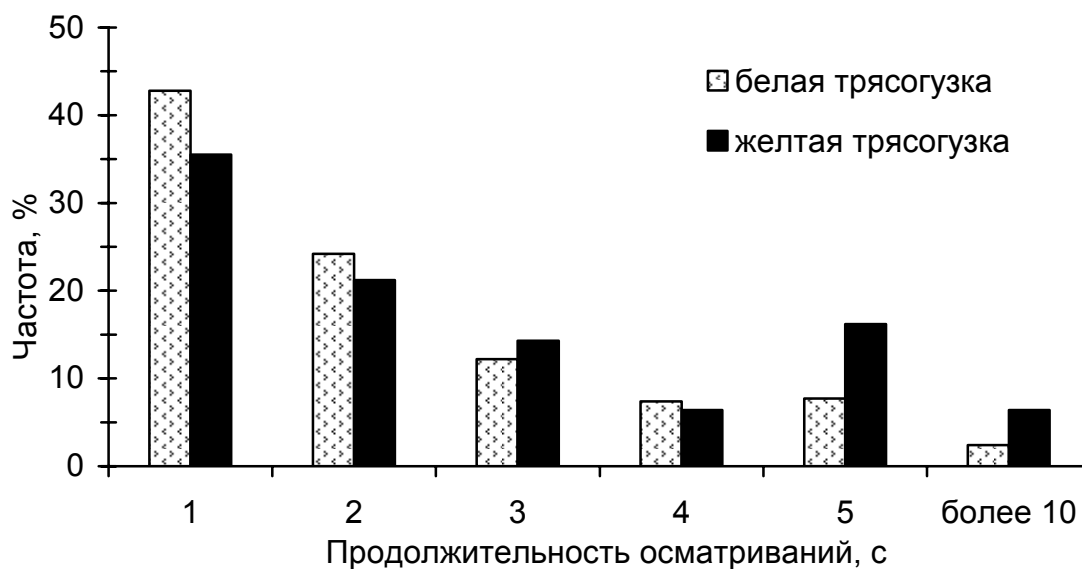


Рис. 6. Продолжительность осматриваний у белой и жёлтой трясогузок.



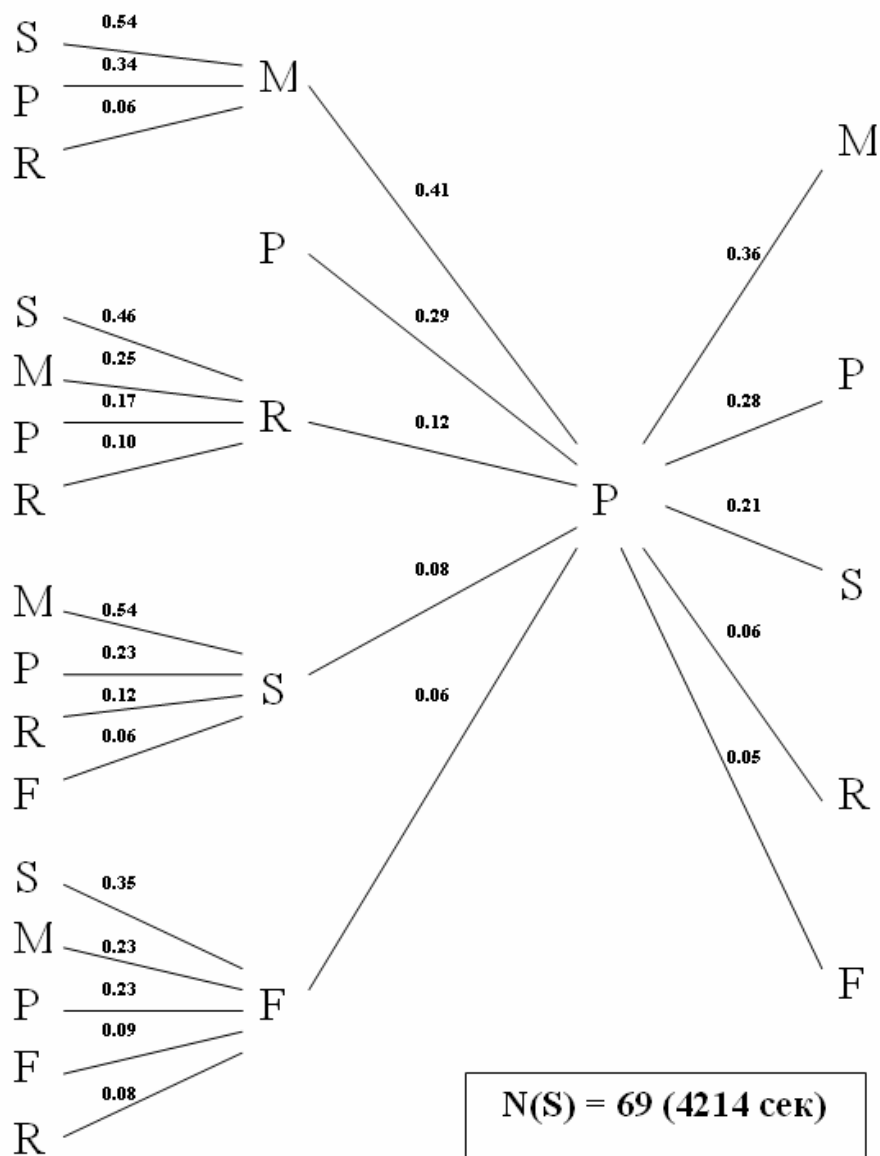


Рис. 7. Последовательность и частота кормовых маневров белой трясогузки.

P – клевок; M – ходьба; R – пробежка; S – осматривание; F – полёт. N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений, с. Числа на схеме обозначают выраженную в долях вероятность следования кормовых маневров после предыдущих.

Клевок или серию клевков жёлтая трясогузка обычно совершает после ходьбы (49% случаев) или осматривания (10%), реже после дотягивания (8%). После одного или нескольких клевков птица начинает новую серию поисковых маневров с ходьбы (43%), осматривания (22%) или прыжка (6%) (рис. 8). Для жёлтой трясогузки характерна относительно невысокая интенсивность кормежки по сравнению с белой трясогузкой. За 1 мин она совершает в среднем 18.2 маневра, из них 2.7 клевков (табл. 1).

### *Состав пищи*

Характеристика состава пищи белой и желтой трясогузок опубликована нами в специальной работе (Фионина 2007), поэтому в данном

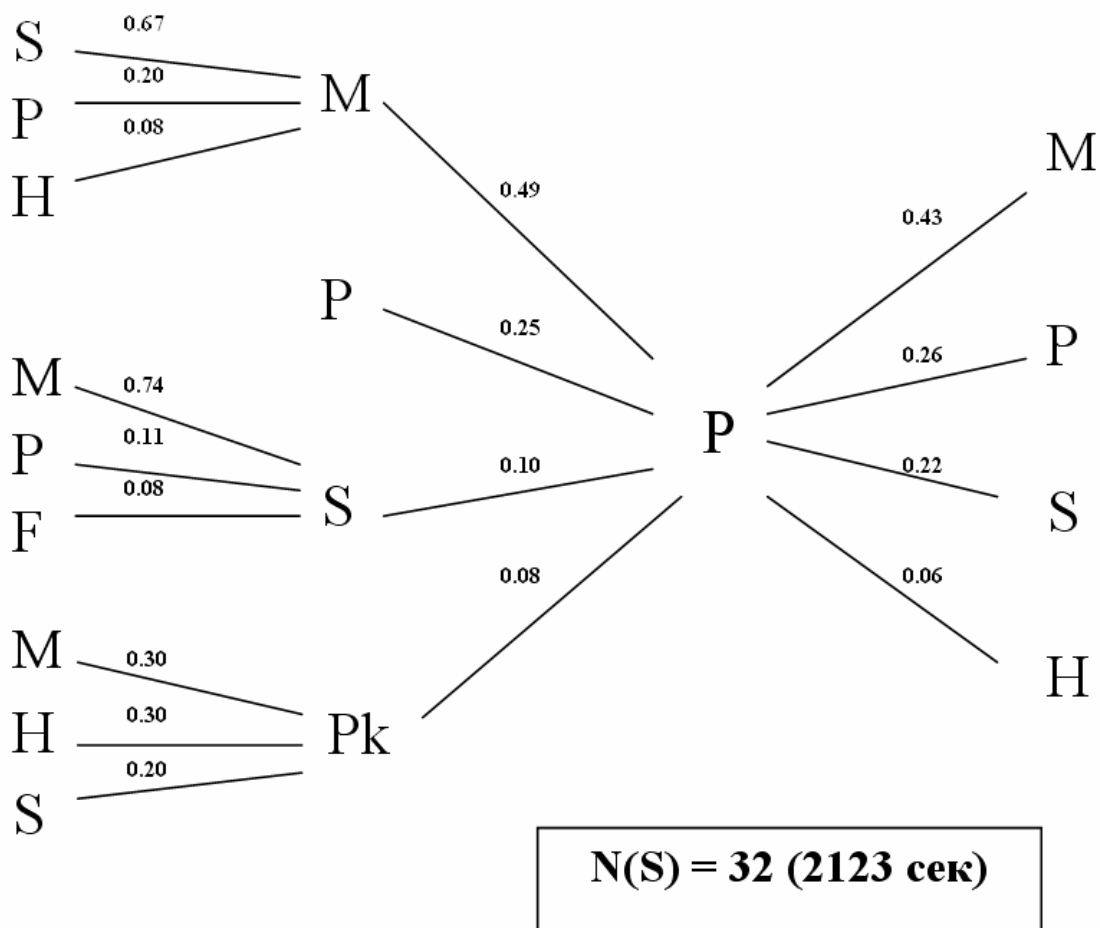


Рис. 8. Последовательность и частота кормовых маневров жёлтой трясогузки.  
 P – клевок; M – ходьба; S – осматривание; Pk – дотягивание; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений, сек. Числа на схеме обозначают выраженную в долях вероятность следования кормовых маневров после предыдущих.

сообщении мы уделяем внимание только анализу отличительных особенностей питания этих видов.

Белая и жёлтая трясогузки выкармливали птенцов сходными по таксономическому составу беспозвоночными. При этом соотношение разных групп в питании этих видов несколько различалось. В рационе птенцов белой трясогузки чаще всего встречались имаго двукрылых (54.5%), пауки (7.9%), имаго стрекоз (7.6%). Так как масса приносимых птенцам пауков была невелика, наибольшее значение по массе в питании птенцов имели имаго стрекоз (40.0%) и двукрылых (20.7%). Птенцам жёлтой трясогузки родители приносили преимущественно пауков (19.8%), равнокрылых (18.6%), прямокрылых (13.4%), имаго стрекоз (10.9%), имаго двукрылых (10.2%). При этом по массе в рационе преобладали имаго стрекоз (31.5%) и прямокрылые (17.6%), важную роль играли также пауки (13.2%) и личинки стрекоз (12.8%). Равнокрылые и имаго двукрылых встречались достаточно часто, но из-за мелких размеров их доля в общей массе корма незначительна.

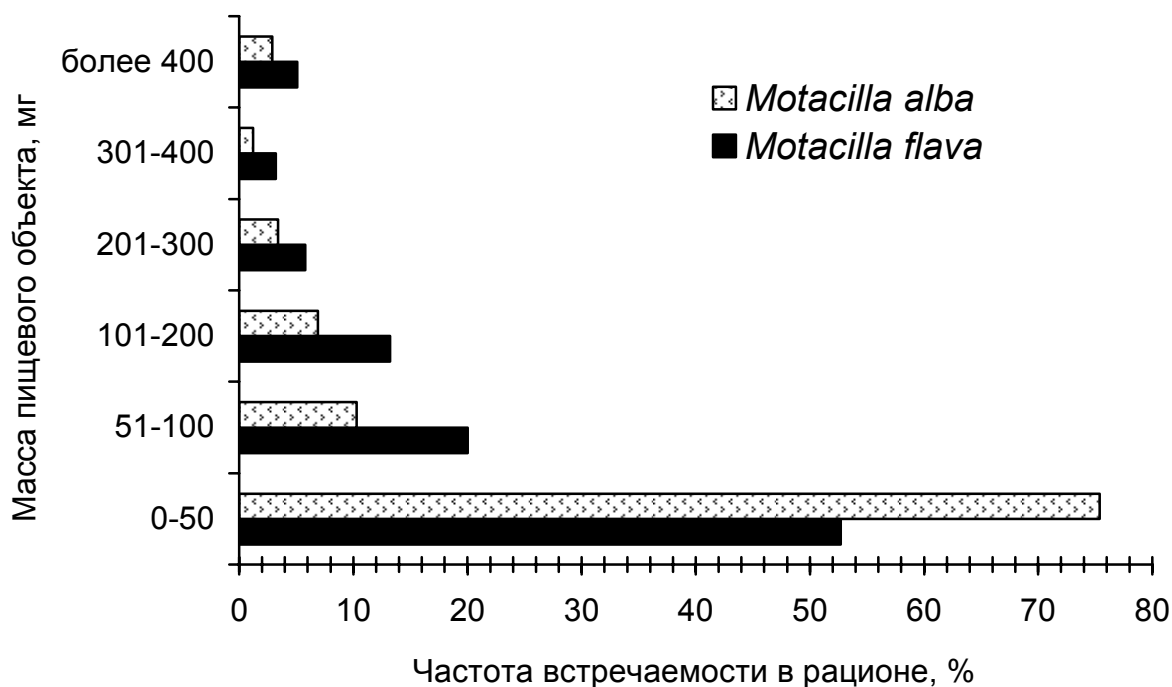


Рис. 9. Частота встречаемости пищевых объектов разной массы в рационе птенцов белой и жёлтой трясогузок.

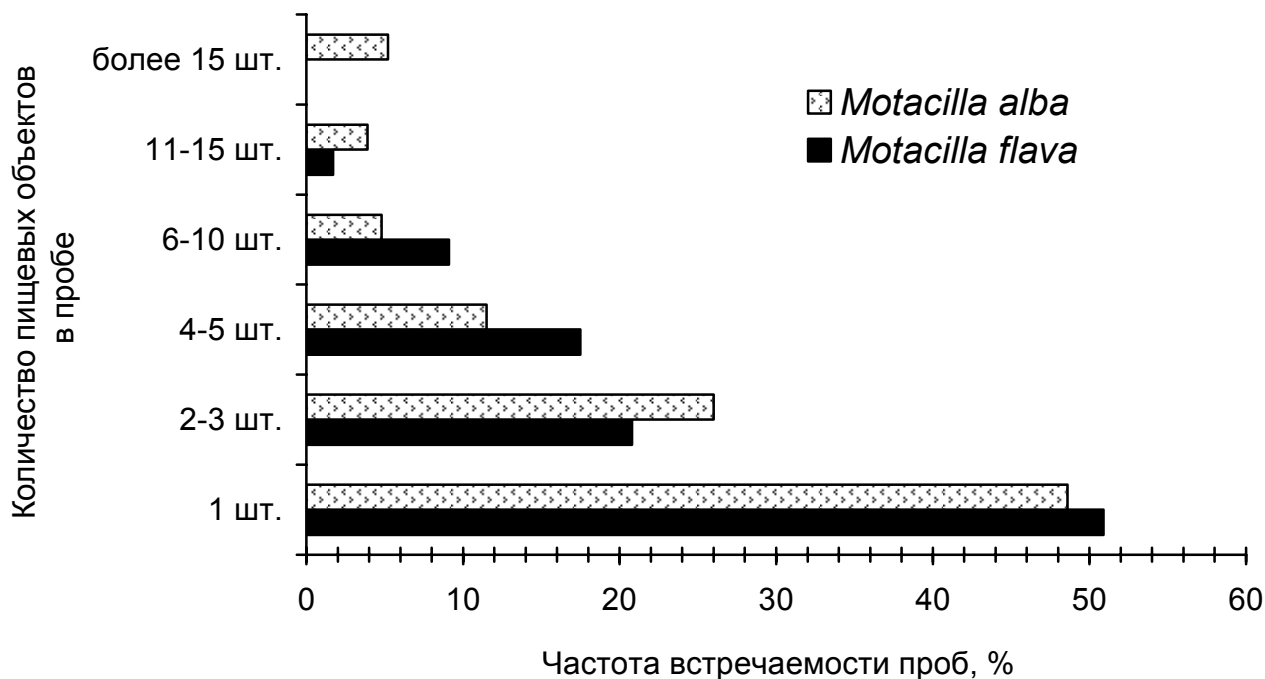


Рис. 10. Количество пищевых объектов в одной пробе птенцового корма у белой и жёлтой трясогузок.

Трясогузки обнаруживают хорошо выраженную избирательность в отношении размеров добычи. В корме птенцов белой трясогузки преобладали сравнительно мелкие формы беспозвоночных, в пище часто встречались объекты массой до 50 мг (рис. 9). Средняя масса одного

приносимого птенцам объекта составила 61.2 мг ( $n = 380$ ). В птенцовом рационе жёлтой трясогузки, по сравнению с белой, чаще встречались более крупные беспозвоночные. Средняя масса одного пищевого объекта составила 93.3 мг ( $n = 313$ ).

Порции корма, приносимые птенцам жёлтой трясогузки, содержали от 1 до 13 пищевых объектов. Большая часть проб (89.1%) состояла из 1-5 пищевых объектов (рис. 10). Доля порций пищи, содержащих более 5 объектов, составила 10.9%. Пробы пищи птенцов белой трясогузки содержали от 1 до 28 пищевых объектов. В питании птенцов этого вида роль порций, содержащих более 5 объектов, гораздо заметнее. Они составили 14.6% всех порций, приносимых птенцам. При этом масса порций, приносимых птенцам обоих видов, различалась незначительно. Этот показатель составил в среднем 222.1 мг для белой трясогузки ( $n = 105$ ) и 243.4 мг – для жёлтой ( $n = 120$ ).

### Обсуждение

Анализ пространственного распределения, состава пищи и кормового поведения трясогузок показывает, что они существенно различаются по всем этим показателям. Наши наблюдения и литературные данные свидетельствуют о существовании у белой и жёлтой трясогузок определенной избирательности при выборе местообитаний. Белая трясогузка селится по берегам рек, на вырубках, населяет различные антропогенные местообитания, прежде всего населённые пункты (Дементьев, Гладков 1954; Птушенко, Иноземцев 1968; Рябицев 2002; Коровин 2004). Жёлтая трясогузка населяет различные открытые биотопы: пойменные и суходольные луга, заболоченные низины, берега водоёмов, сенокосы, пастбища и поля сельскохозяйственных культур. Иногда она поселяется на обширных лесных полянах, пустырях и залежах, по окраинам населённых пунктов (Птушенко, Иноземцев 1968; Чернышов 1981; Бутьев 1983; Цветков 1994; Муравьёв 1996; Рябицев 2002; Коровин 2004; Доржиев, Перетолчина 2004).

Обитание трясогузок в указанных биотопах связано с наличием здесь кормовых участков определенной структуры (микростаций). Белая трясогузка кормится на открытых, лишённых высокой густой растительности участках с ровной поверхностью и хорошим обзором. К ним относятся поверхность почвы, берега водоёмов и наносы грунта, горизонтальные неолиственные ветви деревьев, тропинки и обочины дорог, крыши строений, поленницы дров, кучи кирпича и другие предметы антропогенного происхождения (Davies 1977; Резанов 1981, 1999, 2003; Преображенская 1998; Цветков, Коблик 2001). Жёлтая трясогузка добывает корм преимущественно среди травянистой растительности. Она предпочитает микростации с травянистым покровом, негустым в его нижнем ярусе. Эта птица обследует также переувлаж-

нённые и заболоченные участки, кормится среди кочек, однако участков с высокой и густой травой избегает (Птушенко, Иноземцев 1968; Преображенская 1998; Цветков, Коблик 2001; Цветков, Редькин, Коблик 2003). Распределением предпочитаемых трясогузками микростаций в различных биотопах обуславливается биотопическая приуроченность этих птиц.

Анализ питания птенцов белой и жёлтой трясогузок показал, что эти виды питаются сходной по таксономическому составу пищей. В птенцовом рационе обоих видов преобладают двукрылые, пауки, стрекозы. Это в целом совпадает с литературными данными (Поливанова 1957; Нейфельдт 1961; Прокофьева 1974, 1981, 2002; Вержуцкий 1980; Иноземцев, Френкина 1985; Цветков 1991; Цветков, Редькин, Коблик 2003). При этом соотношение разных групп беспозвоночных в рационе этих видов заметно различается. Трясогузки обнаруживают определённую избирательность в отношении размеров пищевых объектов: белая трясогузка добывает более мелкие формы беспозвоночных, жёлтая – более крупные. В связи с этим различается и количество пищевых объектов в пробе. Порции корма у белой трясогузки содержат больше пищевых объектов, чем у жёлтой трясогузки.

Характер биотопического распределения трясогузок, выбор ими предпочитаемых микростаций, а также некоторая избирательность в питании тесно связаны с особенностями кормового поведения этих птиц. Основными поисковыми маневрами трясогузок служат ходьба и непродолжительные осматривания, а при обнаружении добычи они могут осуществлять пробежки, броски или полёты по направлению к пищевому объекту. В целом при сравнении кормового поведения двух видов трясогузок обнаружено, что белая трясогузка по сравнению с жёлтой чаще использует активные кормовые маневры – пробежки, полёты, броски. Для жёлтой трясогузки при кормёжке характерны более продолжительные осматривания, в единицу времени она совершает меньше кормовых действий (в том числе клевков) по сравнению с белой трясогузкой. Использование белой трясогузкой более активного преследования добычи по сравнению с другими видами этого рода отмечали и другие исследователи (Гаврилов 1970; Davies 1977; Резанов 1981; Френкина 1988; Цветков, Коблик 2001).

Проведённый анализ биоценотических связей белой и жёлтой трясогузок позволяет понять механизмы экологической сегрегации этих видов. В обобщенном виде специфические особенности поведения и экологии каждого вида можно охарактеризовать следующим образом. Белая трясогузка предпочитает биотопы, где имеются участки с отсутствующим или нарушенным травянистым покровом: прибрежные полосы вдоль уреза воды, обочины дорог, населённые пункты. Здесь чаще встречаются кормовые микростанции белой трясогузки – ровные по-

верхности субстрата с хорошим обзором. Такая структура кормового субстрата позволяет птице разыскивать и добывать пищу характерным образом. Белая трясогузка совершает большое количество маневров в единицу времени и добывает сравнительно мелкие кормовые объекты. Она чередует ходьбу с непродолжительными осматриваниями, а для атаки добычи часто использует пробежки, броски, полёты и другие активные кормовые маневры.

Жёлтая трясогузка населяет пойменные луга, лесные поляны, пастбища и сенокосы, а также другие открытые местообитания, выбирая участки луга с травостоем средней высоты и густоты, не избегает участков с неровностями почвы и мощной подстилкой. Птица перемещается по земле в нижних ярусах травостоя, где обзор несколько ограничен. В таких микростациях жёлтая трясогузка передвигается преимущественно шагами, использует более продолжительные осматривания, и, по сравнению с белой трясогузкой, активные способы атаки добычи применяет реже. Она совершает меньшее количество кормовых маневров в единицу времени и добывает относительно крупные пищевые объекты.

Полученные данные свидетельствуют о существовании чётких экологических различий между белой и жёлтой трясогузками. Птицы кормятся характерным способом и придерживаются свойственных каждому виду микростаций. В том случае, если предпочитаемые каждым видом кормовые микростации расположены в разных биотопах, трясогузки чётко разделены пространственно. Однако в открытых местообитаниях часто имеются подходящие микростации для обоих видов. В таких случаях белая и жёлтая трясогузки могут обитать совместно, но расхождение их по разным микростациям при кормежке обуславливает их симбиотопию без ярко выраженного конкурентного исключения.

*Автор выражает глубокую благодарность С.И.Ананьевой, А.Е.Блинушовой, Л.Ф.Волосновой, О.А.Головастиковой, И.В.Зацаринному, В.П.Иванчеву, А.М.Николаевой, Д.В.Осипову, С.В.Погонину, И.К.Погониной, А.А.Терехиной, О.С.Трущицкой, Н.В.Фионину, Е.И.Хлебосолову, М.Н.Цурикову, Н.В.Чельцову за помощь в организации и проведении полевых исследований, обработке данных и подготовке публикации. Работа выполнена при финансовой поддержке Рязанского государственного университета и Окского государственного природного биосферного заповедника.*

## Литература

Барановский А.В., Хлебосолов Е.И., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Чельцов Н.В., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. 2007. Механизмы экологической сегрегации четырех совместно обитающих видов дроздов – рябинника *Turdus pilaris*, белобровика *T. iliacus*, певчего *T. philomelos* и чёрного *T. merula* // *Рус. орнитол. журн.* **16** (377): 1219-1230.

- Бутьев В.Т. 1983. Птицы луговых сообществ Вологодского Нечерноземья // *Практическое использование и охрана птиц Южно-Уральского региона: Тематический сборник*. М.: 44-46.
- Вержущий Б.Н. 1980. Региональные особенности трофики птиц рода *Motacilla* L. // *Экология и охрана птиц и млекопитающих Забайкалья*. Улан-Удэ: 15-30.
- Гаврилов Э.И. 1970. Семейство Трясогузковые // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **3**: 286-363.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.) 1954. *Птицы Советского Союза*. М., **5**: 1-808.
- Доржиев Ц.З., Перетолчина Т.А. 2004. Экология трясогузок в Байкальской Сибири // *Вестн. Бурят. ун-та*. Сер. биол. **66**: 74-97.
- Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. 1995. Математическая модель описания кормового поведения птиц // *Успехи совр. биол.* **115**: 97-105.
- Иноземцев А.А., Френкина Г.И. 1985. Питание лесных птиц в условиях ландшафтно-преобразовательного воздействия в Калининской области // *Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов*. Калинин: 159-191.
- Коровин В.А. 2004. *Птицы в агроландшафтах Урала*. Екатеринбург: 1-504.
- Кузнецова Е.С. 1995. Стратегия кормодобывания самки белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) в период насиживания // *Тез. докл. 2-й Междунар. научно-практ. конф. «Экология и охрана окружающей среды»*. Пермь, **4**: 96.
- Кузнецова Е.С. 1997. Ритм насиживания у самок белой трясогузки *Motacilla alba* в юго-восточном Приладожье // *Рус. орнитол. журн.* **6** (16): 3-16.
- Кузнецова Е.С. 1998. Затраты времени на кормодобывание самкой белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) в гнездовой период // *Фауна и экология наземных позвоночных животных республики Карелия*. Петрозаводск: 128-141.
- Кузнецова Е.С. 2002. Продолжительность дневной активности белых трясогузок *Motacilla alba* в южной Карелии в период гнездования // *Рус. орнитол. журн.* **11** (198): 853-861.
- Кузнецова Е.С. 2006. Поведение и бюджеты времени белых трясогузок в период откладки яиц // *Тез. 12-й Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии*. Ставрополь: 301-302.
- Кулешова Л.В. 1988. Сообщества птиц Окского заповедника // *Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках*. М.: 131-156.
- Мальчевский А.С., Кадочников Н.П. 1953. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц // *Зоол. журн.* **32**, **2**: 227-282 [2-е изд.: Мальчевский А.С., Кадочников Н.П. 2005. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц // *Рус. орнитол. журн.* **14** (301): 907-914].
- Марочкина Е.А. 2004. *Трофические и пространственные отношения воробьинообразных птиц в лесных биотопах Мещерской низменности*. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М.: 1-17.
- Марочкина Е.А., Чельцов Н.В. 2005. К вопросу о механизмах пространственного распределения лесных воробьинообразных птиц Мещерской низменности в гнездовой период // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 64-77.
- Марочкина Е.А., Барановский А.В., Чельцов Н.В., Хлебосолов Е.И., Ананьева С.И., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. 2006. Механизмы

экологической сегрегации трёх совместно обитающих видов мухоловок – пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata* и малой мухоловки *Muscicapa parva* // *Рус. орнитол. журн.* **15** (323): 611-630.

- Морозов Н.С. 1999. Метод картирования территорий птиц на постоянных пробных площадках: международные рекомендации и личный опыт // *Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках*. М.: 156-186.
- Муравьёв И.В. 1993. Гнездование группы «жёлтых» трясогузок в Пензенской области // *Материалы 10-й Всесоюз. конф.* Минск, **2**, 2: 87-98.
- Муравьёв И.В. 1995. Сравнительная оологическая характеристика кладок у группы «жёлтых» трясогузок из Пензенской области // *Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга*. Ульяновск: 158-159.
- Муравьёв И.В. 1996. К вопросу о биологии группы жёлтых трясогузок в Пензенской области // *Краеведческие исследования и проблема экологического образования*. Пенза: 51-52.
- Нейфельдт И.А. 1961. Питание воробьиных птиц в Южной Карелии // *Зоол. журн.* **40**, 3: 416-426.
- Неронов В. В. 2002. *Полевая практика по геоботанике в средней полосе европейской России*. М.: 1-139.
- Нумеров А.Д. 1978. Биология и взаимоотношения белой трясогузки и обыкновенной кукушки в Окском заповеднике // *Тр. Окского заповедника* **14**: 141-168.
- Поливанова Н.Н. 1957. Питание птенцов некоторых видов полезных насекомых в Дарвинском заповеднике // *Тр. Дарвинского заповедника* **4**: 157-244.
- Преображенская Е. С. 1998. *Экология воробьиных птиц Приветлужья*. М.: 1-200.
- Приедниекс Я., Куресоо А., Курлавичус П. 1986. *Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике*. Рига: 1-47.
- Прокофьева И.В. 1974. К характеристике питания белой трясогузки на лесных участках // *Защита леса* **4**: 124-127.
- Прокофьева И.В. 1981. Питание воробьиных птиц, живущих на лугах Ленинградской области // *Индивидуальное развитие и трофические связи животных*. Л.: 55-64.
- Прокофьева И.В. 2002. Проявления индивидуальных особенностей питания среди воробьиных птиц // *Рус. орнитол. журн.* **11** (204): 1066-1072.
- Прокофьева И.В. 2006. К биологии гнездования луговых птиц Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **15** (336): 1039-1046.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. *Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий*. М.: 1-462.
- Радецкий В.Р. 1995. Особенности формирования фауны и населения птиц на мелиорированной территории Окской поймы // *Тр. Окского заповедника* **19**: 12-54.
- Резанов А.Г. 1981. Кормовое поведение и способы добывания пищи у белой трясогузки *Motacilla alba* (Passeriformes, Motacillidae) // *Зоол. журн.* **60**: 548-556.
- Резанов А.Г. 1999. Заметки по кормовому поведению птиц Непала // *Рус. орнитол. журн.* **8** (68): 6-16.



- Резанов А.Г. 2003. *Кормовое поведение Motacilla alba L., 1758 (Aves, Passeriformes, Motacillidae): экологический, географический и эволюционный аспекты*. М.: 392.
- Рябицев В.К. 2002. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-605.
- Титаева Н.Н., Поливанов В.Н. 1953. О методике изучения питания мелких насекомыхядных птиц в гнездовой период // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **58**, 2: 35-38.
- Фиолина Е.А. 2006. Методы описания микростациональной приуроченности птиц открытых местообитаний // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 69-74.
- Фиолина Е.А. 2007. Сравнительный анализ питания птенцов белой и жёлтой трясогузок (Motacillidae, Passeriformes) в Рязанской области // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 130-138.
- Френкина Г.И. 1988. Трофические связи некоторых видов насекомоядных птиц в южной тайге Европейского севера // *Морфология, систематика и экология животных*. М.: 122-144.
- Хлебосолов Е.И. 1993. Стереотип кормового поведения птиц // *Успехи совр. биол.* **113**, 6: 717-730.
- Хлебосолов Е.И. 1996. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // *Успехи совр. биол.* **116**, 4: 447-462.
- Хлебосолов Е.И. 1999. *Экологические факторы видообразования у птиц*. М.: 1-284.
- Хлебосолов Е.И. 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние // *Рус. орнитол. журн.* **11** (203): 1019-1037.
- Хлебосолов Е.И., Барановский А.В., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Лобов И.В., Чельцов Н.В. 2003. Механизмы экологической сегрегации трёх совместно обитающих видов пеночек – веснички *Phylloscopus trochilus*, теньковки *Ph. collybita* и трещотки *Ph. sibilatrix* // *Рус. орнитол. журн.* **12** (215): 251-267.
- Цветков А.В. 1991. Особенности питания птенцов белой трясогузки в зависимости от гнездового биотопа // *Животный мир Европейской части России, его изучение, использование и охрана*. М.: 110-120.
- Цветков А.В. 1994. Групповые поселения жёлтых и белых трясогузок (*Motacilla flava*, *M. alba*) // *Рус. орнитол. журн.* **3**, 2: 227-233.
- Цветков А.В. 2004. *Групповые поселения птиц как способы пространственного размещения видов*. Автореф. дис. .... канд. биол. наук. М.: 1-18.
- Цветков А.В., Коблик Е.А. 2001. Трясогузки рода *Motacilla* в бассейне реки Бикин // *Рус. орнитол. журн.* **10** (134): 159-172.
- Цветков А.В., Редькин А.Я., Коблик Е.А. 2003. О распространении и биологии трясогузок в Туве // *Рус. орнитол. журн.* **12** (229): 768-787.
- Чернышов В.М. 1981. К сравнительной экологии жёлтой и желтоголовой трясогузок в условиях совместного обитания в Северном Казахстане и Барабе // *Экология и биоценологические связи перелётных птиц Западной Сибири*. Новосибирск: 138-160.
- Шемякина О.А., Марочкина Е.А., Зацаринный И.В., Чельцов Н.В. 2007. Механизмы экологической сегрегации четырёх совместно обитающих видов синиц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus* // *Рус. орнитол. журн.* **16** (362): 759-783.

- Davies N.B. 1977. Prey selection and social behaviour in Wagtails (Aves, Motacillidae) // *J. Anim. Ecol.* **46**, 1: 37-57.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush // *Amer. Naturalist* **124**: 17-47.
- Remsen J.V. Jr., Robinson S.K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats // *Studies in Avian Biol.* **3**: 144-160.
- Robinson S.K., Holmes R.T. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // *Ecology* **63**: 1918-1931.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche // *Ecological concepts* / J.M. Cherret (ed). Oxford: 79-113.
- Tomialojc L. 1980. The combined version of the mapping method // *Proc. 6th Intern. Conf. Bird Census Work, Gottingen*. Gottingen: 92-106.
- Wiens J.A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge Univ. Press, 1: 1-487.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 411: 544-548

## О поедании птицами жуков-щелкунов Elateridae

И.В.Прокофьева

Российский государственный педагогический университет,  
Набережная реки Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

Поступила в редакцию 20 апреля 2008

Щелкуны Elateridae являются серьёзными вредителями растений. Наибольший вред от щелкунов отмечается в пределах лесной зоны и лесостепи (Щёголев 1958). Вредят главным образом их личинки (проволочники). Птицы приносят большую пользу уничтожением этих насекомых.

Изучение питания птиц, позволившее выяснить, какие птицы и в каком количестве добывают щелкунов, мы проводили на юге Ленинградской области с 1955 по 1989 г. Мы исследовали питание 89 видов птиц, как взрослых, так и птенцов. Кроме того, работа велась и в Савальском лесничестве Балашовской области в 1952-1953 гг. Здесь под наблюдением находилось 23 вида птиц.

Как показывает таблица 1, в Ленинградской области мы обнаружили щелкунов в корме 41 вида птиц. В литературе встречаются сведения о том, какие птицы добывают этих насекомых (Александрова 1956; Милованова 1956; Воропанова 1957; Кадочников 1960; Прокофьева 1985), причём для нас особого внимания заслуживают результаты наблюдений за теми птицами, в пище которых нам не удалось обнаружить щелкунов. Так, например, было доказано, что этих насекомых