

СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ГОРОДСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПТИЦ: ФОРМЫ И МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ В УРБОСРЕДЕ

СООБЩЕНИЕ 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

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

Specialized urban populations of birds: forms and mechanisms of the steadiness in urban environment. 2. Ecological and microevolutionary consequences of urban bird population steadiness. - V.S. Friedmann, G.S. Eremkin, N.Yu. Zakharova-Kubareva. - Berkut. 16 (1). 2007. - Ecological and evolutionary consequences of urban bird population steadiness developing during urbanization of "wild" species were investigated. It is shown that population system steadiness determines the diversity of adaptive "aberrations" in ecology, behaviour, life-history this species which are always observed in their urbanized populations. The diversity of "aberration" (and polymorphism by adaptive characters too) increases only in periods in which population is steady and their sustainability is in progress. The increasing of frequencies this "aberration" in urbanized bird population depends only on level the steadiness of species population in this city and not on ecological and behavioural plasticity of individuals or their possibilities of adaptation to urban environment. For example, all of these "aberrations" disappeared in period when urban population decreases through just this period they may to stopped population decreasing. The positive feedback between growth of urbanized population steadiness in same city and accelerating urbanization process for this species in next period were revealed. On account to impact this feedback on population level, urbanization proceed rapidly and directly, it is an autocatalytic process for all "wild" species which ensure the sustainability their population system in settling city. Some criteria of urban population steadiness were established (and opposite symptoms of population unsteady). There are: 1) absence "the limit of growth" urbanized birds populations can to exponentially increase their number in limited space the "archipelago" of urban habitats; 2) birds from sustainable urban populations did not leave the former nesting area after transformation or destroying their typical habitats, they try to stay on the breeding in this range and began to nest in non-typical habitats, build the nest with deviate methods and house it in non-typical places; 3) number dynamic of steady populations are independent from changes of some environment factors which are essential from this species (temperature, food abundance and so on), this dependence appear at once when it turned out that population system is unsteady; 4) birds in sustainable urbanized population will divide into two or more alternative life-strategies on the basis of population division on cohorts "moreover-settled" and "moreover-nomadic" individuals; 5) the dynamic equilibrium the frequencies of alternative strategies in urbanized population keep one's balance in relatively stable urban environment but continually changed under impact of fluctuations urban environment or direct evolution of urban landscape. Successful urbanization process runs to splitting all population of this species in two parts (urban and "rural" or "native") which are not communicating vessels. We established significant distinction between urbanization possibilities of near species (between ecological similar to) which distinguished from different type of organization the population systems. Causal connections between organization type of species population systems and urbanization potential were discussed as well as ecological and evolutionary consequences of urbanization. [Russian].

Key words: sinurbanization, population, metapopulation, strategy, urban gradient, preadaptation.

Address: V.S. Friedmann, Laboratory of ecology and nature conservation, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia; e-mail: wolfl7@list.ru.

Анализ демографических изменений в "городских" популяциях вида по сравнению с "внегородскими" демонстрирует универсальный механизм, обеспечивающий устойчивость воспроизводства урбанизированных популяций птиц и млекопитающих, не исключая, видимо, самого че-

ловека. По крайней мере, он зафиксирован в человеческих популяциях урбанизированных регионов, и уж точно – у населения собственно городов (см. Фридман и др., 2000; Кавтарадзе, Фридман, 2002; генетический аспект проблемы см. Алтухов, 2003). В "городских" популяциях ответ на



неуспех размножения – немедленное использование “нестандартных” приспособлений, “уклоняющихся” форм активности и “новых” способов существования, “комбинируемых” из самых разных видовых приспособлений – но с сохранением той жизненной стратегии, которая задает самые общие характеристики отношения особи к занятой территории, к социальным партнерам, к элементам местообитания и источникам ресурсов (см. Фридман и др., 2006).

Во “внегородских” популяциях неуспех размножения не отклоняет особь от раз избранной онтогенетической траектории, но переносит ее реализацию в другую группировку или даже в соседнюю популяцию. В устойчивых “городских” популяциях успех размножения особи почти не зависит от возраста или ранга. Успех / неуспех размножения определяется точностью выбора птиц “своего места” в структуре городской популяции, и самого адекватного хронотопа приложения индивидуальной активности (см. Фридман и др., 2006).

Такой способ воспроизводства “городской” популяции позволяет одновременно достичь двух целей, в известной степени противоречащих друг другу – максимального использования репродуктивного потенциала резидентов, уже занявших определенную территорию, и немедленного заселения всех сколько-нибудь подходящих участков местообитаний, которые появляются вновь на территории города.

Это противоречивое сопряжение консерватизма и лабильности необходимо для успешного реагирования и на другие изменения среды, экологической и социальной. В данном сообщении мы анализируем:

- каким образом подобное сопряжение возникает при переходе популяционной системы вида в устойчивое состояние (“городской” тип организации), каким образом оно проявляется практически во всех реакциях системы на средовые тренды, несмотря на разнонаправленность, разнотипность и реакций, и средовых изменений?

- какие изменения среды могут нарушать подобное сопряжение, ведут ли они к

снижению устойчивости системы и к прекращению урбанизации?

- каковы экологические и микроэволюционные последствия развития подобного сопряжения, отсутствующего во “внегородских” популяциях вида?

Градостроительная активность в городских ареалах вызывает постоянные “нарушения” ландшафтов, как природных, так и созданных человеком. Эти “нарушения” (пустыри, участки строительства, заброшенные и неиспользуемые территории) возникают с определенной скоростью, “плотность” нарушений закономерным образом меняется вдоль городского градиента по той же зависимости, что и плотность населения города (см. рис. 1). Продуцирование “нарушений” в сочетании с сукцессиями, восстанавливающими растительность в следах “нарушений”, означает постоянное воспроизводство на территории города “островных” местообитаний для самых разных видов, отвечающих разным стадиям сукцессии (см. Sukopp, Wittig, 1998; Авилова, 1998).

Однако “острова” потенциально пригодных местообитаний появляются непредсказуемым (для птиц) образом по всему городу. Столь же непредсказуемо изменяются существующие “острова” лесопарков, парков, городских лесов – они “дробятся”, меняют конфигурацию, фрагментируются внутри в результате развития дорожно-тропиночной сети в соответствующих массивах. Соответственно, городской популяции приходится постоянно разыскивать новые местообитания и перестраивать структуру группировок под изменения существующих, чтобы сохранять устойчивость воспроизводства.

Реакция на изменения среды в “городских” и “внегородских” популяциях: разная диалектика консерватизма и лабильности

Постоянное занятие вновь возникающих “островов” необходимо виду для компенсации потерь местообитаний, проис-



ходящих в результате городского развития. Оно сопровождается ростом “давления” городской застройки на “архипелаг” природных территорий и, соответственно, прогрессирующей фрагментацией, трансформацией и изоляцией отдельных “островов” (см. рис. 1).

Как отметил А.С. Ксенц (1990), для устойчивого существования в городской среде необходимо парадоксальное сопряжение консерватизма и лабильности на всех уровнях иерархии популяционной системы, от поведения отдельных индивидов до реакции всей популяции на определенные средовые тренды. Видимо, все выявленные особенности организации “городских” популяционных систем, (табл. 3, 4, сообщение 1 – Фридман и др., 2006), как раз и обеспечивают сопряжение консерватизма и лабильности особей в популяции.

Например, исследование популяций серой вороны в городах Северной Италии показало строгую связь между средней дальностью перемещений разных категорий особей (молодых в период послегнездовой дисперсии, резидентов, переселяющихся между группировками), и уровнем мозаичности городской среды. Существует некий оптимальный уровень мозаичности главных элементов городской застройки (здания и сооружения, фрагменты древесной растительности, травянистые местообитания – газоны, луга и пустыри), участки открытой почвы). При нем дальность перемещений в городской популяции примерно соответствует расстоянию между соседними районами города и/или соседними участками “городского градиента”, различающимися степенью урбанизации территории.

Во-вторых (и это главное), при оптимальном уровне мозаичности урбосреды характер перемещений единообразен у всех особей в популяции (хотя, естественно, различается в разных категориях особей – послегнездовая дисперсия идет на большее расстояние, чем переселения резидентов между группировками). Когда мозаичность

среды выше оптимального уровня, то популяция ворон делится на группы “сверхоседлых” и “сверхподвижных” особей, уже описанные в сообщении 1.

При мозаичности выше оптимального уровня значительная часть индивидов (особенно молодых) вообще отказывается от перемещений. Они остаются в месте рождения и становятся “помощниками” размножающихся пар (часто собственных родителей). Территориальные особи жестко привязаны к собственному участку и не оставляют его ни при безуспешности размножения в предыдущем сезоне, ни при существенных изменениях экологической обстановки вокруг. У другой части особей (как молодых, так и уже размножавшихся резидентов) дальность перемещений увеличивается настолько, что они совсем выселяются из города.

Найденный “оптимум мозаичности” среды примерно одинаков в разных городах Северной Италии и, видимо, отражает “качество” среды, необходимое для устойчивого существования “с точки зрения” городской популяции ворон (Baglioni et al., 1998, 2005). Продолжение урбанизации, освоение видом более крупных городов с большей мозаичностью среды обитания, или освоение более центральных районов города, должно, естественно, изменять этот оптимум гетерогенности среды в сторону большей степени мозаичности.

Следовательно, оптимальная сопряженность консерватизма и лабильности в популяционной системе вида определяется уровнем нестабильности, изменчивости и гетерогенности его среды в городском ареале. Чем он выше, тем большая лабильность реагирования необходима популяционной системе, чтобы остаться устойчивой при направленных изменениях среды, и *тем больший консерватизм* – в отношении тех характеристик, по которым среда флуктуирует, но направленно не меняется.

“Открытый” и “проточный” вариант организации популяционной системы, вместе с дальним порядком соподчинения тер-



риториальных единиц и обмена нерезидентами внутри популяции нужен для того, чтобы соединить противоположности – высокий консерватизм и высокую лабильность реагирования – в устойчивое и жизнеспособное целое (см. табл. 3 сообщения 1).

Очевидно, дихотомическое деление городских популяций на страты “сверхподвижных” и “сверхоседлых” особей является приспособлением к перманентной эволюции урболандшафта. Как известно, динамика современного города, и особенно “ядер” агломерации, включает в себя, с одной стороны, увеличение урбанизованности территории в центре “ядра”, с другой –

территориальный рост самого “ядра” и индукцию им новых центров урбанизации в регионе (рост городов-спутников 1-го, 2-го, 3-го и т. д. уровня).

Тогда по мере замены старых строений современными зданиями, увеличения их этажности, уплотнения застройки, интенсификации пешеходного потока и т. п. следствий урбанизации “сверхоседлые” особи получают все большее преобладание в центре “урбанизированного ядра”. “Сверхподвижные” особи, тяготеющие к “парковым” и “полусельским” окраинам города, разыскивают новые урбанизированные территории, заселяют их, начиная с периферии, но

Рис. 1. Динамика стрессирующих воздействий городской среды в процессе урбанизации территории, рост устойчивости городской популяции в процессе урбанизации вида. 1–3 – разные варианты взаимодействия популяционных систем с растущим урбанизированным ареалом: 1 – немедленная урбанизация (урбофилы), 2 – необратимое вытеснение из города и зоны влияния урбанизированного “ядра” (урбофобы), 3 – “возвратная урбанизация” после определенного периода существования в зоне влияния “ядра” (виды, переходящие от вытеснения к урбанизации через трансформацию популяционной системы вида в зоне влияния города и в самом городе). Абсцисса – городской градиент (I–III, см. рис. 1 сообщения 1), ордината – уровень воздействия средового стресса на популяцию, если речь идет о самой урбосреде, и устойчивость воспроизводящейся в ней популяционной системы, когда речь идет о видах, осваивающих урбанизированный ареал.

Примечание. Уровень средового стресса определяется общей “плотностью нарушений” местобитаний вида вдоль городского градиента (суммируется из воздействий 1–4 рис. 1, сообщение 1). Σ – изменения “плотности нарушений” местобитаний вида вдоль городского градиента на фоне таких же изменений плотности городского населения (А, см. Лаппо, 1997). Когда устойчивость популяционной системы ниже уровня стрессирующих воздействий среды, вид вытесняется на “более низкие” участки городского градиента, характеризующиеся меньшим воздействием средового стресса (процесс вытеснения 2). Когда устойчивость популяций растет в результате эндогенной трансформации структуры системы, вид осваивает все более “высокие” участки городского градиента, и в конце концов заселяет весь город (процессы урбанизации 1, 3).

Fig. 1. Dynamic of environmental stress level during urbanization the territories, growth of the steadiness in the population systems during urbanization this species (1–3 – different schemes of interactions between population systems and growing urbanized areas): 1 – immediate urbanization (urbophilic bird species), 2 – irreversible exclusion from urbanized area and their impact zone (undoubted urbophobic species), 3 – “recurrent urbanization” after certain period existing this species in city impact zone (species transition from exclusion to urbanization with help the transformation of population system). X axis – urban gradient (I–III see fig.1 in part 1). Y axis – environmental stress level as the question is about urban environment yourself, and the steadiness of population systems as the question is about different bird species, which begin to settle new urbanized area. A – changes of citizens population density along of urban gradient (see Lappo, 1997), Σ – changes of “distribution density” all habitat disturbance along urban gradient in cities.

Comment. If the steadiness of species population system is lower as the environmental stress level, the species will excluded on the “more lower” parts of urban gradient (exclusion process 2). When the population steadiness increase as a result of transition to “sustainable variants” of system structure, the species can to occupy all “more higher” parts of urban gradient (urbanization processes 1 and 3).



на следующих стадиях урбанизации все больше уступают первенство “сверхоседлым” особям, частота которых растет.

В частности, наблюдения за популяцией кольчатой горлицы (*Streptopelia decacoto*) в г. Ужгороде в феврале – апреле показало деление особей на две категории, четко отличающиеся подвижностью в предмиграционный и миграционный период. Часть птиц парами и поодиночке весь день кормится на очень незначительной территории на улицах, в парках, возле мусорных бачков и пр., напоминающая “помоечников” сизого голубя (*Columba livia*). Их можно отнести к истинно оседлым.

Другие же в течение февраля – марта каждое утро стайками по 3–6 особей совершают вылеты из города на север, вверх по долине р. Уж. Вылеты зафиксированы именно в период миграций и не могут быть чисто кормовыми, так как подходящие места для кормления – животноводческие фермы, поля, – также расположены к югу, западу и востоку от г. Ужгорода. Птицы, ночующие на южных окраинах города, летят не к ближайшим полям, но через весь город в северном направлении, т. е. в сторону миграционного пути.

Вечером часть вылетевших птиц возвращается на ночевку в Ужгород; у других особей эти “кормовые” вылеты в определенные дни постепенно перерастают в настоящие миграции. К сожалению, вечером горлицы возвращаются в город поодиночке, не стайками, и в разные часы, а не так одновременно, как вылетают. Это затрудняет точное определение доли “подвижных” особей в популяции, участвующих в переселении между урбанизированными районами (Луговой, 1998).

Уровень нестабильности, изменчивости и гетерогенности урбосреды, освоенной городской популяцией, выражен “углом наклона” городского градиента (рис. 1). Эти наиболее общие характеристики урбосреды выступают фактором средового (энвайронментального) стресса для популяционной системы вида (*environmental stress*, см.

Parsons, 1989; Zhivotovsky, 1997) для популяционной системы вида. Средовой стресс – эффект неспецифических “нарушений” воспроизводства популяции в урбанизированном ареале, связанный с кумулятивным действием разнородных и разномасштабных трансформаций ландшафта, разбросанных по всей территории города. Постоянное появление одних и исчезновение других “нарушений”, вызванных самим развитием города, потому и протекает с некой среднестойчивой скоростью, которая коррелирует с такой же среднеустойчивой скоростью урбанизации региона (Marzluff et al., 2001a, 2001b).

Например, урбанизированное “ядро” увеличивает частоту и “пространственную плотность” мелкомасштабных нарушений растительности в местообитаниях “ближних пригородов” и на “островах” природных территорий в городе. Течение восстановительных сукцессий делается хаотическим, дезорганизованным в пространстве, и слабо связанным с литогенной основой местообитания. Последняя теряет контроль за температурным и гидрологическим режимом почвы, что ликвидирует градиентные изменения растительности между положительными и отрицательными формами рельефа (Sukopp, Wittig, 1998; Коломыц и др., 2000).

В результате всех этих процессов исчезает закономерное распределение разных типов растительности вдоль ландшафтных и экотопических градиентов, мозаика растительных сообществ на территории города становится все более случайной и стохастичной (тем более, чем выше по градиенту рис. 1). Это еще сильнее увеличивает нестабильность и изменчивость среды для животных, использующих разные закономерности в распределении мозаик растительности как ориентиры в выборе территории и развертывании репродуктивного поведения (см. Симкин, 1988; Фридман, 1996).

Поэтому “высота” городского градиента на рисунке 1 задает тот уровень средового стресса, который должен быть “пре-



одолен” устойчивостью популяционной системы, чтобы видовая популяция стала жизнеспособной на территории конкретного города. Сюда входит способность отвечать ростом численности на все благоприятные изменения среды, постоянно колонизировать незанятые “острова”, быстро восстанавливать численность после неблагоприятных изменений среды и/или потери части местообитаний (см. Hanski, 1999).

Неспецифическое воздействие потока “нарушений” местообитаний и урбандиафрагмы на структуру городских популяций птиц или млекопитающих несводимо к эффектам воздействий отдельных изменений среды (частных экологических факторов) на отдельных особей. Грубо говоря, человеческая деятельность – “движущая” сила инфраструктурного и хозяйственного развития городов – ведет к настолько постоянным и быстрым изменениям среды обитания у всех без исключения “городских” видов, что динамика урбосреды “с точки зрения вида” переходит от естественного течения (“стабильность с некоторыми нарушениями”) в режим “медленной катастрофы”.

Эти “катастрофические” изменения среды обитания, взятые в совокупности за период порядка нескольких десятков – сотни лет, создают ощутимое давление “средового стресса” на конкретные популяции: оно, естественно выше в более крупных и быстрее растущих городах (ср. с данными Toward to urban atlas... (2002) где показано аналогичное распределение давлений “средового стресса” на население различных городов Европы).

Городские популяции грызунов характеризуются повышенной чувствительностью к факторам экологического стресса, связанным с нарушением местообитаний и инсультацией биотопов вследствие развития дорожно-тропиночной сети, внегородские – к социальным стрессорам, связанным с переуплотнением. У красной полевки (*Gletrionomys rutilus*) в Прителецкой тайге (Горный Алтай) именно переуплот-

нение группировок выступает в качестве стресс-фактора, стимулирующего андренокортикальную функцию особей. В разреженной и менее стабильной, но устойчивой популяции Новосибирского научного центра главные источники стресса – факторы внепопуляционной природы (Евсиков и др., 1995).

Скорее всего эти стрессоры связаны с появлением высоко изменчивой мозаики нарушений растительности в характерных местообитаниях вида под воздействием рекреации и других эффектов “давления” города. Появление стохастической сети нарушений, с одной стороны, увеличивает кормовой потенциал городских биотопов (при умеренном нарушении), с другой – увеличивает риск использования самых привлекательных в кормовом отношении стадий, что усиливает воздействие на зверьков средового стресса (Жигарев, 2002).

Животные испытывают стресс при пересечении тропинок и других “пятен” нарушений с низким и разреженным травостоем, и других вариантов “открытого поля”, и вероятность стать жертвой хищника здесь особенно высока. Эти “молекулярные” воздействия на зверьков складываются в общий уровень энвиронментального стресса, присущий данной территории.

Уровень нестабильности, изменчивости и гетерогенности среды, заданный городским градиентом, фактически имеет смысл “энергетического барьера”, препятствующего успешной урбанизации вида. Он должен быть преодолен при заселении видом конкретного города за счет общего увеличения лабильности на всех уровнях популяционной системы¹ – роста дальности и интенсивности перемещений особей, “открытости” и “проточности” группировок, увеличения радиуса обмена особями между ними, интенсификации воспроизводства особей в городской популяции.

¹ И главное – увеличение дисперсии средних значений всех соответствующих показателей между разными группами в городской популяции.



Преодолев “барьер” за счет изменений структуры, популяция остается устойчивой при соответствующем уровне среднего стресса.

Это оправдывает совмещение на графике (рис. 1) “субъекта и объекта” урбанизации – “городского градиента”, а фактически уровня среднего стресса, резистентность к которому обеспечивает жизнеспособность популяции. По мере трансформации популяционной системы в сторону “городских” вариантов она не только становится устойчивой к стрессу, но начинает использовать источники стресса (нарушения растительности, изменения ландшафта) для увеличения ресурсной базы и интенсификации собственного размножения.

Иными словами, особи в городских популяциях следуют за самой подходящей средой обитания, в которой реализация жизненной стратегии особи возможна с наибольшей эффективностью. Это относится как к социальной среде (определенная плотность и устойчивость группировок, в которых предпочитает жить и размножаться данная категория особей), так и к тем компонентам местообитаний, которые значимы для поселения вида в городе – от элементов озеленения городских кварталов до “островов” сосняков или дубрав в городских лесах.

Например, в городских колониях сизого голубя при закрывании части чердачных люков исчезают особи, привыкшие влетать и вылетать через них на чердак. В этой ситуации колонию оставляют даже птицы, гнездившиеся здесь 1–3 года и более, а не только недавно прибывшие, хотя в 10–15 м от закрытых проходов есть открытые люки, ведущие в то же самое помещение. “Гнездовые места” исчезнувших особей занимают новые и в той же самой пропорции представителей альтернативных жизненных стратегий, которая характеризовала данную колонию в прошлом (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1987).

В томской популяции большой синицы (*Parus major*) самец из числа периодичес-

ки зимующих в парке регистрировался там трижды из пяти прожитых зим, и два раза зимовал в другой части города. Другой самец-сеголеток, помеченный 17.02.1993 г., загнезвился здесь же в год кольцевания, а спустя 2 года встречался зимой в другом месте на удалении около 3 км. Третий был окольцован осенью молодым, зимовал в месте кольцевания, но был встречен в период миграций 15.03.1995 г. на расстоянии около 3 км. Только на четвертом году жизни он загнезвился в месте кольцевания (Москвитин, Гашков, 2000).

Таким образом, для городских популяций характерно “следование за подходящей средой” на протяжении всей жизни особей, вместо “следования за максимумом репродуктивного успеха” в популяциях “внегородских”, где особи сохраняют верность месту успешного размножения, но меняют его в случае неуспеха (Соколов, 1991). Поскольку в специализированных городских популяциях везде происходит подъем средней продолжительности жизни особей при снижении вероятности репродуктивного успеха в каждый отдельный сезон (и вероятности вообще начать репродукцию), то именно эта стратегия наиболее выгодна с точки зрения максимизации итоговой приспособленности особи.

Особи в природных популяциях, напротив, пытаются максимизировать свой репродуктивный успех в каждом отдельном сезоне. При выборе территории и привлечении партнера они следуют определенным (для каждого вида своим) сигнальным элементам местообитания (Симкин, 1988; Фридман, 1996). Последние представляют собой определенные парцеллы растительности, или определенную мозаику размещения парцелл друг относительно друга, наконец, определенный тип вертикальной организации лесного (и любого иного) растительного сообщества.

В.А. Юдкин (2002) удачно назвал эти ключевые характеристики местообитания *топоархитектурой*. Значимые элементы топоархитектуры местообитания для от-



дельного вида вполне специфичны. “Концентрация” таких элементов в структуре природных сообществ определяет 70–80 % дисперсии уровня численности вида в данной местности, если взять гнездовой период вообще, и доходит до 95 % на стадии формирования гнездовых поселений и распределения территорий. Например, топоархитектура вяхиря (*Columba palumbus*) в Западной Сибири относится к типу “полестье”. В гнездовое время вид обитает на участках, где массивы рослого древостоя чередуются с каким-либо небольшими открытыми пространствами. В районе гнездования должны быть обширные площади твердого грунта, не закрытого высоким густым травостоем или кустарником.

Большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*), напротив, придерживается участков рослого сомкнутого древостоя с преобладанием старых деревьев с толстыми стволами. Первыми заселяются сомкнутые спелые мелколиственные древостои с участием хвойных пород или мелколиственные древостои, примыкающие к хвойным массивам. Корреляция обилия обоих видов с долей площади, на которой соответствующая топоархитектура развита полностью (в процентах от площади всех видовых биотопов в определенной местности) составляет 0,7–0,9 (Юдкин, 2002).

Также у большинства видов, проанализированных в работе В.А. Юдкина (2002), связь плотности населения с характерными элементами топоархитектуры четко прослеживаются и в соседних подзонах. Таким образом, сама “топоархитектура”, и ее отдельные элементы отражают некий инвариант существенных связей вида с территорией и местообитанием, который воспроизводится по всему ареалу с большей или меньшей точностью/полнотой.

Видимо, выделение значимых элементов топоархитектуры местообитания на разных уровнях иерархии популяционной системы вида и на разных уровнях установления отношений особи к определенной территории должно стать задачей диффе-

ренциальной экологии, о которой писал Г.Н. Симкин (1982, цит. по Симкин, 1988).

В подразделенной популяции как системе выделены следующие уровни иерархии. Во-первых, это вся географическая популяция как *панмиктическая единица* с определенным генным пулом. Во-вторых, это *территориально-экологические единицы* – местные популяции со своим специфическим коадаптированным генным комплексом.

Они – элемент подразделенной панмиктической популяции, их генофонд возникает как определенным образом смещенная выборка (отклоняющаяся от популяционной средней по определенным аллельным частотам). Разнонаправленные смещения аллельных частот в разных местных популяциях – территориальных подразделениях общей панмиктической единицы (в свою сторону в каждой популяции) представляют собой результат приспособления к местным условиям именно за счет отбора на индивидуальном уровне (см. Алтухов, 2003).

В третьих, в самом низу иерархии уровней организации популяционной системы вида находятся экологические единицы – элементарные популяции (Щипанов, 2003). Элементарные популяции – это местные сети локальных поселений вида (демов). Каждая сеть обладает собственной устойчивостью и демографической обособленностью, то есть отсутствием направленного обмена особями с другими сетями, даже при отсутствии физических или биотопических барьеров (Щипанов, 2003).

В четвертых, это локальные группировки (поселения, демы), устойчивость которых несобственная: она обеспечена включенностью в общую сеть и устойчивым потоком нерезидентов между демами, быстро занимающих освободившиеся “вакансии”. Наконец, это сами особи: они абонируют некое индивидуальное пространство и меняют его на протяжении последовательных стадий жизненного цикла, в зависимости от изменений среды и перестроек



самой системы группировок – потенциальных мест поселения особи.

Если уровни иерархии популяционной системы заданы особенностями ее собственной организации, то иерархия уровней, на которых устанавливаются отношения особи с определенной территорией, заданы иерархией местообитания внутри вмещающего ландшафта. Во-первых, это выбор особью определенного массива для поселения (как обособленного элемента ландшафтной мозаики на определенной территории). Во-вторых, это выбор определенных местообитаний внутри массива для размещения собственного участка животного. Затем, это структура использования выбранного участка, порядок посещения разных мест (микростаций) при сборе корма, определяется мозаикой растительности внутри участка и особенностями архитектуры лесного полога непосредственно в местах сбора корма (см. Фридман, 1996; Романов, 2001).

Особи в природных популяциях выбирают типичные места для гнездования, ориентируясь по этой высоко дифференцированной и многоуровневой системе “сигналов структуры местообитания”. В случае успешного размножения особь в целом сохраняет привязанность к прежней территории, при неудаче размножения (невстреча партнеров, гибель кладки или птенцов) – пытается переместить территорию, но недалеко – внутри той же группировки или в соседние.

Поэтому во всех “внегородских” популяциях размещение территорий и особенно гнезд индивидов жестко связано с характерными (видоспецифическими) микро-стациями, имеющими сигнальное значение. “Точность наведения” птиц, стремящихся выбрать территорию в оптимальном местообитании, с помощью этой системы ключевых стимулов местообитания, показывает пример с населением зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides*) на северно-западном пределе ареала в Карелии. В контролируемых исследователями лесных мас-

сивах птицы из года в год занимают одни и те же территории на одних и тех же участках леса, зачастую много лет гнездятся в тех же самых земляных нишах, где гнезда пеночек были и в предыдущие годы.

Но сплошное кольцевание взрослых и молодых птиц в течение последних 20 лет показано полное *отсутствие гнездового консерватизма* в данной популяции. Состав гнездящихся птиц ежегодно обновляется полностью, молодые особи и прошлогодние резиденты не возвращаются ни к месту рождения, ни к месту гнездования (Зимин, 2001). В таком случае сигналом, точно указывающим весной подходящие места для выбора гнездовой территории в мозаике растительных сообществ внутри массива, могут быть только некие признаки структуры растительности или формы ландшафта.

Вслед за Г.Н.Симкиным (1988), мы их называем ключевыми стимулами местообитания, тем более что при последовательном выборе места поселения и потом территории птица со структурой местообитания вступает в своеобразный “диалог”, предполагающий столь же поэтапную реакцию на последовательные сигналы, как и при общении с социальным партнером.

Поэтому хорологическая структура популяций определяется парцеллярной мозаикой местообитаний и “концентрацией” сигнальных элементов в каждой из соответствующих парцелл. Плотность поселения вида на определенной территории также прямо пропорциональна концентрации парцелл “разного качества” в мозаике растительности (практическое применение этого вывода см. Преображенская, 1998; Юдкин, 2002).

“С точки зрения” внегородской популяции биотоп представляет собой “лоскутное одеяло” более и менее подходящих участков, а не “архипелаг” безопасных “островов”, разделенных территориями, где гнездование невозможно или почти невозможно. Поэтому ее местообитания являются непрерывными на расстояниях порядка дис-



танций между локальными поселениями в одном массиве, но местообитания городской популяции на тех же дистанциях – островные.

Еще более важно, что и на новом месте размножения переместившиеся особи продолжают ориентироваться по тем же самым сигнальным элементам местообитания, что и в местах предшествующих неудач. Тем самым как бы “предполагается”, что успех, вызвавший перемещение, связан с частными обстоятельствами размножения в прежнем месте (плохая погода, неудача социальных конфликтов с соседями, неспецифический хищник, случайно нашедший гнездо), но отнюдь не с неадекватностью исторически сложившихся экологических предпочтений вида.

Например, взрослые особи краснокрылого трупиала (*Agelaius phoeniceus*), уже размножившиеся в данной группировке, всегда перемещаются в соседние поселения при возможности увеличить успех размножения, то есть занять там территорию, чаще посещаемую самками. Достоверно увеличивается репродуктивный успех самцов, переместившихся на дистанцию < 200 м. Он остается постоянным у резидентов, не переменивших территорию, но снижается у птиц, переместившихся на большее расстояние. Снижение пропорционально дальности перемещения (Beletsky, Orians, 1987).

В большинстве колоний трупиала со стабильными условиями существования возможность увеличить репродуктивный успех путем переселения возникает отнюдь не часто. Она обычно связана с событиями внутри группировки – разделом освободившихся территорий между соседями или их расширением в результате экспансии самца вслед за самкой, подыскивающей место для гнезда за пределами первоначального участка. Поэтому большая часть самцов чрезвычайно привязана к своим территориям, направленные переселения между колониями совершает меньшая – но всегда существенная – часть группировки (Pisman,

1987). Этим особей можно выделить в особую категорию “подвижных резидентов”, в отличие от нетерриториальных птиц из “подвижного резерва”.

Такие же направленные переселения резидентов из одной группировки характерны и для всех территориальных видов воробьиных.

Например, у шалфейной овсянки (*Amphispiza belli*) при перемещении качественные характеристики территории не меняются, но, как правило, увеличивается площадь участка, от которой зависит репродуктивный успех владельца. Средняя дальность перемещения отрицательно коррелирует с успехом размножения в предшествующем сезоне (это общая закономерность для “внегородских” популяций, см. ниже). Перемещения территорий происходят в течение всей жизни; после каждого перемещения репродуктивный успех территориального самца не сильно, но значительно увеличивался, при прогрессивном падении средней дальности перемещений (Petersen, Best, 1987).

Видимо, последовательные переселения из одной популяционной группировки в другую или направленные перемещения участка в одной группировке на протяжении всего жизненного цикла индивида – правило для большинства видов птиц с выраженными территориальными связями. Оно происходит вне зависимости от конкретных вариантов социальной организации самих группировок – ток ли это, колония, скопление территорий моногамных пар, полигинических ячеек или промискуитетных групп, или степени жесткости охраны пространства (т. е. собственно территориальности резидентов).

Сходные переселения зафиксированы у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) (Высоцкий, 1991), и даже у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*). У веснички раньше прилетающие молодые занимают лучшие территории в оптимальных биотопах, откуда их вытесняют старые птицы в пессимальные местообитания. Обретая



опыт успешного размножения, птицы в следующие сезоны постепенно возвращаются на место первоначального выбора. Из-за высокой ежегодной смертности на прежние территории возвращается 20–50 % популяции, из них направленные переселения предпринимает 18 % особей. Средняя дальность переселений взрослых резидентов до 100–300 м, молодых – до 1300 м. В случае неудачи переселений птица оставляет местную популяцию (Jakobsson, 1987; Rådesäter et al., 1987).

Та же самая картина “закрытости” группировок, доминирования ближних переселений зафиксирована в “диких” популяциях сизаря в Средней Азии и Казахстане (см. сообщение 1). Аналогично в “природных” популяциях мухоловки-пеструшки сохранимость автохтонных особей намного выше, чем у иммигрантов ($46 \pm 5\%$ и $32 \pm 4\%$). Иными словами, наблюдается повышенное отселение иммигрантов с данного участка, хотя ежегодное пополнение локальных поселений осуществляется в первую очередь за их счет (79 % и 21 %, Высоцкий, 1991). В городских популяциях мухоловки-пеструшки, очевидно, происходит наоборот (см. Куранов, 2005).

В городских популяциях размещение гнездовых территорий и самих гнезд у отдельных территориальных пар происходит независимо от биотопических предпочтений вида, но в зависимости от распределения внутри мозаики местообитания участков с минимальным риском гибели гнезда и птенцов, пусть даже расположенных в нехарактерных микростациях. Размещение территорий и особенно гнезд особей в городской популяции теряет связь с теми (видоспецифическими) микростациями, которые имеют сигнальное значение для запуска такого же поведения особей в популяциях внегородских.

“С точки зрения” гнездящихся мелких видов птиц, каждый лесной массив в черте города не только является “островом”, но сам по себе представляет “архипелаг” из “островов” с большим или меньшим уров-

нем риска гибели гнезда от специфически городских факторов. Внутри массива “острова” с разным уровнем риска распределены достаточно случайно друг относительно друга. Поэтому “острова” с одним уровнем риска (например, самые безопасные) в среднем находятся достаточно далеко друг от друга. Но именно здесь концентрируются гнезда подавляющего большинства успешных пар у самых разных видов, формирующих городские популяции.

Эти “островки безопасности” невелики по площади, и обычно связаны с микростациями, нехарактерными для поселяющихся там видов. Поэтому на каждом таком “островке безопасности” возникают групповые поселения гнездящихся пар нескольких видов (межвидовые ассоциации, описанные Н.С. Морозовым, 2002). Развитие дорожно-тропиночной сети в большинстве подобных “островов” лишь подчеркивает, что “с точки зрения” особей городской популяции каждый массив образует “архипелаг” относительно безопасных мест гнездования, конфигурация которого постоянно меняется из года в год и даже между первым и вторым сроком размножения.

Городские популяции птиц вынуждены следовать за этими изменениями, если сохраняют жизнеспособность. Они могут это осуществить благодаря высокой лабильности связей между особями в популяции и открытости группировок, внегородские – нет. Здесь источник высокой уязвимости видов с “внегородским” (консервативным) типом популяционной организации, когда их местообитания “захвачены” растущим городом, а они оказываются в ситуации “пассивных урбанистов”, “запертыми” на “островах” вроде бы подходящих местообитаний в структуре урболандшафта.

Благодаря лабильности популяционные отношения адекватно меняются в соответствии с изменением сигналов среды, а неуспех размножения не становится причиной переселений. “Городские” особи меняют территорию лишь в ответ на появление неблагоприятного средового тренда, небла-



гоприятного “с точки зрения” их собственной стратегии. У больших синиц в г. Томске пары сохраняются на весь сезон даже после гибели кладок или птенцов, во “внегородских” популяциях они в этом случае распадаются. Гнездование в том же сезоне с новым партнером почти всегда вызвано гибелью предыдущего. В городе пары, гнездящиеся с новым партнером, или потерявшие гнездо, сохраняют привязанность к прежней территории. В естественных местообитаниях эти события влекут за собой оставление прежнего участка и дальние перемещения (Гашков, Москвитин, 2000; Москвитин, Гашков, 2001).

Отклик “внегородских” популяций на неблагоприятные изменения среды противоположен реакции городских популяций того же самого вида. Это увеличение закрытости группировок, рост всех форм консерватизма в поведении особей – в выборе местообитания, в выборе партнера, в выборе места гнездования в следующий сезон. Это ужесточение территориальной привязанности резидентов вместо интенсификации “замены” на новых особей, большая замкнутость группировки вместо “проточности”. “Неблагополучные” поселения обычно вполне доступны для переселенцев со стороны, но практически не происходит замены местных особей и их потомков на “пришлых” особей – вероятность приобретения ими территорий или партнера падает почти до нуля.

Например, в популяции желны (*Dryocopus martius*) на п-ове Ютландия в 50–70 км севернее границы основного ареала, в течение нескольких поколений зафиксировано постоянное предпочтение собственных потомков в качестве половых партнеров (варианты инбридинга “мать х сын”, “отец х дочь”, и никогда “брат” х “сестра”). Ежегодно в период позднелетней дисперсии птицы из основной части ареала наполняют поселение, многие из них держатся здесь всю зиму, но местные особи отвергают их как брачных партнеров (Christensen, 1995).

Таким образом, во “внегородских” популяциях в ответ на неблагоприятные изменения среды статус и партнер начинают все больше “наследоваться” и все меньше “разыгрываться” в свободной конкуренции индивидов. В первую очередь из круга потенциальных обладателей того и другого исключаются “подвижные резиденты” и нетерриториальные особи из “резерва”. Но именно обмен нерезидентными особями интегрирует отдельные поселения вида в общую “сеть”, устойчивость которой обеспечивает жизнеспособность популяции в изменчивой среде (Щипанов, Купцов, 2004). Поэтому переход от свободной конкуренции за освободившиеся “вакансии” к “наследованию” создает неустойчивость изолированных поселений вида за границами сплошного ареала. У таких группировок резко увеличен риск внезапного вымирания, даже если там постоянно появляются особи с “материка”.

Только в городских популяциях неблагоприятные изменения среды, наоборот, увеличивают “проточность” и “открытость” группировок. Они стимулируют особей репродуктивного “ядра” популяции к интенсивным и дальним переселениям в поисках подходящих “островов”.

В отличие от “внегородских” популяций вида, у нерезидентных особей в городе исчезает положительная обратная связь между продолжительной невстречей партнеров, гибелью кладки, иным сигналом безуспешности размножения в избранном месте, и перемещением в другую группировку или же в соседнюю популяцию.

В этом случае “городские” особи сохраняют привязанность к прежней территории и прежнему партнеру. Сигналом к спонтанному отказу от резидентного статуса и дальнему перемещению с перспективой вхождения в иные группировки здесь выступают лишь определенные изменения среды, отражающие существенные для вида средовые тренды. То есть особь в “городской” популяции реагирует на сигнал об изменении уровня экологического стресса в



своем окружении, а не на какие-то события собственной жизни особи, позитивные или нет.

Во “внегородских” популяциях дело обстоит прямо противоположным образом. Их среда обитания (природный ландшафт) относительно постоянна, и размах изменений почти не выходит за рамки, присущие адаптивной норме. Поэтому успех или неуспех таких событий, как занятие территории, приобретение партнера или размножение фактически превращаются в *сигнал*, оценивающий точность соответствия стратегии индивида среде, так что все особи в популяции могут корректировать стратегию, исходя из данных сигналов. Естественно, “успех” требует не только того, чтобы соответствующие события совершились, но чтобы они совершились в определенный срок, соответствующий среднеоптимальным фенодатам для местной популяции: они предполагаются устойчивыми, если только не происходит направленных изменений климата (см. Forchhammer et al., 1998; Post, Forchhammer, 2002).

В городских популяциях, наоборот, индивид придерживается специализированной жизненной стратегии (одной из N альтернативных). В условиях постоянных изменений экологической обстановки, местообитаний и самого городского ландшафта он периодически подыскивает себе следующую среду, наиболее благоприятную для реализации стратегии. Если эндогенная динамика местной популяции или негативные изменения экологической обстановки вокруг препятствуют реализации стратегии особи на прежнем участке обитания, птицы направленно перемещаются в поселения с более подходящей средой или образуют их заново в других элементах ландшафта.

Соответственно, в городских популяциях не может быть сколько-нибудь выраженных “среднеоптимальных” дат прохождения особями последовательных этапов репродуктивного цикла. Тем более они не могут быть сколько-нибудь постоянны из года в год.

Оптимальный момент всех соответствующих событий в урбосреде, во-первых, определяется жизненной стратегией особи, во-вторых, фактом нахождения или ненахождения ею того сочетания “ключевых элементов” урбосреды, которое наиболее благоприятно для реализации стратегии в данном участке пространства, в третьих – текущими изменениями экологической ситуации.

Для “городских” особей сохранить адекватность реагирования на постоянные изменения среды намного важнее, чем успеть “уложить” каждый следующий этап репродуктивного цикла в некие оптимальные сроки. Соответственно, итоговая приспособленность индивидов в городских популяциях определяется именно скоростью и адекватностью их реагирования на существенные для вида изменения урбосреды. В ее значении “скрыта” способность особей отделять направленные и существенные изменения существенных параметров среды от несущественных флюктуаций, сохранять устойчивость ко вторым как к “шуму” и воспринимать первые как значимый сигнал.

Напротив, в оценке итоговой приспособленности особей во “внегородских” популяциях наибольшее значение имеет скорость прохождения последовательных этапов реализации репродуктивного цикла, из которых главнейшие – занятие территории, приобретение партнера, начало и завершение яйцекладки, переход к устойчивому насиживанию и пр., до вылета птенцов и начала линьки (см. Паевский, 1985; Зимин, 2001). Существенно, быстрее или медленнее популяционной средней оно происходит у данного конкретного индивида, “успевает” или “запаздывает” по сравнению с “оптимальным” сроком наступления соответствующих фенодат?

Для ответа на данный вопрос в естественных местообитаниях достаточно сравнить даты соответствующих событий у конкретной гнездовой пары со “среднеоптимальными сроками” в популяции в целом.



В городских популяциях необходимо сравнить скорость/адекватность реагирования животного на значимые средовые тренды в его окружении с реагированием всей популяции на те же изменения по всей территории города. Конкретные сроки занятия территории и/или начала размножения здесь несущественны, особенно с учетом резкого увеличения *СОПЖ* в городских популяциях (Ксенц, 1990; Козулин, 1991; Обухова, 1999).

Этот “городской” тип реагирования особей на динамику экологической и социальной среды группировок требует вполне определенных условий для того, чтобы быть успешно реализуемым и одновременно выгодным для городской популяции.

Быстрота и направленность перемещений обеспечивается “дальним порядком”, существующим, с одной стороны, в пространственно-этологической структуре городской популяции, с другой – в самой структуре городского ландшафта. В каждом городе формируется так называемый “городской градиент”, отражающий рост нестабильности, изменчивости и гетерогенности всех элементов мозаичной структуры урбосреды в направлении от периферии к центру данного “урбанизированного ядра”.

Соответственно, “городские” особи *прямо противоположны* “внегородским” по характеру реагирования на динамику мозаики среды и на события собственной жизни. “Внегородские” птицы гибко корректируют избранную стратегию поведения в соответствии с любыми изменениями среды и ближайшего окружения, чтобы сохранять прежнюю территорию, прежний состав соседей, и “позицию” особи в системе ранжирования, складывающейся в таких группировках (особенно у певчих воробьиных). Поведенческая стратегия вырождается до оппортунистической и ситуативной тактики, сохраняющей “позицию” особи в составе дема.

“Городские” особи, наоборот, привержены определенной стратегии поведения,

а не территории или не партнеру. Если изменения среды внутри (и вокруг) группировки перейдут некий пороговый уровень, особь оставляет ее, даже отказывается от размножения, но сохраняет приверженность прежней стратегии.

Это связано с повышенным уровнем стресса во всех городских местообитаниях: по сравнению с естественными биотопами того же вида они отличаются аномально высокой степенью фрагментации с такой же высокой нестабильностью условий существования на каждом из образовавшихся “островов” (особенно нестабильностью во времени, см. рис. 1 сообщения 1).

Например, в г. Томске гнездовое сообщество большой синицы формируется наполовину из зимовавших птиц (49,1 %) и из иммигрантов (50,9 %, старый парк “Университетская роща” вокруг учебных корпусов ТомГУ). Иммигранты приходят в парк, начиная со второй половины февраля и по конец апреля. Для зимующих и затем гнездящихся в парке особей ($n = 75$) выбор гнездовой территории жестко задан положением осенне-зимнего участка и стратегией его использования в это время.

Общий характер использования зимовочной территории меняют на протяжении жизни не более 10 % птиц. Остальные жестко привержены “своей” стратегии, что сопряжено со значительным полиморфизмом самих стратегий в городской популяции. Размер индивидуального пространства и подвижность разных категорий особей здесь различаются на несколько порядков.

В городских популяциях большой синицы сосуществуют все режимы эксплуатации индивидуального пространства от регулярного использования небольшой территории с четкими границами (территориальность) до нерегулярного использования обширного пространства, не имеющего сколько-нибудь четких очертаний (кочевки). “Внегородские” популяции отличаются небольшим отклонением биологических характеристик индивидов от популяционной средней. Средние могут меняться в за-



висимости от качества местообитаний; жесткость территориальных связей особи здесь скорее функция места рождения и социального статуса в стае в первую осень и зиму жизни, нежели следствие выбора стратегии самой особью (Керимов, Иванкина, 2001).

Из числа птиц, зимовавших, а потом гнездящихся в парке, 91 % самцов и 75 % самок размещают гнездовой участок в пределах зимовочного. Гнездовая территория граничит с зимовочной еще у 8 % и 17 % особей. У 21 % самцов и 17 % самок гнездовой участок не имеет общих границ с зимовочным. Еще в 6,2 % и 7,1 % случаев новый гнездовой участок примыкал к прошлогоднему. Лишь у 12,5 % самцов и 28,5 % самок зафиксирована смена гнездовой территории с удалением гнезда от прошлогоднего на 330–390 м.

Эта жесткость территориальных связей в томской популяции больших синиц обеспечивает моногамию с многолетним постоянством пар: распавшаяся на зиму, они с высокой вероятностью восстанавливаются на прежнем участке. Отмечено постоянство 3 пар в течение двух сезонов и 2 – в течение трех (Москвитин, Гашков, 2000; Гашков, Москвитин, 2001).

Важно подчеркнуть: влившись в городскую популяцию, мигранты по верности гнездовой территории ничем не отличаются от зимующих резидентов. В городе она чрезвычайно высока у тех и у других: среди особей, гнездящихся в парке на протяжении 2–6 лет, она составляет 81,2 % у самцов и 64,2 % у самок ($n = 30$).

Следовательно, в целом внегородские популяции организованы иерархически. Локальные популяции пополняются, как правило, за счет местного воспроизводства. Доля иммигрантов из соседних популяций, по оценке Л.В. Соколова (1991), составляет около 10–20 %, то есть и локальные группировки, и вся популяция здесь – достаточно закрытые системы.

При эпизодической неудаче в выборе территории и партнера особь перемещает-

ся на относительно “небольшое” расстояние “неподалеку” от прежнего места активности. Если “неудачи” устойчиво повторяются и/или значительны (гибель кладок и птенцов), птицы перемещаются дальше в той же местной популяции. Если ухудшение среды обитания устойчиво или успех размножения повторяется несколько раз, птицы выселяются в соседние популяции или за пределы ареала (инвазия, см. Соколов, 1991).

Городские популяции, напротив, организованы как горизонтальная сетевая система с децентрализованной регуляцией сигналами о существенных изменениях урбосреды вместо регуляции успехом/неуспехом самих особей, как во “внегородских” популяциях. Дальность перемещений из одной популяционной группировки в другую здесь не связана с неуспешностью индивида в выборе участка, размножении или поиске партнера, но лишь с мощностью значимых трендов изменений урбосреды: насколько они долговременны и какое пространство охватывают?

Все отмеченные характеристические черты организации городских популяций определяют их как альтернативу популяционной системе вида в “естественных” местообитаниях. Альтернативны сами популяции, поскольку при освоении урбосреды общая региональная популяция расщепляется на две – “дикую” и дочернюю городскую. Вторая начинает самостоятельное существование в урболандшафте, выпадая из сети географических популяций “дикого” вида (Благосклонов, 1991).

Альтернативны “городской” и “внегородской” типы организации популяционных систем, так как по-разному обеспечивают максимум устойчивости и жизнеспособности “своей” системы в соответствующем типе ландшафта.

Ведь “с точки зрения” видовой популяции, “город” отличается от “не-города” не характером местообитаний, но именно *типом ландшафтной динамики*: к существованию в условиях направленных и бы-



стрых изменений среды приспособиться всего труднее, труднее, чем освоить “нетипичные” или новые местообитания.

Наш анализ показывает, что разные характеристические черты “городских” популяций не независимы, но взаимно обуславливают друг друга как причина и следствие. Они объединены замкнутой системой положительных обратных связей, наличие которых обеспечивает направленное и автоталитическое развитие всего симптома характеристических признаков табл. 3 (см. сообщение 1) в популяциях видов, начинающих урбанизацию на территории конкретного города (рис. 2А).

Появление синдрома соответствующих характеристик в городской популяции служит маркером успешного завершения урбанизации. Точно также направленный “добор” отдельных признаков до полного синдрома при освоении видом конкретного города позволяет определить направление и скорость урбанизационного процесса, включая темпы накопления качественных изменений в организации двух “расходящихся” популяционных систем – “дочерней” городской и “материнской” региональной.

Этим выделенный синдром ключевых признаков “городской” организации популяционных систем чрезвычайно сходен с ключевыми ароморфозами Н.Н. Иорданского (1994), обеспечивающими направленность изменений морфологической организации группы в иных, макроэволюционных, масштабах времени и пространства: появление части признаков стимулирует “добор” организацией всех остальных, и так далее до завершения процесса.

Исходя из этой параллели, трансформация популяционной системы вида из “внегородской” организации в “городскую” в процессе урбанизации может быть названа “ключевой трансформацией”. Она обеспечивает устойчивость системы в условиях нестабильности, направленных и быстрых изменений среды: это именно тот тип “приспособления”, который в условиях ур-

боландшафта больше необходим всей системе, чем отдельным особям (рис. 2А).

Аналогично отдельные проявления “внегородского” способа организации популяционных систем связаны контурами положительных обратных связей в синдроме ключевых характеристик, четко альтернативный описанному выше (рис. 2Б). Он обеспечивает устойчивость системы при относительном постоянстве среды обитания, когда все изменения видовых биотопов представляют собой локальные нарушения, с большей или меньшей скоростью восстанавливающиеся до прежнего состояния, а не направленное развитие структуры ландшафта в некоторое принципиально новое состояние, включая новые пространственные конфигурации биотопов.

С этой эволюцией урболандшафта “городские” виды сталкиваются постоянно. Устойчивость системы в этих условиях требует лабильной, открытой и “проточной” организации, дальний порядок которой соответствует дальнему порядку городского градиента, его “наклону”, задающему темп разворачивания урбанистических изменений ландшафта во времени и в пространстве.

Это отличает городские популяции от *краевых* и *островных*, сходных с первыми по типу динамики и структуре. Краевые популяции возникают на периферии ареала (особенно часто при быстром расселении вида), “островные” заселяют “архипелаги” фрагментированных местообитаний, которые образуются на месте непрерывных природных ландшафтов в процессе хозяйственного освоения территории. Это, например, лесные микрофрагменты – остатки лесных массивов в зоне лесостепи, “острова” болот в урбанизированных регионах вроде Подмосковья. Обитание на “архипелаге” и подверженность “островному эффекту” отличает их от популяций “материка” и сближает с городской популяцией. Хотя местообитания здесь сильно фрагментированы, но несильно изменены и существенно более статичны, чем в городской

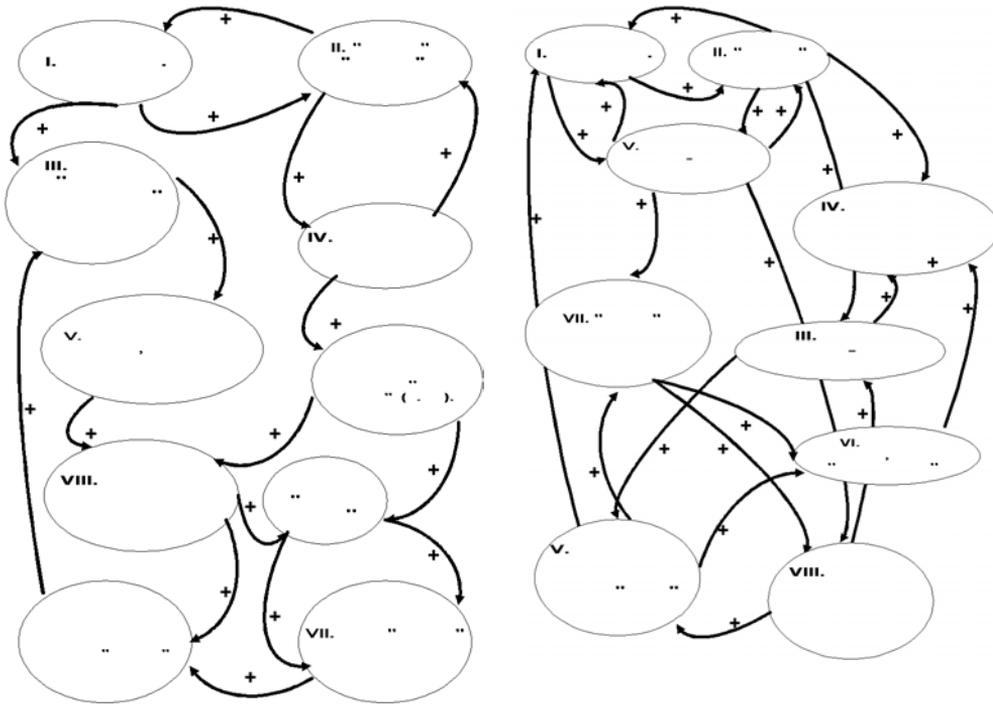


Рис. 2. Система положительных обратных связей между основными характеристиками организации “городских” (А) и “внегородских” (Б) типов популяционных системы.

Обозначения: обзор ключевых характеристик организации популяционных систем см. табл. 3 сообщения 1, (+) – положительные обратные связи.

Fig. 2. The system of feedbacks between key features of “urban types” (A) and “rural and wild types” (B) the population systems in bird species.

Conventional signs: key features the organization of birds population systems in urban and rural or natural habitats see Table 3 in part 1, (+) – positive feedbacks.

популяции (см. Симберлофф, 1988; Захарова, 2000; Очагов и др., 2000).

Устойчивость городской популяции как условие выхода из “экологических ловушек” урбосреды

Выделенные особенности “внегородской” организации популяционных систем определяют их особую уязвимость, как только популяция будет “вобрана” внутрь урболандшафта (например, непрерывные местообитания вида захвачены и расчленены при территориальном росте города). Следование видовым экологическим пред-

почтениям и иным видовым стереотипам в городах почти всегда значит попасть “в экологическую ловушку” (Schläpfer et al., 2003).

Экологическая ловушка возникает из-за того, что при изменении среды непредсказуемо меняется значение источников информации об окружающей среде, используемых живыми организмами. Обычные реакции организмов на данные стимулы тогда уже не ведут к ожидаемым результатам, так что особи избирают плохой биотоп, основываясь на тех самых ключевых стимулах, которые раньше информировали о высоком качестве. Экологические ловушки – часть более широкого феномена эволюци-



онных ловушек, включающих любое рас- согласование между стимулами, обычно используемыми видом при принятии поведенческих или жизненных решений, и результатами, ассоциируемыми с “верной” реакцией на эти стимулы (Schlöpfer et al., 2003)

Для всех “диких” видов современный город – исторически нетипичная среда обитания (Вахрушев, Раутиан, 1993). Поэтому для видовых популяций, начинающих освоение урбосреды город весь представляет собой эволюционную ловушку, для особей, стремящихся максимизировать итоговую приспособленность – ловушку экологическую, несмотря на возможные преимущества обитания в городе (отсутствие хищников, обилие корма, удобства зимовки и пр.).

Урбанизация “диких” видов представляет собой процесс “выхода” популяции из обеих “ловушек” за счет трансформации популяционной системы в сторону устойчивого типа организации. Таблицы 1 и 2 (сообщение 1) показывают, что при определенных стартовых условиях (их определение – тема отдельной статьи) практически все виды способны выйти из этих ловушек и перейти к устойчивому существованию в урболандшафте, а не только виды-генералисты или виды с высокой пластичностью поведения и психики, как часто предполагается (см. Вахрушев, Раутиан, 1993; Корбут, 2000). Хотя они, безусловно, делают это в первую очередь.

Для “диких” видов птиц показано, что в урбосреде риск неуспеха размножения резко повышается именно при занятии характерных видоспецифических местообитаний. Эффект зафиксирован в городских популяциях большинства видов, воробьиных и неворобьиных (см. данные по московской популяции ушастой совы (*Asio otus*) (Воронецкий, Леонов, 2003), большого пестрого дятла (Фридман, 2003), певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и других дроздов в городских и рекреационных лесах (Черенков и др., 1995) и пр.

Конкретные причины неудач могут быть различны – длительная невстреча партне-

ров, “запертых” на “островах” фрагментированных местообитаний, гибель гнезд и птенцов в разных “экологических ловушках”. Но увеличение риска наиболее значительно именно в характерных видовых биотопах, что определяет урболандшафт как “экологическую ловушку” для осваивающих его видов.

Например, успешное гнездование зяблика (*Fringilla coelebs*) в городских и рекреационных лесах Центрального Черноземья России возможно только под прикрытием колоний рябинников (*Turdus pilaris*). На остальных территориях при довольно высокой численности вида успешность размножения очень низка, и поддержание численности требует ежегодного притока особей извне.

Вообще, на городских и других антропогенно преобразованных территориях групповые и колониальные поселения т. н. “ключевых видов” (дрозд-рябинник, озерная чайка (*Larus ridibundus*), в меньшей степени чибис (*Vanellus vanellus*)) как бы притягивают к себе многие другие (одиночно-гнездящиеся) виды. “Под защитой колонии” они находят лучшие гнездовые возможности в условиях пресса неспециализированных хищников.

Их собственное участие в окриковании хищника и т. п. формах коллективной защиты увеличивает успех размножения “ключевого вида”. Например, успешность размножения в самых крупных смешанных колониях рябинника достигает 70 %, чибиса – 51 %. В менее крупных колониях успешность размножения в 1,5–2 раза ниже; для мелкой моновидовой колонии чибиса – всего 12,9 % (Климов, 1990).

Рост трансформации лесных сообществ при включении их в структуру урболандшафта, с одной стороны, вызывает некоторое увеличение среднего размера кладки. Причина этого – рост продуктивности растительности и подъем биомассы беспозвоночных при умеренном нарушении лесных сообществ совокупным действием фрагментации извне и инсультации (Huhta et



al., 1994; Жигарев, 2002). С другой стороны – относительная величина потерь гнезд и выводов от неспецифических хищников (серая ворона (*Corvus cornix*), кошки, собаки и пр.) возрастает прямо пропорционально степени фрагментации местообитаний как в городе, так и в пригородных лесах. Разоряемость гнезд видов-пассивных урбанистов на “архипелаге” прямо пропорциональна степени фрагментации, т. е. уменьшению площади “фрагментов” и увеличению их изолированности (Hanski, 1999).

Постановкой искусственных гнезд с “кладкой” яиц японского перепела (*Coturnix japonica*) в городских парках в разных точках городского градиента показано, что общий риск разорения гнезда (он отражает суммарное воздействие неспецифических хищников на популяцию), закономерно меняется вдоль градиента (рис. 1). На исследованной территории комплекс видов-неспецифических разорителей гнезд был представлен сорокой (*Pica pica*), серой вороной, большим пестрым дятлом, белкой (*Sciurus vulgaris*), а также чайками.

Разоряемость искусственных гнезд максимальна в центральных районах города и линейно падает к его окраинам, достигая минимума в пригородных лесах. Важно подчеркнуть, что, во-первых, разоряемость искусственных гнезд на определенных участках градиента (в центре ли, на периферии города) практически не меняется по годам. Во-вторых, линейное падение вероятности гибели гнезда от центра города к его окраине зафиксировано во всех исследованных городах Финляндии (Оулу, Кемиярви и Рованиemi). “Угол падения” риска разорения гнезда почти не зависит от размера города, его планировочной структуры, но зависит от степени урбанизации территории в центре, на окраине города и в промежуточном “кольце” между ними. Зафиксировано резкое увеличение разоряемости искусственных гнезд при переходе от городских лесов к лесопаркам и искусственным паркам (в местообитаниях одно-

го и того же типа), отражающее ту же самую закономерность.

Чем сильнее растительность и ландшафт некой территории изменены воздействием “городского метаболизма”, тем выше риск попадания вида в “ловушку” при выборе видоспецифических микростадий. Действительно, в одних и тех же местообитаниях гнезда, специально укрытые растительностью, разорялись в существенно меньшей степени, чем расположенные по соседству, которые просто располагали в характерных видовых микростадиях (Jokimäki, Huhta, 2000).

У видов, успешно освоивших городскую среду, роль подобного “укрывания” гнезд выполняют различные “уклонения” от видового стереотипа, следствием которых становится гнездование в нетипичные сроки, размещение гнезд в нетипичных местах и т. п. Но чтобы “уклонения” появлялись массово и захватывали всю популяцию, последняя должна быть устойчивой; для этого недостаточно просто поведенческой пластичности особей и отбора наиболее “пластичных” индивидов.

Это позволяет считать вероятность гибели гнезд, “размещенных” птицами городской популяции в определенных районах города, функцией положения соответствующей территории на городском градиенте, отражающем уровень “давления” среднего стресса на популяцию в определенной точке городского ареала, а не функцией конкретных условий среды в месте размещения самого гнезда. То же относится ко второй составляющей риска попадания городских популяций в “экологические ловушки” – к риску длительной невстречи партнеров, вызванной “островным эффектом”.

Но, сформировав устойчивую, жизнеспособную городскую популяцию, вид выходит из “экологической ловушки” за счет расширения спектра местообитаний, способностей гнездования, набора кормов, вообще расширения “городской” экологической ниши в процессе урбанизации. Например, в рекреационных лесах Липецкой области



улучшение кормовой базы в лесных микрофрагментах позволяет большинству насекомоядных воробьиных увеличить кладку по сравнению с поселениями в нефрагментированных массивах.

Рост среднего размера кладки на 3–18 % зафиксирован у зяблика, дроздов певчего, черного (*Turdus merula*) и рябинника, жулана (*Lanius collurio*), славок садовой (*Sylvia borin*), серой (*S. communis*) и ястребиной (*S. nisoria*), у обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*) и лесного конька (*Anthus trivialis*). Но репродуктивный выход “островных” популяций у большинства видов ниже, чем на “материке”, из-за роста разоряемости гнезд пропорционально фрагментации местообитаний, интенсификации неспецифического хищничества врановых, белок, куньих и пр. (Jokimäki, Huhta, 2000; Сарычев, 2001).

При поселении же непосредственно на городской территории, за пределами крупнейших лесных “островов”, или при гнездовании в растительности внутри кварталов гибель гнезд и птенцов от хищников резко падает. Например, рост успеха размножения на 12–35 % у садовой горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), большой синицы и мухоловки-пеструшки в г. Томске связан именно с падением пресса хищничества в городских местообитаниях по сравнению с аналогичными массивами в зоне рекреационных лесов (Куранов и др., 1991).

В городских популяциях видов, специально исследованных в этом отношении, интегральный риск настолько высок, что был бы невыносим в “естественных” популяциях, особенно с учетом резкого повышения в городе доли негнездящихся птиц (“подвижный резерв”). “Городские” особи остаются в районе разоренного гнезда и компенсируют высокую разоряемость увеличением числа повторных кладок в нехарактерных микростациях (см. Черенков и др., 1995; Морозов, 2000 и выше).

Рост *СОПЖ* и большая ресурсообеспеченность особей в городских популяциях делают это поведение выгодным: за счет

него репродуктивный выход городских популяций растет сильнее, чем рос бы при большем успехе размножения и меньшей *СОПЖ*, наблюдаемых во внегородских биотопах (см. табл. 4 сообщения 1).

Большая продолжительность жизни в урбосреде, где многие факторы смертности ослаблены или отсутствуют, делают более выгодным не менять участок после неудачного размножения, но добиться успеха в следующий сезон за счет модификаций поведения, выбора нетипичных мест размещения гнезда и т. п. “уклонений”. Они восстанавливают адекватность поведения особи в урбосреде, обеспечивают устойчивость встречи партнеров и успех прохождения репродуктивного цикла с учетом конкретной обстановки в индивидуальном пространстве животного, тем самым выводя популяцию из “экологической ловушки”.

Другой пример – в городах много выше риск травмирования и гибели особей в несчастных случаях, вызванных техническими объектами (движение автотранспорта, работающие механизмы, стеклянные поверхности и пр.). Но именно в городских популяциях кряквы (*Anas platyrhynchos*), черного дрозда, большой синицы (видимо, и других “городских” видов) особенно высок процент особей с успешно зажившими тяжелыми ранениями, которые в “естественных” местообитаниях привели бы к смерти (Luniak, 2004).

Риск не встречи потенциальных партнеров, “запертых” во фрагментированных местообитаниях, компенсируется резким ростом подвижности птиц из “резерва” и самих резидентов. Они обследуют все подходящие “островки” местообитаний по территории города, своевременно заселяют все вновь возникающие участки (табл. 4 сообщения 1). “Проточность” группировок, “дальний порядок” обмена особями еще больше увеличивают эффективность этого поиска, преодолевающего “островной эффект”.

Таким образом, особи городских популяций в ответ на изменения среды легко



перемещают индивидуальный участок в очень удаленные районы города, если мозаика среды там соответствует стратегии особи. И наоборот, если урбосреда “с точки зрения” особой остается константной по неким существенным характеристикам, птицы сохраняют привязанность к одному участку, даже если попытки размножения здесь были неудачны.

В результате этой специфической организации (см. рис. 2) городские популяции фактически не являются подразделенными, даже если местообитания вида образуют “архипелаг” изолированных “островов”.

Анализ экологически близких видов¹, в разной степени освоивших урболандшафт, формирующих в нем более-менее жизнеспособные популяции, демонстрирует, что разнообразие приспособлений к урбосреде, реализуемых в городе отдельными особями, *прямо пропорционально устойчивости* популяционной системы. Рост же разнообразия “нетипичных” способов гнездования, кормодобывания, оборонительного поведения и т. п. “уклонений” от видовых стереотипов, поднимает итоговую приспособленность городских особей и “выводит” популяцию из экологической “ловушки”.

Поэтому способность популяционной системы к переходу в состояние наибольшей устойчивости под воздействием градиентных изменений средового стресса – самая существенная преадаптация для успешного освоения урбосреды “дикими” видами, залог успешности и необратимости всей последующей урбанизации. Трансформация популяционной системы из “внегородского” состояния в “городское” представляет собой *адаптацию широкого значения*: она облегчает виду дальнейшее освоение городов вне зависимости от конк-

ретных условий осваиваемых местообитаний.

С другой стороны, разнообразие конкретных “уклонений” в городской популяции почти не зависит от исходного разнообразия приспособлений особей в материнской популяции региона. Например, в Харьковской области из дроздов рода *Turdus* наименее чувствителен к антропогенному прессу и склонен к урбанизации рябинник, наиболее – черный дрозд, Деряба (*T. viscivorus*), белобровик (*T. iliacus*) и певчий дрозд занимают промежуточное положение.

На увеличение антропогенного пресса слабо урбанизированные популяции черного и певчего дроздов реагируют *сужением* “экологической валентности”: уменьшением параметров гнезд, особенно у черного дрозда, снижением разнообразия строительного материала, уменьшением размеров и объема яиц в городах в отличие от внегородских территорий. Один из признаков падения жизнеспособности – большой риск разорения гнезда в городах у черного дрозда не компенсируется обычным в этом случае учащением повторных кладок.

Эти видовые популяции с “суженным” экологическим спектром крайне неустойчивы в урболандшафте. Совокупный успех размножения за год у неурбанизированного черного дрозда составляет 48,53 %, у певчего – 62,12 %, урбанизированного рябинника – 80,0 %. Успех размножения первых двух видов к тому же уменьшается в направлении от окраин к центру города, у рябинника и дерябы он не меняется или даже увеличивается.

При успешной урбанизации освоение урболандшафта, напротив, расширяет спектр приспособлений вида и разнообразит их, расширяя “городские” ниши в целом – в отличие от сужения ниш неустойчивых видов. Негативные изменения экологической ниши зафиксированы у черного и певчего дроздов, у урбанизированного рябинника не обнаружены вовсе (Чаплыгина, Кривицкий, 1996; Чаплыгина, 2001).

¹ Близкими считали виды, таксономически близкие (обычно одного рода), сходные между собой морфоэкологически и трофически. Практически всегда составляют одну гильдию, то есть “расходятся” по одному ресурсному измерению, а в городе вообще почти идентичны.



Певчий дрозд в городских лесах Москвы и рекреационных – Подмосковья так же бурно реагирует на опасность у гнезд и легко бросает кладки, как во “внегородских” популяциях. Но частое разорение гнезд у “городских” птиц увеличивает интенсивность (и успешность) повторных размножений поблизости от прежнего участка, а во “внегородских” популяциях – увеличивает вероятность оставления участка и перемещения в другой район, ликвидирует возможность повторного гнездования.

Успешность повторных попыток размножения в урбанизированных популяциях певчего дрозда намного выше, чем самых первых. Это достигается использованием нетипичных гнездовых микростадий, “аберрантных” вариантов размещения и укрытия гнезда. Первые гнезда певчий дрозд размещает в основном в основании лап небольших елочек, где их легче всего найти и разорить (тем более, что под воздействием рекреации падает защищенность и растет просматриваемость куртин подроста). Риск “вторых” гнезд в “нетипичных” местах много ниже, чем первых в видоспецифических микростадиях: птицы направленно располагают гнезда в наиболее укрытых и безопасных местах, даже если это требует “нетипичного” размещения (Черенков и др., 1995; Морозов, 2000).

Но подобное расширение ниши в ответ на неуспех первого размножения совершенно не обнаружено в популяции певчего дрозда в окрестностях Харькова ввиду гораздо меньшей урбанизованности вида в регионе, хотя норма реакции неизменна по всему ареалу (Чаплыгина, 2001).

Другой пример: с 1980 г. речные крачки (*Sterna hirundo*) упорно гнездятся на шламонакопителях Новочебоксарских очистных сооружений. Это ведет к массовой гибели первых кладок из-за резких колебаний уровня воды во время циклов обсыхания старого – добавления нового шлама с изменением конфигурации и размера отmelей. Но птицы не уходят с данной территории, и делают вторые кладки в аналогич-

ных биотопах за пределами очистных сооружений. Несмотря на формально очень низкий успех размножения в каждый сезон, в целом за 15 лет численность крачек в этом районе выросла с 28 до 150 пар (Глушников, 1997).

Следовательно, разнообразие приспособлений, накапливающихся и распространяющихся в городской популяции, есть функция устойчивости системы. Оно не зависит от исходного разнообразия признаков в выборке первоначальных колонистов, ведь видовая норма реакции черного дрозда по всем “измерениям” экологической ниши гораздо шире, чем у белобровика, дерябы или рябинника (ср. Преображенская, 1998). Рост разнообразия приспособлений, расширение “экологической валентности” вида в процессе урбанизации компенсирует больший уровень риска, присущий городской из-за эффектов “экологической ловушки”.

Он позволяет всей популяции экспоненциально расти при снижении среднеожидаемой вероятности успеха каждой отдельно взятой попытки размножения особи. Совершенно то же самое, между прочим, происходит в человеческих популяциях: урбанизация территории и демографические изменения в урбанизированных популяциях превращают города в центры аутбридинга, несравнимые ни с чем существовавшим ранее. Сперва они ведут к росту населения в геометрической прогрессии и затем к демографическому переходу и стабилизации (Кавтарадзе, Фридман, 2002; Алтухов, 2003).

Соответственно, среднеустойчивый уровень численности, долговременная жизнеспособность городских популяций¹ обратно пропорциональны успеху размножения особей в каждый отдельный сезон, для “внегородских” популяций типична прямая

¹ Ее можно обозначить как сохраняемость вида в составе городской фауны – вероятность невымирания в городских местообитаниях на определенный период времени вперед.



зависимость. Например, в Воронеже разоряемость гнезд сороки в лесопарковой зоне гораздо выше, чем в жилой и промышленной (здесь из 33 гнезд с известной судьбой уцелело 8, во втором случае – 13 из 22). Средний размер кладки сорок не различается во всех 3 районах города, но наибольшая плотность гнездования именно в лесопарковой зоне. Здесь местообитания вида ближе к “внегородским” аналогам: в процессе территориального роста города численность сороки в этой зоне растет, в жилой и промышленной – снижается, несмотря на относительное уменьшение площади первой зоны (Смирнов, 2001).

Следовательно, ответ на вопрос о возможности урбанизации конкретного вида, потенциальной скорости протекания процесса в конкретном городе заключается в том, удастся ли обеспечить устойчивость популяции в колонизируемом урболандшафте. Еще точнее, перспективы урбанизации “диких” видов определяются соотношением скоростей двух противоположных процессов. Во-первых, “движением” популяционной системы вида к состоянию наибольшей устойчивости, во-вторых, эволюцией самих урбанизированных ареалов. Скорость и радикальность изменений мозаики местообитаний и планировочной структуры города определяют уровень среднего стресса и, следовательно, высоту “энергетического барьера”, который популяция “берет” увеличением устойчивости системы. Отсюда устойчивость популяционной структуры в процессе урбанизации должна расти быстрее, чем в процессе развития города растет уровень среднего стресса. Успешная колонизация урболандшафта, достигается лишь при длительном (5...10...15 лет) превышении уровня устойчивости системы над уровнем стрессирующих воздействий среды обитания (рис. 1, см. также Фридман и др., 2005).

Другие доказательства зависимости приспособительных возможностей особей-элементов системы от устойчивости всей популяции, дает анализ изменений часто-

ты уклонений “городских” птиц от обычных сроков размножения, успеха/неуспеха размножения “уклонившихся” пар на стадии роста численности городской популяции и в фазе спада. То же можно сказать и о других “уклонениях”, которыми городские популяции перенасыщены.

Например, важный фактор повышения эффективности кормодобывания в городах – способность “городских” птиц использовать искусственное освещение, чтобы успешно кормиться в сумерках и даже ночью. Во всех городских популяциях черного дрозда отмечено регулярное пение и кормление птиц в темноте, неизвестное в естественных местообитаниях. Городские сизари также активны ночью практически везде. В урбанизированной популяции полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Варшаве развивается дневная активность, зверьки свободно появляются на открытых местах в светлое время суток, чего избегают во “внегородских” популяциях (Luniak, 2004).

Столь же существенна способность большей части городских особей размножаться далеко за пределами обычных сроков репродукции. Это важный фактор устойчивости воспроизводства всей популяции, даже если учесть “в норме” более раннее начало размножения и большую растянутость репродукции в условиях города.

Например, у кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*) наблюдается до 2% зимних гнездований, переход городских черных дроздов к регулярному пению зимой обеспечивает экстремально раннее начало гнездования, повышает репродуктивный выход в популяции. В городах черный дрозд делает 2–3 кладки в сезон, в лесных массивах вне города – 1–2 (Luniak, 2004).

В период устойчивости и быстрого роста группировки сизых голубей г. Перми в 1977–1980 гг., ориентированной на кормление ячменем с близлежащего пивзавода, брачное поведение птиц проявлялось с конца декабря, первые кладки отмечены с конца января. Размножение продолжалось до конца сентября. Всего в период с января по



май репродуктивный выход группировки составил 1,2–4,1 кладки/пару, в зависимости от плотности колонии (Ангальт, 1989).

Приспособительный характер таких индивидуальных отклонений очевиден. Когда часть популяции следует “абerrантным” стратегиям, это значительно увеличивает репродуктивный выход, особенно в самых плотных группировках, где поведение соседей – основной источник “помех” размножению резидентов. Тем более, что плотные группировки с максимальной концентрацией “помех” расположены в лучших кормовых условиях и наиболее существенны для воспроизводства всей популяции.

По данным А.С. Ксенца (1990), в самых плотных поселениях сизого голубя в Томске размножается лишь 10–15 % птиц. Успех размножения низок: только 8–14 % молодых доживают до 25–30-дневного возраста (в процентах к числу отложенных яиц). Дело в том, что в плотных колониях увеличивается частота помех размножению со стороны третьих особей. И именно в плотных колониях отмечен наибольший процент пар, размножающихся зимой, как это описано для г. Перми.

Очевидно, интенсивность “помех” экологической среды (средовых стрессоров) максимальна в условиях низкой ресурсообеспеченности (разреженные поселения). В самых плотных/многочисленных группировках, существующих в оптимальных кормовых и гнездовых условиях, “помехи” размножению связаны с социальными стрессорами. В обоих случаях очевидна адаптивность всяких “уклонений” в сроках размножения, в выборе мест гнездования, и типа расположения гнезда, позволяющих избежать воздействия “помех”, – конечно, при адекватном выборе способа “уклонения”.

Но, как это ни парадоксально и “невыгодно” для популяции, частота “уклонений” всегда *падает в периоды депрессии* численности, хотя, казалось бы, именно тогда популяция должна мобилизовать все возможности увеличения репродуктивного выхо-

да, так что учащение “уклонений” адаптивно именно в период спада. Но на деле происходит прямо обратное! Сокращается и выраженность каждого отдельного отклонения “городских” особей от видовых поведенческих стереотипов, падают частота и разнообразие отклонений в городской популяции.

Последнее падает почти на порядок и возрастает вновь только после того, как численность вида в силу внутренних причин стабилизируется или начинает расти (т. е. независимо от возможного приспособительного значения “уклонений”). Увеличение частоты отклонений поведения особей от видовых стереотипов повторно фиксируется лишь на этапе роста.

Например, в период антиалкогольной кампании пивоваренный завод в Перми был перепрофилирован, лишив окрестные группировки сизарей обильного источника корма. В 1985–1988 гг. брачное поведение птиц в тех же самых колониях появляется не раньше конца февраля, а первые кладки – не раньше начала марта. Сезон размножения в сокращающейся популяции длится лишь до конца июля, а репродуктивный выход падает до 0,9 кладки/пару.

Обратите внимание, прежний источник корма не уменьшился и не исчез, он лишь существенно изменился (окрестные кварталы вместо зернохранилищ), стал более рассеянным и менее устойчивым. В этой ситуации виду было бы полезно сохранить прежнюю частоту случаев “аномального” размножения и даже повысить ее, чтобы поддержать прежний уровень репродуктивного выхода – тем более, что кормовая база вполне позволяет.

Накопление отклонений в городской популяции ведет также к расширению ниш и увеличению перекрывания их у близких видов. Но большее перекрывание ниш в городских популяциях близких видов ведет лишь к *конвергенции ниш*, но не к обострению конкуренции между ними. Эта конвергенция обнаружена у “городских” видов мышевидных грызунов, устойчивых в ус-



ловиях города даже в случае столь “мягкого” и постепенного воздействия города, как рекреационная нагрузка на городские леса и парки.

На участках леса, не подверженных рекреации, экологические ниши (и характерные местообитания) близких видов в значительной степени разделены. Например, малые лесные мыши (*Apodemus uralensis*) приурочены к “неморальным” сообществам, рыжие полевки (*Cletrionomys glareolus*) – к “сухим” и “болотистым” растительным сообществам, имеющим “таежный облик”.

На участках рекреационного использования индивидуальные участки лесных мышей полностью (100 %) пересекались с участками рыжих полевок. Под воздействием рекреации также пропадает избирательность биотопических предпочтений разных видов: все устойчивые виды становятся эвритопными и биотопически пластичными. Например, у лесной мыши не обнаружено предпочтения каких-либо участков растительных ассоциаций и иных неоднородностей мозаичной среды (почвенного, эдафического характера), явно избегались лишь участки ксерофильного сосняка.

В годы депрессии численности виды-доминанты в естественных мозаичных биотопах – лесная мышь и рыжая полевка – оптимально делят территорию, предпочитая разные микроусловия и разные типы растительности. На участках, нарушенных рекреацией, микробиотопические ниши обоих видов начинают полностью перекрываться при исчезновении сколько-нибудь видоспецифических предпочтений микростаций того и другого вида (Жигарев, Шаталова, 1985).

Сильная конвергенция местообитаний устойчивых видов также связана с концентрацией зверьков в общих “островках безопасности”, на участках с наибольшей доступностью пищевых ресурсов (семян и зеленой массы). Это увеличивает степень перекрывания ниш разных видов. При умеренной рекреационной нагрузке исходно

экологически разные виды оказываются в одних и тех же частично трансформированных местообитаниях с наилучшими кормовыми и защитными свойствами. Под воздействием рекреации у разных видов достоверно увеличивается перекрывание не только самих экологических ниш, но и их оптимумов, вплоть до статистической идентичности последних (Жигарев, 1993).

Например, для малых лесных мышей “сухие” и “болотистые” сообщества с “таежным” обликом – в первую очередь “станции расселения”, неблагоприятные для постоянного обитания. Но под воздействием умеренной рекреации именно в этих сообществах позиции вида увеличиваются в первую очередь, особенно сильно в сосняках-черничниках. Локальная плотность вида здесь максимальна (до 60 ос./га), средняя осенняя плотность в 3–20 раз превышает значения для участков леса, не подверженных рекреации, а интенсивность размножения наиболее высока. Сходным образом под воздействием рекреации для рыжей полевки возрастает значение сосняка черничного. Тамошняя плотность населения – 101,8 ос./га – в “природных” местообитаниях фиксируется лишь в широколиственных или в островных лесах (Жигарев, 2002).

Наконец, по мере нарушения растительности рекреационным воздействием происходит рост эвритопности у фоновых видов грызунов, ослабление степени дифференциации видов в отношении предпочитаемых парцелл растительности, уменьшение избирательности предпочтения каждым видом “своей” серии растительных сообществ (Жигарев, 2002). Процесс конвергенции ниш получает тем большее распространение, чем больше рост рекреационной нагрузки вызывает олуговение травостоя, а затем и замену лесных и луговых видов сорной и рудеральной растительностью. Тем более, что сорная растительность, в отличие от лесного и лугового разнотравья, не зависит от градиентов гидротермического режима почвы, протягивающихся



от положительных элементов рельефа к отрицательным (Коломыц и др., 2000).

Но увеличение эвритопности, расширение “городской” ниши происходит лишь у тех видов, популяции которых *остаются устойчивы* при данной интенсивности воздействия. У неустойчивых видов (темная полевка (*Microtus agrestis*)) происходит обратный процесс – сокращение ниши с вытеснением популяций в наименее нарушенные, но пессимальные и нехарактерные местообитания. В ненарушенных местообитаниях темная полевка связана с влажными фитоассоциациями. В рекреационных лесах вид сохраняет стенотопность и не расширяет ниши, но занимает сухие участки нарушенного сосняка-беломошника и мезофильные – ольшанника звездчаткового, противоположные по градиенту влажности (Жигарев, 2002).

Темная полевка также первой выпадает из фауны грызунов рекреационных лесов, причем вероятность вымирания вида на определенной территории резко возрастает после сдвига реализованной ниши в нетипичные местообитания. Важно подчеркнуть, что сдвиг ниши, увеличивающий уязвимость вида к рекреационным воздействиям, вызван именно неустойчивостью популяционной системы к средовому стрессу в условиях постепенного накопления нарушений растительного покрова и дополнительного фактора беспокойства, связанного с нарушением.

Пересечение тропинок связано с преодолением мощного воздействия фактора беспокойства (открытое поле), с риском нападения хищника при переходе пространства, свободного от растительности. По мере развития дорожно-тропиночной сети в рекреационных лесах неустойчивые виды грызунов все больше блокируются внутри относительно ненарушенных “островов” растительности, что парализует нормальное кормление зверьков. Эта неустойчивость в условиях повышенного риска – непосредственная причина вытеснения видов вроде темной полевки, а не конкуренция и

не рекреационное воздействие как таковое (Жигарев, 2002).

Следовательно, неблагоприятный сдвиг ниш стенотопных уязвимых видов или расширение ниш эвритопных устойчивых не связаны с конкурентными отношениями. Во всяком случае, под воздействием рекреации первое происходит существенно раньше, чем второе. Конкуренция же требует продолжительного взаимодействия популяций.

К тому же умеренное нарушение растительности под воздействием рекреации создает безусловный избыток зеленого и семенного корма для грызунов (как по качеству, так и по биомассе). Следовательно, расширение топических ниш у одних и сужение у других видов обусловлено разным уровнем устойчивости соответствующих популяционных систем к разнообразным стрессорам, связанным и с нарушением растительности, и с увеличением стохастической, непредсказуемой мозаичности среды, так и с процессом инсуляризации массива изнутри.

Следовательно, приспособительные возможности отдельных особей в городской популяции (выраженные “нетипичными” способами гнездования, сбора корма, защиты от хищников и пр.) есть функция устойчивости-неустойчивости популяционной системы вида в соответствующем городском ареале. При устойчивости видовой популяции приспособительные возможности растут, увеличивается частота и разнообразие “уклонений” городских птиц от обычного видоспецифического поведения (что ошибочно трактуется натуралистами как “адаптация к условиям города”).

При потере устойчивости и падении численности популяции приспособительные возможности особей сокращаются до жесткого следования видовым стереотипам. Это ведет к еще большей неустойчивости популяции в урбосреде. Например, в рекреационных лесах в паре малая лесная мышь – рыжая полевка именно первый вид сильнее меняет пространственное распре-



деление при меньшей степени расширении ниши. Он же имеет гораздо большую колеблемость численности (Жигарев, 1997).

Если этот направленный сдвиг биотопических предпочтений был бы вызван “проигрышем” одного из видов в конкуренции, он сопровождался бы увеличением смертности (и других показателей увеличения скорости убыли популяции при сокращении темпов воспроизводства). Но в городской популяции интенсифицируются оба процесса: увеличивается гибель самих особей, их гнезд и птенцов в разных “экологических ловушках” и интенсифицируется размножение в оптимальных местообитаниях. Подобная “двойственность” отмечена не только у млекопитающих, но и у птиц (Куранов и др., 1991; Москвитин, Гашков, 2000; Куранов, 2005).

Об отсутствии конкуренции между близкими видами птиц в городских и “пригородных” местообитаниях говорит увеличение перекрывания экологических ниш близких видов птиц (до полной экологической тождественности) именно при ухудшении кормовых и погодных условий.

Так, в осенне-зимний период всякое снижение доступности корма в городских и рекреационных лесах увеличивает перекрывание топических и временных “ниш” у видов-членов синичьих стай (разные виды синиц, пищухи (*Certhia familiaris*), поползни (*Sitta europaea*) и пр.). “Ниши” очерчены на основании вероятности совместных встреч разных видов в определенных микростациях, регулярно посещаемых стай при обследовании собственной территории (Bernier, Grubb, 1985; Иноземцев, 1987). Расширение видовой ниши с большим перекрыванием ниш разных видов-членов синичьих стай в ответ на неожиданное снижение доступности корма и устойчивое ухудшение условий его добывания постоянно наблюдается:

а) в межгодовых сравнениях;

б) при сравнении участков обитания разных стай, различающихся по данному показателю;

в) при сравнении разных периодов существования одной и той же стаи осенью и зимой (более и менее благоприятных), см. Rolando, Robotti, 1985.

Следовательно, эта зависимость устойчиво воспроизводится в широком диапазоне внешних условий и может считаться закономерностью организации многовидовых сообществ в городе. Упрощение ярусно-оконой структуры растительности в процессе урбанизации (которую обследует многовидовая стая в поисках корма) ее усиливает и делает более выраженной (Rolando, Robotti, 1985, ср. Боголюбов, Преображенская, 1987; Иноземцев, 1987).

Действительно, деление городских синичьих стай на три альтернативные стратегии становится гораздо менее выраженным при *общем падении численности*, вызванном интенсивным строительством современных зданий в центре города, распадом крупных колоний, появлением вместо них нестабильных мелких колоний (г. Пермь, Ангальт, 1988). Выраженность альтернативных стратегий в поведении индивидов в годы спада настолько уменьшилась, что стало затруднительным само определение стратегий особей по данным о регулярности их поведения.

Последнее доказывает, что выделение альтернативных стратегий и связанные с ним перестройки пространственно-экологической структуры городских поселений вида – следствие изменений на уровне популяции как системного целого, но не приспособления и отбора на уровне особей. Иными словами, в процессе освоения городской среды индукция приспособительных изменений на уровне особей (и иных уклонений от адаптивной нормы вида) происходит только в устойчивых и жизнеспособных популяциях, особенно экспоненциально растущих. А для этого популяционная система должна перестроиться в сторону вышеописанных вариантов хорологической и социодемографической организации.

“Городской воздух делает свободным” – этот принцип, видимо, применим и к ур-



банизации “диких” видов высших позвоночных. Имеется в виду свобода от ценологических ограничений, возникающих при любой сколько-нибудь плотной “упаковке” экологических ниш видов в сообществе.

Жизнеспособность городских популяций связана лишь с устойчивостью воспроизводства системы в мозаике городских местообитаний, здесь значительное перекрытие ниш не ведет к обострению конкурентных отношений с близкими видами (см. Жигарев, 1997, 2002). Но в “естественных” местообитаниях и при росте численности вида расширение его ниши по любому измерению (спектр микростадий, набор кормов, репертуар кормовых методов и пр.) ограничено нишами других видов гильдии. Здесь рост перекрытия ниш обостряет конкурентные отношения, снижающие жизнеспособность обоих взаимодействующих популяций (Преображенская, 1998; Hanski, 1999).

Это заставляет предположить, что успешное закрепление “диких” видов в городе, в измененных городом пригородных местообитаниях и обратный процесс вытеснения видов при территориальном росте городов связаны именно и только с эндогенными событиями в популяционной системе вида – ростом и падением устойчивости соответственно.

Разные виды в процессе урбанизации (вытеснения) увеличивают устойчивость популяционной системы (или теряют ее) независимо от аналогичных процессов в популяциях других видов, вне связи с интенсивностью межвидовой конкуренции за ресурс. Поэтому авифауна города и отдельных “островов” природных территорий в городе – просто сумма статистических процессов обретения/потери устойчивости, независимо совершающихся в городских популяциях разных видов, а не системное единство с определенной дифференциацией ценологического пространства и определенным способом упаковки ниш близких видов, каковы орнитокомплексы нарушенных природных ландшафтов.

Следовательно, расширение ниш видов, выигрывающих при умеренной рекреации, или вытеснение уязвимых видов, вызвано устойчивостью популяционных систем первых и неустойчивостью у вторых. То и другое независимым образом проявляется в условиях каждого “испытания”, каким становится накопление рекреационно-обусловленных нарушений для определенной территории. Рост устойчивости популяционной системы открывает виду доступ к лучшим кормовым и защитным ресурсам растительности, трансформированной умеренной рекреацией. Неустойчивость же закрывает доступ даже к прежним ресурсам из-за действия стрессоров, вызванных тем же воздействием.

Аналогичное “разделение” близких видов под воздействием специфически-городских воздействий на устойчивые (урбанизирующиеся), с одной стороны, и вытесняемые, с другой, также зафиксировано у птиц (см. табл.). Все воздействия, неотъемлемо присущие урбандошафту (фрагментация, изоляция, трансформация, локальное уничтожение местообитаний, рекреация и пр.) производят “естественный эксперимент” по “оценке устойчивости” популяционных систем, по результатам которого виды-потенциальные урбанисты отделяются от видов, неустойчивых в условиях города. Сепарация повторяется снова и снова на следующих этапах роста урбанизированного “ядра”.

Ближние виды в этом “эксперименте” экологически относятся к одной гильдии и отличаются только тем, что один “выдерживает”, а другой “проигрывает” следующее “испытание” (см. табл.). Наблюдая за его результатами, можно выделить некие универсальные черты популяционной организации, обеспечивающие устойчивость системы в урбандошафте, сравнивая популяционную структуру “выигравших” и “проигравших” видов (табл. 3, сообщение 1).

Следовательно, вышеописанные “расширения” городской экологической ниши суть функция устойчивости и жизнеспособ-



Противоположное реагирование близких видов на локальное уничтожение гнездовых местообитаний (на примере авифауны г. Москвы)

Opposite reaction of closely related species on the local destroy their habitats in urban landscape (avifauna Moscow city for example)

Вид, остающийся на гнездовании в городе, находящий замену утраченным местообитаниям Species remaining in city (finding the equivalent habitats instead of destroyed)	Вид, прекращающий гнездование в городе даже при наличии замены утраченным местообитаниям Species discontinuing the breeding in city even if it is possible to substitute the destroyed habitats
<i>Aythya fuligula</i>	<i>Aythya ferina</i>
<i>Podiceps cristatus</i>	<i>P. nigricollis</i>
<i>Sterna hirundo, Larus canus</i>	<i>L. ridibundus</i>
<i>Gallinula chloropus</i>	<i>Fulica atra</i>
<i>Turdus pilaris</i>	<i>T. iliacus</i>
<i>T. merula</i>	<i>T. philomelos</i>
<i>Anas platyrhynchos</i>	<i>A. querquedula, A. clypeata</i>
<i>Charadrius dubius</i>	<i>Vanellus vanellus</i>
<i>Luscinia svecica</i>	<i>Acanthis cannabina</i>
<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>F. parva</i>
<i>Motacilla citreola</i>	<i>M. flava</i>
<i>Dendrocopos minor</i>	<i>D. leucotos</i>
<i>Oenanthe oenanthe</i>	<i>Saxicola rubetra</i>
<i>Locustella fluviatilis</i>	<i>L. naevia</i>
<i>Eriothacus rubecula</i>	<i>Troglodytes troglodytes</i>
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>S. borin</i>

Примечание. Использованы данные таблицы 2 сообщения 1. Таблица, безусловно, далека от завершения, а отдельные примеры требуют уточнения. Но не вызывает сомнения сам факт существования в городской авифауне “пар” экологически близких видов, противоположно реагирующих на антропогенную динамику местообитаний.

ности популяционной системы, а не следствие более эффективного приспособления особей к городской среде. Синхронное сравнение птиц из городских популяций серой вороны, кряквы и ряда других видов с особями во внегородских популяциях или диахронное – с данными о биологии того же вида 100–150 лет назад, до начала урбанизационных процессов, показали неизменность видовой нормы реакции, присутствие у “внегородских” особей тех же “уклонений” экологии, поведения, морфологии (абerrации), которые объявляются адаптацией к городской среде (см. Корбут, 2000).

Следовательно, в процессе урбанизации вида изменения популяционных систем в сторону большей устойчивости *всегда предшествуют* приспособительным изменениям на уровне особей, создают для них

большие или меньшие возможности. Так что спектр “уклонений” городских особей от видовой нормы есть функция направления изменений системы – в сторону еще большей урбанизации или от нее.

Подытоживая, урбанизацию “диких” видов можно определить как увеличение устойчивости на уровне популяционных систем, реализация которого открывает доступ к дополнительным ресурсам корма, убежищ и безопасности, возникшим благодаря тем же самым специфически-городским условиям и воздействиям.

Например, для внегородских популяций скворца (*Sturnus vulgaris*) характерна повышенная гибель яиц и птенцов во время резких похолоданий. В городе этот фактор смертности незначим из-за образования “острова тепла”. Лучшая обеспеченность кормом определяет более раннее начало



яйцекладки в популяции мухоловки-пеструшки г. Томска (Куранов и др., 1991).

Благодаря лучшей ресурсообеспеченности в городских популяциях средний балл жирности и масса тела птиц и растут в течение осенне-зимнего периода и достигают максимума в конце зимы (данные по серой вороне, Константинов и др., 1988). В неустойчивых городских популяциях масса тела птиц на протяжении зимы не только не растет, но падает также, как в “негородских” (кряквы г. Минска). Из-за дефицита массы, возникающего в период зимовки, минские кряквы даже приступают к размножению на одну-две недели позже, чем в области (Козулин, 1991).

Связав урбанизацию вида с устойчивостью популяционных систем, складывающихся при освоении урбандошадфта, мы получим возможность прогноза перспектив урбанизации отдельных видов в конкретных городах. Он позволит в каждом отдельном случае отделить виды-перспективные урбанисты от таксономически близких и экологически идентичных видов, но неустойчивых на территории того же города.

Прогноз долговременных перспектив сохраняемости “диких” видов в урбосреде наиболее важен в ситуации, когда вероятность невымирания вида в городе нельзя определить просто по наличию местообитаний или подходящих ниш. При равном наличии подходящих местообитаний популяция одного вида будет устойчива на “архипелаге” фрагментированных местообитаний, а другого – нет.

Урбанизированные популяции птиц и млекопитающих: симптомы устойчивости и признаки ее потери

Таким образом, устойчивость городских популяций связана положительной обратной связью с урбанизацией вида. Первое подстегивает второе и наоборот: быстрая и успешная урбанизация подтверждает устойчивость популяционной системы вида, складывающейся из отдельных поселений

на территории города. С другой стороны, устойчивость городской популяции сама по себе расширяет набор экологических ниш, доступных данному виду в данном городе, увеличивает разнообразие местообитаний и тем самым продвигает вид “еще на шаг” до завершения урбанизации.

Быстрота и направленность урбанизации “диких” видов под действием этих контуров положительной обратной связи заметнее всего, когда близкие виды, использующие один общий набор экологических ниш, зачастую гнездящиеся бок о бок, получают разную судьбу в следующие моменты урбанизации. Одни сокращают численность и вытесняются из города, другие сохраняются и растут численно под воздействием одних и тех же событий, связанных с трансформацией одних участков городской территории и восстановительными сукцессиями на других, измененных ранее (см. табл.).

Популяционная система видов-“успешных урбанистов” вынуждена сохранять прежнюю устойчивость воспроизводства при постоянном росте разнообразия “уклонений” особей от видовых стереотипов, и расширения спектра городских местообитаний. В свою очередь, это меняет систему в сторону еще большего приближения к состоянию максимальной устойчивости, описанному в сообщении 1. Оно достигается, по-видимому, только у сформированных специализированных городских популяций, обретающих полную демографическую обособленность от “родительской” популяции региона.

Но немедленная и быстрая урбанизация в ответ на “давление” городских ареалов (траектория 1 на рис. 1) свойственна только меньшинству видов региональной фауны (от 1/3 до 1/2, см. Авилова, Ерёмкин, 2003; Фридман и др., 2005). У большинства оставшихся видов освоение города останавливается, не дойдя до конца. Они хоть и гнездятся на “островах” природных территорий, иногда и в застройке, но их популяции неустойчивы, не пытаются заселить



подходящие местообитания поблизости, и почти не восстанавливаются при локальных изменениях местообитаний. С высокой вероятностью они будут вытеснены из города в следующий период его развития, если не принять специальных мер по созданию экологической инфраструктуры города (экологический каркас, направленный на увеличение жизнеспособности популяций именно этих видов, см. Кавтарадзе и др., 2000; Ерёмкин, Очагов, 2001; Ерёмкин, 2004 и анализ фауны г. Москвы в табл. 2 сообщения 1).

Поэтому необходимо указать основные симптомы устойчивости/неустойчивости видовых популяций в урбанизированных ареалах. Выделение их важнее всего для самого интересного случая *противоположной судьбы* городских популяций близких видов. В силу конвергенции ниш близкие виды в городе различаются именно и только *степенью устойчивости* популяционных систем. Таблица представляет подобные пары видов в авифауне г. Москвы. Сравнение пар видов во всех случаях обнаружило противоположное реагирование разных членов пары на уничтожение или изменение общих для них местообитаний.

Один вид, обладающий большим “динамизмом”, после этих событий остается в районе утраченных мест гнездования, отыскивает (и быстро находит) альтернативные гнездовые станции поблизости от уничтоженных (часто нетипичные). И в конце концов, вид восстанавливает прежний уровень численности. У таких “лабильных” видов после уничтожения основных местообитаний отдельные особи остаются в урбандо-ландшафте в статусе неразмножающегося “резерва” популяции, пока не найдут подходящих местообитаний и не возобновят гнездование.

Например, в середине XX в. из городских лесов Москвы были вытеснены или снизили численность многие виды, связанные с хвойным лесом – клест-еловик (*Loxia curvirostra*), московка (*Parus ater*), гренадерка (*P. cristatus*), чиж (*Spinus spinus*),

теньковка (*Phylloscopus collybita*) и др. “Возвращение” ряда видов этой категории на территорию парка ТСХА было вызвано заменой ели насаждениями лиственницы (Авилова, Ерёмкин, 2003). Их смогли успешно использовать именно те виды “хвойного комплекса”, популяционная организация которых по лабильности и “динамизму” ближе всего к “городским” вариантам (см. табл. 3 сообщения 1): чиж, но не клест-еловик, пухляк (*Parus montanus*), но не гренадерка.

Другой вид из пары после уничтожения тех же местообитаний остается “консервативным”. Его особи исчезают из города, не делая даже попыток гнездиться в ближайших аналогичных местах. Примеры: хохлатая (*Aythya fuligula*) и красноголовая (*A. ferina*) чернети, чомга (*Podiceps cristatus*) и черношейная поганка (*P. nigricollis*), речная крачка и озерная чайка после уничтожения Люблинских полей фильтрации в Москве (табл.).

Сама эволюция урбанизированных ареалов проводит естественный эксперимент, отделяющий на территории города жизнеспособные видовые популяции от нежизнеспособных и неустойчивых. Это своего рода “встряхивание” популяционных систем в лототроне урбанистических нарушений: достаточно лабильные и открытые сохраняют устойчивость воспроизводства, излишне консервативные – нет.

Данные по динамике авифауны г. Москвы дают достаточную выборку “историй взаимоотношения” разных видов с урбандо-ландшафтом, как устойчивых видовых популяций, быстро урбанизирующихся, и пример неустойчивости на популяционном уровне, ведущий к вымиранию (Ерёмкин, Очагов, 2001; Фридман и др., 2005, табл.).

Аналогичный “эксперимент” происходит в случае, когда в город с уже существующей многочисленной популяцией одного вида, проникает другой, близкий экологически и таксономически, урбанизация которого протекает быстрее и заходит гораздо дальше. В этом случае обычно вытесне-



ние первого вида из города, если второй в процессе урбанизации достиг большей устойчивости популяционной системы в том же самом урболандшафте при существенно меньшей численности второго вида в момент начала сокращения первого.

Например, в курортном г. Трускавце (Львовская область) быстрее урбанизирующийся рябинник за 20 лет вытеснил черного дрозда из городских кварталов в лесопарки на периферии города. В XVIII в. в Соловецком монастыре существовала синантропная популяция вяхиры (*Columba palumbus*), прекратившая существование после проникновения сизаря (Фомин, 1797, цит. по Константинов, Асоскова, 1988).

Совершенно аналогично быстро расселяющийся сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*) первые 30–35 лет после заселения нового города (до формирования устойчивой местной популяции) сосуществует с большим пестрым в городских парках, лесополосах и перелесках, а затем вытесняет его из всех таких биотопов на территории городов. Он даже проникает в рекреационные леса пригородов, так же как в островные и байрачные леса (см. Бутьев, Фридман, 2005). Подчеркнем, что во всех случаях подобного вытеснения сам процесс расселения одного и исчезновения другого вида шел при явном избытке местообитаний, корма и других ресурсов, подходящих обоим.

Тогда самая вероятная причина исчезновения одних видов при проникновении других в тот же город – рост неустойчивости городской популяции, вызванный успешной урбанизацией и ростом численности второго вида. Особи второго вида разворачивают свою активность в тех же местообитаниях и районах города, что и особи первого, и тем самым выступают *дополнительным агентом неустойчивости* его популяционной системы.

Потребляя определенную часть ресурсов и используя некоторую долю укрытий случайным образом по отношению к режиму использования той же территории пер-

вым видом, но в среднем в тех же самых местах, особи второго вида дополнительно увеличивают нестабильность и изменчивость среды обитания для первого. Так как это происходит в однотипных местообитаниях и в одних и тех же местах, особи второго вида усиливают “давление” среднего стресса на популяцию первого вида, а экологическая близость обоих ведет к тому, что дополнительный рост нестабильности и изменчивости среды обитания избирательно падает на популяционные группировки первого вида.

Тогда “вытеснение” одного вида при урбанизации другого близкого ему связано с разной устойчивостью популяционных систем обоих, а не с конкуренцией того и другого вида. Сопряженный процесс “*вытеснения-урбанизации*” близких видов в одном городе разворачивается по механизму, однотипному с механизмом противоположной реакции аналогичных пар видов на местные трансформации местообитаний внутри городской территории (табл.).

Действительно, численность второго вида начинала расти только после исчезновения первого, а не в самом процессе сокращения его популяции, то есть не вследствие конкурентного вытеснения, а именно вследствие неустойчивости популяционной системы как таковой.

Анализ пар устойчивых/неустойчивых видовых популяций в таблице позволяет определить симптомы устойчивости/неустойчивости популяционных систем в урболандшафте и, соответственно, ранжировать близкие виды по потенциальной способности к урбанизации.

Во-первых, устойчивые популяции *способны к экспоненциальному росту в ограниченном пространстве* “архипелага” городских биотопов. “Уплотнение” группировок при росте численности вида отнюдь не тормозит дальнейшего роста, но скорее стимулирует его и толкает вид к освоению новых местообитаний на более урбанизированных территориях. Численность неустойчивых популяций ограничена сверху сово-



купной площадью “островов” и, достигнув предела, практически не растет, но лишь восстанавливается после периодических падений, вызванных неблагоприятными изменениями местообитаний на самом “острове” и вокруг него.

“Устойчивые” виды (левый столбец таблицы) растут численно за счет заселения новых местообитаний и новых районов города. Они легко восстанавливают численность после уничтожения части “островов”, изменения конфигурации “архипелага” и пр. Например, в первые 10 лет от начала гнездования сороки в Варшаве популяция выросла до 50–200 пар, в следующие 10 лет – до 800–1200 пар, а в следующую декаду вид стал одним из субдоминантов в авифауне города (Luniak et al., 1997).

Анализ урбанизации видов в таблицах 1–2 сообщения 1 показывает совершенно тождественную динамику. Это позволяет сформулировать общую закономерность роста численности специализированных городских популяций: в первые 10 лет от начала урбанизации численность растет на порядок, в следующие 10 лет – в 2–3 раза, в следующие – стабилизируется.

Например, численность дрозда-рябинника в Варшаве к 1975 г. составляла менее 10 пар, в следующие 10 лет выросла на порядок (80–100 пар), а к середине 1990-х гг. – втрое (250–300 пар). Анализ стационарных уровней численности, доступных урбанизированным популяциям разных видов птиц и млекопитающих в разных городах, показывает возможность достичь 10–50-кратного превышения плотности при сопоставимой площади местообитаний в городах и за их пределами, 2–6-кратного – при явном дефиците подходящих местообитаний в городах по сравнению с внегородским ландшафтом (Luniak, 2004).

Численность “неустойчивых” видов в городе не поднимается выше уровня, заданного экологической емкостью “островов”, она стабилизируется после заселения всего “архипелага”. Эти популяции не восстанавливаются после исчезновения части “ос-

тровов” или восстанавливаются очень медленно.

Например, на ограниченной площади южного кладбища г. Галле в период 1964–1978 гг. зафиксирован экспоненциальный рост числа гнездящихся пар кольчатой горлицы, черного дрозда, зеленушки (*Chloris chloris*), то есть видов урбанизирующихся или завершивших урбанизацию (Gnielka, 1981). Именно урбанизация вида ликвидирует “пределы роста”, обусловленные “островным” характером местообитаний, малой площадью и значительной изоляцией “островов”.

В силу этого поселения “устойчивых” видов на отдельных “островах” способны к сильному уплотнению при минимуме негативных последствий в виде роста территориальных конфликтов, гнездового паразитизма, и т. п. проявлений социальной дезорганизации, своего рода “прогрессирующей сжимаемости” группировок. Реализующие ее поведенческие адаптации получили название “островной синдром” (*island syndrome*, Hurst, Gray, 1998). Его не стоит путать с “островным эффектом” как фактором, определяющим повышенную вероятность вымирания видов при фрагментации местообитаний в зависимости от размеров и изолированности возникающих “островов” (Симберлофф, 1988).

Напротив, неустойчивость городских популяций проявляется в наличии пространственных и биотопических “пределов роста”, в “несжимаемости” поселений и поэтому ограниченной численности вида на отдельных “островах” и на всем “архипелаге”. “Пассивные” урбанисты и виды с недостаточной степенью урбанизации, “натолкнувшись” на этот предел, не могут его преодолеть всей популяцией, при вполне успешном существовании отдельных особей.

На том же кладбище г. Галле постоянно низкий уровень численности имели (при всех колебаниях) канареечный вьюрок (*Serinus serinus*), скворец и полевой воробей (*Passer montanus*) – “традиционные



синантропы”, исходно связанные с агроландшафтом (Gnielka, 1981). Они появляются в городской черте в результате поглощения пригородных сел вместе с их природным окружением (рощи, перелески, луга, участки пашни) или остаются с предшествующей стадии городского развития, характеризующейся меньшей интенсивностью “городского метаболизма”. В отличие от первой группы “устойчивых” видов, они совсем не колонизируют ближайшие сколько-нибудь привлекательные участки, но пассивно держатся первоначальных “островов”.

Во-вторых, после уничтожения части местообитаний особи устойчивых популяций не уходят ни из соответствующего района, ни из города вообще, продолжают гнездиться в том же районе, в том числе используя необычные биотопы, “уклоняющиеся” способы гнездования. Близкие виды, но с неустойчивой популяцией в той же ситуации сразу исчезают из города.

Важно подчеркнуть, что все “устойчивые” виды таблицы при существовании в городе обладают большим “динамизмом” популяционной системы по сравнению с “неустойчивыми” близкими видами. Но это соотношение совсем не обязательно сохраняется в природных ландшафтах, то есть трансформация популяционной системы при успешной урбанизации придает виду *свой собственный “динамизм”*, не отмеченный в “естественных” местообитаниях (даже возникших как следы антропогенной фрагментации).

Следовательно, специфические изменения популяционной системы, обеспечивающие устойчивость в урбосреде, возникают *de novo* в ходе “отклика” региональной популяции вида на “давление” урбанизированного “ядра” на природные территории ближних пригородов, развивающегося с долговременно-постоянной скоростью в процессе региональной урбанизации. “Нужные” трансформации популяционной системы непосредственно не следуют из того “динамизма”, который зафиксирован

у вида во фрагментированных естественных местообитаниях. Поэтому возникновение специализированных городских популяций птиц и млекопитающих должно рассматриваться как не только экологический, *но и микроэволюционный процесс* становления нового типа популяционной организации, а не просто “еще одно” освоение новой среды обитания.

Если на некотором “архипелаге” городских местообитаний исследовать корреляцию плотности населения на разных “островах” с площадью “острова”, то устойчивость городской популяции максимальна при нулевой корреляции площади “острова” и плотности населения вида на нем. Урбанизированные популяции достигают высокой численности даже на незначительных “островах”.

Неустойчивость городской популяции выражается в сильной положительной корреляции, когда высокая численность вида достигается лишь на самых крупных “островах”. В этом случае “острова” меньшей площади недонаселены по сравнению с естественными массивами таких же биотопов вне города или же они не заселяются вовсе.

Обсуждаемое деление видов “островного ландшафта” на способных и неспособных к росту численности популяции при ограниченных местообитаниях впервые описано Д.А. Шитиковым (2000) при анализе авифауны “архипелага” сельхозугодий на Северо-Западе России.

Пятый признак устойчивости городских популяций – независимость популяционной структуры от средовых изменений (динамика температуры, загрязнение, погода, беспокойство, вызванное движением людей и техники). Хотя все факторы должны сильно влиять на численность и пространственное распределение особей вида, в устойчивых популяциях их эффект минимален или, точнее, релаксирован за счет постоянных перераспределений особей между группировками, направленной сортировки особей между городом и ближними пригородами.



Соответственно, основной симптом потери устойчивости – формирование зависимости популяционных характеристик от каких-то средовых воздействий и особенно укрепление этой связи в следующие годы. Он указывает на риск вытеснения из города внешне многочисленной и вполне процветающей популяции.

Например, в условиях постоянной подкормки зимовочные скопления крякв в г. Калинин имеют постоянную численность и устойчивое соотношение полов, независимо от изменений температуры воздуха, размера водоема, степени его загрязнения и т. п. параметров среды. Но зависимость появляется, как только подкормка иссякает или становится неустойчива во времени (Виноградов и др., 1988). Точно так же в период роста численности в 1980-е гг. зимующие кряквы внутригородской группировки (г. Москва) не проявляют строгой зависимости от погоды (от хода средних температур в ноябре – январе). Зависимость от погоды появляется в период падения численности в начале 1990-х гг. и частичного объединения с группировкой, зимующей на р. Москве. Последняя демонстрирует аналогичные тенденции (Авилова, 2001).

Другое проявление той же закономерности – качественный состав устойчивой популяции не зависит от текущих колебаний численности, но зависимость сразу же возникает в периоды неустойчивости или спада численности. В начале 1990-х гг. в крупных городах бывшего СССР зафиксировано резкое падение численности синантропных видов – сизаря, кряквы, домового (*Passer domesticus*) и полевого воробья (Ивлиев, 2001; Кудрявцева, 2001).

На фоне общего неблагополучия городских популяций всех этих видов растет относительная частота аномально окрашенных особей, не относимых к основным цветовым морфам (“кофейные”, “красные” и т. п. особи сизаря, выпадающие из дихотомии “сизых” и “черночеканных” особей). Тот же всплеск частоты редких фенотипов, отклоняющихся окраску особи от дикого типа

(преимущественно частичный альбинизм и хромизм), в начале 1990-х гг. зафиксирован в московских популяциях кряквы, серой вороны и домового воробья (Обухова, 2000).

Экологические и эволюционные последствия урбанизации “диких” видов

Мы видим, что урбанизация “диких” видов сопровождается качественной трансформацией популяционной системы. К тому же, дойдя до конца, урбанизация ведет к “расщеплению” вида на “природные” и “городские” популяции. Вторые “выпадают” из системы географических популяций вида, полностью обособливаются демографически и начинают самостоятельное существование в урболандшафте.

Они могут расселяться из одного города в другой, минуя естественные местообитания. Урбанизация воронов (*Corvus corax*) в Прибалтике резко ускорилась в 1940–1960-е гг. после инвазии с запада “городской расы”, освоившей пригороды ряда крупных городов. Результатом стало самостоятельное освоение *местными птицами* мелких и средних городов вместо прежнего избегания антропогенного ландшафта, и общий рост численности популяции (Вилкс, 1971, цит. по Константинов и др., 1985).

Раз сформировавшись, городская популяция становится “затравкой” ступенчатого процесса урбанизации “сельских” и “природных” группировок вида в регионе. Этот процесс *индукции урбанизации* распространяется от крупных городов к средним и мелким, а не наоборот, как было бы, если местная популяция вида осваивает каждый город самостоятельно из окрестных “естественных” биотопов. Вслед за образованием городских популяций кряквы в Москве возникли постоянные зимовочные скопления в Твери, Коломне и других крупных городах Московской агломерации, затем – в крупнейших городах-спутниках Москвы, сливающихся с ней в одно



целое (Мытищи, Балашиха, Люберцы, Лыткарино, Химки).

Лишь потом возникли зимовки в мелких и средних городах Московской области (Одинцово, Троицк) и на водоемах-охладителях ГРЭС (Конаково, Кашира). Характерно, что благоприятные условия для зимовки в виде незамерзающих техногенных водоемов во всех указанных пунктах возникли примерно в один и тот же момент, однако их освоение видом происходило во вполне определенном направлении (Виноградов и др., 1988; Авилова, 1998).

Другой пример – урбанизация большеклювой вороны (*Corvus macrorhynchos*). Формирование городской популяции этого вида во Владивостоке началось лишь в 1980-е гг., когда вполне оформилась агломерация Владивосток – Уссурийск. Аналогичные популяции в городах на о. Хоккайдо возникли в начале 1970-х гг. и сейчас достигли численности в десятки тысяч птиц (Тарасов, 1993, цит. по Константинов, 2001). Очевидно, размер и степень развития крупнейших городских центров Южного Приморья вполне сопоставим с таковым на Японских островах (по крайней мере, в отношении городских экологических ниш для большеклювых ворон), разница именно в степени урбанизации региона в первом и во втором случаях.

Увеличение степени урбанизации региона до некоего предельного уровня за счет развития “урбанизированного ядра” агломерации и низовой урбанизации на периферии толкает виды к освоению урбанизированных аналогов “естественных” местообитаний, если “открытость” и “лабильность” популяционной структуры достаточно высоки для занятия самых нижних участков “городского градиента” (рис. 1). Дальнейшую направленность процесса урбанизации обеспечивают контуры положительных обратных связей рис. 2А, “движущие” систему по городскому градиенту вверх.

Поэтому в межрегиональном аспекте урбанизация “диких” видов впервые начинается в регионах с наибольшим развитием

сети городов (что видно по сформированности фигур Кристаллера) и отсюда распространяется в менее урбанизированные регионы. Такой процесс детально изучен у европейского черного дрозда (*T. m. merula*). В начале XIX в. вид заселил крупные города Западной Германии (1820 – Бамберг, 1830 – Аугсбург, около 1850 – Штутгарт и Франкфурт-на-Майне). Затем волна урбанизации распространялась на восток и в начале XX в. достигла востока тогдашней Германии: черный дрозд загнезвился в Познани, Данциге и городах Силезии. К середине XX в. она достигла линии Варшава – Калининград – Брно – София. К концу XX в. крупные и устойчивые популяции черного дрозда возникли в Осло, Хельсинки, Киеве и Полтаве.

В Подмоскovie первые признаки урбанизации “лесных” черных дроздов отмечены лишь с начала 1980-х гг., причем на фоне стабильно-невысокого уровня численности. В конце 1990-х гг. выросла численность вида в рекреационных лесах, и он стал заселять крупнейшие лесопарки Москвы. Резко увеличился процент выводков и отдельных особей, которые в “естественных” и в “городских” местообитаниях демонстрируют толерантность к человеку вместо прежней пугливости (Ерёмкин, Очагов, 1998).

В те же годы отмечена урбанизация азиатских подвидов: *T. m. aterrimus* успешно колонизировал города Турции (Стамбул, Анкара) и Закавказья (Тбилиси, Ереван), *T. m. intermedius* – Ташкент, Самарканд, Алматы и другие города Средней Азии.

Крупные города – центры регионов всегда заселялись раньше, чем средние и малые. В самом регионе урбанизация дроздов распространялась из крупнейших центров (“урбанизированного ядра”), где первой возникает городская популяция, в ближайшие к “ядру” города. Крупные города опять же заселяются раньше, чем средние и малые (Luniak et al., 1990).

Итак, начало урбанизации “диких” видов определяется достижением некоей предельной степени урбанизации региона (для



каждого вида своей), а не размером/развитостью тех городских центров, которые вид колонизирует в этом процессе. Это окончательно доказывает, что урбанизация “диких” видов происходит на уровне реагирования региональной популяции вида как целого на процесс региональной урбанизации как целое и не сводится к сумме приспособлений поселившихся в городе особей к конкретным воздействиям урбосреды.

Сама готовность птиц из ближних пригородов селиться на территории города, несмотря на “экологические ловушки” – результат приспособительных изменений всей популяционной системы в ответ на “давление” городского “ядра”. Ведь, по крайней мере, у видов с возвратной урбанизацией (табл. 2 сообщения 1) готовность колонизировать урбанизированные территории региона, направленное интенсивное поселение птиц в городе происходит до реализации всех преимуществ освоения городских экологических ниш.

Одна из интереснейших задача для натуралистов – описать те формы связи между индивидами, которые превращают сумму особей в популяцию – системное целое, обладающее своим поведением и своей целью развития (см. Розенберг и др., 1999). Изменение типа организации разнородных связей между элементами в системе в процессе “отщепления” дочерней городской популяции от региональной составляет суть процесса урбанизации вида.

Наш анализ касался того общего, что происходит у всех видов при трансформации популяционной системы из “внегородского” в “городской” вариант (*универсалии урбанизации*). Не менее интересны и плохо изучены детали соответствующих превращений популяционных систем у отдельных видов птиц: до сих пор процесс урбанизации изучается в основном как процесс фаунистических изменений или как изменения в биологии особей, не как изменение системы отношений между ними (см. Храбрый, 1994; Авилова, 1998; Ерёмкин, 2004; Luniak, 2004).

Следовательно, мы вправе считать урбанизацию “диких” видов типичным примером *элементарного эволюционного явления* по Н.В. Тимофееву-Ресовскому. Оно происходит на популяционном уровне, это “ответ” региональной популяции вида на “давление” урбанизированного “ядра”. Оно включает *необратимые качественные изменения* организации популяционных систем у видов, освоивших урболандшафт, хотя далеко не всегда – устойчивые отличия в экологии, морфологии и физиологии особей в такой трансформированной популяции. Наконец, она связана с *появлением нового* – специализированных городских популяций, получающих независимую экологическую историю, свою собственную эволюционную судьбу.

Другой вопрос – насколько соответствующая дивергенция ведет к событиям микроэволюционного характера, можно ли за обособлением “городских” популяций ожидать повышения их таксономического ранга до подвидов, мегаподвидов и даже отдельных видов? Обсуждение этой темы выходит за рамки статьи, можно только сказать, что, по-видимому, образование специализированных городских популяций птиц и млекопитающих дает редкий пример полного разобщения двух разных типов дивергенции, возможных на внутривидовом уровне (см. Майр, 1968).

С одной стороны, это дивергенция, связанная с разностью приспособлений местных популяций вида к различной среде обитания. С другой – дивергенция, ведущая к обособлению отдельных популяций, их “выпадению” из вида как системы популяций, занимающей определенный ареал (“вавилонский вид”), их превращению в самостоятельные таксоны подвидового ранга и выше (см. Майр, 1968). Судя по всему, территориальное и демографическое обособление городских популяций связано именно и только с первым, но не показывает сколько-нибудь существенных признаков перерастания во второе (см. Фридман и др., 2000).



Альтернативная организация “городских” и “внегородских” популяций вида отражает разную (полярную) структуру ландшафтов, к которой должны приспособиться та и другая системы при решении собственных (универсальных для популяции) задач. Это поддержание жизнеспособности популяции (= сохранение стационарной численности на уровне выше уровня минимальной жизнеспособности популяции, *МЖП*, см. Жизнеспособность популяций..., 1989; Hanski, 1999) и устойчивое воспроизводство характерного паттерна популяционной структуры, сохранение которого в череде поколений обеспечивает самождественность системы, создает возможность реализации репродуктивного потенциала особей – элементов этой системы.

Урболандшафт, так же как и освоившие его популяции определенных видов, является системой открытой, “проточной”, самоорганизующейся и растущей. В отличие от элементов природного ландшафта, элементы урболандшафта не образуют между собой плавных переходов, экотонных зон, но комбинируются как дискретные мозаики с четкими границами между разнородными элементами (“острова” природных территорий, блоки коммерческой, промышленной и жилой застройки разного типа, пустыри и бэдленды и т. п.). Комбинирование мозаик разнородных элементов ландшафта на всей территории “урбанизированного ядра” подчинено дальнему порядку, заданному городским градиентом (Sukopp, Reimer, 1990; Marzluff et al., 2001a).

Именно поэтому урбанизированный ландшафт агломерационного “ядра” не переходит плавно в сельскую местность, но “врастает” туда своими “форпостами” разного уровня и размера – от городов-спутников и поселков городского типа до микроурбанотерриторий в виде пристанционных поселков, автозаправок, придорожных кафе и т. п. Напротив, разнородные элементы природного ландшафта обычно не имеют четких границ, но связаны друг с дру-

гом плавной полосой перехода – экотонной зоной (Sukopp, Wittig, 1998).

Мозаика разнородных элементов природного ландшафта (парцелл растительности) определяется локальными почвенными и геоморфологическими градиентами, например, протягивающимися между положительными и отрицательными формами рельефа (ближний порядок, см. Коломыц и др., 2000) и в общем независима от градиентов, реализующихся в более мелком масштабе, в ландшафтных мозаиках более высокого уровня иерархии.

Поэтому границы между элементами антропогенного, а тем более урбанизированного, ландшафта определяются экологами как *дивергирующие* (подчеркивание границ разнородных элементов среды), между элементами природного ландшафта – как *конвергирующие*. Граница элементов здесь скрыта и “размазана”, поскольку при любом масштабе рассмотрения границы двух разных сообществ или элементов ландшафта мы видим их “взаимопроникновение” и плавный переход от одного ландшафта к другому. Переход к следующему, *более мелкому масштабу рассмотрения* показывает, что “взаимопроникновение” достигается за счет включения в пределах экотонной зоны микрофрагментов (“островов”) одного ландшафта в структуру другого и наоборот (Маргалев, 1992; Азовский, 2001).

Такое же взаимопроникновение “островов” разнородных элементов в урболандшафте происходит *в том же самом масштабе*, в котором выделены сами элементы, что и требует их организации дальним порядком, задающим структуру системы при рассмотрении ее организации в следующем более крупном масштабе. Тот факт, что альтернативная организация “городских” и “внегородских” популяционных систем довольно хорошо соответствует альтернативной же организации вмещающих ландшафтов, соответственно урбанистического и природного, только подтверждает высокую приспособленность системно-



го целого (видовой популяции) к устойчивому воспроизводству в обоих случаях. Как бы ни был низок успех размножения отдельных особей в отдельных ситуациях, как бы ни был подвержен вид в городе “экологическим ловушкам”, их эффект компенсируется регуляцией на уровне всей системы, если только в процессе урбанизации вида популяция перешла в “устойчивое” состояние или быстро приближается к нему.

Следовательно, альтернативность организации “городской” и “внегородской” популяций вызвана противоположным направлением “движения” системы в состоянии наибольшей устойчивости в городском и природном ландшафте. Противоположность связана именно с альтернативностью городских и “внегородских” ландшафтов по пространственной организации и закономерностям динамики ландшафтных мозаик во времени, и не связана с разницей местообитаний вида в городе и вне города.

Во всяком случае, она сохраняется, даже если вид заселяет в городе тот же тип биотопов, что и за его пределами, только фрагментированный и вошедший в состав “архипелага” природных территорий города. Именно альтернативность устойчивых состояний популяционных систем “в городе” и “вне города” ведет к противоположным изменениям структуры отношений в образующейся городской популяции и в конечном счете к “расщеплению” вида на “городские” и “дикие” популяции. Адаптивная норма вида при этом фактически не меняется (см. Корбут, 2000).

Видимо, соответствующее “расщепление” необратимо: во всяком случае, за более чем 150 лет наблюдений за спонтанной урбанизацией более чем 100 видов птиц и 50 млекопитающих не отмечено случаев обратного слияния “городских” и “внегородских” особей, притом, что для возникновения специализированных городских популяций птиц вполне достаточно 30...60 лет. Возникает вопрос об эволюционных последствиях подобного расщепления: останетса оно на уровне дивергенции попу-

ляционных систем, теряющих связность и непрерывность переходов из-за освоения ландшафтов с противоположным типом организации и динамики, или следует ожидать событий микроэволюционного характера – обособление “городских” подвидов или даже видов высших позвоночных?

Заключение

Анализируя процесс образования специализированных городских популяций, видишь резкий рост внутрисистемного разнообразия. Это именно рост разнообразия типов (вариантов, форм) отношений в городской популяции, а не рост разнокачественности самых особей. Как мы уже аргументировали, особи в этом процессе *как раз не меняются*: морфофизиология и экологические предпочтения индивидов-элементов системы остаются почти неизменными.

Точнее, неизменна структура варьирования этих признаков (набор возможных состояний в городских и внегородских популяциях), сдвигается лишь частота реализации тех или иных состояний при переходе из внегородской популяции в городскую. Но вот тип отношений в системе (популяции и ее минимальных территориальных подразделениях – группировках, демах) принципиально меняется, и именно в сторону роста разнообразия и разнокачественности отношений в системе, которые должны быть реализованы особями “здесь и сейчас”, чтобы система сохраняла устойчивость (см. анализ наблюдений и модели Г.С. Розенберга, 2000 выше).

Рост системного разнообразия в процессе урбанизации вида резко противоречит известной модели регулирования оптимального уровня биоразнообразия в экологических и популяционных системах Г.М. Алещенко и Е.Н. Букваревой (1994). Согласно этой модели, в условиях избытка ресурсов и резко усиливающейся нестабильности среды (именно то, что наблюдается в современном городе) популяционное



разнообразие, реализуемое на соответствующей территории, должно падать, тогда как на самом деле оно растет. Этот рост служит залогом устойчивости урбанизированных популяций (то же относится и к городским популяциям самого человека по сравнению с сельским населением).

Возможное объяснение этого противоречия – воздействие энвиронментального стресса на популяцию в “точке старта” урбанизации запускает эндогенные механизмы самоорганизации системы, своего рода механизм неспецифической адаптации к экстремальной нестабильности и гетерогенности, быстрой и направленной эволюции урбосреды. В свою очередь, он реструктурирует популяцию и преобразует систему в сторону “городского” типа организации, гарантирующего устойчивость системы в условиях “медленной катастрофы”, и даже увеличивать последнюю пропорционально увеличению средового стресса. Это повышение заведомо неизбежно в “обозримом будущем” всех городских популяций – и при активной колонизации видом более центральных районов города, и пассивном обитании на “островах” природных территорий.

Разные потенции урбанизации близких видов птиц и млекопитающих определяются как величиной исходной способности к данной самоорганизации популяционных систем под воздействием средового стресса, так и развитием этой способности непосредственно “под давлением” урболандшафта. Абсолютное меньшинство видов региональной фауны – “виды-выскочки” – имеют ее изначально.

Бликие виды птиц и млекопитающих с разными потенциями к урбанизации определенных городов отличаются как величиной исходной способности к такой самоорганизации популяционных систем под воздействием средового стресса, так и возможностью развития этой способности уже непосредственно в условиях города (первые – “виды-выскочки”, ее имеют и до систематического контакта с урболандшаф-

том). Во втором случае способность к трансформации популяционной системы вида в стрессоустойчивый “городской” вариант развивается *de novo* и только в ответ на давление урболандшафта; ничего подобного не наблюдается, скажем, в краевых или островных популяциях того же вида. Первый вариант можно назвать *адаптивностью*, второй – *адаптируемостью поведения* популяционной системы в условиях стресса – способностью популяционной системы вида к перестройке в “городской” тип организации в момент “подхода” урболандшафта к региональным местообитаниям вида, по аналогии с парой терминов “полярность – поляризуемость” – способность химической связи к поляризации в момент подхода определенного реагента. Оба варианта не стоит путать с адаптациями особей в тех же популяциях.

Этот механизм приспособительных изменений системы, обрисованный выше, натуралисты обычно и имеют в виду, когда пишут о выгодности “большей лабильности” жизненной стратегии вида для освоения современного города, и о преимуществах, получаемых видами с более лабильной стратегией в процессе урбанизации (и, соответственно, о повышенной уязвимости “более консервативных” видов, см. Галушин, Кузнецов, 1991). Далее исследовали, какой популяционный механизм скрывается за понятием “лабильных” и “консервативных стратегий”, очевидно, относящихся, скорее к виду (“типичные способы существования в определенной среде), чем к особи, как он обеспечивает большие или меньшие потенции урбанизации соответствующих видов. Например, можно ли увеличить потенциал урбанизации исходно “консервативных” видов, изменив планировочную структуру города и конфигурацию “архипелага” природных территорий внутри урболандшафта?

Можно ли подобными изменениями без существенного увеличения относительной площади природных и полуприродных местообитаний в городской черте содейство-



вать урбанизации таких “диких” видов, которые при стихийном развитии городов не урбанизируются и вытесняются из-за слишком “консервативной стратегии”?

Это тема следующей статьи.

Благодарности

Мы признательны В.В. Корбуту, интенсивная дискуссия с которым существенно улучшила рабочую гипотезу. Благодаря ему стало очевидным, что “городской градиент”, устанавливающий определенную скорость урбанизации, существует только “с точки зрения” вида, как градиент среднего стресса, существенный для устойчивости популяций разных видов, независимо друг от друга осваивающих данный городской ареал. Он не может быть объективно выделен на местности, в виде определенных ландшафтных или биотопических градиентов, так как нестабильность и мозаичность урбосреды слишком велика. Мы благодарим К.В. Авилу и Н.Н. Мешкову: их критические замечания весьма способствовали улучшению первоначального варианта статьи. Мы признательны М.В. Фридман за указание формулы для расчета числа поколений, необходимых для распространения приспособительных изменений в популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилова К.В. (1998): Сохранение разнообразия орнитофауны в условиях города – Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. 154-169.
- 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-практ. конфер. М.: РСХА. 41-43.
- Азовский А.И. (2001): Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы. - Журн. общ. биол. 62 (6): 451-459.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. (1994): Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценологического уровней. - Журн. общ. биол. 55 (1): 70-77.
- Алтухов Ю.П. (2003): Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”. 1-431.
- Ангалт В.З. (1989): Экология сизого голубя в условиях г. Перми. - Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Пермского пед. ин-та. 48-51.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: МГУ. 1-250.
- Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. (1987): Зимнее пространственное распределение лесных воробьиных птиц по макро- и микроместообитаниям. - Экология. 3: 53-57.
- 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.
- Виноградов А.А., Демиховская А.В., Зиновьев А.В., Зиновьев В.В., Кравчук Е.В., Логинов С.Б., Пэрн Д.Э., Макаров К.Е., Смирнова С.А. (1988): О зимовке крякв в г. Калинин. - Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. Калинин: КалининГУ. 24-26.
- 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-практ. конференции. М.: РСХА. 161-164.
- Высоцкий В.Г. (1991): Структура популяции мухоловки-пеструшки. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 122-123.
- Галушин В.М., Кузнецов А.В. (1991): Концепции жизненных стратегий птиц. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 1: 12-17.
- 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. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 169-170.
- Глушечков О.В. (1997): Формирование орнитокомплексов околоводных водоплавающих птиц в пригородных зонах. - Птицы техногенных водоемов центральной России. М.: МГУ. 86-99.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А., Герлинская Л.А., Назарова Г.Г., Новиков Е.А., Овчинникова Л.Е., Назарова Г.Г., Рогов В.Г., Музыка В.Ю. (1995): Генетико-эволюционные и экологические аспекты популяционного гомеостаза млекопитающих. - Экология популяций: структура и динамика. М.: РСХА. 1: 63-96.
- Ерёмкин Г.С., Очагов Ю.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.
- Жигарев И.А. (1993): Закономерности рекреационных



- нарушений фитоценозов. - Успехи совр. биологии. 113 (5): 564-575.
- Жигарев И.А. (1997): Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмосковья. - Зоол. журн. 76 (2): 212-223.
- 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.
- Жизнеспособность популяций. М.: Мир, 1989. 1-250
- Захарова Н.Ю. (2000): Население птиц лесных микрофрагментов Восточно-европейской лесостепи. - Автореф. и дисс. ... канд. биол. наук. М. 1-16, 1-173.
- Зимин В.Б. (2001): Особенности распространения птиц таежного северо-запада России, реальная и ложная экспансия (по данным кольцевания и контроля за составом меченного населения). - Тр. Карельского научного центра РАН. Б - Биология. 2: 87-95.
- Ивлиев В.Г. (2001): Тенденции изменения численности лесных и синантропных птиц на территории Республики Татарстан в конце XX столетия. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 266-268.
- Иноземцев А.А. (1987): Динамика экологических ниш синиц и правило конкурентного исключения. - Экология. 5: 49-56.
- Иорданский Н.Н. (1994): Макроэволюция: системная теория. М.: Наука. 1-235.
- Кавтарадзе Д.Н., Симкин Г.Н., Фридман В.С. (2000): О функциональной классификации природных экологических комплексов большого города и проблеме экологического каркаса урбанизированных территорий. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат. III Межд. конф. М.: РАМН. 106-108.
- Кавтарадзе Д.Н., Фридман В.С. (2002): Социально-экологические факторы динамики населения России. - Население России на рубеже XX-XXI веков: проблемы и перспективы. М.: МАКС Пресс. 296-330.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В. (2001): Факторы, влияющие на участие птиц местного рождения в размножении локальной популяции большой синицы, *Parus major* L. - Тр. ЗБС МГУ. М.: МГУ. 3: 249-263.
- Климов С.М. (1990): О стабилизирующей и дестабилизирующей роли антропогенных факторов в формировании у птиц колониального типа гнездования. - Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь – Мелитополь: СОНАТ. 115-118.
- Козулин А.В. (1991): Успех размножения и смертность в синантропных популяциях краек. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 290.
- Коломыц Э.Г., Керженцев А.С., Глебова О.В. (2000): Механизмы трансформации лесных экосистем в высокоурбанизированной среде. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III Междунар. конф. М.: РАМН. 110-113.
- Константинов В.М. (2001): Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (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.М., Марголин В.А., Солодкин А.И., Бабенко В.Г. (1985): Особенности экологии ворона в антропогенных ландшафтах Центрального района Европейской части СССР. - Фауна и экология позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. М.: Прометей. 57-66.
- Константинов В.М., Марголин В.А., Лебедев И.Г., Баранов Л.С. (1988): О морфологических особенностях урбанизированных популяций серой вороны. - Сезонные перемещения и структура популяций наземных позвоночных животных. М.: Прометей. 53-69.
- Корбут В.В. (2000): Урбанизация и птицы города. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Матер. III Междунар. конф. М.: РАМН. 159-161.
- 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. (1987): Формирование и динамика состава колоний синантропных *Columba livia* Gm. - Экология. 4: 60-61.
- Кудрявцева А.И. (2001): Изменения зимне-предвесеннего населения птиц Новосибирска в период с 1978 по 2000 г. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Вост. Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 340-341.
- 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. конференции. Екатеринбург. 145-147.
- Лапо Г.М. (1997): География городов. М.: ВЛАДОС. 1-478.
- Луговой А.Е. (1998): О весенних миграционных явлениях у кольчатой горлицы в г. Ужгороде. - Мат-лы III конфер. молодых орнитологов України. Чернівці. 103-106.
- Майр Э. (1968): Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1-650.
- Маргалес Р (1992): Облик биосферы. М.: Наука. 1-190.
- 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. III Межд. конф. М: РАМН. 161-162.
- Морозов Н.С. (2002): Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 3. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии неколонизальных видов - Успехи соврем. биол. 122 (2): 156-182.
- 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.
- 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. Матер. III Междунар. конф. М.: РАМН. 166-168.
- Очагов Д.М., Райнен Р., Бутовский Р.О., Алещенко Г.М., Ерёмкин Г.С., Есенова И.М. (2000): Экологические сети и сохранение биоразнообразия Центральной России. Исследование на примере торфяных болот Петушинского района. М.: ВНИИПрироды. 1-80.
- Преображенская Е.С. (1998): Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: KMK Scientific Press Ltd. 1-200.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. (1999): Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара. 1-395.
- Родоман Б.Б. (1999): Территориальные ареалы и сети. Очерки теоретической географии. Смоленск: Ойкумена. 1-256.
- Романов М.С. (2001): Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова. - Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1-21.
- Сарычев В.С. (2001): Величина кладки и успешность размножения птиц в условиях малых резерватов. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитол. конференция). Казань: Матбугат йорты. 549-550.
- Симберлофф Д.С. (1988): Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ. - Биосфера. Эволюция. Пространство. Время. М.: Прогресс. 60-81.
- Симкин Г.Н. (1988): На пути к разработке новых стратегий охраны и экологической оптимизации природной среды. - Биол. МОИП. 93 (1): 11-23.
- Смирнов С.В. (2001): Особенности биологии сойки (*Pica pica* L.) в гетерогенной городской среде. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 559-560.
- Соколов Л.В. (1991): Филопатрия и дисперсия птиц. - Тр. ЗИН РАН. Л.: Наука. 230: 1-233.
- Фридман В.С. (1996): Разнообразие территориального и брачного поведения пестрых дятлов (Genera *Dendrocopos* Koch 1816 et *Picoides* Lacepede 1799) фауны Северной Евразии. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1-22.
- 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 II научно-практ. конф. М.: РСХА. 151-155.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова-Кубарева Н.Ю. (2006): 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. - Беркут. 15 (1-2): 1-54.
- 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. III Межд. конф. М: РАМН. 162-170.
- Чаплыгина А.Б. (2001): Птицы рода *Turdus* в трансформированных ландшафтах Северо-восточной Украины. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 633-634.
- Чаплыгина А.Б., Кривичкий 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. журн. 74 (2): 104-119.
- Шитиков Д.А. (2000): Пространственно-временная структура фауны и населения птиц сельскохозяйственных земель Европейского севера России. - Автореф. ... канд. биол. наук. М. 1-22.
- Щипанов Н.А. (2003): Популяция как единица суще-



- ствования вида. Мелкие млекопитающие. - Зоол. журн. 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 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.
- Baglione V., Marcos J., Canestrari D., Griesser M., Andreatti 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.
- Beletsky L., Oriance G. (1987): Territoriality among male red-winged blackbirds: I. Site fidelity and movement pattern. II. Removal experiments and site dominance. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 21-34, 339-349.
- Berner T., Grubb T. Jr. (1985): An experimental analysis of mixed-species flocking in birds of deciduous woodland. - Ecology. 66 (4): 1229-1236.
- Christensen H. (1995): Bestandsentwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen in einer kleinen Population von Schwarzspechten (*Dryocopus martius*) in deutsch-dänischen Grenzraum. - Corax. 16: 196-197.
- Forchhammer, M.C., Post, E., Stenseth, N. (1998): Breeding phenology and climate. - Nature. 391: 29-30.
- Gnielka R. (1981): Die Vögel des Südfriedhofs in Halle. - Hercynia N. F. 18: 134-184.
- Hanski I.K. (1999): Metapopulation ecology. Oxford: Oxford Univ. Press. 1-399.
- Huhta E., Jukka J., Pekka R. (1994): Nest site selection in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and forest fragmentation. - Contr. 21st Int. Orn. Congr. J. Ornithol. 135 (Sonderheft): 197.
- Hurst J., Gray S. (1998): Behaviour underlying the "island syndrome". - Variation in intraspecific behaviour. Abstr. ASAB Summer Meet. Urbino. 42.
- Jakobsson S. (1987): Male behavior in conflict over mates and territories. Stockholm. 1-124.
- Jokimäki J., Huhta E. (2000): Artificial nest predation and abundance of birds along of urban gradient. - Condor. 102: 838-847.
- Luniak, M., Mulsow R., Walasz K. (1990): Urbanization of the European Blackbird expansion and adaptations of urban population. - Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Wrocław: 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., Bowman R., Donnelly R. (2001a): 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.archbold-station.org/abs/publicationsPDF/Marzluff,etal.Chapter1.pdf>
- Marzluff, J., McGowan K., Donnelly R., Knight R. (2001b). Causes and consequences of expanding American Crow populations. - Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Norwell, MA.: Academic Press. 332-363.
- Petersen K., Best L. (1987): Territory dynamics in sage sparrow population: are shifts in site use adaptive? - Behav. Ecol. and Sociobiol. 21 (6): 351-358.
- Parsons P.A. (1989): Environmental stresses and conservations. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 20: 29-49.
- Picman J. (1987): Territory establishment, size and tenacity by male red-winged blackbirds. - Auk. 104 (3): 405-412.
- Post E., Forchhammer, M. (2002): Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. - Nature. 420: 168-171.
- Radesäter T., Jakobsson S., Andbjør N., Bylin A., Nyström K. (1987): Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. - Anim. Behav. 35 (6): 1645-1651.
- Rolando A., Robotti C.A. (1985): Foraging niches of tits and associated species in north-western Italy. - Boll. Zool. 52: 281-297.
- Saemann D (1970): Die Brutvögelfauna einer sächsischen Grosstadt. - Veröff. Mus. Naturkunde. Karl-Marx-Stadt. 5: 21-85.
- Schläpfer M., Ruge M., Sherman P. (2002): Ecological and evolutionary traps. - Trends. Ecol. and Evol. 17: 474-480.
- Sukopp H., Reimer W. (Hrsg.) (1990): Stadtökologie. Das Beispiel Berlin. 1-455.
- Sukopp H., Wittig R. (Hrsg.) (1998): Stadtökologie. 2. Auflage. Hamburg: Gustav Fischer Verlag. 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.
- Zhivotovsky L.A. (1997): Environmental stress and evolution: a theoretical study. - Environmental stress, adaptation and evolution. Basel: Birkhauser Verlag. 241-254.

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