

СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ГОРОДСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПТИЦ: ФОРМЫ И МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ В УРБОСРЕДЕ

СООБЩЕНИЕ 1. УРБАНИЗАЦИЯ КАК ПЕРЕХОД ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ВИДА В СОСТОЯНИЕ НАИБОЛЬШЕЙ УСТОЙЧИВОСТИ В НЕСТАБИЛЬНОЙ, ИЗМЕНЧИВОЙ И ГЕТЕРОГЕННОЙ СРЕДЕ

В.С. Фридман, Г.С. Ерёмкин, Н.Ю. Захарова-Кубарева

*Наблюдение за деталями может быть
интересным и увлекательным, но мы учим-
ся на утверждениях общего характера*

Перл Бак.

Specialized urban populations of birds: forms and mechanisms of the steadiness in urban environment.
1. Urbanisation as the transition of species population system in the condition of maximal steadiness in the unstable, changeable and heterogeneous environment. - V.S. Friedmann, G.S. Eremkin, N.Yu. Zakharova-Kubareva. - *Berkut*. 15 (1-2). 2006. - The present research deals with urbanization of wild bird and mammal species. Forms and mechanisms of population steadiness in the urban landscape have been examined. The urbanization process turned to be the directed change of population system forming de novo in the urban landscape to the side of stable organization variants special for the given environment. The population organization of different types in urban landscape is found to provide its stability in the conditions of directed and fast changes together with instability and heterogenic structure of habitats. It is shown that among different species settling in the urban environment one and the same type of population organization meets the corresponding demands. Its features are "openness" and "flowage" of the groups, far order of settlement levels and other units of population system, constant movements of the individuals between the groups as a respond to the signals of urban environment significant changes. The "urban" variant of population system organization turns to be completely opposite to the population structure of the same species in the non-urban habitats. After formation of the urban types by the species and successful developing of the town the urban population separates from the maternal local population and begins to exist independently in the urban landscape. The variety of adaptation aberrations in ecology, behavior and mode of life of urban birds is the population system stability function in the urban landscape and not the results of individual selection. It is shown that the urbanization process of the species goes firstly on the population level being the system structure transformation towards the most stable state in the town (city) territory developed by the species. Only after the appearance of stable urban population the urban individuals show the rapid growth of different changes in ecology, behavior, mode of life that was traditionally described by naturalists as species adaptation to the city conditions. The key features of urban population stability/instability are described. Their application to relative species allows us to distinguish potential urbanists from instable and vulnerable species that could be soon pushed out of the city. The application of corresponding criteria to the urban populations of relative species constituting one guild allows us to predict if their developing of the given town would be successful/unsuccessful. The latter is very important since in urbanized landscapes close species are ecologically indistinguishable as a rule. So one can not predict successful/unsuccessful urbanization taking into account the differences in the range of habitats, breeding success, and other external features. [Russian].

Key words: sinurbanization, population, metapopulation, steadiness, urban gradient.

Address: V.S. Friedmann, Laboratory of ecology and nature conservation, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia; e-mail: wolf17@list.ru.



**Где идет приспособление вида
к городской среде — на уровне
особей или структуры отношений
в популяционной системе?
(постановка проблемы)**

По самому общему определению, урбанизация суть освоение “диким”¹ видом городских экологических ниш (Клауснитцер, 1990). Традиционно орнитологи обращали внимание в основном на приспособления *особей* к специфическим условиям городской среды. Сейчас все большее внимание обращается на специфику трансформации самих *популяционных систем* в процессе урбанизации – именно, на изменение структуры системы в сторону достижения максимальной устойчивости в нестабильной, изменчивой и гетерогенной среде современного города. Под структурой популяционной системы вида здесь и далее понимается, во-первых, мозаика пространственного распределения видовых группировок внутри городского ареала, во вторых – закономерные изменения сети группировок во времени (именно тренды, не колебания и не флуктуации).

¹ Виды городской фауны традиционно делят на вобранных и приведенных. “Дикие” виды в нашем понимании – это все приведенные виды, типичные местообитания которых в структуре урболандшафта исходно отсутствуют (или почти отсутствуют). Они попадают туда лишь в процессе региональной урбанизации вследствие “захвата” “островов” естественных местообитаний при территориальном росте городов. Кроме того, к “диким” видам можно отнести те приведенные виды, у которых в городе нет прямого аналога их “естественных” местообитаний вне города (при всей предположительности их определения, например, для домового воробья (*Passer domesticus*). То есть это не виды скального ландшафта и не виды сухих степей/полупустынь, чьим исходным биотопом можно найти гомологи в собственно городской застройке (см. Sukopp, Wittig, 1998), например сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*), кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*), серая (*Corvus cornix*) и большеклювая (*C. macrorhynchus*) вороны.

Статья посвящена реконструкции популяционных аспектов процесса урбанизации “диких” видов. Во-первых, это анализ форм и механизмов устойчивости популяций на разных стадиях освоения соответствующим видом конкретного города. Во-вторых, выявление общих закономерностей в приспособлении популяционных систем самых разных видов к городской среде как таковой. Интегральные характеристики урбосреды (нестабильность в сочетании с постоянными изменениями и высокой гетерогенностью) “заставляют” популяции, осваивающие эту среду, сохранять устойчивость и жизнеспособность в условиях постоянных и быстрых изменений, частью регулярных (тренды), частью стохастических (флуктуации).

Проблема сохранения устойчивости/жизнеспособности видовых популяций в современном городе требует приспособительных изменений иного рода, нежели приспособления особей по отдельности к каждому из специфически “городских” воздействий. Необходимы адаптации общего значения на уровне популяционной системы, стабилизирующие ее в условиях исключительно высокой нестабильности среды, постоянных изменений мозаичности среды обитания особей в том пространстве-времени урболандшафта, который освоен городской популяцией и в котором воспроизводится паттерн популяционной структуры (Фридман и др., 2000, 2005).

Задача статьи – реконструировать эти “адаптации общего значения”, проанализировать ход и результат трансформации популяционной системы вида в сторону наиболее устойчивых состояний в современном урболандшафте, выявить и описать эти самые устойчивые состояния популяционной организации “диких” видов в городах. Также мы хотим указать, какие элементы жизненной стратегии вида еще до начала урбанизации могут стать основой для быстрого и эффективного протекания соответствующих процессов, как только его региональная популяция “войдет в контакт” с



растущим урбанизированным “ядром”, иными словами, что является своего рода “преадаптацией” к освоению урбосреды (см. Грабовский, 1984; Корбут, 1990; Мешкова, Федорович, 1996).

Хотя этот термин, как и парное ему понятие “адаптация”, следует употреблять с большой осторожностью в анализе процессов урбанизации “диких” видов. Адаптация предполагает отбор на уровне особей, накопление и распространение в популяции приспособлений, “подхваченных” и “тиражируемых” отбором. Но легко показать, что в процессе урбанизации “диких” видов птиц и млекопитающих для этого нет *ни места, ни времени*: городская среда слишком мозаична и направленные изменения урболандшафта слишком быстры, чтобы мог быть эффективен отбор (см. Фридман и др., 2000).

Сам процесс урбанизации идет исключительно быстро (табл. 1). От первых поселений вида в урбосреде до формирования специализированной городской популяции проходит около 10–20 лет у видов-потенциальных урбанистов (табл. 1) и 30–60 лет у видов, сперва вытесненных из города, но вернувшихся туда в ходе т. н. “возвратной урбанизации” (табл. 2).

Это лишь 8–13 поколений особей, что явно недостаточно для распространения адаптивных изменений внутри популяции (табл. 1). Для фиксации единичных приспособительных изменений в подразделенных популяциях с эффективной численностью в первые сотни особей, “черпающих” резервы для роста численности из обширного “резервуара” – популяции с очень высокой численностью, потребуются десятки-первые сотни поколений, если частота приспособительных изменений исходно невелика, даже при значительном селективном преимуществе. Оценка числа поколений, необходимых для распространения полезных изменений в городской популяции, может быть произведена по формуле для скорости изменения частоты аллеля за одно поколение:

$$Dq = -spq/(1-q^2),$$

где s – коэффициент отбора против рецессивных гетерозигот, p и q – частоты альтернативных аллелей, “поддерживаемого” и “элиминируемого” отбором (см. табл. 24.5 в Айала, Кайгер, 1988).

Это – мажорирующая оценка, делаемая в предположении 100% доминирования отбираемых уклонений и 100%-ной наследуемости приспособительно-ценных признаков; на деле поколений потребуется намного больше.

Большинство приспособительных изменений, появляющихся в городской популяции, суть устойчивые поведенческие изменения или же устойчивые “уклонения” от видовых предпочтений в выборе местообитаний, корма, мест гнездования. Наследуемость признаков этого рода (h^2) обычно порядка 0,2–0,3, что еще больше увеличивает число поколений, необходимое для распространения в популяции единичного адаптивного изменения под действием чисто селективных процессов. Соединение единичных приспособлений под действием того же механизма в целостный комплекс, описываемый как “своеобразные черты биологии городских популяций”, понятно, потребует еще большего времени (табл. 1). А оно в данном случае просто отсутствует (Айала, Кайгер, 1988).

Выход из противоречия состоит в том, что отдельные особи того или иного вида, осваивающие городскую среду “с точки зрения” естественного отбора не являются взаимно независимыми статистическими единицами. Все особи в популяции связаны друг с другом определенным паттерном отношений (социальных, пространственных, биотопических и пр.) и через этот паттерн интегрированы в целостную систему надындивидуального уровня – популяцию или социум.

Новую среду обитания (город) осваивают не индивиды, взаимно-независимые друг от друга, а видовая популяция как целое. Структура соответствующей системы меняется первой в процессе освоения ви-

Таблица 1

Примерная скорость урбанизации “диких” видов птиц в различных регионах
Approximate urbanization rate by some bird species in different regions

Вид, регион Species, urbanized area	Даты начала и примерная скорость процесса урбанизации, лет Date of beginning and urbanization speed, years	Число сменившихся поколений/ средне-ожидаемая продолжительность жизни особей (<i>СОПЖ</i>) Number of generations changed/ life expectancy	Источник Source
<i>Pica pica</i> (Варшава)	Начало 1960-х гг., 10–20 лет	–	Luniak et al., 1997
<i>Turdus pilaris</i> (Варшава)	1975, 10–15 лет	9–10/1,6	Luniak, 2004
<i>Turdus pilaris</i> (Трускавец)	Конец 1980-х гг., 10–15 лет	9–10/1,6	Константинов, 2001
<i>Turdus pilaris</i> (Харьков)	1987 г., 10 лет	9–10/1,6	Чаплыгина, Кривицкий, 1996; Чаплыгина, 2001
<i>Accipiter gentilis</i> (Москва)	1975, 20–25 лет	7/3,5	Ерёмкин, Очагов, 1998
<i>Accipiter gentilis</i> (Киев)	Начало 1980-х гг., 15–20 лет	7/3,5	Магус, 2003
<i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Москва)	Начало 1970-х гг., 15–20 лет	10–11/1,4*	Благосклонов, 1976; Ерёмкин, Очагов, 1998
<i>Aythya fuligula</i> (Москва)	1975, 20–25 лет	12–13/1,9*	Ерёмкин, 2004
<i>Asio otus</i> (Москва)	Конец 1970-х гг., 25–30 лет	9–11/2,9*	Воронецкий, Леонов, 2003
<i>Anas platyrhynchos</i> (Москва)	Конец 1950-х гг., 15–20 лет	14–15/1,4	Авилова, 1998
<i>Anas platyrhynchos</i> (Ленинград)	Конец 1960-х гг., 15–20 лет	14–15/1,4	Храбрый, 1994
<i>Cyanosylvia svecica</i> (Москва)	Середина 1970-х гг., 20 лет	8–9/2,3	Матюхин, 2000; Ерёмкин, 2004
<i>Carduelis chloris</i> (Москва)	Середина 1960-х гг., 15–20 лет	10–11/1,8	Ерёмкин, 2004; Б.С. Самойлов, личн.сообщ.
<i>Ficedula hypoleuca</i> (Москва)	Начало 1980-х гг., 10–15 лет	10–11/1,4	Ерёмкин, 2004; Б.С. Самойлов, личн.сообщ.
<i>Columba palumbus</i> (Черновцы)	Середина 1980-х гг., 10–15 лет	6–7/2,2	Скильский и др., 1997
<i>Columba palumbus</i> (Львов)	Середина 1990-х гг., 10 лет	6–7/2,2	Сенник, Хорняк, 2003
<i>Parus major</i> (Москва)	Середина 1960-х гг., 15–20 лет	20–23/0,9	Ерёмкин, 2004; Б.С. Самойлов, личн.сообщ.
<i>P. caeruleus</i> (Москва)	Середина 1970-х гг., 15–20 лет	20–23/0,9	Ерёмкин, 2004; Б.С. Самойлов, личн.сообщ.
<i>Corvus brachyrhynchos</i> (разные города США)	Середина 1950-х–1980-е гг., в зависимости от региона, 10–20 лет в каждом отдельном городе	9–10/2,2*	Marzluff et al., 2001a
<i>Corvus corone orientalis</i> (Иркутск)	1967 или 1972–1979, 10 лет	9–10/2,2*	Липин и др., 1983

Обозначения. * – использованы данные по *СОПЖ* близких видов: для *C. coccothraustes* – данные по *C. chloris*, для *A. fuligula* – данные по *Vuccephala clangula*, для *Asio otus* – по *Strix aluco*, для *C. brachyrhynchos* и *C. corone orientalis* – по европейским популяциям серой вороны

Примечание. Скорость урбанизации вида рассчитывали по продолжительности периода от начала регулярного гнездования на территории города до формирования устойчивой и жизнеспособной городской популяции. Данные по *СОПЖ* взяты из монографии В.А. Паевского (1985), табл. 30: число сменившихся поколений считали равным длительности процесса урбанизации / *СОПЖ* во “внегородских” популяциях вида, приток особей из которых “подпитывает” рост городских популяций.

дом городских экологических ниш, переходя в состояние, наиболее устойчивое в новых условиях. Затем, поскольку система (популяция или социум) способна регули-

ровать и координировать поведение особей-элементов, измененный паттерн структуры системы координировано меняет поведение особей в популяционных группировках по



всей территории города в сторону все большего приспособления к существованию в измененной системе отношений и, следовательно, к новой урбанизированной среде обитания.

Таким образом, особи в городской популяции приспособляются не к урбосреде *per se*, а к меняющейся системе отношений внутри популяции. Благодаря таким изменениям система “нащупает” новые устойчивые состояния в очень короткий срок, существенно меньший чем необходимое время изменений под действием отбора на уровне самих индивидов.

Например, урбанизация вяхиры (*Columba palumbus*) во Львове заняла вообще не более 10 лет. До середины 1990-х гг. вид гнезвился лишь на окраинах Львова (в “неохваченных” городом пригородных лесах). Численность “городских” птиц начала стремительно расти с конца 1990-х гг., в 1998 г. вяхирь впервые загнезвился во многих городских парках (учтено более 10 размножающихся пар). В 2002–2003 гг. около 30 пар вяхирей уже размножалась в садах в районах многоэтажной застройки, и в других “чисто городских биотопах” (Сеник, Хорняк, 2002).

Не более 5 лет заняло формирование нового экологического типа вяхирей в г. Черновцы. Городские птицы размещают гнезда в 10–20 м от шоссе с интенсивным движением, возможно гнездование соседних пар на расстоянии 10–15 м между собой. Для сооружения гнезд в трети случаев птицы используют материалы антропогенного происхождения, что совершенно не характерно для птиц “внегородских” популяций. В целом заселение вяхирем г. Черновцы и других городов Северной Буковины заняло также не более 10–15 лет (Скильский и др., 1997).

Наконец, те самые “уклонения” в поведении, экологии, биологии гнездования “городских” птиц, которые натуралисты склонны рассматривать как результат адаптации к городской среде, возникают слишком быстро после начала урбанизации, чтобы рост

частоты “уклонений” в городской популяции мог быть интерпретирован как результат соответствующего отбора. Фактически все соответствующие “уклонения” возникают еще в первой генерации колонистов или у их непосредственных потомков, в крайнем случае, за 2–3 поколения.

Городские популяции ястреба-тетереvятника (*Accipiter gentilis*) возникли относительно недавно (с начала 1980-х гг.), и очень быстро стали устойчивыми в разных городах Европейской части бывшего СССР (см. Ерёмкин, Очагов, 1998; Матус, 2003). В них практически сразу же был зафиксирован обширный репертуар нетипичных и уклоняющихся стереотипов охотничьего поведения, вплоть до способов охоты, типичных для неродственных видов хищных. Это типично соколиные способы охоты, охота на чердаках, выслеживание в густых сумерках, “мышкование” среди травы. Во втором-третьем поколении все эти уклонения вошли в норму охотничьего поведения у всех городских птиц, не только гнездящихся, но и зимующих (Белик, 2003б).

Освоение урбанизированных ландшафтов Приднестровья грачом (*Corvus frugilegus*) заняло около 15 лет (1980–1990-е гг.). К началу 2000-х гг. грачи в зимний период приобрели привычку кормиться непосредственно на тротуарах и во дворах, снуг между ногами прохожих подобно воробьям и сизым голубям (*Columba livia*). В 1990-е гг. подобное поведение у грачей полностью отсутствовало (Тищенко и др., 2002).

Следовательно, изменение популяционной системы вида в процессе освоения урбосреды высвобождает некий скрытый резерв изменчивости популяции, основные элементы которого – “уклонения” от видовых стереотипов, – наблюдаются в “диких” популяциях задолго до начала урбанизации (Корбут, 2000), а не индивидуальный отбор накапливает и распространяет “полезные” уклонения в популяции.

Пока все вышесказанное – **рабочая гипотеза**. Материал статьи направлен на ее проверку, и развитие вытекающей из нее “**популяционной модели урбанизации**”.

Динамика авифауны г. Москвы в период 1970–2005 гг. как отражение историй урбанизации/вытеснения отдельных видов
 Avifauna dynamic in Moscow during 1970–2005 as image of histories of urbanization or displacement of bird species

Вид Species	Момент начала урбанизации в регионе Period of beginning the urbanization in this species	Год формирования городской популяции Year of forming of city population	Год исчезновения с территории города Year of disappearance from urbanized area	Тип реакции вида на "давление" городского "ядра" Type of reaction to "city pressure"	Примерная длительность урбанизации или вытеснения, порядок лет Exemplary duration of urbanization / displacement processes	Современное состояние городской популяции Modern status of urban population
1	2	3	4	5	6	7
А. Урботолерантные виды (обычно синантропы): формируют многочисленные городские популяции, встречающиеся в городе и окрестностях чаще, чем на территории области						
<i>Casarca ferruginea</i>	1975 ¹	Середина 1990-х гг.	–	И	20–25/–	5
<i>Anas platyrhynchos</i>	Конец 1950-х гг.	Середина 1970-х гг.	–	И–3	20–25/–	4
<i>Vicerephala clangula</i>	Середина 1970-х гг. ²	Середина 1990-х гг.	–	И	20–25/–	3
<i>Columba livia</i>	–	–	–	1	–/–	5
<i>Apus apus</i>	–	–	–	1	–/–	5
<i>Motacilla alba</i>	–	–	–	1	–/–	4
<i>Parus major</i>	Середина 1960-х гг.	Конец 1970-х гг.	–	2	15–20/–	5
<i>P. caeruleus</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1980-х гг.	–	2	15–20/–	5
<i>Passer domesticus</i>	–	–	–	1	–	5
<i>C. cornix</i>	Начало 1960-х гг.	Середина 1960-х гг.	–	2	5–10/–	4
Б. "Уязвимые синантропы". Не заселяют сплошь подходящих местообитаний, вытесняются из города в процессе его развития, хотя явно предпочитают застроенные территории природным						
<i>Falco tinnunculus</i>	Начало 1970-х гг.	Середина 1970-х гг.	Вытесняется из города	2	–/5	2
<i>Streptopelia decaocto</i>	1970	Начало 1980-х гг.	Не смогла закрепиться в Москве	1	–/–	1
<i>Sturnus vulgaris</i>	–	–	–	1	–/–	26
<i>Corvus monedula</i>	–	–	Вытесняется из города	1	–	4
<i>C. frugilegus</i>	–	–	Середина 1990-х гг.	5	–/3–5	2
<i>Phoenicurus ochruros</i>	1968	Начало 1990-х гг.	–	1	20/–	1
<i>Acridotheres tristis</i>	1965	Середина 1970-х гг.	Середина 1990-х гг.	И	–/5–7	1
В. Урботолерантные виды – синурбанисты. Плотно заселяют весь "архипелаг" подходящих местообитаний, постоянно предпринимают попытки заселения более центральных районов города и микрофрагментов растительности внутри участков сплошной застройки. При всем этом остались "нетородежими" птицами, не перешли к гнездованию в жилища.						
<i>Accipiter gentilis</i>	1975	Середина 1990-х гг.	–	3	20–25/–	4
<i>Fulica atra</i>	Начало 1990-х гг.	Середина 2000-х гг.	–	2–3	10–15/–	26–3



Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>Dendrocopos minor</i>	Начало 2000-х гг.	Процесс продолжается	-	2-3	?	2-3
<i>Erethacus rubecula</i>	Середина 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	2	?	3
<i>Lucania luscinia</i>	Конец 1980-х гг.	Середина 2000-х гг.	-	3	10-15/-	3
<i>Syalopuylva sveitca</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1990-х гг.	-	2-3	20/3-5	4
<i>Turdus merula</i>	Середина 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	3	?	3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Начало 1980-х гг.	Середина 1990-х гг.	-	2-3	10-15/-	3
<i>Sitta europaea</i>	В процессе урбанизации	-	-	2	?	3
<i>Sylvia atricapilla</i>	Середина 1980-х гг.	Начало 2000-х гг.	-	3	15-20/-	3
<i>S. communis</i>	Начало 1980-х гг.	Конец 1990-х гг.	-	2	15-20/-	26
<i>S. sarrasa</i>	Середина 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	2	-/-	26-3
<i>Hippolais icterina</i>	Начало 1990-х гг.	Середина 2000-х гг.	-	2-3	10-15	3
<i>Locustella fluviatilis</i>	Середина 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	2	?	26
<i>Phylloscopus trochilus</i>	В процессе урбанизации	-	-	2	?	2-3
<i>Ph. sibilatrix</i>	В процессе урбанизации	-	-	2	?	3
<i>Carduelis carduelis</i>	Середина 1970-х гг.	Начало 1990-х гг.	-	3	20/-	3
<i>C. chloris</i>	Середина 1960-х гг.	Начало 1980-х гг.	-	3	15-20/-	4
<i>Ascanthis samabina</i>	Середина 1940-х гг. ³	Середина 1950-х гг.	Вытесняется из города	3	10/20	26
<i>Coccothraustes</i>	Начало 1970-х гг.	Середина 1990-х гг.	-	3	15-20/-	3
<i>Coccothraustes</i>	1978-1981	Начало 1990-х гг.	-	3	10-15/-	3
<i>Pica pica</i>	Начало 1980-х гг.	Середина 1990-х гг.	Вытесняется из города	3	20/5	2-26
<i>Coryus corax</i>	Начало 1980-х гг.	Середина 1990-х гг.	Вытесняется из города	3	20/5	2-26
Г. Уязвимые восстанавливающиеся виды (часто синурбанисты). Сеть видовых поселений на территории города неустойчива из-за постоянной трансформации "архипелага" городских биотопов. Однако особь упорно пытаются продолжать гнездование в окрестностях прежних мест гнездования, даже если это потребует выбора нетипичных мест гнездования, "аномальных" способов расположения и укрытия гнезда и пр.						
<i>Podiceps cristatus</i>	Конец 1980-х гг.	Середина 2000-х гг.	-	3	15-20/-	26
<i>Aythya fuligula</i>	1975	Начало 1990-х гг.	-	3	20-25	26
<i>Gallinula chloropus</i>	Конец 1970-х гг.	Середина 1990-х гг.	-	3	20/-	26-3
<i>Charadrius dubius</i>	В процессе урбанизации	-	-	2-4	?	2-26
<i>Larus canus</i>	В процессе урбанизации	-	-	PA	?	26
<i>L. ridibundus</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1990-х гг.	2004-2005 гг.	3	10/10	0-1
<i>Sterna hirsundo</i>	Начало 1980-х гг.	Начало 1990-х гг.	-	3	10/-	26
<i>Asio otus</i>	Конец 1970-х гг.	Конец 1990-х гг.	-	3	25-30	2-26
<i>Dendrocopos leucotos</i>	Середина 1990-х гг.	Середина 2000-х гг.	-	3	10-15/-	26
<i>Lanius collurio</i>	Начало 2000-х гг.	-	-	2-3	?	26-3
<i>Prunella modularis</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Самое начало урбанизации	-	-	4	-/-	26
<i>Oenanthe oenanthe</i>	-	-	-	4	-/-	26

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>Muscicapa striata</i>	Начало 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	1	?	7
<i>Turdus pilaris</i>	Конец 1960-х гг.	Начало 1980-х гг.	-	2	15-20/10-15	26
<i>T. philomelos</i>	Конец 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	4-3	?	26-3
<i>Ficedula parva</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	2000-2002 гг.	-	-	РА	?	1-2
<i>A. arundinaceus</i>	1994-1995 гг.	-	-	РА	-/-	2
<i>A. schoenobaenus</i>	-	-	-	4	-/-	2-26
<i>Emberiza schoeniclus</i>	-	-	-	4	-/-	2-26
<i>Scardafactus erythrinus</i>	-	-	-	4	-/-	2-26
<i>Pyrhula pyrrhula</i>	-	-	-	4	-/-	1
<i>Pica pica</i>	Середина 1970-х гг. ⁴	Середина 1980-х гг.	Вытесняется из города	3	20/20	26
Д. «Пассивные урбанисты»⁷. Городские популяции этих видов особенно чувствительны к островному эффекту, максимально уязвимы к антропогенной фрагментации местообитаний, в отсутствие которой все они успешно существуют на территории города						
<i>Accipiter nisus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Falco subbuteo</i>	Середина 1960-х гг.	Середина 1980-х гг.	-	3	20/10-15	26-2
<i>Pardix perdix</i>	Середина 1990-х гг. ⁵	Не сформировалась из-за низкой численности в ближних пригородах	-	3	?	26-2
<i>Coturnix coturnix</i>	Середина 1990-х гг.	Процесс продолжается	-	3	?	3
<i>Crex crex</i>	-	-	-	4	-/10	4
<i>Actitis hypoleucos</i>	-	-	-	4	-/-	1-2
<i>Scolytus caenorius</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Alcedo atthis</i>	-	-	-	4	-/-	1-2
<i>Jynx torquilla</i>	В процессе урбанизации	-	-	3	-/-	1-2
<i>Dendrocopos major</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Alauda arvensis</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2
<i>Riparia riparia</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/5-7	2
<i>Monticola flava</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2-1
<i>Anthus trivialis</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2
<i>Oriolus oriolus</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2
<i>Saxicola rubetra</i>	-	-	-	4	-/10	2
<i>T. iliacus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Remiz pendulinus</i>	-	-	-	4	-/-	1
<i>Aegithalos caedatus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Certhia familiaris</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Sylvia borin</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	-	-	-	4	-/-	4
<i>Acrocephalus palustris</i>	-	-	-	4	-	2



Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2
<i>Emberiza citrinella</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	2
<i>Passer montanus</i>	Начало 1960-х гг.	Конец 1970-х гг.	Вытесняется из города	4	15-20/10	2
<i>Fringilla coelebs</i>	-	-	-	4	-/-	4
<i>Garrulus glandarius</i>	-	-	-	4-5	-/-	2-4
Е. Неустойчивые виды. Обитают только на природных территориях города, не предпринимают попыток заселения меньших "островов" и нехарактерных местообитаний. Приурочены к крупнейшим "островам" природной территории, сокращаются и исчезают по мере фрагментации "архипелага", уменьшения и изоляции отдельных "островов".						
<i>Botaurus stellaris</i>	-	-	2004	5	-/2-3	1
<i>Icthyophaga minutus</i>	-	-	2001	5	-/2-3	1
<i>Anas crecca</i>	-	-	Вытесняется из города	4-5	-/-	0
<i>Buteo buteo</i>	-	-	1981	5	-/?	0
<i>Pernis apivorus</i>	-	-	1997	5	-/5-10	0
<i>Circus aeruginosus</i>	-	-	1975	5	-/5	0
<i>Terrastes bonasia</i>	-	-	1981	5	?	0
<i>Porzana porzana</i>	-	-	Вытесняется из города	4-5	-/-	1
<i>Scolopax rusticicola</i>	-	-	Вытесняется из города	4-5	-/-	1
<i>Chlidonias leucoptera</i>	-	-	1975			0
<i>Columba oenas</i>	-	-	1998	5	-/-	0
<i>C. palumbus</i>	-	-	1995	5	-/-	0
<i>Streptopelia turtur</i>	-	-	1995	5	-/-	0
<i>Strix aluco</i>	-	-	Вытесняется из города	4	-/-	1-2
<i>Caprimulgus europaeus</i>	-	-	1975	5	-/-	0
<i>Upupa epops</i>	-	-	-	4-5	-/-	1
<i>Picus viridis</i>	Середина 1970-х гг.	Не сформировалась из-за низкой численности в ближних пригородах	1986	3	15/2-3	0
<i>Picus canus</i>	-	-	1989	5	-/-	0
<i>Dryocopus martius</i>	-	-	2003-2005 гг.	4-5	-/-	1-0
<i>Anthus pratensis</i>	-	-	-	4	-/-	1
<i>Troglodytes troglodytes</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Turdus viscivorus</i>	-	-	1975	5	-/-	0
<i>Parus montanus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>P. ater</i>	-	-	-	4-5	-/-	1
<i>P. cristatus</i>	-	-	1985	5	-/-	0
<i>Regulus regulus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Sylvia nisoria</i>	-	-	-	4	-/-	1
<i>Phylloscopus collybita</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Hippolais caligata</i>	-	-	-	4	-/-	1

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>Locustella naevia</i>	-	-	Вытесняется из города	4	6	7
<i>Loxia curvirostra</i>	-	-	-	4-5	-/-	1-2
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	-	-	1975	5	-/-	1
Ж. Неустойчивые виды техногенных рефугиумов (Люблинские и Люберецкие поля орошения, Мытищинские карьеры и пр. техногенные аналоги естественных местообитаний). Исчезают после уничтожения местообитаний без попыток гнездования на ближайших аналогичных участках (пусть неуспешных). Сюда входят все виды, ставшие гнездиться нерегулярно или вовсе прекратившие гнездование после уничтожения Люблинских полей орошения.						
<i>Podiceps nigricollis</i>		1989		5	-/1	0
<i>Anas strepera</i>	Середина 1970-х гг. ⁷	Середина 1980-х гг.	1998	5	10-20/1	0
<i>A. penelope</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1980-х гг.	1998	5	10-20/1	0
<i>A. quequedula</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1980-х гг.	С 1998 г. гнездование нерегулярно	4	10-20/2-3	1
<i>A. cyreata</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1980-х гг.	1998	5	10-15/1	0
<i>Aythya ferina</i>	Середина 1970-х гг.	Середина 1980-х гг.	1998	5	10-15/1-2	0
<i>Vanellus vanellus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Tringa totanus</i>	-	-	1998	4-5	-/1-2	0
<i>T. stagnatilis</i>	-	-	1998	5	-/1	0
<i>T. ochropus</i>	-	-	-	4	-/-	2
<i>Xenus cinereus</i>	-	-	1998	5	-/1	0
<i>Philomachus pugnax</i>	-	-	1998	5	-/1	0
<i>Larus minutus</i>	-	1980	1997	5	-/1	0
<i>Athene noctua</i>	-	-	-	4	-/-	1
<i>Asio flammeus</i>	-	-	-	4	-/-	1
<i>Saxicola torquata</i>	-	-	РА	4	-/-	1

Примечания.

¹ Искусственно созданная популяция, основу которой составили свободноживущие птицы из Московского зоопарка

² Популяция создана искусственно (выпуски на Останкинских прудах), весь период существования не имела "подпитки" из региона. Приток птиц со стороны начался только в последние годы, когда тоголь стал регулярно зимовать на Москве-реке (от Курьяновской плотины до г. Бронницы).

³ В эти годы сформировалась популяция коноплянки на Ленинских горах, см. работы К.Н. Благосклонова (1991), личн. сообщение В.Н. Калякина

⁴ Личн. сообщ. Б.Л. Самойлова

⁵ Серые куропатки встречались на Люблинских и Люберецких полях орошения в 1960-1970-х гг., но в 1980-х гг. достоверно отсутствовали, вновь начал гнездиться в следующее десятилетие (см. Журавлёв и др., 1978; Ерёмкин, 2004).

⁶ Формирование городской популяции затруднено из-за сокращения численности в ближних пригородах, продолжающегося сокращения площадей травянистых местообитаний в самом городе.

⁷ В 1962 г. выводок серой утки наблюдали в Серебряном бору (тогда это была практически загородная территория), Б.Л. Самойлов, личн. сообщ.



К тому же оценки, основанные на обороте поколений, не вполне адекватны: городские популяции почти всегда демографически несамостоятельны в процессе формирования и экспоненциального роста. Они существуют за счет направленного подтока особей извне, из населения ближних пригородов.

Остается изменение структуры популяционной системы *per se*, ее направленный переход в состояние, наиболее устойчивое в условиях города в процессе освоения всей популяцией вида всего “пятна” соответствующего урболандшафта как целого (а не приспособления отдельных особей к отдельным мозаикам урбосреды в ограниченном пространстве их индивидуальной активности).

Методика и техника анализа

Мы хотим описать устойчивые состояния популяционной организации видов,

Обозначения в таблице 2. *И* – искусственно созданные популяции, не имевшие или почти не имевшие потока извне в начальный период существования, *РА* – виды, загнездившиеся в г. Москве в процессе расширения ареала. Долговременная реакция видов на “давление” урбанизированного “ядра” Московской агломерации см. текст. Состояние городской популяции на 2005–2006 год: *0* – сокращающиеся популяции (включая виды, уже исчезнувшие с территории Москвы), *1* – замкнутые популяции (не проявляют признаков роста численности, не колонизируют ближайшие подходящие местообитания), *2* – неустойчивые популяции (сокращаются после каждого локального уничтожения местообитаний и восстанавливаются с большим трудом), *2б* – устойчивые популяции с нестабильной численностью: вынуждены восстанавливаться после каждого локального уничтожения местообитаний, *3* – растущие популяции в процессе урбанизации, *4* – урбанизированные популяции: высокий уровень численности, постоянное чередование роста и депрессии, вызванной эндогенными факторами, *5* – специализированные городские популяции со стабильной численностью: расселение в другие города региона.

возможные в урбосреде, охарактеризовать их дифференциальные отличия от популяционной организации тех же видов в “естественных”, внегородских местообитаниях. Сюда входят сельхозугодья и рекреационные леса вокруг городов, то есть местообитания с высокой степенью антропогенной трансформации, не имеющие специфической динамики мозаик городской среды. Далее необходимо указать факторы и механизмы направленного и столь быстрого перехода от одного варианта популяционной организации к другому в процессе урбанизации вида (табл. 1), исследовать его экологические и микроэволюционные последствия.

В статье анализируются существующие источники о динамике городских популяций птиц¹, включая собственные наблюдения авторов, с целью реконструкции специфических механизмов популяционного уровня, поддерживающих устойчивость системы в условиях нестабильности и изменчивости урбосреды как таковой, обеспечивающих расширенное воспроизводство популяции в условиях постоянных и быстрых изменений среды по всей территории города. **Воспроизводство** популяции включает воспроизводство и самих особей (населения вида), и паттерна отношений между ними – пространственных, социальных и биотопических – в череде поколений без потери их видоспецифичности и самоидентичности.

Подвергнув сравнительному анализу “истории освоения” видами с разной морфоэкологической специализацией более чем различных городов, и “типы реагирования” видов на разные варианты измене-

¹При отсутствии достаточной информации о каких-то аспектах популяционного поведения птиц в городском ландшафте, использовали аналогичные данные по городским популяциям млекопитающих, прежде всего грызунов. Видимо, механизмы популяционной устойчивости в урбосреде будут достаточно универсальны для всех высших позвоночных, а не только для птиц, так что такая “замена” вполне правомочна.



ний урбосреды – флюктуации и долговременные тренды, – мы хотим определить ту организацию популяционной системы, которая будет оптимальна в “городе вообще”, безотносительно к частным особенностям отдельных городов. Тем самым он гарантирует максимум жизнеспособности популяционной системы в условиях неустойчивости и неопределенности среды обитания, которые свойственны всем урболандштафтам как таковым и связаны с быстрыми и разнонаправленными изменениями их структуры и пространственной мозаики городских местообитаний.

Исходя из общего определения “эволюционной оптимальности” состояния системы (Базыкин, 1984; Семевский, Семенов, 1984), “оптимум” организации населения вида на территории города позволяет сочетать устойчивость популяционной структуры (вопреки постоянным изменениям среды), с эффективным использованием большинства изменений ландшафта для более успешного существования или размножения особей.

Очевидно, что такие популяции существуют (серая ворона в Москве, рябинник (*Turdus pilaris*) в Харькове, черный дрозд (*T. merula*) в Варшаве, большая синица (*Parus major*) в Москве и Алма-Ате, вяхирь в городах Германии, Польши и Галиции и пр., обзор см. Вахрушев, Раутиан, 1993; Sukopp, Wittig, 1998; Luniak, 2004). Обладают ли они неким общим типом организации территориальных, социальных, демографических и прочих связей индивидов в популяционной системе, который обеспечивал бы ее устойчивость в урбосреде?

Если этот “оптимальный городской” тип популяционной организации существует и достаточно универсален, то сводим ли процесс урбанизации “диких” видов к направленной трансформации исходной популяционной системы в сторону этого “оптимума”, и множественным изменениям в биологии особей, вытекающим из данного направления трансформации всей системы?

Если популяционные системы “диких”

видов птиц изначально одинаково сильно, хотя и в разном отношении, отличаются от этого “оптимума”, *идет ли конвергенция* популяционной структуры у разных видов, в разное время и с разных “стартовых позиций” освоивших один городской ареал?

Хорошо известно, что одни виды формируют городские популяции немедленно, другие – через годы и десятилетия существования в зоне влияния города, в рекреационных лесах и других трансформированных ландшафтах без каких-либо признаков урбанизации. Третьи виды в процессе региональной урбанизации вытесняются даже из зоны влияния “ядра” возникающей агломерации (в наших исследованиях это г. Москва с ближними спутниками-пригородами). Но через 30...60 лет часть из них начинает повторно осваивать городскую среду, относительно быстро (за 5...10...20 лет) возвращается в состав авифауны урбанизированного “ядра” региона, образуя там многочисленные популяции (см. табл. 2 и примеры ниже).

Между этими тремя категориями много переходных вариантов, особенно между третьей и второй. Развитие города, разрушение “парковых” и “полусельских” окраин может сильно сократить численность вида, перевести в разряд нерегулярно гнездящихся, но из города не вытеснить полностью. Затем в ходе “возвратной урбанизации” вид восстанавливает численность (часто с превышением), расширяет до максимума городской ареал.

Таблица 2 демонстрирует соотношение видов трех выделенных категорий (с переходами) в конкретной фауне г. Москвы по наблюдениям 1970–2005 гг. (см. также Ерёмкин, Очагов, 1998, в печати; Фридман и др., 2000, 2005; Авилова, Ерёмкин, 2003). Анализ долговременной динамики авифауны на протяжении XX в., отражает следующие варианты реакции вида на “давление” урбанизированного “ядра”:

0 – приведенные виды, уже освоившие урболандштафты и распространившиеся в Москву из других городов, 1–4 – вобран-



ные виды региональной фауны, самостоятельно освоившие(-аивающие) урбанизированное “ядро” региона.

1 – *немедленная урбанизация*: вид осваивает городской ландшафт по мере территориального роста города, без периода снижения численности или вытеснения вида из города.

2 – *замедленная урбанизация*: освоению урбосреды предшествует продолжительный (>5–10 лет) период падения численности, вытеснение вида из части городских биотопов. Лишь затем популяция восстанавливается.

3 – *возвратная урбанизация* в процессе роста “городского ядра”: вид сперва вытесняется из города. После нескольких десятков лет существования в трансформированных ландшафтах пригородах или “малонарушенной периферии” региона вид освоил заново урбанизированный ареал, и сформировал жизнеспособную популяцию (ср. с аналогичными категориями видов в работе К.В. Авиловой и Г.С. Ерёмкина, 2003).

4 – *отсутствие урбанизации*: вид остался “пассивным урбанистом”, он населяет “острова” естественных местообитаний пока они сохраняются на территории города, но исчезает при любом увеличении “давления” урболандшафта на этот “архипелаг”. “Пассивные урбанисты”, населяющие “архипелаг” природных территорий города, наиболее чувствительны к “островному эффекту”, а их популяции – зависимы от “подтока” особей с “материка” пригородных лесов и лугов (Авилова, 1998).

5 – *урбофобия*: вид исчезает из естественных местообитаний в ближних пригородах, как только они оказываются достаточно трансформированы воздействием города и/или “захвачены” в структуру урболандшафта.

Урбанизация вида в ближних пригородах зачастую начинается еще до поселения на самой территории города. Ее первые признаки – появление толерантности к человеку и технике, особенно у гнезда, быстрый рост числа случаев гнездования в не-

больших фрагментах местообитаний или на сильно измененных участках, которых вид раньше избегал. Признаки начала урбанизации у птиц, уже обитающих в городе – занятие территорий и пение собственно в городских кварталах, не только в парках, использование домов, гаражей и т.п. техногенных поверхностей для кормления.

Продолжительность процесса урбанизации вида в г. Москве отсчитывали от начала регулярного гнездования в черте города, или (если вид уже присутствовал на территории города, но относился к “пассивным урбанистам”) по быстрому росту численности и началу территориальной экспансии. Момент завершения процесса – формирование городской популяции – определяли по некоторой стабилизации численности и внутригородского ареала, наступающей после периода быстрой экспансии. Конкретная фауна любого города, той же Москвы, отражает определенное соотношение вариантов реагирования 1–5 видов региональной авифауны на урбанизацию региона (см. табл. 2).

Естественный вопрос: при столь значительных различиях в конкретных историях формирования разных городских популяций, можно ли свести устойчивость и жизнеспособность “городских” популяционных систем разных видов птиц к общему оптимальному варианту “урбанистической” популяционной организации? Очевидно, в поисках “оптимума” следует абстрагироваться от частных подробностей экологии и поведения разных видов, от особенностей колонизируемых городов и городских систем (агломераций, конурбаций), но учесть определенным образом долговременные закономерности динамики среды в конкретном урболандшафте и долговременные тренды самой популяции, осваивающей новую среду обитания?

В статье представлены данные и аргументы в пользу положительного ответа на поставленный вопрос об универсальности устойчивых вариантов популяционной организации вида в урболандшафте, произве-



дена попытка реконструкции таких вариантов.

Факторы персистентности видов в урболандшафте: синантропия и урбофилия особей vs устойчивость популяционных систем

Данные таблицы 2 показывают, что урбанизация вида занимает относительно короткий, но вполне ощутимый период времени (первые десятки лет). Но сокращение численности городских популяций и полное вытеснение отдельных видов происходит обвално (за годы), даже при исходно высокой численности. Это дает основания связывать устойчивость и жизнеспособность городских популяций с новообразованием определенного типа популяционной организации вида в исторически нетипичном для него урболандшафте, а не с какими-то конкретными адаптациями особей, которые они могут задействовать в новой среде обитания.

Действительно, трансформация популяционной структуры в сторону более устойчивых вариантов требует времени, в разы превосходящего время дестабилизации и крушения соответствующей структуры после неблагоприятных изменений среды обитания, неожиданно делающих неустойчивой всю систему. Видимо, длительность урбанизации в таблицах 1–2 – это как раз период, необходимый для перехода к “устойчивым вариантам” популяционной организации вида в урболандшафте, которые [варианты] исходно отсутствуют в “материнской” региональной популяции.

Если бы устойчивость городских популяций создавалась за счет выработки новых адаптаций отбором, то обратное вытеснение видов шло бы гораздо медленнее. Медленней шел бы процесс освоения города новыми “дикими” видами, особенно теми, кто *a priori* кажется совершенно неприспособленным к гнездованию в городе (ястребетеревятник, зеленый дятел (*Picus viridis*) и желна (*Dryocopus martius*), скопа (*Pandion*

haliaetus) и сапсан (*Falco peregrinus*), кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*), см. Sukopp, Wittig, 1998).

С другой стороны, если бы устойчивость городских популяций обеспечивалась исходной преадаптацией видов-потенциальных урбанистов к наиболее общим характеристическим чертам современного города – нестабильности, изменчивости и гетерогенности (мозаичности) среды, как предполагает В.В. Корбут (1990, 2000), то вообще не было бы случаев обвального вытеснения вида из города уже после формирования там многочисленной популяции. Но они составляют значительную часть выборки в таблице 2.

К тому же теория преадаптации не объясняет еще более многочисленные случаи “возвратной урбанизации” – вид сперва вытесняется из города или сильно сокращает численность в соответствующих биотопах, иногда сохраняется только в малонарушенных местообитаниях региональной периферии. Через 30...60...100 лет пребывания в вытесненном состоянии этот вид неожиданно предпринимает быструю и успешную экспансию на урбанизированные территории региона, а в агломерационном “ядре” формирует устойчивую популяцию (см. табл. 2).

Следовательно, устойчивость существования вида в урболандшафте обеспечена процессами изменений на популяционном уровне, которые независимы от изменений на уровне особей, куда относятся адаптация и преадаптация¹.

Поэтому мы перешли к реконструкции “устойчивых” и “неустойчивых” типов популяционной организации вида в урболандшафте, к анализу процессов перехода к пер-

¹ Точнее, зависимость здесь односторонняя – трансформация популяционной системы оказывает управляющее воздействие на индивидов – ее элементов, а последние выбором определенного поведения могут содействовать или тормозить трансформацию, но не изменять ее (см. ниже).



вым от вторых, видя в этом главное содержание урбанизации.

Примером “наиболее устойчивых” состояний популяционной системы вида в урбосреде может быть пространственная и социодемографическая структура тех видовых популяций, которые могут восстанавливать численность, и поселений после точечных изменений среды или уничтожения части местообитаний, которые постоянно идут по всему городу, могут компенсировать неблагоприятные последствия направленных изменений урбосреды адекватными перестройками популяционной структуры.

Как известно, территориальный рост городов, изменения планировочной структуры города и застройка новых пространств производит отбор среди видов тех природных ландшафтов, на которые распространилось влияние города. Часть видов (урбофилы) адаптируются к новым условиям: войдя во взаимодействие с наступающим урболандшафтом, популяции переходят к использованию городских экологических ниш. Другие (урбофобы) в ответ на изменение естественных местообитаний под “давлением” урбанизированного “ядра” вытесняются с территории города или из зоны влияния, сохраняясь только на малонарушенной природной периферии региона (Благосклонов, 1991).

К урбофобам относятся не только те виды, которые “в силу полной этологической невозможности существовать в условиях города отторгаются им и не попадают в состав городской фауны” (Ильичев и др., 1987, цит. по Тищенко, 2003а). В их число попадают и те “традиционные синантропы”, которые вытесняются из города вследствие неустойчивости популяционной системы вида в соответствующих урбанизированных ареалах.

Тем более что с середины XX в. размер современных городов вполне сопоставим с лесными, луговыми, болотными массивами и т.п. элементами мозаики природного ландшафта. В качестве внешней границы

города обычно принимают часовую изохрону транспортной доступности центра города для жителей окраин (Лаппо, 1997).

Современные крупные города обрастают системой спутников и формируют агломерации. Одновременно идет слияние растущих спутников с “центральным городом”: она формирует структуру “урбанизированного ядра” и задает скорость урбанизации всего региона. Радиус агломераций (урбанизированных образований на уровне выше города) определяется средней дальностью “челночных” поездок жителей области на работу в “ядро” и средней дальностью выездов жителей “ядра” на природу в выходные дни. Радиус зоны влияния “ядра” на природные ландшафты региона определяется средней дальностью массовых выездов горожан “на природу” в выходные дни (Полян и др., 2001).

На урбанизированной территории такой сложной структуры, в способном к росту и направленной эволюции урболандшафте приобретение или потеря популяционной системой устойчивости, становится самостоятельным фактором, определяющим экологическую и эволюционную судьбу городских популяций самых разных видов. Устойчивость/неустойчивость городских популяций как фактор успеха урбанизации вида вполне независим от исходного отношения к городу особей-элементов популяционной системы в диапазоне от урбофобии до урбофилии.

Именно неустойчивость (или невозможность воспроизводства) городской популяции ведет к ускоренному вытеснению из современного города т.н. “традиционных синантропов”, при полном сохранении свойственной им урбофильности в биологии и экологических предпочтениях особей. Многие виды данной категории неустойчивы в современном городе и вытесняются из него именно потому, что не могут компенсировать негативные изменения местообитаний, вызванные современными тенденциями эволюции урболандшафта. Это городская ласточка (*Delichon urbica*), хох-



латый жаворонок (*Galerida cristata*), скворец (*Sturnus vulgaris*) в Западной Европе (Клауснитцер, 1990), грач и галка (*Corvus monedula*) в Центральной России и т.п. (см. Корбут, 2001).

Например, в начале XX в. на чердаках высоких домов в центре Софии размножалась сипуха (*Tyto alba*). В следующие десятилетия городской центр становится слишком шумным, и сипухи (охотящиеся на слух) покидают Софию и другие крупные города Болгарии. Одновременно в 1970-е гг. вид находит себе благоприятные места гнездования в деревнях, где многие дома, иногда и целые деревни, опустели в результате переселения в города. Здесь сипухи занимают те же самые местообитания, что и в городе – чердаки домов, колокольни церквей, мельницы, амбары, фермы – но в ином, намного более стабильном ландшафте (Нанкинов, 2002). Следовательно, вид вытеснен из города вследствие неустойчивости городских популяций, но вытесненные особи и их потомки сохраняют тот же уровень урбофильности, что при обитании в городе.

Аналогичны факторы сокращения урбанизированных популяций пустельги (*Falco tinnunculus*) в Москве, Варшаве и других городах (Ерёмкин, 2004). Этот вид страдает от застройки пустырей (необходимых для охоты), расположенных поблизости от крупных зданий и башен, на которых птицы гнездятся. В принципе, пустельги могли бы сменить преобладающие объекты охоты, перейдя с серых полевков (*Microtus arvalis*) на насекомых и птиц, и сохранить преимущества гнездования в городе. Такая возможность часто предполагается, так как особи внегородских популяций демонстрируют подобные переходы (Резанов, Резанов, 2004). В городских популяциях она так и остается возможностью: при всей синантропности вид исчезает из города, но так и не реализует ее (данные по Москве, см. Ерёмкин, 2004; Варшаве – Rejt, 2001; Санкт-Петербургу – Храбрый, 1994).

Следовательно, для жизнеспособности

городских популяций критически важны те формы пространственной, социальной, биотопической организации видового населения, которые могут поддерживать высокое постоянство некоторых ключевых характеристик популяции как целостной системы в среде, изменяющейся быстро и направленно. Стабильность существенных характеристик системы в изменчивой и нестабильной среде достигается за счет постоянных перестроек пространственно-экологической структуры, связей разных типов поселений с разными местообитаниями и т.п. изменениями в поведении особей и в структуре группировок – элементов системы, которые [изменения] представляют собой более или менее адекватный ответ на сигналы среды.

Если говорить не об особях, распределенных в урбандошафте, а об *отношениях между ними* в рамках некой воспроизводящейся системы – популяции, то речь идет о более или менее устойчивых “типах” популяционной организации вида в урбандошафте.

Действительно, многие изначально урбофобные виды смогли освоить городскую среду и сформировать жизнеспособные городские популяции, успешно сосуществующие с человеком. При этом первые признаки отхода от урбофобии в виде увеличения толерантности животных к постоянному присутствию людей и техники, способности использовать для охоты участки городской застройки, примыкающие к “островам” лесопарков и пр. появляются *только после* формирования самой городской популяции.

В Московской области ястреб-тетеревятник и ворон (*Corvus corax*) в 1978 г. относились к редким видам, требующим охраны. За 10 лет до того их рассматривали как безусловных урбофобов, не только отсутствующих в фауне городов Подмосковья, но и исчезающих по мере превращения под действием урбанизации непрерывных и связанных массивов “естественных” местообитаний в стохастизированный “ар-



хипелаг” их измененных аналогов¹ (Птушенко, Иноземцев, 1968).

Восстановление численности ворона и тетереятника произошло именно в связи с формированием многочисленных городских популяций обоих видов. Освоение урбанизированных территорий заняло всего 10–15 лет: 1975 г. – первый случай гнездования тетереятника в городской части национального парка “Лосиный остров”, в начале 1980-х гг. случаи гнездования единичны даже в кольце лесопаркового защитного пояса (ЛПЗП). С 1995 г. вид обычен в лесопарках, городских лесах г. Москвы, с 2000 г. начинает гнездиться в микрофрагментах лесной растительности на старых кладбищах, в перелесках, полностью изолированных широкой полосой застройки.

Фокусом процесса было “урбанизированное ядро” региона (Московская агломерация), но “движение” видовой численности в сторону освоения более трансформированных местообитаний зафиксировано по всей области, включая самые удаленные районы (Мещера, Талдомский район, Заочье). Быстрый рост численности тетереятника в рекреационных лесах, в городских парках, в лесных микрофрагментах на сельскохозяйственных территориях Подмосквы за последние 20 лет контрастирует с редкостью вида в исходных “естественных” местообитаниях вроде пойменных лесов по р.Оке. Здесь он много более редок, чем в начале XX в. (Соловков, 2003).

Тот же путь освоения городских парков и пригородных лесов в начале 1990-х гг. проделал белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos*), сейчас это происходит у малого пестрого дятла (*D. minor*), и некоторых дру-

гих видов (см. табл. 2, раздел “в процессе урбанизации”).

У части видов, сильно снизивших численность в городе, в последние десятилетия она стала расти, что также говорит о формировании городской популяции. Анализ изменений авифауны территории Лесной опытной дачи и прилегающего парка ТСХА за 85 лет показал “возвращение на гнездование” многих видов, исчезнувших в начале XX в. Это тетереятник, кукушка (*Cuculus canorus*), малый пестрый дятел, ворон, галка, сойка (*Garrulus glandarius*), чиж (*Spinus spinus*), пищуха, буроголовая гаичка (*Parus montanus*), желтоголовый королек (*Regulus regulus*), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*), московка (*Parus ater*), рябинник, крапивник (*Troglodytes troglodytes*). Другие виды в середине XX в. сильно сократили численность, но к концу XX в. восстановили ее, иногда с большим превышением: большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*), сорока (*Pica pica*), зеленушка (*Carduelis chloris*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), зарянка (*Erethacus rubecula*), большая синица, ополовник (*Aegithalos caudatus*) (Авилова, Ерёмкин, 2003).

Такие же процессы “обратной урбанизации” самых разных видов¹ птиц зафиксированы на остальных природных территориях г. Москвы (“Лосиный остров”, Измайловский парк, Люблинские поля фильтрации до их уничтожения), и на территории г. Москвы в целом (см. Авилова, Ерёмкин, 2003; Ерёмкин, 2004).

Рабочая гипотеза. Поэтому мы рассматриваем увеличение устойчивости и жизнеспособности видовой популяции в процессе освоения городских ареалов как самостоятельный фактор урбанизации “ди-

¹ Этот “архипелаг” вбирается вовнутрь городского ландшафта и становится его составной частью (сеть природных территорий внутри города, которая с точки зрения городского развития представляет собой точно такую же часть планировочной структуры города, как сеть улиц, кварталов или детских площадок). См. Лаппо, 1997; Sukopp, Wittig, 1998.

¹ Обратите внимание, виды приведенного списка ничего не имеют общего ни в экологии, ни в систематической принадлежности, ни даже в принадлежности к определенной жизненной форме (ствольники, кронники и т. п.) или размерному классу, также как виды таблиц 1–2.



кого” вида, независимый от приспособления особей, но координирующий и регулирующий его. Рост устойчивости городской популяции обеспечен трансформацией “типа” популяционной системы в сторону состояний, наиболее устойчивых в исторически нетипичной среде обитания. Он не связан с изменением экологических предпочтений особей от исходной урбофобии ко все большей и большей урбофилии, но, успешно состоявшись, сам индуцирует их.

Соответственно, мы хотим показать вторичность изменений биологии “городских” особей в сторону освоения все новых городских экологических ниш по сравнению с изменением популяционной системы в сторону типа организации, наиболее устойчивой в урболандшафте.

Под популяционной системой вида (городской популяцией) здесь и далее понимается вся существующая сеть видовых группировок на территории города, включая источники их пополнения и “стартовые позиции” урбанизации – поселения вида в пригородных лесах (или скопления на зимовку в самом городе, как у многих околоводных и некоторых воробьиных птиц). Оттуда происходит направленное рекрутирование птиц в состав городской популяции, на начальных стадиях урбанизации вида именно оно обеспечивает быстрый рост численности, а не воспроизводство самих городских группировок.

Сама возможность “приспособительных” изменений в биологии, поведении отдельных индивидов, влияющих на размер и структуру “городских” экологических ниш данного вида определяется устойчивостью и жизнеспособностью его популяционной системы (следовательно, “структурным совершенством” типа организации, реализованной в урбосреде). При увеличении устойчивости популяции экологическая ниша вида расширяется, а разнообразие “городских” приспособлений растёт, и наоборот, хотя с точки зрения теории адаптации должен бы наблюдаться обратный процесс (см. сообщение 2).

Результаты. Непосредственным проявлением устойчивости городских популяций разных видов, осваивающих городскую среду, является противоположное поведение системы в фазе долговременного подъема и спада численности региональной популяции, дериватом которой является городская. Практически у всех “диких” видов долговременная динамика численности на территории, примерно соответствующей географическим популяциям, представляет собой чередование долговременных (первые десятки лет) подъемов и спадов численности (см. Паевский, 1985).

Урбанизация “диких” видов всегда начинается “на волне” долговременного подъема численности. Тогда происходит первое проникновение новых видов на территорию города, оно поддерживается и усиливается, если вид начинает и дальше осваивать городские экологические ниши (см. табл. 2 и ниже, также Ерёмкин, 2004; Фридман и др., 2005).

Но, освоив города “на волне” роста численности региональной популяции, “дикие” виды птиц и млекопитающих уже не оставляют их в фазе спада, если только уже сформировалось постоянное городское население, имеющее собственные местообитания и внутригородской ареал (табл. 2).

Когда формирование городской популяции уже произошло, даже долговременная депрессия вида в регионе, приводящая к глубокому многолетнему падению численности на значительной части ареала, на численности городских популяций сказывается гораздо слабее или почти не сказывается. В период общей депрессии численности вида в “естественных” местообитаниях многие из них сохраняют прежнюю численность или продолжают расти.

На фоне продолжительного и резкого спада численности обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), вертишейки (*Jynx torquilla*), ястребиной славки (*Sylvia curruca*), охватившего в 1970–1980-х гг. весь Северо-Запад СССР и Финляндию, именно популяции в крупных городских



парках были наиболее устойчивы и даже показывали некоторый рост (Мальчевский, Пукинский, 1983). То же самое можно констатировать для зеленушки, белой трясогузки (*Motacilla alba*), серой мухоловки (*Muscicapa striata*). Городские популяции этих видов почти везде стабильны или растут, но общая численность всех трех видов в северо-западном регионе СССР и в Фенноскандии в 1970–1980-х гг. скорее падала (насколько об этом можно судить по снижению из года в год числа отловов на Куршской косе и в других местах массового пролета, см. Паевский, 1985).

В этом естественно видеть, во-первых, доказательство появления городской популяции как отдельного элемента популяционной системы, ее обособления от популяций “внегородских”. Во-вторых, доказательство появления у новообразованной популяции собственной устойчивости и собственных механизмов ее обеспечения в условиях исторически нетипичной среды обитания (город) и в условиях депрессии численности, то есть затрудненного подтока особей со стороны.

Под термином “внегородские популяции” здесь и далее мы понимаем население вида в естественных или антропогенно-трансформированных, но не городских местообитаниях (*natural & rural habitats*), которые служат стартовой площадкой для урбанизации. К числу вторых относятся сельхозугодья, территории сельских населенных пунктов, лесные микрофрагменты, рекреационные леса и т.п. продукты антропогенной фрагментации природных ландшафтов в сочетании с инсуляризацией их изнутри (в первую очередь дорожно-тропичной сетью).

Далее переходим к описанию форм и проявлений устойчивости городских популяций, к реконструкции механизмов, обеспечивающих городским популяциям стабильность в нестабильной, мозаичной, направленно эволюционирующей городской среде.

Популяционная организация вида в городской среде: дихотомия “устойчивых” и “неустойчивых” вариантов

Анализ предыдущих примеров показывает, что устойчивые городские популяции “диких” видов в принципе способны неопределенно долго существовать в условиях направленных и быстрых изменений урбандо-ландшафта, даже не являясь урбофилами или синантропами. Такой вид заселяет в городе только “острова” природных территорий (в основном городские леса и остатки травянистых биотопов) либо техногенные аналоги естественных водно-болотных местообитаний (поля орошения, затопленные карьеры и пр.), не проявляя явных черт синантропности.

Примеры: ястреб-тетеревятник в Киеве и Москве, комплекс водоплавающих и околоводных птиц, гнездившихся вокруг колоний озерной чайки (*Larus ridibundus*) на Люберецких и Люблинских полях фильтрации (Авилова, 1998). Вид сохраняется в урбандо-ландшафте до тех пор, пока в структуре средовых влияний на популяцию не появится принципиально новых факторов, способных подорвать ее устойчивое существование.

Во всяком случае, для персистентности видовых популяций в урбандо-ландшафте совершенно недостаточно урбофилии или синантропности *особей*, то есть давнего проникновения вида в города, способности сосуществовать с человеком и техникой, активно использовать человека и технику для своих нужд. Необходима устойчивость на популяционном уровне, и задача статьи – показать, какие популяционные механизмы обеспечивают *точность соответствия* структуры системы постоянным изменениям урбосреды, каким образом этот механизм динамической устойчивости системы формируется в процессе урбанизации.

Освоение городской среды “дикими” видами начинается с направленных попыток отдельных пар гнездиться в городе или



из года в год зимовать на территории города. Так возникают “зародыши” будущей городской популяции. Например, в 1980–1990-е гг. на территории г. Тирасполя существовала единственная колония грача (около 40 пар). В 1990-е гг. произошла постепенная урбанизация вида, от первой колонии отпочковались две новые, а численность вида в городе выросла до 113 пар. Сейчас в том же Тирасполе идет урбанизация сорокопуга-жулана (*Lanius collurio*), вяхиря, дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes*). Первые поселения этих видов возникли на территории ботанического сада, и уже оттуда они расселяются в жилую зону (Тищенко, 2003б).

Рост “зародыша”, “кристаллизация” позже возникших поселений вокруг исходного центра расселения вида по урбанизированной территории происходит лишь с началом собственно урбанизации. В ходе этого процесса изолированные поселения вида на территории города интегрируются в единую систему, где локальные группировки связаны – объединены потоком нерезидентов и переселениями размножающихся особей между поселениями. Тем самым они образуют определенную целостность, которую и следует называть популяцией, где изолированные поселения сопряжено реагируют на изменения среды адекватной перестройкой картины пространственного распределения по всему городскому ареалу, и аналогичным изменением пространственно-этологической структуры отдельных группировок (примеры см. ниже: Ксенц, 1990; Авилова, 2001 и др.).

С этого момента можно говорить о формировании городской популяции, ее устойчивости, жизнеспособности и обособлении “дочерней” популяционной системы в городе от “родительской” популяции региона. Даже на первой стадии урбанизации, когда отсутствует демографическая обособленность городской популяции (напротив, идет постоянный и мощный “подток” особей из ближних пригородов), популяционная система вида в городе организуется *принци-*

пиально иначе, чем во “внегородских” популяциях в однотипных биотопах. Определение момента образования городских популяций через складывание специфической системы, появление собственной устойчивости и способности к самоподдержанию в освоенном урболандшафте, независимо от степени демографической и тем более генетической обособленности от “материнской” системы отвечает определению популяции Н.А. Щипанова (2003) как единицы самоорганизации видового населения в определенной среде обитания.

Внутренние механизмы пространственной и социоэтологической самоорганизации системы здесь играют “творческую”, структурирующую и организующую роль (поэтому популяция как система сохраняет определенную структуру отношений даже в совершенно однородной среде). Внешние, экологические механизмы играют роль предписаний и запретов, канализирующих в определенную сторону процесс самоорганизации системы (Розенберг и др., 1999).

Какая именно структура отношений между особями обеспечивает устойчивость городских популяций, подробно исследовано А.С. Ксенцем (1990) на примере томских популяций сизого голубя. Сравнение популяционной организации вида в крупном городе и сельских населенных пунктах (степень синантропности сизарей в обоих случаях одинаково высока) позволяет указать ключевые отличия первой от второй, описать характерный *синдром* – устойчивое сочетание признаков, отличающих разные типы организации “городских” и “внегородских” популяций. Затем исследовали пригодность этого синдрома для разграничения “городских” и “внегородских” типов популяционной организации иных видов, успешно освоивших или осваивающих урболандшафт.

Первый признак городских популяций – *исключительно высокая “проточность”* отдельных популяционных группировок (поселений, демов). Регулярный и устойчи-



вый обмен особями между ними происходит в течение круглого года и почти не ослабевает даже на время зимовки и/или в сезон размножения, когда во “внегородских” популяциях перемещения практически прекращены (Соколов, 1991). В устойчивых городских популяциях самых разных видов отдельные поселения “включены” в единую систему обмена особями по всей территории города и с поселениями пригородных лесов.

Первое наиболее изучено в популяциях сизаря в Томске, Перми, а также городах и сельской местности Северного Казахстана (см. Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1985, 1987; Ангалт, 1989; Ксенц, 1990), второе – в городских популяциях большой синицы (Бардин, 1990; Москвитин, Гашков, 2000; Гашков, Москвитин, 2001).

В городских поселениях сизаря каждые несколько лет рост численности и уплотнение локальной группировки сменяется разрежением с оттоком особей из этого поселения в другие, причем *в дальние*, а не в соседние. В г. Томске в одной из двух соседних (равных по величине) колоний сизаря элиминировали 80–85 % птиц ($n = 158$), затем, после восстановления через год – все особи. Через год численность восстановилась только до 30–35 птиц, но элиминация не изменила соотношения полов и возрастов внутри колонии.

“Контрольная” колония занимала другую половину чердака, разделенного перегородкой. Кольцевание всех слетков и вновь появляющихся взрослых в обоих колониях показало: птицы “контрольной” колонии не участвуют в восстановлении “опытной”, “переселенцы” всегда приходят со стороны (Ксенц и др., 1987).

В соседних поселениях соответствующие процессы могут быть сдвинуты по фазе или никак не синхронизированы. Сокращение одного поселения, уменьшение плотности может совпадать и с притоком иммигрантов в соседние группировки, и с постоянством их социодемографической структуры.

Но в отличие от “внегородских” популяций, в “городских” не наблюдается сопряженная динамика численности группировок, расположенных в одной местности по соседству друг с другом. В естественных местообитаниях сопряженная динамика численности локальных поселений – основной критерий для выделения их некоторой пространственной совокупности как популяции – обособленной части видовой населения (Северцов, 2003). В этом естественно видеть эффект исключительно высокой мозаичности и гетерогенности урбандиафрагмы, разнонаправленности средовых изменений, идущих одновременно даже на небольшой территории.

Городские колонии сизого голубя образованы особями четырех категорий, которые отличаются друг от друга постоянством пребывания в составе колонии и вкладом в воспроизводство группировки (Ксенц и др., 1987). “Репродуктивное ядро” – это особи, гнездившиеся здесь 4 года подряд: они составляют 13–15 % населения, но выводят 45–55 % птенцов в колонии. Большинство (53–55 %) взрослых сизарей обитают в колонии 2–3 года: этот “постоянный состав” производит 40–45 % птенцов.

“Непостоянный состав” колонии – это временные поселенцы (15–20 % птиц). Они задерживаются не более чем на 3–5 месяцев, и либо не гнездятся вовсе, либо несколько попыток гнездования подряд у них кончаются неудачей. При элиминации части особей в колонии определенная доля временных поселенцев (“ремонтные особи”) на год-два переходит в состав “репродуктивного ядра”.

Общий коэффициент миграции в томской популяции сизаря высоко стабилен. Но он сильно колеблется по годам у птиц разных цветовых морф, особенно у менее урбанизированных “сизых” особей, отражая динамику продолжающейся урбанизации г. Томска и связанные с ней изменения урбосреды (от 0,852 в 1980–1982 гг. до 0,522 в 1983–1984 гг., Ксенц и др., 1987).

Внегородские популяции сизаря в сель-



хозландшафтах Средней Азии и Казахстана обладают иной, закрытой структурой группировок, исключая вышесказанный динамизм переселений особей между колониями, как и сколько-нибудь значительный вклад иммигрантов в воспроизводство. Все резидентные особи здесь фактически принадлежат к “репродуктивному ядру”. Переселения (нормальные для городских особей “постоянного состава”), случаются лишь при полной невозможности гнездования в прежнем месте. Птицы из “непостоянного состава” или вовсе отсутствуют, или не размножаются, составляя “подвижный резерв популяции” (см. Ксенц, 1990).

В целом, такова же пространственно-этологическая структура “внегородских” популяций других видов, по крайней мере обладающих сложным пространственно-ориентированным поведением, а тем более развитой территориальностью (см. Иваницкий, 1998). Структура городских популяций тех же видов, напротив, приближается к вариантам организации, зафиксированным у сизаря, большой синицы, крапивы и других “городских” видов.

Например, аналогичная “проточность” группировок с явно обозначенным (и немногочисленным) контингентом оседлых особей зафиксирована у полевых воробьев (*Passer montanus*) в Куусково и других лесопарках Москвы (Иваницкий, Матюхин, 1990, 1995). Основное население воробьев крайне непостоянно, перемешивание идет круглогодично, большинство птиц занимают территорию лишь на время одного из двух циклов репродукции. Затем прежние резиденты покидают парк, а на их территориях размножаются птицы, приходящие со стороны. Только 10 % меченых птиц попадают повторно через полгода, 5 % — через год.

Жизненная стратегия небольшого процента оседлых особей альтернативна описанной и сосуществует с ней в одной популяции. Вопреки многократным отловам, эти птицы сохраняют привязанность к постоянным гнездовым и ночевочным убежи-

щам, занимают небольшие и компактные участки обитания. Популяциям домового воробья (*P. domesticus*) свойственно столь же резкое деление на “подвижных” и “оседлых” особей, формирующих “репродуктивное ядро” гнездовых группировок.

Единственно, у более урбанизированного домового воробья повышена доля птиц, постоянно (почти пожизненно) привязанных к определенным участкам обитания и даже определенным гнездовым убежищам. Эти особи составляют 18,9–26,1 % местного населения (данные повторных отловов через год), причем их привязанность к коллективным ночевкам гораздо выше, чем верность месту гнездования (Иваницкий, Матюхин, 1995).

Эта “бицентрическая” структура популяции с выделением контингентов “сверхподвижных” и “сверхоседлых” особей, постоянным изменением их конкретного соотношения в группировках под воздействием текущих изменений среды, безусловно, формируется как приспособление общего характера к исключительно высокому уровню нестабильности среды как таковому. Оно не является частной адаптацией к какому-то “специфически городским” воздействиям, будь то шум, загрязнение, изоляция местообитаний, температурные изменения или трофика популяции.

Действительно, столь же высокая “проточность” популяций характерна для саксаульного воробья (*P. ammodendri*), тяготеющего к закрепленным пескам под спелыми насаждениями белого саксаула. Это островные местообитания, где качество среды на каждом отдельном “острове” сильно колеблется из года в год.

Вполне аналогичны им местообитания на краю ареала вида и “архипелаги” лесных, луговых и болотных фрагментов, возникающих при антропогенной фрагментации соответствующих непрерывных ландшафтов. Все они сходны с “архипелагом” городских местообитаний именно фрагментированностью, нестабильностью, постоянным изменением конфигурации “остро-



вов” и всего “архипелага”, то есть не условиями самих местообитаний (микроклимат, растительность), а закономерностями динамики паттерна местообитаний во времени и в пространстве.

Саксаульный воробей – строго территориальный вид, но с крайне непостоянной пространственной приуроченностью особей. Численность и распределение гнезд на каждом “острове” сильно варьируют из года в год. Ни один из воробьев, окольцованных у гнезд, не остался на прежнем участке даже после вылета первой генерации птенцов, не то что на следующий год; их гнезда заняли другие птицы, приступившие здесь ко второму репродуктивному циклу. Однако большинство меченых воробьев (17,4–26,7%), меняя места гнездования, остаются в одной и той же популяции – их встречали у водополя в поселке, служащего единственным источником воды на десятки километров в округе (Иваницкий, Матюхин, 1995).

Такая же “проточность” популяционных группировок описана у мелких млекопитающих даже при таком “мягком” и “косвенном” воздействии города на пригородные леса, как рекреационная нагрузка.

Например, на площадке с умеренной рекреационной нагрузкой плотность населения массовых видов грызунов (рыжая полевка (*Gletrionomys glareolus*) и малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*)) намного превосходит таковую в естественных местообитаниях (16,5 и 7,5 ос./га). Структура “рекреационных” популяций отличается увеличенной долей мигрирующих особей – 64 % зверьков вели номадный образ жизни.

В отличие от контрольной территории, на участке воздействия рекреации отсутствовали молодые оседлые зверьки, взрослые же нормально размножались. В городских парках и лесопарках данные тенденции многократно усиливаются (Жигарев, Шаталова, 1985; Жигарев, 1997).

Следствием “проточности” группировок в городских популяциях становится

гораздо больший перепад плотности населения между пиком и депрессией численности в местообитаниях, измененных воздействием города, по сравнению с однотипными “заповедными” биотопами. Для каждого отдельного вида его оптимальные естественные местообитания маркированы некоторой характерной структурой растительности и типом ландшафта (*моноархитектурой* по В.А. Юдкину, 2002). Напротив, оптимальные городские местообитания тех же видов характеризуются максимальной интенсивностью размножения в благоприятный период, независимо от типа застройки, структуры растительности, и иных характеристик среды.

Соответственно, в городских популяциях птиц и млекопитающих зафиксированы регулярные и интенсивные переселения из “станций переживания” (включая участки, наиболее благоприятные для зимовки) в местообитания, обеспечивающие наибольший темп размножения.

В городских популяциях и в пригородных лесах, измененных воздействием города, сезонные и ситуативные переселения из одних местообитаний в другие намного более интенсивны и регулярны, чем на “заповедных” территориях. Например, у мелких млекопитающих ранней весной после благоприятной зимовки происходит значительное переселение зверьков из “станций переживания” (исключительно ненарушенные или почти ненарушенные территории) в рекреационные леса – липо-дубняки, осинники, мезотрофные сосняки-зеленомошники. Там достигается максимальный темп размножения: за счет лучших кормовых условий в умеренно нарушенных лесах и более раннего начала репродукции (на 15–60 дней), участия в размножении сеголеток первой генерации, более раннего созревания сеголеток (более половины особей размножаются в возрасте до 30 дней).

У большинства видов в рекреационных лесах намного выше плодовитость самок. В сравнении с однотипными местообитаниями на “заповедных” территориях, в



рекреационных лесах в 4–10 раз выше число размножающихся самок на единицу площади, заселенную видом (малая лесная и желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*), рыжая полевка). Эти “маятниковые миграции” максимально выражены у наиболее устойчивых к рекреационной нагрузке видов (малая лесная мышь, рыжая полевка), и не выражены у видов уязвимых (темная полевка (*Microtus agrestis*)). У первых репродукция наиболее интенсивна, и они сполна используют лучше кормовые возможности нарушенных местообитаний, вторые – нет (Жигарев, 2002).

Следовательно, устойчивость либо уязвимость вида к воздействию определенных стрессоров городской среды, будь то фактор беспокойства, фрагментация, нарушение растительности или рекреация, объединившая то, другое и третье, определяется устойчивостью / неустойчивостью популяции и слабо связана с приспособлениями особей. В первом случае устойчивость популяции стимулирует приспособительные изменения в экологии и поведении, обеспечивающие отдельным особям устойчивость существования при данном уровне стресса, во втором – безнадежно блокирует их (см. сообщение 2).

Третья особенность городских популяций – организация популяционной системы видов, успешно освоивших урбандшафт, определяется *дальним порядком* взаимных контактов и соподчинения популяционных единиц разного уровня. “Внегородские” популяции, напротив, организованы в соответствии с *ближним порядком* переселений особей и обмена нерезидентами между группировками.

При любых существенных изменениях среды особи в городских популяциях (особенно там, где резко выражены две и более альтернативные стратегии реагирования на изменения среды) предпочитают перемещаться в группировки, расположенные в более подходящих районах города, независимо от дистанции переселения и плотности “принимающих” группировок, нежели приспосабливаться к происходящим изме-

нениям на месте. Во-вторых, в городских популяциях пополнение жизнеспособных поселений (растущих в численности и являющихся “очагами” расселения вида на соседние территории) идет за счет иммигрантов из “дальних группировок”, а не собственного размножения и не из соседних группировок.

Ежегодное обновление состава томских колоний сизарей – 30–32 %, причем за счет иммиграции, а не собственного воспроизводства. После размножения 70–80 % иммигрантов в следующем году исчезают из колонии; к началу следующего репродуктивного сезона в колонии остается только 3–6 % родившихся здесь молодых. Расположенные рядом городские колонии сизаря практически не обмениваются особями, все иммигранты (взрослые и молодые), приходят со стороны, причем дальность этой “брачной миграции” может составлять до 10–15 км. (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц, 1990).

Напротив, в “диких” популяциях вида в сельхозландшафтах Средней Азии и Казахстана доминируют небольшие колонии с постоянным составом резидентов, незначительным темпом оборота особей, иммиграция происходит преимущественно между соседними колониями

Радиус обмена особями между группировками в жизнеспособных и устойчивых городских популяциях фактически захватывает всю территорию города. В популяциях тех же видов в “естественных” местообитаниях он осуществляется в основном между соседними поселениями (Соколов, 1991).

Замечательно, что на начальных стадиях формирования колоний сизаря их пополнение идет в основном за счет собственного воспроизводства. В недавно сформировавшихся колониях к тому же резко повышена частота окрасочных форм, редких в популяции в целом. Она выравнивается по “среднепопуляционному” стандарту, когда колония достигнет верхнего предела численности, задаваемого доступностью ресурсной базы для птиц в колонии с учетом



их жизненной стратегии (Ксенц и др., 1987; Обухова, 2000).

Значит, вновь возникающие “узлы” видовых группировок на территории города “включаются” обязательно в общую “сеть”, когда достигнут определенного размера. В городских популяциях увеличение размера и плотности поселения в локальных группировках предполагает рост интенсивности иммиграции из них, во “внегородских” популяциях картина скорее обратная (см. Высоцкий, 1991; Conner et al., 1997).

При элиминации в зимнее время 75–80 % особей в колониях сизаря в г. Томске численность и плотность популяции восстанавливается до оптимальных величин уже через год. При изъятии всех птиц, скорость восстановления прямо пропорциональна расстоянию до источников массового корма, в целом оно занимает 2–4 года. Важно, что восстановленные колонии не отличаются от прежних по соотношению “собирателей”, “летунов” и “помоечников” – трех альтернативных жизненных стратегий¹, определяющих разнокачественность особей в городских популяциях сизаря, хотя имеют иную численность и образованы иммигрантами, без преемственности с группировкой-предшественником. Половой и возрастной состав вселенцев в “сокращенную” колонию также не отличался от исходного (Ксенц и др., 1987; Ксенц, 1990).

¹ В самом общем определении стратегия – это некая линия поведения, запрограммированная заранее и включающаяся при определенных условиях. Далее под стратегией понимали жесткую приверженность определенных категорий особей определенным типам реагирования на изменения социальной среды и экологической обстановки, обладающую значительной независимостью от событий индивидуальной биографии животного. Степень выраженности стратегии (ригидность поведения индивида) эмпирически определяется силой приверженности и степенью независимости от обстоятельств, она увеличивается пропорционально специализации поведения особи к осуществлению данной стратегии.

Этот факт – одно из доказательств направленной *сортировки особей в городской популяции*, благодаря которой индивид с определенными потенциями (развития конкретной поведенческой стратегии) попадает именно в ту группировку, социальная среда которой наиболее благоприятна для реализации именно данных потенций. Как увидим, устойчивость и жизнеспособность городских популяций базируется именно на точности и эффективности сортировки особей между группировками в постоянно изменяющейся среде, а устойчивость внегородских популяций – на приспособлении местных особей к локальным условиям среды.

Второе означает консерватизм связи с определенным местообитанием, определенной территорией, социальными партнерами, от которых индивиды отказываются только в исключительных случаях (неуспех размножения). В специфических условиях урболандшафтов, быстро эволюционирующих и постоянно меняющих внутреннюю структуру, эта реакция неизбежно будет неадекватной или запоздалой.

Детали такой “сортировки” особей изучены в томской популяции большой синицы (Москвитин, Гашков, 2000). “Городские” синицы зимуют в составе относительно постоянных, но достаточно мелких стай (10–15 особей). Перед занятием гнездовых участков они вместе с зимующими в городе иммигрантами из пригородных лесов образуют стаи-скопления до 150 особей, концентрирующиеся на освободившихся от снега местах. Стаи-скопления держатся до отлета из города основной массы “пришлых” синиц (1–20.04).

Социальные взаимодействия особей в стаях-скоплениях, организованных по системе агрессивного доминирования (описание см. Керимов, 2001) приводят к коррекции состава гнездовой группировки на территории, где стаи держались ранней весной, и заметной синхронизации полового поведения, вследствие которой самцы почти одновременно занимают гнездовые



участки. Коррекция состава гнездовой группировки ведет к “обмену” части резидентов на птиц из пригородов, а синхронизация репродуктивных процессов – явно вследствие эффективности этой “замены” – к тому, что растянутость сроков откладки первого яйца в одном сезоне никогда не превышала 8 дней (Москвитин, Гашков, 2000).

Другое доказательство сортировки особей, вбирания одних и выселения других индивидов как условия роста численности городской популяции – постоянное преобладание самцов над самками (примерно на 20–30 %, см. Корбут, 1999 и др.). В томской популяции большой синицы соотношение полов достоверно отличалось в группе взрослых и молодых птиц. У молодых оно составляло 1,31:1, у взрослых – 1,76:1. Кроме того, во все годы наблюдений доля самцов возрастала в ряду осень (1,3:1) – зима (1,4:1) – весна (1,6:1). Увеличение доли самцов в городской популяции нельзя объяснить увеличением смертности самок. Показатели смертности (оцениваемые по динамике доли птиц с невылинявшими рулевыми в отловах) достигают максимума в первой половине января, и затем стабилизируются, однако процент самцов продолжает расти до начала гнездования (Москвитин, Гашков, 2000).

Например, из 247 домовых воробьев, помеченных на изолированной ферме крупного рогатого скота, на усадьбе пос. Коробово на расстоянии 700 м было встречено только 7, из них 6 – самки. Напротив, из 204 воробьев, меченых на усадьбе, на ферме встречено 6 особей – 3 самца и 3 самки (Матюхин, Иваницкий, 1983).

Важно подчеркнуть, что в томской популяции взрослые и молодые самцы большой синицы отдают предпочтение местообитаниям с развитой древесной растительностью, то есть потенциальным местам гнездования. Взрослые, имеющие опыт жизни вблизи человека, руководствуются еще и наличием антропогенной подкормки. С началом массового появления синиц

в городе первыми на подкормку реагировали меченые особи, побывавшие здесь еще прошлой зимой. Молодые самки, напротив, оказываются “меньшими урбанистами”: с осени они предпочитают участки одноэтажной деревянной застройки с огородами, то есть места с исключительно хорошими укрытиями, меньшим фактором беспокойства, но менее кормные и не столь подходящие для гнездования (Москвитин, Гашков, 2000).

Этот факт, по-видимому, отражает общую закономерность изменения “субъективного качества” городских биотопов вдоль городского градиента для практически всех видов. “С точки зрения вида” от периферии города к центру растут кормность местообитаний и одновременно неспецифическое беспокойство, риск гибели особей, риск разорения гнезда и т.п. эффекты “экологической ловушки”, которую представляет собой город для всех “диких” видов. Периферия города более безопасна, но менее обеспечена ресурсами (Jokimäki, Huhta, 2000; Marzluff et al., 2001b).

Известно, что у птиц самки по сравнению с самцами в среднем более подвижны и склонны дальше перемещаться (Паевский, 1985). Поэтому постоянное преобладание самцов в городской популяции в условиях несомненной притягательности городских группировок для птиц из пригородных местообитаний особей свидетельствует о вытеснении из города особей биотопически более консервативного пола – самок. Кроме них, вытесняются те особи, независимо от пола, жизненная стратегия которых “не вписывается” в более лабильную систему территориальных, пространственных, социальных связей, формирующуюся в городской популяции.

Такое выселение в “естественные биотопы” становится постоянным этапом жизненного цикла у т. н. “пассивных урбанистов” (термин А.А. Тищенко, 2003а, 2003б) – зяблика (*Fringilla coelebs*), пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*), славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) и пр.



Они гнездятся в “осколках” лесных, луговых, околородных местообитаний, “захваченных” внутрь растущего урболандшафта, однако не предпринимают попыток освоения урбосреды вблизи уже заселенных “островков”. У полевого воробья, рябинника, белобровика (*Turdus iliacus*) выводки уходят за пределы городских населенных пунктов в естественные местообитания, но долго держатся на окраинах поселков и в некрупных селениях, не уходя в менее измененный ландшафт. Такое наблюдается даже в Санкт-Петербургской популяции рябинника, вполне освоившей соответствующий городской ландшафт (Доржиев, Доржиева, 1985; Храбрый, 1994).

Они не образуют устойчивых популяций и сокращают численность, вытесняются из города при продолжении урбанизации, так как остаются чувствительны к фрагментации местообитаний и воздействию островного эффекта на метапопуляции, возникающие на “архипелаге” (Hanski, 1999). В отличие от них, виды, действительно идущие по пути урбанизации, вслед за заселением в городе каких-то “осколков” естественных местообитаний, сразу начинают переходить к гнездованию на ближайших аналогичных “островах” меньшей площади или на более изолированных от крупных массивов.

Соответственно, молодняк этих видов не только не откочевывает из города, но напротив концентрируется в городских районах, где степень урбанизации территории будет выше, чем в месте рождения. Также сам город оказывается местом концентрации и зимовки молодых птиц из пригородов. Эта тенденция “движения” молодых вверх по градиенту урбанизации почти не зависит от размера города: в небольших областных и районных центрах она соблюдается так же строго, как в мегаполисах.

Например, серые вороны, птенцами окольцованные в сельской местности близ Калуги, к осени концентрируются в областном центре (Константинов и др., 1981). В Москве и других крупных городах прико-

чевывающий молодняк серой вороны предпочитает оставаться на участках резидентов хотя бы в стадии нетерриториальных сателлитов, нежели зимовать в сельской местности (где подходящих мест для гнездования скорей избыток).

Особь, рожденные в самом мегаполисе, также предпочитают оставаться на участках родителей, а не перемещаться на “парковые” окраины города, где плотность населения намного ниже. То же наблюдается в городах Северной Италии: при нехватке подходящих мест гнездования в городе серые вороны становятся “помощниками” у размножающихся пар (обычно не их родителей), но не выселяются в сельскую местность (Baglioni et al., 2005).

Кроме того, средний радиус перемещений неполовозрелых особей серой вороны от места рождения в общем сокращается по мере урбанизации вида. Цветное мечение неполовозрелых ворон ($n = 16$) в начале 1980-х гг. в районе Звенигородской биостанции МГУ (период экспоненциального роста московской популяции) показало, что они кочуют в радиусе 5–10 км от места гнездования родителей, и через 2–3 года сами гнездятся в тех же местах, не совершая обычной для сельских птиц послегнездовой дисперсии (см. Корбут, 2001).

Прямые доказательства “сортировки” особей в городской популяции, а также между городом и региональной популяцией вида, получены при исследовании динамики зимнего населения больших синиц в г. Новосибирске (Юдкин, Юдкин, 2002).. Длительно живущие в городе птицы имеют загрязненное оперение – они темнеют, вплоть до однотонного, почти черного цвета. Потемнение вызвано высокой загрязненностью воздуха в Новосибирске; оперение также грязнится при ночлеге в антропогенных укрытиях. Поэтому всякий рост численности “чистых” птиц говорит о волне дополнительной прикочевки синиц из естественных ландшафтов.

Постоянное зимнее население большой синицы в Новосибирске устанавливается к



концу октября. Но во второй половине ноября, когда у большинства городских особей оперение уже грязное, доля “чистых” птиц ненадолго растет. Аналогичное увеличение в парке и дендропарке происходит немного позднее – в конце декабря, в районах многоэтажной застройки – во второй половине января. Это подтверждает постепенные перемещения “пригородных” птиц с периферии в наиболее плотно застроенные районы города.

К ноябрю, с наступлением морозов и выпадением снега, обилие синиц снижается в парках и одновременно увеличивается в застроенных районах, подтверждая перемещение “городских” птиц с природных территорий в кварталы одноэтажной, а затем многоэтажной застройки. Компенсация уменьшившейся численности синиц в парках происходит во второй половине ноября – декабре, естественно, за счет чистых особей.

Аналогичный процесс обмена особей в городской популяции больших синиц зафиксирован в Каневском заповеднике и г. Киеве при сравнении динамики доли повторных отловов окольцованных особей (отношение возвраты/поимки) на протяжении осени и зимы. В период осенней миграции доля повторных отловов в обоих случаях примерно равна, а дальше зафиксированы значительные различия между заповедником и крупным городом.

В заповеднике доля повторных отловов меченых птиц быстро повышается к декабрю и затем постепенно падает до начала весенней миграции. Это говорит о незначительном притоке новых птиц на зимовку. Следовательно, в заповеднике после завершения миграции постепенно формируется достаточно устойчивая зимняя группировка. Новыми птицами она пополняется незначительно, пополнение почти не сказывается на популяционной структуре.

В Киеве соотношение возвраты/поимки в ноябре также растет, подтверждая затухание перемещений, но затем резко снижается. В сочетании с увеличением доли

молодых особей в отловах рост процента новых птиц говорит об очень значительном притоке синиц в городскую популяцию, начиная примерно с января (Грищенко, 1995). В томской популяции больших синиц устойчивость достигается в III декаде ноября, когда птицы закрепляются на зимовочных участках. Снижение численности, наблюдаемое после этого срока, происходит за счет зимней смертности, пики которой приходится на сильные похолодания, а не вследствие откочевки синиц из города (она начинается лишь с конца января).

Сортировка особей разного “качества” вдоль определенного градиента среды зафиксирована и в популяциях, занимающих “архипелаг” фрагментированных местообитаний в зоне влияния города, например черных дроздов. Это вид населяет мелкие и очень мелкие “острова” лесокустарниковых местообитаний с доминированием вяза и бузины в сельской местности близ г. Крагхеде (Дания).

Для оценки скорости и направления сортировки особей в популяции использовали степень флюктуирующей асимметрии (измеряли длину левых и правых крыльев, рулевых перьев): этот индивидуальный маркер связан одновременно со стабильностью развития, и, следовательно, как-то отражает “качество” особи. Действительно, вероятность выживания молодых дроздов была обратно пропорциональна степени флюктуирующей асимметрии: среди взрослых птиц она снижена у доминантов и повышена у подчиненных особей.

При весеннем распределении территорий подчиненные особи оттесняются на “острова” наименьшей площади; доминанты занимают крупнейшие “острова” и первыми приступают к размножению (Møller, 1995). Из-за этого степень флюктуирующей асимметрии у птенцов повышалась с уменьшением размеров “острова”, но у взрослых не отличалась на малых и больших “островах”. Среднестатистическое равенство по степени асимметрии между населением самых крупных и самых мелких



“островов” достигается за счет перемещений с первых во вторые тех из доминантных особей, у которых первое гнездо было разорено или размножение сорвалось по иной причине (Møller, 1995).

Подобные перемещения у черных дроздов (видимо, и других “городских” видов) идут на протяжении всего репродуктивного цикла. Надо думать, что именно они определяют постоянные попытки колонизации “городскими особями” все более урбанизированных районов города, и именно особями, жизненная стратегия которых будет “наиболее урбанистской” в спектре жизненных стратегий, существующих в данной популяции. Сортировка особей непосредственно в городской популяции, видимо, вырастает из подобных процессов.

Интересную попытку сохранить устойчивость популяционной системы предпринял такой вытесняемый из города вид, как грач. Твердые покрытия улиц и площадей заставляют птиц совершать все более дальние полеты за кормом. Поэтому крупные грачевники исчезают полностью из центра городов, и сохраняются лишь на окраинах. Но с начала 1980-х гг. в разных частях крупных городов возникают небольшие грачевники (2–5 пар). Крупные колонии существуют на одном и том же месте десятки лет, эти же легко перемещаются из одного благоприятного места в другое, существуя лишь несколько лет. Птицы из мелких грачевников собирают корм на газонах, в скверах, у мусорных баков, у мест подкормки голубей и в т. п. “типичных” местах (Константинов и др., 1990).

Это способ приблизить популяционную систему к наиболее устойчивому состоянию, обрисованному выше, даже в случае, когда этому препятствуют исходные адаптации вида. Отсюда следуют универсальность “устойчивых вариантов” организации городских популяций самых разных видов, также как зависимость устойчивости и жизнеспособности городских популяций почти исключительно от приближенности структуры системы к этому “опти-

муму устойчивости” (см. табл. 3), при значительной независимости от конкретных деталей экологии вида.

Противоположный пример демонстрирует большой пестрый дятел в лесопарках Москвы. Отдельные особи этого вида, безусловно, хорошо приспособлены к обитанию в условиях города. По нашим наблюдениям на территории Москвы, дятлы успешно зимуют и иногда гнездятся даже в микрофрагментах древесной растительности на застроенных территориях (лиственничная аллея на ВДНХ, куртины старых топей во дворах заарбатских переулков, “зеленые острова” городских больниц).

Но ежегодное гнездование на постоянных участках, формирование локальных поселений, сохраняющихся в течение нескольких лет (пусть с сильными колебаниями численности), зафиксировано только в крупнейших массивах городских лесов (“Лосиный остров”, Кузьминки и пр.). Неустойчивость и временность городских поселений большого пестрого дятла отмечена и в других крупных городах – Санкт-Петербурге (Храбрый, 1994), Берлине (Sukopp, Reimer 1990, 1993) и пр.

Одна из причин неустойчивости – внешняя фрагментация крупного массива участками городской застройки и дорогами, и внутренняя – сетью дорог, дорожек и вытопанных полей (инсуляризация). Фрагментируется тот самый “сомкнутый спелый древостой”, который по В.А. Юдкину (2002), является топоархитектурой большого пестрого дятла.

К тому же оба процесса нарушений – фрагментация и инсуляризация городских лесов – ликвидируют естественное чередование мозаик спелых хвойных насаждений и старых лиственных (березово-осиновых) древостоев как в крупном, так и в мелком масштабе¹ (Фридман, 2003). Оно совершен-

¹ Первый отражает мозаика участков с разным древостоем (выделов) внутри одного массива, второй – мозаика разноразмерных и разнотипных лесных участков (массивов) в одной местности.

Таблица 3

“Городской” (А) и “внегородской” (Б) варианты организации популяционной системы вида на территории города – характерные признаки и отличительные особенности обоих альтернатив. альтернативные варианты обеспечения устойчивости / жизнеспособности системы в относительно постоянной (Б) и направленно меняющейся (эволюционирующей) среде обитания (А)

Organization parameters of population systems the species in urban landscape and natural habits as two alternative strategies in population sustainability maintenance in stable (Б) and evolving (А) environment

А Городские популяционные системы Urbanised population systems	Б Популяционные системы в естественных местообитаниях Population systems in natural habitats
<p>I. Тип порядка, определяющий организацию системы (при сопоставимом уровне изменчивости и гетерогенности среды)</p> <p>“Дальний порядок” размещения популяционных группировок и организации обмена особями между поселениями – территориальными элементами системы. Проявляется на дистанциях, сравнимых с длиной всего городского градиента, рис.).</p>	<p>2</p> <p>“Ближний порядок” в размещении популяционных группировок и организации обмена особями между территориальными элементами системы. Проявляется на дистанциях, сопоставимых с дистанцией между соседними группировками одной местности.</p>
<p>II. “Открытость” или “закрытость” элементарных популяционных группировок</p> <p>“Открытые группировки”. Если рост ресурсообеспеченности группировки или выселение части резидентов открывает своего рода “вакансии”, ничто не препятствует вселению новых особей. Прогрессивное уплотнение группировок в условиях, когда приток особей превышает отток, почти не сталкивается с сопротивлением прежних резидентов из-за развития т.н. “островного синдрома” (island syndrome). “Островной синдром” ведет к высокой толерантности доминирующих особей к постоянному присутствию в их поле зрения молодых, низкоранговых и т.п. субординантных особей, включая птиц, только что проигравших территориальный конфликт или столкновение за партнера. Поэтому группировки, привлекательные для вселенцев, способны к прогрессивному уплотнению практически без “насыщения”, расстояние между соседними поселениями может “сжиматься” аналогичным образом.</p>	<p>“Закрытые группировки”. Даже при появлении “вакансий” высвобожающиеся пространство (и/или свободный партнер) чаще всего соседние резиденты делят между собой. Вселение иммигрантов в группировку в любом случае наталкивается на сопротивление резидентных особей, в общем случае растущее тем быстрее, чем сильнее “напор” прибывающих нерезидентов². В результате по достижению некой предельной плотности группировки оказываются практически “несжимаемыми” или наступает социальная дезорганизация (если вселенцы преодолели сопротивление резидентнов).</p>
<p>III. Наиболее устойчивые параметры пространственно-этологической структуры популяции</p> <p>Определенное процентное соотношение между особями-приверженцами альтернативных стратегий в каждой из “городских” группировок. Оно сохраняет постоянство при эндогенных изменениях численности группировки, плотности и персонального состава особей, не меняется даже в случаях истребления и воссоздания поселений заново, но гибко меняется в ответ на направленные изменения урбанизационного ландшафта вокруг. Это соотношение может быть названо оптимальным, так как отражает разнокачественность особей в городской популяции, адекватно меняется в ответ на динамику среды. Фактически оно выражает силу стрессорирующих воздействий городской среды на городскую популяцию вида⁴. Доля особей “более урбанистической стратегии” показывает степень трансформированности системы под воздействием среднего стресса.</p>	



Продолжение таблицы 3

IV. "Пределы роста" численности группировки, тип динамики численности городской популяции.	2
<p>Способны к экспоненциальному росту даже в ограниченном пространстве "архипелага" городских биотопов. За счет непрерывного освоения новыми особями новых ресурсов и новых извержений городских экологических ниш на одной и той же территории экологическая емкость местообитаний постоянно увеличивается по мере урбанизации вида. Экспоненциальный рост городской популяции завершается депрессией¹, после которой численность медленно поднимается до стационарного уровня</p>	<p>Численность популяции ограничена внешним и внутренним "пределом роста". Внешний предел задан ограниченной площадью "островных" местообитаний вида в урбандиапште, внутренним – сопротивлением резидентных включений новых особей в состав группировок. Первого фактора обычно достаточно, чтобы поселения не росли. Если сопротивление резидентных сломлено напором вселенцев, происходит социальная дезорганизация, останавливающая рост численности в наиболее плотных и привлекательных группировках.</p>
<p>1</p>	<p>2</p>
<p>IV. "Пределы роста" численности группировки, тип динамики численности городской популяции.</p>	<p>V. Реагирование особей на сигналы среды и/или сигнал об успешности реализуемой стратегии <i>Предельно оптимистическая стратегия ответа на изменения среды ради сохранения прежней группировки, прежней территории, прежних социальных партнеров, и раз выбранного биотопического окружения, постоянные ситуативные корректировки поведения и экологических предпочтений особи в целях сохранения их конкурентности. В ответ на успех размножения – ослабление связей с территорией, ее перемещение или переселение в другой район местной популяции. Ориентир для перемещений – определенная топоархитектура местообитаний (первичный сигнал) и постоянная активность особей в возникающих поселениях (вторичный сигнал).</i></p>
<p>IV. "Пределы роста" численности группировки, тип динамики численности городской популяции.</p>	<p>VI. Развитие "островного синдрома" в популяционных группировках (отношение к побежденным в территориальных конфликтах, подчиненным и нетерриториальным особям, постоянно присутствующим в поле зрения резидентв) <i>Безусловная интолерантность. Особи, побежденные в конкуренции за территорию, партнера или доминантный статус, обязательно удаляются с индивидуального пространства победителя и как минимум не должны попадать ему на глаза. Вселенцы и особи "популяционного резерва" нетерпимы резидентами, даже если используют преимущественно иные ресурсы (новые виды корма, нехарактерные местообитания и пр.).</i></p>
<p>IV. "Пределы роста" численности группировки, тип динамики численности городской популяции.</p>	<p>VII. "Открытость" поведения самих особей, в форме постоянной готовности к использованию ближайших "островов", вплоть до полного переселения, или использования "нетипичных" местообитаний, корма, мест гнездования в уже существующем индивидуальном пространстве, или готовности к подобным изменениям зоны активности и образа жизни в связи с динамикой экологической ситуации в месте обитания индивида. <i>Очень высокая. Особи постоянно предпринимают попытки таких "инноваций", как бы "пробуют" открывающиеся возможности использовать в собственной жизнедеятельности разные аспекты постоянных изменений среды. Старые резиденты, доминантные особи столь же склонны к таким "инновациям", что и молодые, подчиненные или нетерриториальные особи. Накопление и распространение "инноваций" делает подразделенную популяцию нечувствительной к "островному" и "барьерному" эффектам. Оба "эффекта" лишь интенсифицируют поиск ближайших подходящих местообитаний в непосредственной близости от сокращающихся "островов" и в конечном счете провоцирует вперед урбанизацию всего вида.</i></p>

VIII. За счет чего репродуктивный выход популяции может возрасти?	
1	2
За счет увеличения СОИЖ в городской популяции, при сокращении средней величины успеха размножения пар успешно завершивших данный процесс. Увеличение СОИЖ в городской популяции настолько велико, что компенсирует и сокращение текущего успеха размножения, и неразмножение большей части особей в каждый данный сезон.	За счет увеличения средних значений успеха размножения особей, успешно занявших территорию и образованных пар, и сокращения доли нетерриториальных птиц из "подвижного резерва": они приобретают территории и размножаются.

Примечания. Близкий или дальний порядок в популяционной системе вида поддерживается направленным перемещением нерезидентов между группировками, различающимися плотностью и степенью постоянства самого поселения. "Дальность" порядка обмена особями между территориальными единицами системы, реализованного в той или иной местности, определяется средней дальностью перемещения разных категорий нерезидентов. В их числе нетерриториальные птицы из "подвижного резерва" популяции, территориальные резиденты, переселяющиеся из одного поселения в другое, молодые, совершающие дисперсию и т.п. (см. Иваницкий, 1998; Щипанов, 2000, 2003; Щипанов, Купцов, 2004).

²Это верно также в отношении видов, у которых отношения особей строятся не на основе территориальности, а, скажем, системы агрессивного доминирования в конюющих стаях и само гнездовое поселение вида фактически представляет собой осевшую на гнездование стаю (чижи, чечетки, зонотрихий, многие другие выорковые и овсянковые птицы). Вообще, в конкретной популяционной системе разделение конкурирующих индивидов "по горизонтали", за счет территориальности, и "по вертикали", за счет разного ранга в системе иерархии группировок (достаточно подвижных самих по себе, но все же ограниченных определенным районом перемещений внутри местной популяции) может в той или иной степени сочетаться. Относительный вклад того и другого зависит прежде всего от степени ресурсообеспеченности индивидов и их объединений – демов и т.п. популяционных единиц, а также степени нестабильности среды.

³Это верно и при отсутствии территориальности, ведь в кормящейся стае мы тоже видим вполне закономерное и регулярное распределение социального ресурса между особями разного социального статуса. В первую очередь это возможность беспрепятственного кормления животного в большем или меньшем пространстве вокруг собственного местопребывания: радиус соответствующего "кольца", устойчивость и эффективность кормления во многом определяются возможностью беспрепятственной агрессии доминантов при случайных встречах птиц, в процессе кормежки перемещающихся вместе со стаей.

⁴То есть уровень нестабильности, изменчивости и гетерогенности урбосреды "с точки зрения вида", осваивающего определенный урбобандашфт.

⁵Депрессия, завершающая экспоненциальный рост, зафиксирована в городских популяциях кряквы, серой вороны и других видов. Депрессия характеризуется тем, что при вполне сохранной пространственно-этологической структуре популяции репродуктивный выход территориальных пар резко снижается. Через несколько лет недостаточного воспроизводства популяции ее численность сильно падает, и затем медленно восстанавливается (см. Корбут, 1999, 2001).

⁶Сигналом может быть учащение успехов (неудач) в приобретении территории, привлечении партнера, и т.п. конкурентных событий в жизни особи, а также успех/неудача насиживания и выкармливания птенцов. Итоговая приспособленность особи складывается из суммы всех соответствующих событий на протяжении годового цикла.

⁷Ближайших к тому "острову", на котором находится данная группировка.



но обязательно для устойчивого существования местных популяций большого пестрого дятла, чтобы все сезонные перекочевки особей из оптимальных гнездовых биотопов в зимовочные и обратно в основном происходили в одной и той же местности. Только в этом случае здесь формируется постоянная “сеть” гнездовых (парно-территориальных) и зимовочных (одиночно-территориальных) поселений, а особи местной популяции при сезонных перекочевках эффективно распределяются между местными же поселениями – постоянными “узлами” сети. Нестабильность последней приводит к инвазии – регулярному выселению большинства особей за пределы местной популяции, после чего численность восстанавливается гораздо медленней (2–5 лет, см. Фридман, Беликов, 2003; Бутьев, Фридман, 2005).

Это происходит при отсутствии необходимой мозаичности древостоев, обеспечивающей высокую вероятность наличия одновременно гнездовых и зимовочных биотопов в радиусе средней дальности осенних и весенних перемещений. Когда популяция большого пестрого дятла существует в режиме инвазии – массовых выселений в “неблагоприятные” и “вселений” в благоприятные годы, отдельные пары (особи) занимают территорию, размножаются и зимуют с той же самой успешностью, что и птицы “внегородских” популяций, но популяционная система вида в целом оказывается неустойчивой, в т. ч. на территории г. Москвы (Фридман, 2003; Фридман, Беликов, 2003).

Но главное, что в отличие от вышеописанного примера с грачом, при достаточно постоянном гнездовании и тем более зимовке дятлов на городских “островах” природных территорий не зафиксировано каких-либо попыток изменить ту исходную пространственно-этологическую структуру, благодаря которой поселения большого пестрого дятла в городе неустойчивы и зависят от инвазий извне.

В городских лесах большой пестрый дя-

тел гнездится по преимуществу отдельными парами даже при достаточном размере массива. Степень ежегодного постоянства гнездовых участков в городских биотопах намного ниже, чем в аналогичных местообитаниях в подмосковных лесах (даже в загородной части “Лосиногостовского острова”). При сопоставимой площади мозаик оптимальных мелколиственных насаждений в городских и внегородских массивах ежегодное постоянство поселения особей в определенных выделах внутри массива составляет $0,365 \pm 0,148$ и $0,797 \pm 0,081$ соответственно ($n = 79$ и 58 , данные картирования за 14 сезонов наблюдений).

Ежегодное постоянство размещения гнездового участка относительно главных парцелл растительности в месте поселения пары составляет $0,300 \pm 0,082$ и $0,712 \pm 0,096$ ($n = 69$ и 76), межгодовое совпадение размеров и общей конфигурации гнездовых участков – $0,211 \pm 0,180$ и $0,543 \pm 0,184$ ($n = 111$ и 44): Все три показателя многолетнего постоянства гнездовых территорий, выраженного через “позицию” участка внутри массива относительно основных парцелл растительности, в городских местообитаниях существенно ниже.

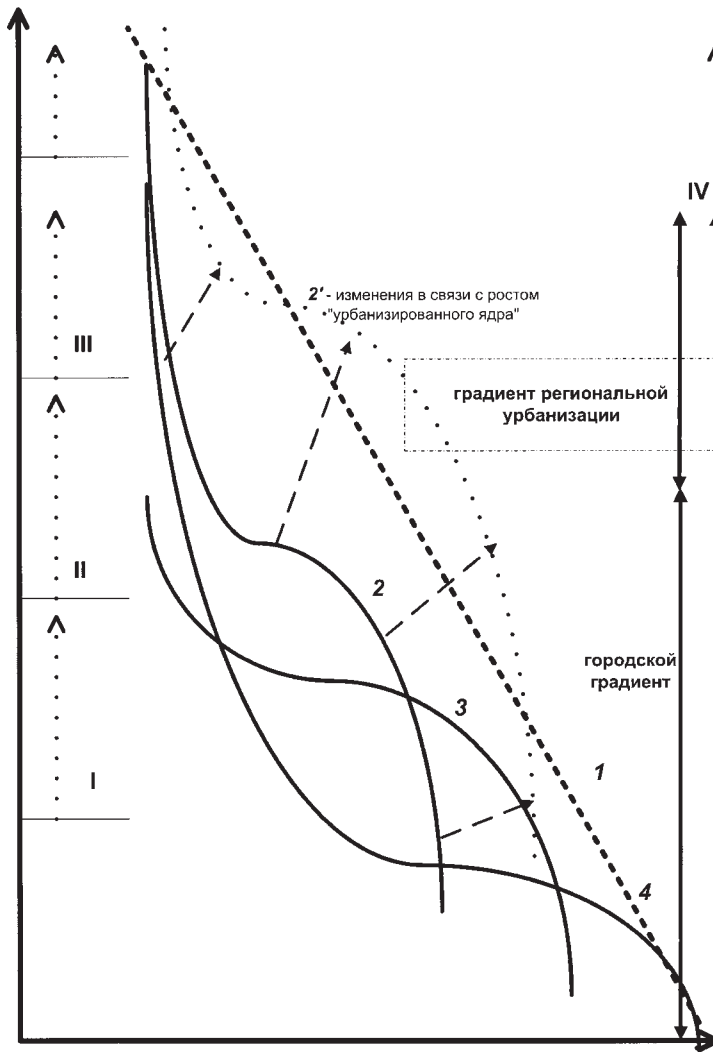
Для оценки межгодового постоянства размещения осенне-зимних территорий и внегнездовых поселений большого пестрого дятла использовали три параметра:

а) постоянство (внутри массива) ежегодного места возникновения поселений в августе-сентябре,

б) устойчивость размеров и конфигурации отдельных территорий (последние сохраняют определенное постоянство “позиции” в структуре всей группировки даже при перемене владельца);

с) постоянство персонального состава владельцев, даже если размер и конфигурация территорий меняется (например, из-за резких ежегодных колебаний в обеспеченности зимним кормом – семенами сосны, ели и лиственницы).

Сравнение поселений большого пестрого дятла городской и пригородной частей



Городской градиент: падение степени урбанизации территории (I) и степени измененности городом природных ландшафтов, представляющих собой естественные местообитания вида (2–4) от центра города (I) к его границе (II) и далее к периферии зоны влияния города, III, IV – радиус центральной агломерации и потенциальности его изменения в процессе роста урбанизированного “ядра” (штрих-пунктирные стрелки). Пунктирная стрелка – вектор изменений урбосреды в процессе городского развития. Трансформация видовых местообитаний после попадания в зону воздействия города и включения соответствующих биотопов отдельными участками в структуру урбондшафта (на следующем этапе расширения города): 2 – фрагментация непрерывных местообитаний вида в “зоне влияния” города, образование “островного

ландшафта”; 3 – изоляция “островов” улицами, коммуникациями, городскими кварталами, усиление “краевого эффекта”, сокращение площади отдельных “островов” и увеличение их изолированности; 4 – дробление и разъединение “островов”, переход от закономерного расположения “островов” относительно друг друга к целиком стохастическому.

Urban gradient as declining of the territory urbanization degree (I) and habitat transformation degree (2–4) from center (I) to periphery (II) the urbanized area. Out of boundaries the city urban gradient extend to the impact zone of city (III) as a regional urbanization gradient. IV – central conurbation radius and tendencies of their change during urbanization process continued in this region (stroke-dotted arrows). Dotted arrow – the direction of urbanized territories growth during urbanization process which connected with extension of urbanized areas and habitat transformation in its impact zones. 2–4 – different characteristics of habitat transformation of some species after falling into urbanized area impact and including some parts of these habitats in structure of urbanized landscape on the next stage of city expansion: 2 – fragmentation of continual habitats in impact zones the cities with forming the “island landscape”; 3 – isolation of several “islands” by streets, others communications, buildings, increasing the “edge effect”, decreasing the “island’s” area and growth the isolation degree of every “island”; 4 – crushing and separation the “islands”, transition from natural to stochastic location different “islands” comparatively each other.



национального парка “Лосиный остров” ($N = 6-11$ и $4-7$ поселений/сезон) в одних и тех же местообитаниях показало, что и в осенне-зимний сезон устойчивость “городского” населения существенно ниже.

Во-первых, плотность населения в городской части во все годы была значительно ниже, чем в загородной. Во-вторых, в структуре расселения вида в городской части “Лосинового острова” практически отсутствуют плотные поселения, даже в годы богатого урожая семян сосны и ели, хотя в структуре “внегородских” популяций доминируют именно гни. Именно плотные поселения (> 15 ос./км²) обладают наибольшим межгодовым постоянством расположения, численности, территориальной структуры, в меньшей степени – постоянством персонального состава резидентов. В начале-середине августа именно здесь в первую очередь занимают территории резиденты, переместившиеся с гнездовых участков в оптимальные зимовочные биотопы.

Территориальная конкуренция особей, концентрирующихся в плотных поселениях, обеспечивает оптимальное перераспределение птиц между местообитаниями разного качества. Дятлы, занявшие территорию и успешно отстоявшие ее от соседей, остаются в плотных поселениях, находящихся в лучших зимовочных биотопах. Менее успешные оттесняются в разреженные поселения, где ресурсообеспеченность резидентов намного хуже, территории – больше, а интенсивность охраны пространства намного ниже (Фридман, 1995; Фридман, Беликов, 2003; Бутьев, Фридман, 2005).

Этой способности к оптимальному перераспределению особей между популяционными группировками разной плотности как раз лишены городские поселения большого пестрого дятла в силу неустойчивости и изменчивости территориальной структуры. В городе популяционная система вида становится неустойчивой даже в осенне-зимний сезон. Хорологическая структура городских популяций оставалась диф-

фузной и непостоянной не только в неблагоприятные годы (низкий урожай семян осенью + холодная, сырая и поздняя весна), но и в благоприятные – 1985/1986, 1989/1990, 1994/1995 гг.

Осенне-зимнее население большого пестрого дятла на территории Москвы представлено только разреженными поселениями, не менее $3/4$ птиц занимают участки, полностью изолированные от контакта с конспецифичными особями. В частности, в городской части “Лосинового острова” четырежды за 14 лет наблюдений отмечали подъем численности зимующих дятлов, но он ни разу не вел к стабилизации размещения гнездовых поселений следующей весной. В пригородных же популяциях стабилизация гнездового населения вокруг более плотных (и постоянных) зимних поселений зафиксирована не только в сезон после самых урожайных лет, но и в 1–2 последующих года. Хотя здесь влияние плотных группировок как центров популяционной организации несколько слабее по сравнению с ненарушенными местообитаниями дальнего Подмосковья – $F = 8,97/5,33$; $df_1 = 4$; $df_2 = 82/63$; $P < 0,01$.

При общеизвестной высокой пластичности поведения большого пестрого дятла, исключительно высокой изменчивости его территориальных стереотипов и набора кормов, популяционная структура вида оказалась исключительно ригидной. Не удалось зафиксировать каких-либо “движений” городской популяции в сторону меньшей чувствительности к “островному эффекту” или к большей средней дальности перемещения резидентов от зимовочной территории к гнездовой и обратно, или к разрыву жесткой положительной корреляции территориального статуса особи в группировке, эффективностью охраны зимовочной территории от вторжений соседей и успехом образования пары, возможностью загнеститься поблизости от зимовочного участка, и в более ранние сроки.

Каждое из перечисленных изменений социодемографической структуры (измене-



ний именно среднепопуляционных значений признака) обеспечило бы большую устойчивость городской популяции. Особенно повысило бы устойчивость системы в условиях города изменение с (+) на (-) знака связи территориального статуса особи в осенне-зимней группировке, средней дальностью перемещения к местам гнездования и успехом образования пары. Но ни в одном из известных нам поселений большого пестрого дятла не отмечали каких-либо признаков таких изменений (Фридман, 2003; Фридман, Беликов, 2003).

Следовательно, в анализе урбанизации “диких” видов нужно различать поведенческую и экологическую пластичность отдельных особей, и способность объединяющей их системы отношений – популяции – к переходу в состояние с более лабильной структурой, большей “открытостью” и “проточностью” группировок – территориальных элементов системы и пр. (табл. 3).

Анализ приведенных примеров позволяет предположить, что устойчивость населения вида в условиях города обеспечивается именно и только второй, тогда как роль первой сугубо второстепенна, поскольку проявляется лишь как следствие уже достигнутой устойчивости системы (мы это покажем строго в анализе расширения и сужения ниш в урбанизированных популяциях, см. сообщение 2).

Поэтому с популяционной, эволюционной и этологической точки зрения урбанизация “диких” видов – это в первую очередь трансформация популяционных систем в сторону вариантов структуры, устойчивых в урболандшафте. Главные следствия быстрой и эффективной трансформации этого рода – обособленность и специализированность городской популяции (см. Фридман и др., 2000). Изменения на уровне особей – “уклонения” ли экологии поведения, морфологические ли aberrации, изменения других признаков особей-элементов популяционной системы играют здесь вторую, а, может, и десятую роль.

Далее мы анализируем, насколько пло-

дотворной окажется эта концепция, может ли она объяснить те аспекты урбанизации “диких” видов, которые не объясняются приспособлением на индивидуальном уровне. В первую очередь, это *слишком короткие сроки урбанизации, направленность течения и необратимость процесса* образования городских популяций, а также его *сугубо региональный характер* (“три слишком” урбанизации, см. Фридман и др., 2000, 2005).

Один и тот же вид в одном регионе давно освоил городскую среду, сформировал многочисленные городские популяции, в другом заметны только первые признаки урбанизации, хотя в том и другом случае города – объекты колонизации вполне сопоставимы между собой по размеру, плотности и степени развития инфраструктуры, различаются именно по урбанизированности региона.

Эта *разновременность урбанизации* отмечена у большешкловой вороны в городах Хоккайдо и юга Приморья, у европейских и малоазиатских подвидов черного дрозда, у вяхиря в Восточной Европе и в центре России и пр. (см. Sukopp, Wittig, 1998; Константинов, 2001; Luniak, 2004).

Альтернативные жизненные стратегии в городских популяциях, их соответствие “полюсам” градиента среды

В результате парадоксального сочетания “проточности” популяционных группировок с очень жесткими территориальными связями “ядра” резидентов, в каждой группировке поддерживается определенное *пропорциональное соотношение* между особями-приверженцами альтернативных стратегий (их бывает две и более).

Эта пропорция представительства разных альтернатив в популяции остается постоянной и тогда, когда другие популяционные характеристики (численность, персональный состав резидентов, ресурсобеспеченность особей) резко и непредска-



зуюмо колеблются. Дело в том, что она отражает тот аспект разнокачественности особей в популяции, который существен для приспособления популяционной системы к *самых общим характеристикам* ее новой среды обитания – города.

Второй характерный признак городских популяций – расщепление на несколько альтернативных стратегий, поддержание динамического равновесия между ними, быстрые и адекватные сдвиги этого равновесия в ответ на направленные изменения среды. Описанная выше дифференциация групп “сверхоседлых” и “сверхподвижных” особей в городских популяциях в популяции с противоположным типом реагирования на текущие изменения среды может рассматриваться как основа для формирования альтернативных стратегий, так как зафиксирована у всех “городских” видов.

В наиболее развитом виде стратегии включают не только тип реагирования особи, но также сопряженные с ним поведенческие, психофизические или морфологические показатели. Поэтому разные стратегии могут рассматриваться как альтернативные варианты специализации особей к противоположным вариантам ландшафтного, топического т.п. разнообразия урбосреды, которые образуют противоположные полюса градиента (рис.). При всей гетерогенности структуры урболандшафта разнообразие мозаик среды “выстроено” по градиенту “центр-периферия города”, вдоль него падают уровень урбанизации и концентрации главных элементов техногенного ландшафта (застройка, дороги и т.п. коммуникации), а концентрация участков природных сообществ растет (Degen, Otto, 1988; Marzluff et al., 2001b).

Для устойчивых городских популяций выделение пар или троек альтернативных стратегий, их распределение между особями в популяции также типично, как и появление связей каждой из альтернатив с определенным полюсом городского градиента. С одной стороны, это плотно застроенный центр города, с другой – “полусель-

ские”, “парковые” окраины (естественно, в случае кольцевой структуры города; при многоядерной картина усложняется).

Там, где это исследовано специально, принадлежность особей городских популяций к одной из альтернативных стратегий было связано (коррелятивно, но жестко) с принадлежностью к одной из нескольких цветовых морф или, как минимум, к одному из противоположных психофизиологических типов. Последний проявляется в реакциях на постоянное присутствие и активные действия других особей, особенно в условиях переуплотнения. Пример противоположных психофизиологических типов, соответствующих альтернативным стратегиям – “бродячие” и “территориальные” особи большой синицы, “агрессивные” и “толерантные” особи сизаря и т.п. (см. Ксенц, 1990; Москвитин, Гашков, 2000).

Например, особи в городских популяциях сизаря делятся на три альтернативные стратегии: “летуны”, “собиратели” и “помоечники”. В смешанных колониях “летуны” размещаются наверху “лестницы иерархии”, “собиратели” – посередине, а “помоечники” – в самом низу. Первые кормятся зерном на комбинатах зернопродуктов, пригородных фермах и пр., летают на расстояние до 15 км от колоний. Вторые подбывают корм с земли в местах скопления людей, третьи посещают свалки и помойки не далее 200–400 м от колонии. “Собиратели” много расхаживают при сборе корма, а “помоечники” малоподвижны (Ксенц, Москвитин, 1983).

В томской популяции больших синиц на протяжении всей жизни (несколько лет) птица сохраняет уровень жесткости территориальных связей в период зимовки, свойственный именно ей. Эта характеристика индивидуальна и никак не меняется в ответ на изменения плотности зимовочных скоплений и/или условий зимовки, но внутри популяции четко распределяется в две противоположные категории подвижных и “сверхоседлых” особей (Гашков, Москви-



тин, 2001). Поэтому возможно говорить об альтернативных стратегиях как неких дискретных типах реагирования индивидов в популяционной системе на изменения среды.

16,2 % птиц ($n = 1094$) зимовали буквально вокруг одной точки в пространстве парка, чаще всего вблизи прикормочных мест. Их не отмечали в других точках контроля в самом парке или за его пределами. По характеру использования пространства они соответствуют “помоечникам” сизаря. 71,6 % особей постоянно отмечали на площади 2,2–4,5 га: подобно “собираателям”, они постоянно перемещаются с одного места кормления на другое. 12,1 % птиц постоянно пребывали в пределах пространства в 20–27 га. Жизненная стратегия этих синиц, а также битерриториальных синиц соответствует “летунам” – дальние вылеты и длительное кормление на удаленных источниках корма.

Битерриториальные большие синицы имеют (и защищают) две постоянные территории, одну на территории города, другую в загородном лесу (в малом и среднем городе). Другой вариант битерриториальности реализуется в крупных городах: первая территория особи располагается в городском лесу, вторая – в центральных кварталах. Везде обе территории разделены расстоянием в несколько километров: птицы ежедневно или раз в несколько дней перелетают с одной на другую, не останавливаясь в промежуточных точках (Бардин, 1990; Гашков, Москвитин, 2000).

Помимо разного размера используемого пространства, в томской популяции больших синиц птицы различаются по регулярности перемещений. Около 40,6 % синиц образуют группу постоянно кочующих (частью входит в группы “собираателей” и “летунов”). Эти особи в местах кольцевания регистрировались непостоянно, на протяжении зимы периоды отсутствия составляли от 23 до 42 дней. “Кочующие” особи имели разное число зимовочных мест, они периодически жили то в одном, то в дру-

гом, преодолевая разделяющее пространство “рывком”.

“Подвижные” и “оседлые” особи чрезвычайно привязаны к используемым территориям. Они редко встречаются на удалении более 200 м от точки кольцевания, просто у “подвижных” перемещения идут постоянно и территорий более чем одна (Москвитин, Гашков, 2000).

Когда альтернативность жизненных стратегий выражена особенно резко, приверженность особи одной из альтернатив чаще всего маркируется принадлежностью к одной из нескольких цветовых морф, присутствующих в популяции. Это может быть ряд от “сизых” к “черночеканным” особям сизаря, от светлых к темным самцам мухоловки-пеструшки и пр. (см. Иванкина и др., 1995).

Связь стратегии и цветовой морфы коррелятивная, но жесткая: особи с “несовпадением” определенной окраски с определенной стратегией поведения (и психофизиологическим типом) избирательно вытесняются из данной группировки и переселяются в такие, где соответствующая корреляция менее жестка. Во всех случаях это поселения урбанизированных территорий (сизарь, Ксенц и др., 1983, 1987, 1990; мухоловка-пеструшка, Куранов и др., 1991; Куранов, 2005).

Главное, что непрерывный ряд цветových морф может быть поставлен во взаимнооднозначное соответствие с рядом жизненных стратегий особей, точнее градиентом противоположно направленных изменений концентрации каждой из альтернатив в тех “пропорциях”, в каких они присутствуют в локальных поселениях вида. Соответственно, жизненные стратегии особей, существующие данной популяции, образуют градиент переходов от одного способа решения индивидом проблем социальной (и экологической) адаптации до другого полярного ему, но на равных бытующего с ним в городской или иной популяции.

Соответственно, в популяциях сизаря или мухоловки-пеструшки цветовой морфа



особи обращается в сигнал вероятности принадлежать к определенной стратегии. Например, сизари-“помоечники” с высокой вероятностью принадлежат к меланистической или “черночеканной” морфе, “собиратели” – к “черночеканной” же, но с меньшей вероятностью, “летуны” – к “дикому типу” окраски. Даже в исходно гомогенной популяции городская среда способствует выделению противоположных стратегий, она “разводит” приверженцев разных стратегий по районам с полярным уровнем урбанизации (сизарь, Ксенц, 1990).

Соответствие жизненной стратегии и цветовой морфы зафиксировано для полиморфных самцов мухоловки-пеструшки (темных, светлых и промежуточных). Поведение темных самцов наиболее успешно в условиях жесткой социальной конкуренции, а сами особи устойчивы к высокой плотности группировок. Светлые самцы в условиях высокой плотности проигрывают темным, но менее чувствительны к “качеству” избранной дуплянки и микротерритории вокруг по таким параметрам, как затенение летка растительностью и пр. Их размножение устойчивей в неблагоприятных погодных условиях. Поэтому они имеют преимущество в разреженных поселениях, расположенных в субоптимальных биотопах (Иванкина и др., 1995, 1996).

Показатели плодовитости самцов мухоловки-пеструшки не связаны с типом окраски, но темные самцы отличаются более ранними сроками размножения и меньшей их вариацией. В общей выборке темные самцы превосходят светлых и промежуточных по массе и упитанности и привлеченных самок, и выращенных птенцов. Однако с учетом большего возраста и более сжатых сроков размножения яркие и бледные самцы вполне выравниваются по показателям “качества” самок и потомства, тогда как промежуточные самцы сильно уступают обоим.

Значит, приспособленность темных самцов мухоловок определяется в основном социальной компетентностью, особенно в условиях интенсивного социального пресса,

светлых – внешними условиями, при которых происходит размножение. Следовательно, светлые и темные самцы реализуют стратегии, противоположные по структуре поведения и характеру репродуктивного усилия индивида. Развитие поведения молодых особей обнаруживает четкое тяготение к одному из двух “полюсов” (Гриньков, Керимов, 1998).

Те же поведенческие характеристики отличают “черночеканных” сизарей от птиц “дикого типа”. Например, “помоечники” могут дольше кормиться в холодный период года, но у них намного выше потери от гнездовой смертности. Для птенцов в городских колониях сизаря характерны два противоположных типа защитного поведения – агрессивная или спокойно-безразличная реакция. Агрессивной реакции птенцов и взрослых соответствует “боязливое” отношение к исследователю в противоположность безразличному или доверчивому отношению, с минимальной дистанцией испугивания человеком.

Птенцы с “агрессивным” типом реагирования на наблюдателя преобладают в плотных колониях на светлых и достаточно объемных чердаках старых зданий. Они объединяются в “ясли” из потомства 4–5 пар, кормящих всех птенцов в группе без разбору, тем самым увеличивая эффективность приноса корма остальными парами. Так возникают крупные, но довольно разреженные колонии.

Напротив, на тесных и темных чердаках новых зданий птенцы практически не покидают гнезд и не перемещаются по чердаку, иначе родители не смогут отыскать их. Здесь голуби кормят только своих птенцов. Возникают небольшие, но очень плотные колонии, в которых получают преимущество птенцы и взрослые со спокойно-безразличным типом реакции (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1987).

Важно подчеркнуть, что соответствующие реакции почти не зависят от поведения самого человека. Тем самым подтверждается предположение, что альтернатив-



ность психофизиологических типов свойственна самим особям в популяции.

Второй вариант четко преобладает в переуплотненных крупных колониях. Он сильно снижает потери, вносимые социальной дезорганизацией, увеличивает устойчивость репродукции резидентов в условиях постоянных помех со стороны соседей. Соответственно, птенцам “сизой” морфы наиболее свойственен “агрессивный”, взрослым – “боязливый” тип реагирования. Среди “боязливых” птиц преобладают “летуны”, среди “доверчивых” и “безразличных” – “помоечники”. “Летуны” могут переходить от питания зерном на зернопунктах к сбору пищевых отходов на “микросвалках”, расположенных вблизи колонии, вслед за брачным партнером, придерживающимся стратегии “помоечника”. Переход “помоечников” в “летуны” не происходил никогда.

Репродуктивный выход черночечканных особей максимален в самых урбанизированных районах города. Здесь колонии относительно невелики, но переуплотнены и зависят от корма, собранного в близлежащих кварталах. Зависимость репродукции этой морфы со степенью урбанизации территории будет заметнее, если для анализа использовать суммарный успех размножения за всю жизнь особи, а не только за отдельный сезон. Успех размножения сизарей “дикого типа” максимален в крупных колониях на окраине, зависящих от зерна зернопунктов, пивоваренных заводов и пр. (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1985, 1987).

Соответственно на окраине города наибольший вклад в воспроизводство популяции вносят особи с синдромом “сизый тип окраски – летуны – боязливые”, птицы с синдромом “спокойно-толерантные – помоечники – черночечканные” – в урбанизированном городском центре. В устойчивых популяциях сизаря пропорциональное соотношение всех трех стратегий постоянно колеблется, также как в отдельных колониях, вслед за динамикой урбосреды. Уплот-

нение застройки, смена ветхих зданий современными, интенсивная урбанизация городских окраин увеличивают долю птиц с наибольшей “суммой признаков” толерантности к урболандшафту, в первую очередь “спокойных” и “черночечканных”. “Сизые”, “боязливые” и “летуны” вытесняются на окраины и на новые территории, “отхваченные” у региона при территориальном росте “городского ядра”.

Благодаря этому процессу постепенно перераспределения птиц разных стратегий городская популяция оказывается *такой же открытой системой*, как и сам город, и способной к захвату новых пространств почти одновременно с ним.

В результате одна из альтернативных стратегий имеет полное преимущество над другой в тех районах города (на тех отрезках городского градиента), которые по степени урбанизации и другим характеристикам среды (в первую очередь это связано со скоростью обновления средовой мозаики вокруг поселений вида) соответствуют ее собственному оптимуму.

Средовой оптимум каждой отдельной стратегии, в свою очередь, соответствует одному из полюсов общего городского градиента, если вид заселил весь урбанизированный ареал, как сизарь, черный дрозд, или полюсам частных биотопических градиентов среды в том типе местообитаний, которые вид заселяет в городе.

Это может быть градиент плотности застройки (существенный для гнездящихся на зданиях городских ласточек и хохлатых жаворонков, использующих незастроенные пустыри), или градиент фрагментированности “островов” естественной растительности внутри города (см. Degen, Otto, 1988; Sukopp, Reimer, 1990; Marzluff et al., 2001b). Второй градиент существенен для видов вроде зеленушки, мухоловки-пеструшки и пр.: по нему они проникают до самого центра города, используя даже микрофрагменты растительности (куртины голубых елей у административных зданий, группы старых деревьев во дворах и пр.).



Соответственно, для каждого отрезка градиента (рис.) есть свое оптимальное соотношение между альтернативными стратегиями. Оно устойчиво сохраняется в поселениях вида, расположенных в соответствующем районе города, пока урбосреда сохраняет относительное постоянство, и направленно меняется после изменений урбосреды, в первую очередь при любых изменениях городской планировки.

Например, при сносе старых и строительстве современных зданий исчезают крупные колонии сизаря, зависящие от дальних источников корма. Они заменяются россыпью мелких колоний, зависящих от локальных и рассредоточенных источников корма. Важно подчеркнуть, что в составе соответствующих колоний “летуны” сменяются “помочниками” практически *немедленно*, без какой-либо задержки во времени (Ангальт, 1989; Ксенц, 1990).

Опережающая реакция системы на сигналы среды – механизм устойчивости городских популяций

Благодаря столь эффективному регуляторному механизму большинство устойчивых городских популяций способны к *опережающей реакции* на сигналы среды-предвестники долговременных и закономерных изменений тех элементов урболандшафта, значимых для данного вида (т.е. сигналы трендов, а не флюктуаций). В сформировавшихся городских популяциях опережающее реагирование на сигналы среды зафиксировано на всех уровнях – в поведении особей, в динамике качественного состава, социальной и демографической структуры группировок, в перестройке популяционной системы вида в целом вслед за долговременной динамикой урбосреды.

Например, сизые голуби прежние места гнездования часто покидают заранее, не дожидаясь исчезновения отдельных кормовых точек. В г. Перми здание детской больницы было местом гнездования голубей

много лет подряд. Затем здание стало аварийным, и больницу выселили; вслед за исчезновением людей здание покинули голуби. Поскольку в том же городе есть немало случаев обитания сизарей в покинутых домах, данные реакции трудно интерпретировать иначе как отклик птиц на сигнал “будущей перестройки” в данном месте обитания (Ангальт, 1989). Опережающие реакции вида на точечные преобразования среды, устойчивые изменения местной экологической ситуации – норма для всех специализированных городских популяций (Константинов, Асоскова, 1988; Корбут, 2000).

Точность реакции на такие “сигналы” положительно связана со степенью урбанизации соответствующей популяции вида, но почти не зависит от его синантропности. Например, массовый разлет серых ворон с ночевки в Москве происходит значительно раньше выключения уличного освещения. Вороны затемно подлетают на “места сбора” вблизи кормовых участков, и в ожидании рассвета стаями сидят на верхушках деревьев и крышах зданий. Кормление начинается уже в утренних сумерках. Менее урбанизированные галки вылетают на улицу позже, когда становится достаточно светло.

Но на всем пространстве ареала синантропность галки выше, чем у серой вороны. Даже на Европейском Севере (окрестности Архангельска и других городов) еще сто лет назад серая ворона гнездилась исключительно в лесу. (Константинов, Асоскова, 1988). В то же время степень урбанизации и устойчивость городских популяций ворон намного выше, чем у галок, вытесняемых из современного города (Корбут, 2001).

Другой пример эффективности и точности реагирования городских популяций на сигнал уже внутренней, социальной среды – восстановление численности после дератизации у серых крыс (*Rattus norvegicus*) и домовых мышей (*Mus musculus*). Уничтожение отдельных поселений вызывает бы-



струю компенсаторную реакцию популяционной системы вида в целом (а не только оставшихся особей). Она охватывает много большую территорию, чем подвергшаяся непосредственному воздействию.

Из-за воздействия яда на организм, в дератизируемых помещениях, доля беременных самок падает в 1,1 раза, доля резорбирующихся эмбрионов растет до 32,5 % с 12,8 % в контроле, что означает снижение общей плодовитости резидентов в 1,4 раза. Однако восстановление численности поселений происходит за счет активного подтока нерезидентов, заново “складывающихся” прежнюю структуру микропоселений домовых мыши, но при несколько большем уровне численности (тоже в 1,4 раза выше, чем до обработки). В отличие от обычной в устойчивых группировках замены “вакансий” выбывших особей, при восстановлении уничтоженных поселений в миграции активно участвуют беременные самки. За счет этого интервал между восстановлением группировки и началом ее функционирования “узла” популяционной сети сокращается до минимума.

Быстрое вселение новых зверьков на “освобожденную” территорию и ускоренное размножение мигрантов контрастирует с пониженной плодовитостью выживших резидентов. Восстановление уничтоженных группировок домовых мышей и крыс при нерегулярных обработках происходит почти без задержки, чего не бывает при “обычном” обмене нерезидентами между стабильными группировками внутри популяции (Щипанов, 2000; Гашев, Сиваченко, 2005).

Наконец, в устойчивых городских популяциях перестройки системы в ответ на сигналы среды происходят не только в форме изменений поведения особей-элементов системы. Прежде всего перестраивается распределение популяционных группировок вида внутри городского ареала, изменяются плотность, степень постоянства и другие характеристики поселений – “узлов” сети популяционных группировок на тер-

ритории города, меняется характер отношений между “узлами”, выражающихся в интенсивности и направленности обмена особями между группировками, в качественном составе потока переселенцев “туда” и “обратно” (Hanski et al., 1996; Hanski, 1999).

Скорее наоборот: направленные перестройки популяционной структуры (происходящие в ответ на сигнал о существенных долговременных изменениях, трендах) опережают изменения биологии и поведения особей, регулируют и детерминируют их. Например, в начале 1990-х гг. падение численности московской популяции кряквы стимулировало перераспределение зимующих уток внутри города. В период подъема (1980-е гг.) зимующая популяция кряквы Москвы распалась на две – на внутренних городских водоемах и на р. Москве, в районе ее выхода из города. Автономность каждой группировки подтверждается достижением ими пика численности в разные годы – в 1990 и 1992 гг. Группировка “на городских водоемах” демонстрировала наибольшие темпы роста в 1980-е гг. (Авилова, 2001).

Падение численности кряквы в начале 1990-х гг. стимулировало быстрое объединение внутригородских птиц с москворецкими. Последующий подъем численности вызвал повторное разделение группировок (1995–1998 гг.) и восстановление зимовочных скоплений на городских водоемах. Кряквы г. Москвы размножаются на городских прудах, и зимующие там же особи могут раньше занять подходящие места гнездования и начать репродукцию (Авилова, 2001).

Важно подчеркнуть замкнутость городской популяции крякв в Москве и других крупных городах (Минск, Гётеборг, Упсала). Родившиеся в городе молодые частью выселяются за его пределы на расстояние до 30–60 км, но птицы из области почти не проникают в город.

В урбанизированной популяции кряквы смертность взрослых сокращена до 6 % в год, а увеличение *СОПЖ* резидентов позво-



ляет популяции восстанавливаться и даже расти при низком успехе размножения и большом проценте взрослых, не участвующих в репродукции, ежегодном выселении из города определенной части молодых (Козулин, 1991). Из-за такой замкнутости московской популяции птицы из Подмоскovie практически не проникают в город дальше окраин даже в период дисперсии (Корбут, 1999).

Неустойчивым, уязвимым городским популяциям свойственна прямо противоположная реакция на сигналы – предвестники направленных изменений среды. Вместо опережающей реакции на всех уровнях¹ видим *консервацию сложившихся отношений*, уменьшение подвижности особей, увеличение “закрытости” поселений, прекращение попыток колонизации подходящих незаселенных участков. Эти регрессивные изменения даже при синантропности вида ведут к сокращению городской популяции.

Например, популяция крякв г. Минска испытывает явную нехватку особей, способных активно разыскивать и занимать новые места кормления, появляющиеся по всему городскому ареалу. Утки концентрируются на очистных сооружениях и там кормятся в плотных скоплениях, периодически сменяя друг друга на одних и тех же местах. К марту масса тела самок минских крякв ниже, чем у птиц, вернувшихся в область после зимовки. Поэтому размножение крякв в минской популяции в среднем начинается на две недели позже, чем в области, в московской – наоборот (данные А.В. Козулина).

Деление на альтернативные стратегии наблюдается только в тех популяциях, которые “освоили” новый для себя урбанизированный ареал и успешно сохраняют устойчивость на городской территории; потеря устойчивости и падение численности ликвидируют разделение на стратегии, но

ухудшение ресурсобеспеченности в зимний период и т.п. неблагоприятные изменения среды скорее усиливают его. Четкость деления томской популяции сизаря на “летунов”, “собирателей” и “помощников” *увеличивается в холодный период года*, в самых напряженных условиях сбора корма (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц, 1990).

Следовательно, выявленные случаи популяционной саморегуляции обеспечены собственными свойствами (эндогенными механизмами) системы. В первую очередь – специфической структурой отношений, предполагающей открытость и “проточность” группировок – территориальных подразделений системы, выделение альтернативных стратегий в соответствии с противоположными полюсами градиента урбосреды.

Последнее определяет тот факт, что структура городских популяций определяется *дальним порядком* в обмене особей и иных способах установления соподчиненности между отдельными территориальными группировками, и целостной реакцией популяционной системы на локальные изменения урбосреды. Структура “внегородских” популяций того же вида, напротив, задана *ближним порядком* соподчинения элементов популяционной системы. Реакция на местные изменения среды здесь также локальна – отдельные особи реагируют на частные изменения в их собственном индивидуальном пространстве точно так же, как на события, охватывающие всю популяцию (см. табл. 3).

Таблица 3 представляет синдром характерных признаков структурно-функциональной организации “городских” и “внегородских” популяционных систем. Видно, что это противоположные способы организации отношений между особями в популяции, выделяемые на основании **восьми** ключевых оппозиций (I–VIII, табл. 3).

Противоположность “городского” и “внегородского” типов организации популяционных систем проявляется наиболее полно в противоположности динамики

¹ Поведение особи, динамика структуры группировки, преобразование популяционной системы в целом.



структуры системы в ответ на изменения среды (флуктуации или тренды) и в характере реагирования особей – элементов системы на успех или неуспех в прохождении отдельных стадий жизненного цикла. Городские популяции вида постоянно и с опережением перестраиваются под воздействием сигналов среды, “внегородские” популяции в естественных местообитаниях остаются закрытыми и консервативными.

На уровне городской популяции способность к опережающему реагированию на сигналы среды проявляется в форме так называемого *динамизма* (термин С.С. Москвитина, 2001). Под динамизмом понимается способность птиц (большую у одних и меньшую у других видов) “дистанционно оценивать ландшафтную картину больших пространств, в совершенстве ориентироваться, своевременно и направленно реагировать на конкретную климатическую, экологическую и антропогенную ситуацию и высокоэффективно пользоваться ими для себя” (Москвитин, 2001).

Такой “динамизм” позволяет популяции быстро изменять зависимость плотности населения вида от площади местообитаний с положительной на отрицательную и обратно. При высоком “динамизме” эти изменения связи вида с собственным местообитанием (и одновременно изменения экологической емкости местообитания “с точки зрения вида”) происходят в ответ на локальную фрагментацию видовых биотопов или нестабильность условий среды. Локальные изменения инициируют быстрые и резкие перераспределения особей по ареалу на значительных территориях внутри ареала, так что “кружево ареала” значительно изменяется (см. Connor et al., 2000).

С.С. Москвитин (2001) показал, что успех внедрения новых видов в район г. Томска (19 видов за XX в., в том числе закрепление в южнотаежной зоне “южных” и “лесостепных” видов) связан с разными причинами и их сочетаниями, но необходимое условие всегда – сходное проявление динамизма. Именно виды-потенциальные ур-

банисты демонстрируют наибольший динамизм, легко и успешно осваивают городские экологические ниши в разных городах внутри видového ареала.

Следовательно, “динамизм” популяционной системы вида причинно связан с присутствием того же типа организации популяционной системы, который определяет устойчивость городских популяций (“городской тип”, табл. 3). а успешная урбанизация “диких” видов есть *крайнее* (наиболее специализированное) *проявление этого “динамизма”*.

Анализ расселения видов дендрофильной авифауны к югу по пойменным лесам таких рек, как Урал, Дон, Северной Донец, по лесополосам, посаженным в рамках Сталинского плана преобразования природы, вполне подтверждает эту гипотезу. Виды, наиболее склонные к урбанизации, показывают и наибольший динамизм в освоении новосозданных “островных ландшафтов”, в расселении по ним к югу, в нелесные пространства степи и даже полупустыни. Это большая синица, зяблик, лазоревка (*Parus caeruleus*), мухоловка-пеструшка, черный дрозд, зарянка, большой и малый пестрые дятлы, ушастая сова (*Asio otus*), вяхирь и пр. – все потенциальные урбанисты (Белик, 1997; Тищенко, 2003б). Их скорость продвижения к югу по лесным “островам” и “полосам” в пойме р. Урал достигает 2–6 км/год км в год. Минимальная скорость расселения зафиксирована у самых крупных из названных видов, вяхири и большого пестрого дятла (2–4 км/год).

Во второй половине XX в. резко возросла скорость расселения у видов, лидирующих и по темпам урбанизации: у большой синицы с 2 до 14 км/год, у лазоревки и зяблика с 2–3 до 5–6 км/год. С той же скоростью неморальные и бореальные виды птиц расселялись в XX в. в низовьях Северского Донца (Белик, 1997, 2003а). Большинство городских популяций этих видов в урбанизированных регионах Европейской части СССР возникали в годы “повышенного динамизма” = наибольшей скорости расселе-



ния дендрофильных видов в нелесные зоны.

Показательно, что скорость распространения урбанизационных процессов у таких видов, как черный дрозд, вяхирь, рябинник или тетеревица, как и скорость расселения данных видов по лесным “полосам” и “островам” в нелесной ландшафт на 1–2 порядка превышает самые высокие темпы расселения, зафиксированные при расширении ареала вида в природных ландшафтах. Например, хорошо документированные процессы расселения овсянки-дубровника (*Emberiza aureola*), чечевицы (*Carpodacus erythrinus*), зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides*), синехвостки (*Tarsiger cyanurus*) в XX в. (см. Зимин, 2001).

В целом, виды-потенциальные урбанисты по антропогенно-фрагментированным местообитаниям за годы расселяются на такое расстояние, которое в непрерывных местообитаниях другие виды “проходят” за десятилетия. Поэтому они были точно определены В.В. Леоновичем (1991) как “виды-выскочки”. Это значит, что потенциальным урбанистам исходно присущ иной тип организации популяционной системы, наиболее приближающийся к “городским” вариантам организации. Благодаря ему эти виды обретают высокую устойчивость и

особый динамизм именно в “островном ландшафте”, созданном и поддерживаемом человеческой деятельностью (безразлично, в городе или за его пределами). Они же первыми колонизируют урболандшафт. Остальные виды приобретают тот же тип популяционной системы обретают именно и только в процессе урбанизации, освоения “городского ядра” (см. табл. 2).

Заключение

Устойчивость популяций в городской среде: наиболее общие способы достижения устойчивых состояний системы

Несколько замечаний общего характера. Экологи определяют по-разному устойчивость популяционных систем, в зависимости от того, какой именно аспект внес наибольший вклад в жизнеспособность системы на освоенном пространстве (ареале, см. табл. 4). Жизнеспособность популяций определяется устойчивостью воспроизводства особей-элементов системы на уровне, превышающем минимально-жизнеспособную численность популяции (*МЖП*), и устойчивостью воспроизводства популяционной структуры на уровне (хорологической и пространственно-этологической и

Таблица 4

Формы устойчивости статистических систем – популяция, экосистема и социум (см. Holling, 1969; Розенберг и др., 1999)

Forms the steadiness of statistical systems – ecological, population and social systems

<i>Надежность</i> – сохранение популяции за счет переменности особей.
<i>Устойчивость по Ляпунову</i> (стабильность) – отсутствие резких колебаний численности элементов, других суммативных характеристик системы.
<i>Устойчивость по Лагранжу</i> (относительная стабильность) – относительное постоянство численности популяции как проточной системы, связанное с “прохождением” особей (равенство скоростей убыли и поступления особей).
<i>Упругость или устойчивость по Холлингу</i> – сохранения системообразующих отношений (“архетип” биосоциальности) и внутренних взаимосвязей популяции при возмущении ее состояния за счет изменения биомассы, изменений динамики численности, сдвига половозрастной структуры.
<i>Живучесть или устойчивость по Флейшману</i> – способность активно противостоять вредным воздействиям среды.
<i>Иерархическая устойчивость по Свирежеву</i> – сохранение структуры социума (популяции) за счет стабилизирующего воздействия надсистемы (всей популяции, сообщества или экосистемы).



ческой) в череде поколений, обеспечивающем самотождественность паттерна структуры при данной интенсивности средовых “возмущений”.

Вообще устойчивость популяционной системы проявляется как ее “эластичность” (*resilience*) или “стойкость” (*persistence*). Первая связана со способностью восстанавливать определенную организацию системы в условиях постоянных флуктуаций среды, и адекватно перестраивать популяционную структуру ради сохранения неких инвариантов организации в ответ на направленные изменения среды (тренды).

Вторая, наоборот, связана со стабильностью определенного “типичного” паттерна структуры в условиях, когда можно пренебречь его “нарушением” под действием возмущений среды. “Эластичность” сохраняет устойчивость системы в ситуациях, когда нарушением никак нельзя пренебречь (Holling, 1969; Розенберг и др., 1999).

Очевидно, устойчивость городских популяций связана скорее с “эластичностью”, чем со “стойкостью” системы, и тем в большей степени, чем дальше зашла урбанизация вида. “Эластичность” проявляется, как способность популяции быстро восстанавливать структуру группировок при постоянных нарушениях местообитаний, постоянно перестраивать сеть группировок, чтобы обнаружить и использовать все вновь появившиеся сколько-нибудь подходящие “островки”, сохранить устойчивость сети поселений при продолжающейся фрагментации местообитаний. Вышеописанная сортировка особей в городской популяции в ответ на сигналы среды – процессуальный механизм перестройки, обеспечивающий адекватность и точность изменений структуры системы.

Необходимость “сортировочного” механизма устойчивости городских популяций показывает математическая модель, заимствованная из работы Г.С. Розенберга (2000). Она же применима к обоснованию устойчивости конкретных фаун – орнитокомплексов, складывающихся на отдель-

ных “островах” местообитаний (где аналогом устойчивости популяционной системы будет постоянство ежегодного гнездования видов, составляющих орнитокомплекс, на данной “островной” территории).

Рассмотрим надежность статистической системы A (городской авифауны или отдельных видовых популяций). В момент времени t она состоит из элементов e_i ($i = 1, n(t)$)-видов. В результате взаимодействия с некими факторами среды каждый вид-элемент системы “фауна” (или особь с определенной стратегией – элемент системы “популяция”) независимо от других “погибает” – исчезает из фауны с постоянной вероятностью p_i . Система A может пополниться любым числом элементов или воспроизвести их, причем внешняя среда “не мешает” этому (индифферентна по отношению к системе).

Если цель системы R – выжить, т.е. просуществовать как можно дольше, можно считать, что A_R (система A с целью R) “приобретает” у среды время жизни t , “оплачивая” его гибелью своих членов n . Для особей в составе популяционной системы “гибель” означает выселение особей за пределы урболандшафта, для видов локальной фауны – прекращение гнездования на отдельном “острове” или на всей территории города.

Тогда можно говорить о существовании обмена (n, t) и решать задачу об определении потенциально-эффективного ($n; t_0$)-обмена: до какого минимального числа элементов $n(t)$ должна пополняться система A_R , компенсируя элементы, погибшие в момент $\{t-1\}$, чтобы с вероятностью сколь угодно близкой к единице существовать длительное время it_0 .

Потенциально эффективный ($n; t$)-обмен имеет место при $t_0 = t(n) = \exp [C_R * n(t)]$, где $C_R = C_R(\{p_i\})$ – фундаментальная константа, зависящая от вероятности гибели элементов системы A . В нашем анализе C_R определяется вероятностью выпадения вида из городской авифауны и вероятностью включения новых видов в состав городской ави-



фауны. Фактически это показатель того уровня стрессующих воздействий среды на систему, который должен быть преодолен [за счет трансформации популяционной структуры], чтобы обеспечить устойчивость существования вида в “архипелаге” городских биотопов.

Анализ Г.С. Розенберга (2000) показывает, что неограниченно долгое существование $t > t_0$ городской фауны можно обеспечить только увеличением числа видов “постоянного состава” со временем t в результате непрерывного включения в орнитоконтакты города новых видов региональной фауны, начинающих урбанизацию. Поэтому надежность системы “фауна” напрямую зависит от постоянного пополнения новыми видами, и зависимость увеличивается с возрастанием величины p_i (чувствительность элементов системы A к средовому стрессу) на градиенте от периферии к центру города.

Условие жизнеспособности популяции на урбанизированной территории, в иных типах ландшафта с высокой вероятностью “выпадения” элементов системы – популяция совершенно аналогично. Необходимо:

1) постоянный подток особей из периферийных районов города с меньшими значениями p_i , то есть с меньшим уровнем среднего стресса, включая подток птиц из пригородов;

2) обратный отток на участки с меньшим p_i особей, “выпадающих” из состава группировок на “более высоких” участках городского градиента, в силу “недостаточно урбанистичной” стратегии;

3) немедленное включение особей, переселяющихся в процессе сортировки, в состав поселений “принимающей” территории, эффективное участие “пришлых” особей в размножении и занятии участков (не менее эффективное, чем у “местных”);

4) лабильность организации популяционной системы вида на территории города должна расти пропорционально степени урбанизации, но быстрее, чем сам городской градиент. В этом случае “конструкция”

популяционной системы будет достаточно лабильна, чтобы обеспечить эффективность и точность двусторонней сортировки особей в городской популяции, но недостаточной, чтобы исказить видовой “тип” социальных, территориально-пространственных и биотопических отношений между особями.

Действительно, анализ различий в демографической структуре городских и внегородских популяций (табл. 5) говорит о том, что при образовании первых из вторых происходит существенная лабилизация пространственно-этологической структуры системы – тем большая, чем выше степень урбанизации территории тех городских ареалов, которые колонизирует данный вид. Благодаря такой лабилизации социодемографических отношений в системе (впрочем, при сохранении некоего видоспецифического “типа”) индивид в городской популяции обретает некую свободу выбора той экологической и социальной среды в мозаичном городском ландшафте, которая наиболее соответствует его жизненной стратегии. Видимо, тезис “городской воздух делает свободным” в равной мере применим и к массовому превращению сельских жителей в горожан в ходе урбанизации, и к формированию городских популяций высших позвоночных. Во втором случае (впрочем, как и в первом) имеется в виду освобождение индивида от ценотических и популяционных ограничений, налагаемых соответственно внешней средой и собственной социальной организацией, способность индивидов самим складывать эту организацию в зависимости от характера перемещений каждого из них “за своей подходящей средой”.

Тогда городская популяция будет устойчива и растет, если “выигрыш” от заселения новых участков и успешного гнездования на давно освоенных “островах” превышает “потери” вида от уничтожения части местообитаний, уменьшения репродуктивного выхода популяции под действием городских “экологических ловушек”. Для ус-

Таблица 5

Основные демографические изменения в городских популяциях разных видов по сравнению с “внегородскими”
 Basic changes the demographic structure of urban bird population comparing with population of same species out of urban landscape boundaries

Общие демографические изменения в городских популяциях General demographic parameters changing in urbanized populations	Вид, источник Species and source
Увеличение среднеожидаемой продолжительности жизни резидентов и птиц из “резерва”.	<i>A. platyrhynchos</i> – Козулин, 1991; <i>T. merula</i> – Lumiak, 2004; <i>P. major</i> – Гашков, Москвитин, 2001; <i>S. vulgaris</i> , <i>F. hypoleuca</i> – Куранов и др., 1991; Куранов, 2005; <i>C. brachyrhynchos</i> – Marzluff et al., 2001a; Ксенц, 1990; Обухова, 1999.
Резкое уменьшение ежегодного воспроизводства популяции, падение среднего числа слетков на одну успешную пару в городе по сравнению с пригородом.	<i>A. platyrhynchos</i> – Козулин, 1991; <i>T. merula</i> – Lumiak, 2004; <i>P. major</i> – Гашков, Москвитин, 2001; Куранов и др., 1991; <i>S. vulgaris</i> , <i>F. hypoleuca</i> – Куранов и др., 1991; Куранов, 2005; <i>C. brachyrhynchos</i> – Marzluff et al., 2001a.
Повышенный риск необразования пары и отказа резидентов от размножения в городских популяциях.	<i>A. platyrhynchos</i> – Корбут, 1999; ушастая сова – Вороненкий, Леонов, 2003; <i>C. cornix</i> – Baglioni et al., 2005; <i>S. vulgaris</i> , <i>F. hypoleuca</i> , <i>P. major</i> – Куранов и др., 1991; Куранов, 2005
Рост вероятности успешной повторной кладки на том же самом индивидуальном участке после первого разорения гнезда	Дрозды р. <i>Turdus</i> – Черенков и др., 1995; Морозов, 2000; <i>S. vulgaris</i> , <i>F. hypoleuca</i> , <i>P. major</i> – Куранов и др., 1991; Куранов, 2005; <i>C. brachyrhynchos</i> – Marzluff et al., 2001
Увеличение среднего размера кладки в городской популяции (эффект умеренной фрагментации местообитаний).	<i>F. hypoleuca</i> – Huhta et al., 1994; Куранов, 2005; <i>S. vulgaris</i> , <i>Ph. phoenicurus</i> , <i>P. major</i> – Куранов и др., 1991; <i>T. philomelos</i> , <i>T. merula</i> , <i>T. pilaris</i> , <i>L. collurio</i> , <i>S. borin</i> , <i>S. communis</i> , <i>S. nisoria</i> , <i>A. trivialis</i> , <i>E. citrinella</i> – Сарычев, 2001.
Повышенный риск гибели гнезда и птенцов от неспециализированных хищников во фрагментированных местообитаниях, особенно при размещении гнезда в “наиболее видоспецифических” микростациях.	Искусственные гнезда – Jokimäki, Huhta, 2000; <i>S. vulgaris</i> , <i>Ph. phoenicurus</i> , <i>P. major</i> – Куранов и др., 1991; <i>F. coelebs</i> , <i>T. philomelos</i> , <i>T. merula</i> , <i>T. pilaris</i> , <i>L. collurio</i> , <i>S. borin</i> , <i>S. communis</i> , <i>S. nisoria</i> , <i>A. trivialis</i> , <i>E. citrinella</i> – Сарычев, 2001; Черенков и др., 1995; Морозов, 2000.
Рост средней дальности обмена особями между поселениями практически до размеров самого города.	<i>C. livia</i> – Ксенц, 1990; <i>P. major</i> – Гашков, Москвитин, 2001; Юдкин, Юдкин, 2002; <i>C. cornix</i> – Корбут, 2001; Baglioni et al., 1998, 2005.
Рост доли особей “подвижного резерва” популяции, в том числе за счет птиц, успешно размножившихся в прошлом сезоне.	<i>A. platyrhynchos</i> – Корбут, 1999; <i>C. cornix</i> – Baglioni et al., 1998, 2005; <i>S. vulgaris</i> , <i>F. hypoleuca</i> , <i>P. major</i> – Куранов и др., 1991; Куранов, 2005
Разделение популяции на группы “сверхподвижных” и “сверхоседлых” особей. Птицы или исключительно привязаны к соседней территории, или легко переселяются в дальние, но не в соседние группировки.	<i>A. platyrhynchos</i> – Корбут, 1999; <i>P. domesticus</i> , <i>P. montanus</i> – Иваницкий, Матюхин, 1990, 1995; <i>C. cornix</i> – Корбут, 2001; Baglioni et al., 2005; <i>P. major</i> – Москвитин, Гашков, 2000; Гашков, Москвитин, 2001; <i>T. merula</i> – Møller, 1995; Lumiak, 2004; <i>C. livia</i> – Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1985, 1987; Ксенц, 1990.
Направленная сортировка особей в городской популяции: птицы с более урбофильной стратегией расселяются “вверх” по градиенту, с более урбофобной – отселяются “вниз”.	<i>P. major</i> – Юдкин, Юдкин, 1989; Ксенц, 1990; <i>T. merula</i> – Møller, 1995; Lumiak, 2004;
Направленный обмен особей между городской популяцией и населением ближних пригородов: особи с более урбофильной стратегией включаются в состав городских поселений, наиболее урбофобные из городских птиц выселяются в пригородные биотопы.	<i>A. platyrhynchos</i> – Козулин, 1991; Корбут, 1999; <i>T. merula</i> – Møller, 1995; <i>P. major</i> – Грищенко, 1995; Москвитин, Гашков, 2000; Юдкин, Юдкин, 2002; <i>C. cornix</i> – Константинов и др., 1981; Корбут, 2001; <i>C. livia</i> – Ангальт, 1989; Ксенц, 1990;



пешного освоения “диким” видом урбосреды необходимо, чтобы на городской территории баланс “выигрышей” и “плат” урбанизации был устойчиво положительным на протяжении тех 20...30 лет, необходимых для необратимости процесса (см. табл. 1, 2).

Очевидно, что баланс “плат” и “выигрышей” воспроизводства городской популяции тем больше клонит в положительную сторону, чем большее развитие получил “городской” тип организации популяционной системы (табл. 3). Его специфическая “открытость” и “проточность” группировок, “дальний порядок” обмена особей обеспечивают устойчивость существования вида при постоянных, направленных и быстрых изменениях среды, т.е. при очень высоком уровне среднего стресса (рис.).

Это позволяет дать новое определение урбанизации вида, взаимно-дополнительное к цитированному определению Б. Клауснитцера. Урбанизация вида – это быстрая и направленная трансформация структуры “осваивающей город” популяционной системы в сторону состояний (вариантов организации), поддерживающих ее долговременную устойчивость в условиях современного города. Оно описывает изменения популяционных систем (а не черт биологии отдельных особей) в связи с освоением городских экологических ниш.

Териологами уже предложен сходный по смыслу “синурбанизация” (соответственно говорят о видах-синурбанистах). Синурбанизация – это процесс заселения города “дикими” видами, “на равных” включающий оба аспекта освоения урбандиафрагмы: синантропизацию и урбанизацию. Синантропизация означает способность особей “дикого” вида постоянно существовать в непосредственной близости от людей, их построек и техники, непосредственно использовать то, другое и третье для собственных нужд. Урбанизация – это собственно формирование устойчивых и жизнеспособных популяций вида в урбандиафрагме. Слово “синурбанизация” воз-

никло сложением обоих терминов (Babińska-Werka et al., 1979, цит. по Luniak, 2004).

У ряда видов млекопитающих оба процесса идут вполне сопряженно, они взаимно усиливают друг друга, и “составной” термин вполне адекватен. Но практически у всех видов птиц, мышевидных грызунов и других мелких млекопитающих процессы синантропизации и урбанизации не только разделены, но и могут противоречить друг другу, как мы показываем на протяжении всей статьи. Поэтому лучше сохранить отдельный термин “урбанизация” за процессом формирования жизнеспособных популяций “диких” видов на территории города (и смежным процессом таких популяций в соседние города, и индукции там аналогичных процессов, см. Клауснитцер, 1990; Sukopp, Reimer, 1990; Sukopp, Wittig, 1998).

Например, синантропизация восточной черной вороны (*Corvus corone orientalis*) в г. Иркутске началась лишь по завершении урбанизации, уже после появления в городе жизнеспособной популяции ворон. В 1950-е гг. окрестности Иркутска бесконтрольно эксплуатировались населением в качестве охотничьих угодий. Черная ворона строго выдерживала дистанцию выстрела и слыла крайне осторожной птицей. Хотя она и гнездилась в пригородах Иркутска, но четко тяготела к окрестным селам.

Большое количество ворон ежегодно зимовало вокруг Иркутска. В основном они кормились на городской свалке, но на ночь улетали в пойменные ельники в 5–10 км вверх по р. Иркут. В центральной части города птицы не останавливались и преодолевали ее только по воздуху. Весной в предгнездовое время летящие вороны даже окрикивали прохожих на городских улицах.

Заселение черной вороной Иркутска произошло в 1967–1979 гг. Но даже поселившись в городе, она освоила только крыши многоэтажных домов и в днем не рисковала спускаться вниз. Птицы добывали корм лишь в ранние утренние часы, успевая за столь ограниченное время даже за-



пасти его впрок на крышах. Только в 1979 г., когда популяция превысила 100 гнездящихся пар, некоторые вороны стали спускаться вниз и днем.

Затем буквально через год вороны появились в скверах, на пешеходных дорожках парков, во дворах и т.п. Дистанция вспугивания упала до 5–10 м. К началу 1980-х гг. в поисках корма вороны уже совершали патрульные полеты в скоплениях людей, и стали хватать добычу среди публики. Тогда же вороны практически перестали демонстрировать осторожность на гнездах и гнездовых участках. Они в открытую таскают строительный материал, демонстрируют брачное поведение, окрикивают хищников, изгоняют территориальных конкурентов, не обращая внимания на людей и машины (Липин и др., 1983).

За последние 30–40 лет урбанизированные ареалы повсюду в мире (Европа, США, Япония, Южная и Восточная Азия, бывший СССР) из немасштабных образований превратились в пространства, отображаемые в масштабе карты. Урбанизированное “ядро” региона и его “форпосты” в населенных пунктах периферии уже превосходят по площади лесные, луговые, водно-болотные массивы и т.п. природные фреймы местообитаний различных видов (см. *Towards to urban atlas*, 2002). Поэтому устойчивость структуры системы для неопределенно-долгого существования вида в городе становится гораздо важнее, чем изменения экологии, поведения, морфофизиологии особей самих по себе.

Иначе, урбанизация – это один из модулей поведения популяционных систем разных видов в ответ на повышение уровня средового стресса в пригородных поселениях, находящихся под “давлением” растущего “урбанизированного ядра”. Сравнительное изучение урбанизированных ареалов показывает, что в каждом регионе темпы роста “урбанизированного ядра” и, соответственно, фрагментации природных ландшафтов в среднем постоянны во времени и в пространстве в течение как мини-

мум последних 100–150 лет, т.е. с начала индустриализации и запуска процесса агломерирования (Родоман, 1999; Полян и др., 2001).

Это делает городской градиент (рис.) исключительно устойчивым во времени и в пространстве, он лишь перемещается, закономерно увеличивая “наклон”, в процессе территориального роста “ядра”. Долговременная стабильность городских градиентов на протяжении периода, сравнимого со сроком урбанизации вида, урбанизацию потенциально возможной.

Возможен и противоположный модус поведения популяционной системы – падение численности, редукция сети поселений на городской территории, с сохранением вида лишь на тех участках “городского градиента”, где средовой стресс не превышает фона (рис., III). Поэтому реакцию региональных популяций вида на урбанизацию территории можно описать в терминах *выбора между урбанизацией вида и его вытеснением* с территории города или ближних пригородов (которым предстоит урбанизация в обозримом будущем).

Направление выбора во многом предопределено способностью популяционной системы вида к направленному переходу в состояние “большой лабильности отношений в системе и большого динамизма в поведении особей”, “не отставая” от темпов региональной урбанизации и даже опережая ее (см. Фридман и др., 2005). Как это происходит и к каким изменениям на уровне особей ведет – тема нашей следующей работы, также как анализ внешних (экологических) и внутренних (социальных, популяционных) факторов, влияющих на способность “диких” видов трансформировать популяционные системы под “давлением” растущих городов.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилова К.В. (1998): Сохранение разнообразия орнитофауны в условиях города. - *Природа Москвы*. М.: Бионформсервис. 154-169.
- Авилова К.В. (2001): Структура популяции зимую-



- щих в Москве крикв и факторы, определяющие ее динамику. - Актуальн. проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 28-29.
- Авилова К.В., Ерёмкин Г.С. (2003): Изменения фауны птиц лесной опытной дачи МСХА за период 1915–2000 гг. - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практич. конфер. М.: РСХА. 41-43.
- Айала Ф., Кайгер Дж. (1988): Современная генетика. В 3-х т. М.: Мир. 3: 1-335.
- Ангальт В.З. (1989): Экология сизого голубя в условиях г. Перми. - Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Пермского пед. ин-та. 48-51.
- Базыкин А.Д. (1984): Роль математики в изучении динамики и структуры популяций. - Системные принципы и этологические подходы в изучении популяции. Пушино. 16-23.
- Бардин А.В. (1990): Динамика полового и возрастного состава и жировые резервы больших синиц (*Parus major*) в зимний период. - Соврем. орнитология. М.: Наука. 35-47.
- Белик В.П. (1997): Проникновение северных дендрофильных видов птиц в глубь пустынь Казахстана. - Беркут. 6: (1-2): 19-23.
- Белик В.П. (2003а): Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX веке и их вероятные причины. - Орнитология. М.: МГУ. 30: 25-31.
- Белик В.П. (2003б): Тетеревятник в степном Подонье: распространение и экология. - Тетеревятник в экосистемах России. Мат-лы к IV конфер. по хищным птицам Северной Евразии. Пенза, 1–3 февраля 2003. Пенза–Ростов. 15-48.
- Благосклонов К.Н. (1976): Некоторые новые и редкие гнездящиеся птицы Москвы. - Бюлл. МОИП. Сер. биол. 81 (4): 15-23.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: МГУ. 1-250.
- Бутьев В.Т., Фридман В.С. (2005): Сирийский дятел. Большой пестрый дятел. - Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные-дятлообразные. М.: КМК. 328-354, 360-371.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С. (1993): Исторический подход к экологии сообществ. - Журн. общ. биол. 54 (5): 532-553.
- Воронецкий В.И., Леонов А.П. (2003): Особенности процесса урбанизации в популяции ушастой совы *Asio otus* L. (на примере г. Москвы). - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практич. конфер. М.: РСХА. 161-164.
- Высоцкий В.Г. (1991): Структура популяции мухоловки-пеструшки. - Мат-лы X Всес. орнитол. конфер. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 122-123.
- Гашев С.Н., Сиваченко Т.Г. (2005): Экология домашней мыши в условиях периодической дератизации. - Экология фундаментальная и прикладная. Проблемы урбанизации. Мат-лы научно-практ. конфер. Екатеринбург: УрГУ. 89-90.
- Гашков С.И., Москвитин С.С. (2001): К вопросу о постоянстве территориальных и брачных связей большой синицы. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 169-170.
- Грабовский В.И. (1984): Ворона в антропогенном ландшафте – адаптация или преадаптация? - Экология, биоценологическое и хозяйственное значение врановых птиц. Мат-лы I Совещ. по экол., биоценолит. и хозяйств. значению врановых птиц. М.: Наука. 54-56.
- Гриньков В.Г., Керимов А.Б. (1998): Стратегии размножения и полиморфизм по окраске брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*: Passeriformes, Muscicapidae). Возможные механизмы поддержания фенотипической структуры популяции. - Зоол. журн. 77 (7): 825-837.
- Грищенко В.Н. (1995): Сезонная динамика половозрастной структуры популяции большой синицы в Каневском заповеднике. - Запов. справа в Україні. 1: 48-51.
- Доржиев Ц.З., Доржиева В.Д. (1985): Особенности гнездования полевого воробья в населенных пунктах Забайкалья. - Фауна и экология наземных позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. М.: Прометей. 21-34.
- Ерёмкин Г.С., Очагов Д.М. (1998): О тенденциях в изменении численности птиц Москвы и ближнего Подмосковья. - Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. 170-176.
- Ерёмкин Г.С., Очагов Д.М. (в печати): Опыт природоохранного анализа списков гнездящихся птиц г. Москвы и пригорода. - Тез. докл. III Совещ. по редким видам птиц нечерноземного центра. М.
- Ерёмкин Г.С. (2004): Редкие виды птиц г. Москвы и ближнего Подмосковья: динамика фауны в 1985–2003 гг. - Беркут. 13 (2): 161-182.
- Жигарев И.А. (1997): Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмосковья. - Зоол. ж. 76 (2): 212- 223.
- Жигарев И.А. (2002): Лесные биологические сообщества в условиях рекреационных нарушений. - Антропогенная динамика экосистем. Научн. тр. МНЭПУ. Сер. "Реймеровские чтения". М.: МНЭПУ. 71-96.
- Жигарев И.А., Шаталова С.П. (1985): Влияние рекреационной нагрузки на структуру населения мышевидных грызунов в лесных биотопах юга Подмосковья. - Фауна и экология позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. М.: Прометей. 69-76.
- Зимин В.Б. (2001): Особенности распространения птиц таежного Северо-Запада России, реальная и ложная экспансия (по данным кольцевания и контроля за составом меченого населения). - Тр. Карельск. научн. центра РАН. Сер. Б – Биология. 2: 87-95.



- Иваницкий В.В. (1998): Пространственно-ориентированное поведение птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 28: 3-23.
- Иваницкий В.В., Матюхин А.В. (1990): К популяционной биологии полевого воробья (*Passer montanus*) в городских лесопарках. - Зоол. ж. 69 (4): 78-89.
- Иваницкий В.В., Матюхин А.В. (1995): Сравнительный анализ постоянства персонального состава популяций разных видов воробьев (*Passeridae*). - Экология популяций: структура и динамика. Мат-лы совещ. М.: РСХА. 546-559.
- Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б. (1995): Изменчивость брачного наряда и стратегия привлечения самок: оценка пространственной организации рекламного поведения ярких и криптически окрашенных самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). - Журн. общ. биол. 56 (6): 762-775.
- Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Керимов А.Б. (1996): Микроместообитания самцов мухоловки пеструшки различной окраски в сезон размножения. - Орнитология. М.: МГУ. 27: 168-175.
- Керимов А.Б. (2001): Социодемографические и энергетические факторы структурирования популяции большой синицы (*Parus major* L.). - Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1-24.
- Клауснитцер Б. (1990): Экология городской фауны. М.: Мир. 1-270.
- Козулин А.В. (1991): Успех размножения и смертность в синантропных популяциях крякв. - Мат-лы X Всес. орнитол. конфер. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 290.
- Константинов В.М. (2001): Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов. - Актуальн. проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 306-308.
- Константинов В.М., Асоскова Н.И. (1988): Особенности синантропизации и урбанизации птиц северной тайги. - Сезонные перемещения и структура популяций наземных позвоночных животных. М.: Прометей. 53-69.
- Константинов В.В., Асоскова Н.И., Бабенко В.Г., Дугинцов В.А., Лебедев И.Г., Марголин В.А., Хохлов А.Н. (1990): Изменение поведения и пространственно-этологической структуры популяций колониальных и одиночно гнездящихся врановых при возрастании антропогенных воздействий. - Современ. проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь-Мелитополь: СО-НАТ. 118-121.
- Константинов В.М., Лебедев И.Г., Марголин В.А., Остапенко В.А., Баранов Л.С. (1981): О некоторых результатах массового кольцевания серой вороны в центральном районе Европейской части СССР. - Фауна и экология наземных позвоночных животных. М.: Прометей. 11-13.
- Корбут В.В. (1990): Экология и поведение серой вороны в антропогенных условиях – адаптация или адаптируемость - Мат-лы Второго всесоюз. совещ. "Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах". Липецк. 1: 33-35.
- Корбут В.В. (1999): Городская популяция кряквы г. Москвы, ее возникновение, существование и депрессия. - Доклады РАН. 365 (6): 846-848.
- Корбут В.В. (2000): Урбанизация и птицы города. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III Междунар. конфер. М.: РАМН. 159-161.
- Корбут В.В. (2001): Врановые птицы в окрестностях ЗБС. - Тр. Звенигородской биологической станции. М.: МГУ. 3: 220-227.
- Ксенц А.С. (1990): Колониальность у сизого голубя: диалектика консерватизма и лабильности. - Современ. проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь-Мелитополь: СОНАТ. 33-37.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С. (1983): Этологическая структура городских популяций сизого голубя. - Прикладная этология. Мат-лы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука. 127-129.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. (1985): Различия в стратегии и тактике кормодобывания в синантропных популяциях сизого голубя (*Columba livia* Gm.). - Экология. 6: 64-65.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. (1987): Формирование и динамика состава колоний синантропных *Columba livia* Gm. - Экология. 4: 60-61.
- Куранов Б.Д., Килин С.В., Баяндин О.В. (1991): Птицы-дуплогнезники в зонах с разной степенью урбанизированности среды. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (2): 4-6.
- Куранов Б.Д. (2005): Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). - Экология фундаментальная и прикладная. Проблема урбанизации. Мат-лы междунар. конфер. Екатеринбург. 145-147.
- Лаппо Г.М. (1997): География городов. М.: ВЛАДОС. 1-478.
- Леонович В.В. (1991): О характере расселения некоторых видов птиц: виды-"выскочки". - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (2): 32-33.
- Липин С.И., Сонин В.Д., Дурнев Ю.А. (1983): Особенности поведения восточной черной вороны в городе Иркутске. - Прикладная этология. Мат-лы III Всес. конфер. по поведению животных. М.: Наука. 129-131.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.В. (1983): Птицы Ленинградской области. Л.: Наука. 1: 1-655, 2: 1-710.
- Магус А.А. (2003): Ястреб-тетеревятник в Киеве. - Беркут. 12 (1-2): 66-70.
- Матюхин А.В. (2000): Фенотипический состав полиморфных популяций варакушки *Cyanosylvia svecica* Linnaeus, 1758 Восточной Европы и возможные пути его становления. - Теоретич. проблемы экологии и эволюции (Третьи Люблинские чтения). Тольятти: Интер-Волга. 18-33.
- Матюхин А.В., Иваницкий В.В. (1983): Поведение и пространственные перемещения домовых и по-



- левых воробьев в смешанной изолированной популяции. - Прикладная этология. Мат-лы III Всес. конфер. по поведению животных. М.: Наука. 133-134.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. (1996): Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус. 1-226.
- Морозов Н.С. (2000): Долговременные исследования параметров населения птиц природных территорий больших городов: значение и перспективные направления. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III между. конфер. М.: РАНН. 161-162.
- Москвитин С.С., Гашков С.И. (2000): Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири. - Сиб. экол. журн. 7 (3): 351 - 362.
- Москвитин С.С. (2001): Авидинамика центральной части Евразии. - Актуальн. проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 448-449.
- Нанкинов В.Д. (2002): Современное состояние популяций сов Болгарии. - Беркут. 11 (1): 48-60.
- Обухова Н.Ю. (1999): Продолжительность жизни сизых голубей в полиморфных синантропных популяциях. - Генетика. 35 (2): 216-219.
- Обухова Н.Ю. (2000): Динамика фенотипической структуры сизых голубей г. Москвы. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III Междунар. конфер. М.: РАНН. 166-168.
- Паевский В.А. (1985): Демография птиц. Л.: Наука. 1-285.
- Полян П., Лапко Г., Попов Р., Трейвиш А., Нефедова Т. Лухманов Д. (2001): Город и деревня в Европейской России: сто лет перемен. Памяти Вениамина Петровича Семенова Тянь-Шанского. М.: ОГИ. 1-558.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. (1968): Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: МГУ. 1-461.
- Резанов А.Г., Резанов А.А. (2004): Гнездование и охотничье поведение пустельги *Falco tinnunculus* в естественном и урбанизированном ландшафте. - Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках. 12-13: 66-75
- Розенберг Г.С. (2000): К вопросу о формализации роли абиотических и биотических факторов в организации экосистем (на примере растительных сообществ). - Теоретич. проблемы экологии и эволюции (Третьи Люблинские чтения). Тольятти: Интер-Волга. 58-76.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. (1999): Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара. 1-395.
- Сарычев В.С. (2001): Величина кладки и успешность размножения птиц в условиях малых резерватов. - Актуальн. проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 549-550.
- Северцов С.А. (2003). Возможные микроэволюционные следствия иерархической организации популяций позвоночных животных. - Зоол. ж. 83 (2): 109-118.
- Семевский Ф.Н., Семенов С.Н. (1984): Принцип оптимальности и социальная организация животных. - Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушино. 24-35.
- Сеник М.А., Хорняк М.М. (2003): Сучасні зміни в орнітофауні Львова. - Беркут. 12 (1-2): 9-13.
- Скильский И.В., Бучко В.В., Годованец Б.И. (1997): О формировании нового экологического типа вяхири в Северной Буковине. - Беркут. 6 (1-2): 49-52.
- Соловков Д.А. (2003): Хищные птицы долины Оки: распределение, численность и ее изменения. М. 1-16.
- Тищенко А.А. (2003а): Орнитофауна селитебной зоны города Тирасполя. - Орнитология. М.: МГУ. 30: 51-58.
- Тищенко А.А. (2003б): Гнездовая орнитофауна селитебной зоны Тирасполя и некоторые перспективы ее дальнейшего развития. - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практич. конфер. М.: РСХА. 45-48.
- Тищенко А.А., Аптеков А.А., Тучакова Л.П. (2002): Распространение и экология грача в Южном Приднестровье. - Беркут. 11 (1): 79-83.
- Фридман В.С. (1995): Территориальное поведение большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена. - Орнитология. М.: МГУ. 26: 3-13.
- Фридман В.С. (2003): Особенности территориального поведения больших пестрых дятлов в московских и подмосковных лесах: запрещающие и предписывающие факторы освоения городской среды. - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практич. конфер. М.: РСХА. 151-155.
- Фридман В.С., Беликов Р.А. (2003): Альтернативные стратегии эксплуатации территории у оседлых/бродячих больших пестрых дятлов (*Dendrocopos major*) и потенциальные механизмы неустойчивости городских популяций вида. - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практич. конфер. М.: 155-161.
- Фридман В.С., Симкин Г.Н., Кавтарадзе Д.Н. (2000): Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде?). - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III между. конфер. М.: РАНН. 162-170.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.Н., Захарова Н.Ю. (2005): Механизмы формирования авифауны города: жизненная стратегия вида как фактор преадап-



- тации и ее изменяемость под воздействием урбо-среды. - Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. Обзорная информация ВИНТИ. 9: 78-105.
- Храбрый В.М. (1994): Птицы Санкт-Петербурга. Фауна, размещение, охрана. (Тр. ЗИН, т. 236). СПб.: Наука. 1-273.
- Чаплыгина А.Б. (2001): Птицы рода *Turdus* в трансформированных ландшафтах Северо-восточной Украины. - Актуальн. проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 633-634.
- Чаплыгина А.Б., Кривицкий И.А. (1996): Рябинник в условиях трансформированных ландшафтов Харьковской области. - Беркут. 5 (2): 158-162.
- Черенков С.Е., Губенко И.Ю., Тиунов А.В., Кузьмичев А.Ю. (1995): Факторы, определяющие пространственную структуру населения дроздов (*Turdus*) в условиях высокой мозаичности леса. - Зоол. ж. 74 (2): 104-119.
- Щипанов Н.А. (2000): Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих. - Успехи соврем. биол. 120 (1): 73-87.
- Щипанов Н.А. (2003): Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие. - Зоол. ж. 82 (4): 450-469.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В. (2004): Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции. - Успехи соврем. биол. 124 (1): 28-43.
- Юдкин Д.В., Юдкин В.А. (2002): Распределение большой синицы в Новосибирске в период зимовки. - Беркут. 11 (1): 98-104.
- Юдкин В.А. (2002): Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1-488.
- Baglioni V., Marcos J., Bogliani J. (1998): Offprint, dispersal, cooperative breeding and habitat saturation in two crow populations. - Variation in intraspecific behaviour. Abstr. ASAB Summer Meet., Urbino. 13-14.
- Baglioni V., Marcos J., Canestrari D., Griesser M., Andreotti G., Bardini C., Bogliani G. (2005): Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the carrion crow? - J. Animal. Ecol. 74: 842-851.
- Conner R., Craig R., Schaefer R., Saenz D. (1997): Long distance dispersal of Red-cockaded Woodpecker. - Wilson Bull. 109 (1): 157-160.
- Connor E., Courtney A., Yoder J. (2000): Individuals-area relationships: the relationship between population density and area. - Ecology. 81: 734-748.
- Degen G., Otto W. (1988): Atlas der Brutvögel von Berlin. - Naturschutzarb. Berlin und Brandenburg. 8: 1-56.
- Hanski I., Moilanen A., Gyllenberg M. (1996): Minimum viable metapopulation size. - Amer. Natur. 147 (4): 527-541.
- Hanski I.K. (1999): Metapopulation ecology. Oxford: Oxford Univ. Press. 1-399.
- Holling C.R. (1969): Stability in ecological and social systems. - Diversity and stability in biological systems. Brookhaven Symp. in Biology. 22: 128-141.
- Huhta E., Jukka J., Pekka R. (1994): Nest site selection in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and forest fragmentation. - Contr. 21st Int. Ornith. Congr. J. Ornithol. 135 (Sonderheft): 197.
- Jokimäki J., Huhta E. (2000): Artificial nest predation and abundance of birds along of urban gradient. - Condor. 102: 838-847.
- Luniak, M., Mulsow R. and Walasz K. (1990): Urbanization of the European Blackbird expansion and adaptations of urban population. - Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Wroclaw: Ossolineum. 87-199.
- Luniak, M., Kozłowski P., Nowicki W. (1997): Magpie *Pica pica* in Warsaw: abundance, distribution and changes in its population. - Acta Orn. 32: 77-87.
- Luniak M. (2004): Sinurbanization – adaptation of animal wildlife to urban environment. - Proc. 4th int. Urban Wildlife Symp. 50-55. (<http://cals.arizona.edu/pubs/adjunct/snr0704/>).
- Marzluff, J., McGowan K, Donnelly R., Knight R. (2001a): Causes and consequences of expanding American Crow populations. - Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Norwell, MA.: Academic Press. 332-363.
- Marzluff, J., Bowman R., Donnelly R. (2001b): A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. Chapter 1. - Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Boston: Kluwer Academic Publ. 1-17. (<http://www.archboldstation.org/abs/publicationsPDF/Marzluff,etal.Chapter1.pdf>).
- Møller A. (1995): Developmental stability and ideal despotic distribution of blackbirds in a party environment. - Oikos. 72: 2 (228-234).
- Reit J. (2001): Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment – the case of Warshau. - Naturschutz und Verhalten. UFZ-Bericht. 2: 81-85.
- Sukopp H., Reimer W. (Hrsg.) (1990): Stadtökologie. Das Beispiel Berlin. 1-455.
- Sukopp H., Wittig R. (Hrsg.) (1998): Stadtökologie. Zweite Verlag. Hamburg: Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York. 1-402.
- Towards an urban atlas: assessment of spatial data on 25 European cities and urban areas. - European Environment Agency. Environmental issue rep. 2002. 30: 1-132.

В.С. Фридман,
Биологический факультет МГУ,
лаб. экологии и охраны природы,
Ленинские горы, 1, стр. 12,
г. Москва, ГСП-2, 119992,
Россия (Russia).