

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕЛЕННОГО И СЕДОГО ДЯТЛОВ В ПОДМОСКОВЬЕ: СОПРЯЖЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И АРЕАЛА В 1984–2007 гг.

В.С. Фридман

Interspecific interference between Green and Gray Woodpeckers in Moscow region: long-term studies during 1984–2007. - V.S. Friedmann. - *Berkut*. 18 (1-2). 2009. - Long-term interaction between populations of both species in Moscow region were traced during 1984–2007 years. Clear negative correlation between number changes and distribution area dynamics were registered. In XX century four times the cycles of mutual exclusion of these woodpeckers were registered; our observations apply to fourth cycle, all others were reconstructed on literature data. Cycle of long-term interaction between *Picus* species began from increasing of number of Gray Woodpecker with spreading its distribution area to the south and south-west. During this, Gray Woodpeckers suddenly settle near Green Woodpecker demes, often on the territories of second species, in its typical habitats a.o. The expansion of Grey Woodpeckers in 1989–1994 lead to swift decline of Green Woodpecker population in Moscow region. Green Woodpeckers leave the territories in which this Gray Woodpeckers settled (part of this territory was used jointly by pairs of two species). On all the places, in which Green and Gray Woodpeckers population interact during 1989–1994, first species cease nesting in own demes and vanish in this district. Interestingly, that the Grey Woodpeckers don't stay too long on the territories, from which they «ejected» Green Woodpeckers pair. After 1–3 seasons inhabitancy *P. canus* leave all of this and stop their nesting in this districts, too. In this years (1995–1998) a minimum number of Green Woodpeckers population was registered in our region. The number and distribution area of Gray Woodpecker population reduce to levels existing before the growth. Simultaneously completely discrimination between habitats of both species has set in. Green Woodpeckers inhabit now only narrow belt of floodplains habitats. There are «bands» of alder tickets or willows in floodplains of small rivers, or «patches» of oak forests – in floodplains of larger rivers. The nest territories of Gray Woodpeckers now are confined solely to large woodlands on the plains, consists pine-birch forests with specks of spruce, aspen or oaks. Strict habitat differentiation between two *Picus* species initially is distinctive for their settlements on the Meshcherskaya lowland (floodplains of rivers Klyazma, Nerskaya, a.o) only, but after 1999 get typical for all remained Green Woodpecker populations. Now the habitats of two *Picus* species are separated as much as possible, even they live side by side, as on the floodplains of rivers on Meshchera. At the beginning our observations, in 1984–1986, the spectrum of species sufficiently exceed. The number of Green Woodpecker rehabilitate slowly through 10–15 years after Gray Woodpecker's departure from former *P. viridis* territories and former habitats. The source of restoration is a big invasion from southern and southern-west populations which are remained better. Also, our research showed the equilibrium system with two species populations, interacting one with other in heterogenic environment. Population growth and distribution area spreading of *P. canus* lead to decline of *P. viridis* populations, and vice versa, and afterwards the initial state restore. It is important to emphasize, that cycling restoration the equilibrium between this species was showed in Moscow region, where Gray and Green Woodpeckers inhabit jointly long ago. In central and western Europe Gray Woodpecker appear relatively not long ago and actively settle in new places. Here the population interaction between *P. canus* and *P. viridis* often finish by the extinction of second species or big declining their populations. This article analyses some evidence in favour that the interspecific competition between these species exists and cyclic equilibrium between both is described with our model. Possible mechanisms of competitive exception will be analysed in separated article. [Russian].

Key words: *Picus canus*, *Picus viridis*, Moscow region, competition, number, distribution, habitat.

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

Надежные доказательства межвидовой конкуренции буквально единичны (García, 1983; Alatalo et al., 1986; Dhondt, 1989). Для материковых сообществ это случаи строго противофазных колебаний численности близких видов, особенно если отрицательная корреляция ее изменений статистичес-

ки устойчива на протяжении длительных периодов времени (первые десятки лет). На архипелагах и в «островных ландшафтах», созданных антропогенной фрагментацией местообитаний, это столь же единичные примеры взаимоисключающего распределения близких видов по разным островам



или данные о вытеснении одного вида с острова после вселения туда другого, близкого (Роговин, 1986; Шенброт, 1986). И хотя с момента цитированного мной обзора по проблеме межвидовой конкуренции у птиц прошло 40 лет, убедительных примеров не стало больше (Sorensen, Fyhn, 1998; немногие исключения – Pierre, Faivre, 1995; Török, Toth, 1999; Bourski, Forstmeier, 2000).

Далее, более детальное исследование многих случаев, интерпретируемых как «конкуренция» (конкурентное вытеснение или конкурентное высвобождение, а тем более конкурентное разделение ниш) показывает, что они не хуже объясняются нулевой гипотезой действия стохастических факторов, распределяющих виды по островам. Аналогично, противофазные колебания численности близких видов на материке лучше интерпретируются как происходящие под действием третьего фактора, независимо и разнонаправлено действующего на оба вида. Например, регулярными изменениями мозаики местообитаний, на которые первый и второй виды (потенциальные конкуренты) реагируют противоположным образом (Симберлофф, 1988; Розенберг и др., 1999). Это ставит под сомнение многие из перечисленных «парадных примеров» межвидовой конкуренции, тем более что ни разу не было показано, что конкурентные отношения видов, обнаруженные в одной части ареала, устойчиво сохраняются в других частях зоны симпатрии со сходными природными условиями (например, Wiggins, Möller, 1997 и др.).

Более того, в ряде случаев взаимодействий близких видов показано достоверное отсутствие конкуренции – когда при уменьшении доступности ресурсов, ухудшении погоды и т.п. факторах падения ресурсообеспеченности степень перекрытия экологических ниш близких видов не уменьшается, а, наоборот, растет. Чаше всего это наблюдается в сильно трансформированных «осколках» природных ландшафтов, захваченных внутри города,

или в аналогичных ландшафтах в зоне воздействия города, например, в рекреационных лесах (Головатин, 1992; Преображенская, 1998; Фридман, Ерёмкин, 2009). Поэтому на смену «смелым» утверждениям о доминирующей роли межвидовой конкуренции среди биотических отношений, структурирующих взаимодействие видов в природных сообществах, пришел скепсис, когда конкуренция представляется редким, нетипичным явлением или даже артефактом, связанным с парадигмой исследователя (Головатин, 1992; McIntosh, 1995; Walankiewicz et al., 1997; Преображенская, 1998; Wesolowski, 2003 и многие другие).

Как бы ни были близки оба вида, они не могут быть экологически идентичны, всегда есть устойчивые отличия в характере морфоэкологической специализации, благодаря которым виды делят местообитания, и при наличии мозаичной структуры ландшафта, «расходятся» по разным мозаикам, вместо того чтобы конкурировать друг с другом.

Взаимодействие близких видов рода *Picus* – седого (*P. canus*) и зеленого (*P. viridis*) дятлов – один из немногих «неотвергнутых» примеров (Udvardy, 1951). Так, G. Svärdsön (1949) считал, что южная граница распространения седого дятла в Фенноскандии определяется его конкуренцией с зеленым. Также отмечалось, что в некоторых регионах Центральной Европы седой дятел сильно выигрывает от сокращения численности зеленого (Reichholf, Utschick, 1972).

К настоящему времени зафиксированы долговременные (годы и десятки лет) и устойчиво противофазные колебания численности обоих видов – в годы подъема численности зеленого дятла на некой территории седой сокращает численность в своих обычных местах гнездования и наоборот. Строго отрицательная корреляция долговременных динамик численности обоих видов отмечена в самых разных регионах Европы (юго-запад Германии, Гессен, и Германия вообще, Польские Кар-



паты, Латвия, Московская и Ленинградская области (Мальчевский, Пукинский, 1983; Bergmanis, Strazds, 1993; Christen, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997; Нанкинов, 2003; Фридман, 1998, 2005).

Правда, на территории Окского заповедника в тщательных исследованиях В.П. Иванчева (1995) сопряженность колебаний численности обоих видов не была обнаружена. Однако данный автор указывает, что с 1989 г. гнездование зеленого дятла стало нерегулярным (Иванчев, 2008) – в те же сроки, когда началось сокращение подмосковной популяции *P. viridis* на фоне роста численности *P. canus* и экспансии этого вида в районы постоянного гнездования зеленого дятла, где седой ранее не гнезвился.

Картина осложняется тем, что в центре зоны симпатрии *P. viridis* и *P. canus* (Московская и Ленинградская области, другие регионы центра Нечерноземья) противофазные колебания численности обоих видов достаточно устойчивы и наблюдаются на протяжении как минимум всего XX в. (хотя в периоды минимума численность того и другого вида может падать практически до нуля). Но в Центральной и Восточной Европе, где соответствующая зона симпатрии возникла не ранее 1940–1950-х гг., а седой дятел активно расселяется в область гнездования зеленого на запад, юго-запад и юг, численность второго вида быстро падает, причем это падение точно пропорционально росту численности *P. canus*.

В силу этих процессов падения численности, сокращения ареала, сопряженных с ростом численности седого дятла на «освобождаемых» площадях (рис. 53 в работе Blume, Tiefenbach, 1997), зеленый дятел буквально за какие-то 10–20 лет оказался на грани исчезновения во многих районах Европы. В Германии это стало явственным в начале 1980-х гг., в конце 1980-х – начале 1990-х гг. те же процессы фиксируются в Латвии и Украине (Blume, 1984; Bergmanis, Strazds, 1993; Белик, 1998). Естественен

вопрос: почему в ответ на появление и быстрый рост численности седого дятла в Центральной и Восточной Европе местные популяции зеленого быстро сокращаются и вскоре исчезают полностью, тогда как в районах постоянного обитания обоих видов они лишь циклически колеблются в противофазе без исчезновения одного из них?

Важно подчеркнуть, что отмеченное обвальное падение численности *P. viridis* не объяснимо эффектом экологических факторов, обычно задействуемых орнитологами для таких объяснений (климатические изменения, изменения кормовой базы, антропогенная трансформация местообитаний, новые эффективные хищники и т.д.). Оно связано именно с поселением седых дятлов в той местности, где раньше постоянно обитали зеленые, или, как минимум, запускается им.

Во-первых, до вселения седого дятла популяции зеленого легко восстанавливали численность даже в самых худших условиях – после суровых многоснежных зим и холодных сырых весен, когда ослабляется развитие основного корма *P. viridis* – термофильных видов муравьев. Обычно восстановление происходило уже на следующий год, максимум через год. Со вселением седого дятла зеленый перестает восстанавливать численность после неблагоприятных сезонов (случающихся 2–3 раза за десятилетие) и сокращает численность даже в благоприятные годы (Blume, Tiefenbach, 1997).

То есть там, где седой дятел появляется впервые и его численность быстро растет, численность зеленого обвально падает, во многих районах до нуля (Центральная Европа, лесостепная и полесская части Украины). Там, где седой и зеленый дятлы достаточно долго обитали совместно, численность второго вида резко упала в конце 1980-х – начале 1990-х гг. и стабилизировалась на очень низком уровне (Германия, Польша, Прикарпатье и Закарпатье, Прибалтика, Белоруссия) (Flade, Miech, 1986; Bergmanis, Strazds, 1993; Blume,



Tiefenbach, 1997; Green Woodpecker, 2004; Иванчев, 2005a). В тех районах Европы, где численность зеленого дятла низка, она стабилизировалась на среднем уровне, но продолжает снижаться в районах роста численности / расширения ареала седого дятла (Bergmanis, Strazds, 1993; Christen, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997; Green Woodpecker, 2004; Sikora, 2006).

Напротив, на территориях, где седой дятел отсутствует (Англия, Франция, север Молдавии), зеленый в последние десятилетия не только не показывает депрессии, но даже и увеличивает численность, расширяет ареал, включая успешное освоение городских парков и вообще зеленых насаждений населенных пунктов (Манторов, 1992; Blume, Tiefenbach, 1997).

Возникает вопрос: есть здесь какая-то причинная связь с ростом численности седого дятла на тех же самых территориях (который в этом случае вытесняет зеленого), или же седые дятлы просто замещают зеленых в местообитаниях второго вида уже после того, как тот исчезнет из данной местности (Белик, 1998)? Присутствует ли здесь связь с происходящим изменением климата? По своим биотопическим предпочтениям *P. viridis* – вид сухих и хорошо прогреваемых насаждений, с обилием открытых мест и полей, что понятным образом связано с обилием беспозвоночных. *P. canus*, напротив, предпочитает сплошные лесные массивы, сырые и медленно прогреваемые, либо приречные заболоченные ландшафты. Отсюда любые климатические изменения, провоцирующие сдвиг соотношения тех и других местообитаний в структуре ландшафта, не могут не влиять на динамику популяций обоих видов (Blume, Tiefenbach, 1997; Фридман, 1998).

Поэтому мы исследовали: 1) в какой степени наблюдаемая динамика численности зеленого дятла на разных территориях Подмосквы причинно связана с динамикой численности потенциального вида-конкурента – седого, и наоборот; 2) можно ли эти взаимные влияния взаимо-

действующих популяций близких видов описать в терминологии конкуренции, отведя причинные объяснения, связанные с воздействием каких-либо экологических факторов?

Материал и методика

В 1984–2007 гг. в разных районах Подмосквы проводили регулярное слежение за изменением численности местных популяций, распределением территориальных пар и гнездовых участков в каждом из районов обследования, мониторинг плотности населения в обнаруженных гнездовых группировках *P. viridis* и *P. canus*. В 1984–1986 гг. обследованием охвачено 27 пунктов области (отдельных местностей диаметром 15–25 км), с 1989 по 1994 гг. – 51. В 1995 г. ввиду уяснения общей картины число контролируемых территорий сократили до 34, включающих все основные типы местообитаний вида. В 1999–2004 гг. обследовали 12 местностей, в 2005–2007 гг. – 8: здесь репрезентативность выборки местообитаний обоих видов была неполной (рис. 1).

Контроль местных популяций «зеленых» дятлов в избранных пунктах области включал: фаунистическое обследование территории, учеты обоих видов с картированием участков и/или перемещений отдельных «поющих» птиц либо пар, держащихся постоянно на определенной территории. Общий объем собранного материала показан в таблице 1. Учеты с картированием проводили ежегодно на постоянных маршрутах протяженностью 15–25 км, заложенных в части пунктов наблюдений.

В каждом районе мониторинга закладывали линейный трансект. Его направление выбирали так, чтобы несколько раз пересечь как предпочитаемые *P. viridis* спелые широколиственные леса на плакорах, так и излюбленные *P. canus* сырые мелколиственные леса в поймах малых рек. Тогда трансект включит несколько местных градиентов



от водораздельных лесов до пойменной растительности, вдоль которых идет разделение местообитаний между седым и зеленым дятлами. На трансекте учитывали всех кричащих птиц и картировали их перемещения по участку, а также проводили эпизодические наблюдения за перемещениями по территории и тактикой ее обследования.

Данный метод обеспечивал репрезентативность учета особенностей и картирования поселений обоих видов. Сформированная таким образом выборка гнездовых участков *P. viridis* и *P. canus* адекватно отражает распределение видов в мозаике местообитаний, показывает их стремление «разнести» территории по разным биотопам или, наоборот, обитать по соседству друг с другом с совместным использованием пространства, то есть «плотность» и «интенсивность» взаимодействия популяций обоих видов. Этот параметр был назван «локальной симпатрией» (рис. 2–3), далее анализировали его динамику по годам.

Мониторинг численности обоих видов дятлов проводили ежегодно с 15.03 по 20.04. Это период наиболее интенсивного «пения»: а) у птиц, уже занявших постоянную территорию и интенсивно рекламирующих ее в попытках привлечь партнера, б) у нетерриториальных птиц, широко кочующих в поисках подходящих участков для занятия территории. Подвижные особи особенно много «поют» в местах временных остановок, где держатся и обследуют территорию в течение периода, длящегося от нескольких часов до 1–4 суток, после чего следует занятие территории или новое перемещение

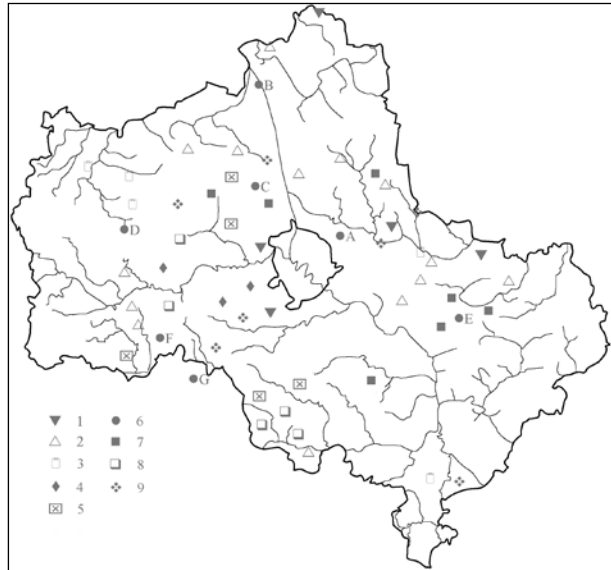


Рис. 1. Пункты долговременного мониторинга популяций зеленого и седого дятлов в Московской области (1–5, 7–9) и модельные поселения, где проводили этологические исследования в условиях сообитания обоих видов (А–Г, 6).

Обозначения: 1 – наблюдения 1984–1986 гг.; 2 – также и 1995–1999 гг.; 3 – 1989–1994 гг.; 4 – 1984–1986, 1995–1999, 2005–2007 гг.; 5 – 1984–1986, 1995–1999, 2000–2004 гг.; 7 – 1989–1999 гг.; 8 – также и 2005–2007 гг.; 9 – также и 2000–2004 гг.

Fig. 1. Points of long-term observations for Grey and Green Woodpeckers population dynamics (1–5, 7–9). 6, А–Г – model settlements of both species, in which ethological investigations were conducted in 1989–1997 (in territorial behaviour especially in residents feeding on common part of territories).

Designations: 1 – observations 1984–1986 years; 2 – the same and 1995–1999 years; 3 – 1989–1994; 4 – 1984–1986, 1995–1999, 2005–2007; 5 – 1984–1986, 1995–1999, 2000–2004; 7 – 1989–1999; 8 – the same and 2005–2007; 9 – the same and 2000–2004.

в другой район (Blume, 1955, 1957; Imhof, 1984; Glutz, Bauer, 1994).

В мае – июне данные районы обследовали повторно. На тех же маршрутах учитывали птиц, кричащих и просто встреченных, а также искали гнезда (в июне, когда там уже большие птенцы, это особенно



Таблица 1

Объем материала, собранного для анализа взаимоотношений зеленого и седого дятлов на территории Подмосковья (по годам)

Amount of data collected for analysis of interaction between Gray and Green Woodpeckers populations in Moscow region

Год Year	Обследовано местностей Localities investigated	Учеты, км Counts, km	Закартировано территорий No of territories mapped		Найдено гнезд No of nests found	
			<i>P. viridis</i>	<i>P. canus</i>	<i>P. viridis</i>	<i>P. canus</i>
1980	2	19	–	–	–	–
1981	7	29	2	–	–	–
1982	4	37	6	3	–	1
1983	6	48	7	2	1	1
1984	27	76	13	6	3	4
1985	27	95	20	12	6	7
1986	27	62	17	13	8	9
1987	–	–	–	–	–	–
1988	22	67	–	–	–	5
1989	51	87	27	17	9	14
1990	51	81	25	16	5	10
1991	51	115	34	23	10	17
1992	51	94	18	24	7	15
1993	51	73	14	20	4	13
1994	51	90	20	18	8	10
1995	34	54	16	13	3	13
1996	34	73	14	11	1	13
1997	34	67	12	4	5	2
1998	34	78	12	10	2	1
1999	12	93	14	3	1	–
2000	12	106	11	8	4	–
2001	12	113	19	6	3	3
2002	12	107	20	6	5	2
2003	12	91	25	4	6	4
2004	7	85	14	9	5	1
2005	7	96	11	11	4	1
2006	7	43	12	3	3	–
2007	7	41	10	3	3	–

Примечание. До 1984 г. систематических наблюдений не проводили, данные отрывочны. Перерыв наблюдений в 1987–1988 гг. вызван службой автора в Советской Армии; данные за 1988 г. целиком предоставлены А.И. Мельниковым и Б.Л. Матвеевко (тогда – студентами МПГУ, потом – сотрудниками ИБГ РАН), обследовавшими подмосковные заказники по программе «Фауна» ДОП.



легко). У встреченных особей картировали перемещения, места кормления, вокальной активности и социальных контактов.

Сочетание учетов с поведенческими наблюдениями и картированием активности позволяет отделить территориальных особей от бродячих. Последние составляют значительную часть популяции у *P. viridis* (и существенно меньшую – у *P. canus*): они активно кричат, вступают в конфликты, задерживаются на одном месте на период до нескольких дней, то есть ведут себя сходно с птицами первой группы.

В число территориальных птиц входят пары и одиночки, устойчиво привязанные к постоянному участку обитания. Часть этого пространства охраняется в период распределения территорий и образования пар (в основном песенные посты и окрестности гнездового дупла, около которого птицы тоже много кричат в эти месяцы), а в сезон размножения все соответствующее пространство используется для сбора корма, вплоть до момента окончания докармливания слетков. Одиночки – особи, не сумевшие привлечь партнера и образовать пару, но также привязанные к своим территориям, то есть потенциально включающиеся в состав гнездового населения. Образование пары у них иногда задерживается до середины – конца мая: у обоих видов подобные пары гнездятся очень поздно, но вполне успешно (Glutz, Bauer, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997).

Бродячие особи, не связанные с постоянной территорией, формируют «подвижный резерв» местной популяции.

Поэтому число постоянных территорий, занятых парами или активно токующими одиночками, представляет собой достаточно точную оценку максимального репродуктивного потенциала популяций обоих видов, легко получаемую с помощью учета и картирования. Уже к концу апреля – первой декаде мая этот потенциал сформирован почти полностью; он может быть реализован не целиком, если процессы образования пары, насиживания и

выкармливания пойдут неблагоприятным образом. Однако после начала мая он практически не «дополняется» – в крайнем случае, одиночки, активно токующие на своих территориях, привлекают партнера и все-таки образуют пару, но бродячие особи практически неспособны занять территорию там, где птиц раньше не было.

Конечно, в таких оценках возможна неточность. Цифры величины репродуктивного потенциала, полученные вышеописанным методом, суть индексы, а не абсолютные величины. Но их динамика по годам и в зависимости от наличия/отсутствия контакта с седыми дятлами на уровне локальных поселений показывают тренды изменения репродуктивного потенциала местных популяций *P. viridis* (и, соответственно, их устойчивость/неустойчивость) в ситуации возможного наличия или отсутствия конкуренции.

За 10 лет регулярных наблюдений за социальным поведением обоих «зеленых» дятлов мы ни разу не регистрировали вытеснение прежних владельцев территории новыми особями, или же их исчезновение и смену владельца в следующие несколько дней. При этом были достаточно обычные случаи оставления участка в период строительства гнезда, вплоть до начала яйцекладки, но участок всегда после этого пустовал до следующего сезона, хотя через него могли проходить бродячие активно «поющие» особи (Фридман, 1993а, 1993б). Вытеснения прежних владельцев в результате конфликтов не наблюдали ни разу, несмотря на интенсивное рекламирование территории и достаточно высокую агрессивность владельцев к нарушителям (Фридман, 1993а, 1993б; также Blume, 1955, 1957, 1961).

Это подтверждает предположение, что межвидовая агрессия *P. canus* и *P. viridis* не имеет никакого отношения к охране территории, которая осуществляется лишь от токующих конспецификов того же пола, вторгшихся в охраняемое пространство (Blume, 1955, 1957; Фридман, 1993а, 1993б).



Уровень внутривидовой агрессивности *P. viridis* весьма высок, тогда как у *P. canus* он значительно ниже (Blume, 1961; Фридман, 1993а, 1993б; Blume, Tiefenbach, 1997). Эти различия никак не влияют на взаимоотношения обоих видов, на размещение их поселений в пространстве. Акты межвидовой агрессии единичны и никогда не носят территориального характера. Большинство из них связаны либо со случайной встречей особей того и другого вида «вплотную», либо встречаются в контексте образования смешанных пар *P. viridis* x *P. canus*¹ как «сбои» процесса брачной коммуникации, но в любом случае не влияют на последующее пространственное поведение птиц.

Внутривидовая агрессия седых и зеленых дятлов направлена лишь на поддержание «неприкосновенного пространства» вокруг потенциального партнера, благодаря чему облегчается сближение с целью ухаживания, минимизируется риск вторжений токующих соседей, способных нарушить процесс образования пары. Хотя агрессивные формы поведения *P. viridis* строго привязаны к конкретным пунктам рекламируемой и охраняемой территории (особенно у самцов), интенсивность соответствующих демонстраций, эффективность используемых сигналов агрессии пропорциональна уровню брачной активности нарушителя, особенно если тот не регистрируется, а адресует брачные демонстрации потенциальному партнеру резидента. По той же причине диаметр охраняемого пространства гибко меняется вслед за уровнем брачной активности владельца или владельцев (после образования пары), он максимален в период консолидации пары, во время выбора места для гнезда и начала демонстраций партнеров у строящегося дупла, и падает до минимума в период интенсивных копуляций (Blume, 1961).

¹ Случаи образования смешанных пар учащаются именно в период подъема численности седого дятла и его расселения в биотопы зеленого, в Московской области это 1989–1996 гг. (Фридман, 1993а, 1993б).

Характер размещения территорий обоих видов (случайный, равномерный или контактиозный) оценивали по результатам картирования на маршрутах и в модельных поселениях при помощи индекса Мориситы (Morishita, 1962). Размещение участков обоих видов характеризуется существенной контактиозностью, поэтому плотность поселений обоих видов рассчитывали только по данным картирования, как территорий, так и размещения песенных постов внутри индивидуального пространства особи.

Плотность населения обоих видов рассчитывали как среднее число территорий в скоплениях, отнесенное к площади, занимаемой поселением или участком изолированно гнездящейся особи. То есть плотность населения – это плотность размещения участков внутри группировок, в пределе – величина, обратная площади территории; численность вида – плотность размещения участков пар и одиночек в каждой отдельной местности, заселенной *P. viridis* и *P. canus* с учетом незаселенных местообитаний, неподходящих обоим видам элементов ландшафта и т.д. Встречаемость вида оценивали числом зафиксированных особей на 1 км маршрута. Размер индивидуальных участков определяли по границам территории, регулярно «опеваемой» одним или двумя владельцами (с постоянных песенных постов, между которыми кричащая птица перемещается изо дня в день).

В обнаруженных поселениях с 20.05 по 30.06 и с 15.07 по 15.08 проводили поиск гнезд и выводков. Наблюдения за докармливанием слетков и перемещением выводков, где птенцы уже кормятся самостоятельно, проведены в 1984, 1985, 1989, 1990, 1994–1995, 1997–1998, 2000–2003 и 2005 гг. Число выращенных до вылета слетков определено в 88 гнездах *P. viridis* и 133 – *P. canus* (включая случаи, когда начавшееся гнездование завершилось гибелью птенцов).

В 1984–1986, 1989–1994 и 1997–1999 гг. проведены долговременные наблюдения за эксплуатацией гнездовых участков парами *P. viridis* и *P. canus* в семи разных районах



Московской области (рис. 1, модельные гнездовые группировки А–Г). Здесь изучены видовые стратегии эксплуатации ресурсов, их дифференциация в разных частях территории, изменения в ответ на ухудшение погоды, неожиданное падение доступности корма, а также в зависимости от наличия или отсутствия постоянно кормящихся особей другого вида.

Ежегодно от 7 до 11 птиц, занявших гнездовые территории, удавалось пометить индивидуально родамином В. Их отлавливали на ночевочных дуплах.

71 пару зеленых дятлов наблюдали в ситуации значительного перекрывания гнездовых участков с гнездившимися там же парами седых, так что значительную часть участка оба вида эксплуатировали совместно (иногда весь участок целиком). Перекрываются как обычные места кормления резидентов, так и расположение песенных постов в периоды интенсивной брачной активности, так что речь идет о сообитании обоих видов.

Созэксплуатация территорий в зоне перекрывания – пример наиболее тесного контакта обоих видов и почти единственная форма прямого взаимодействия особей в поселениях, наблюдавшаяся в период с 1984 по 1996 гг. Если эксплуатационная конкуренция между *P. viridis* и *P. canus* существует, ее эффекты проявятся именно здесь.

Во всех этих 71 случае речь идет о соэксплуатации пространства парой зеленых дятлов¹, уже давно гнездившихся в данном районе, с парой седых, впервые загнездившихся в данном месте или в данной местности вообще. Не установлено ни одного случая совместной эксплуатации пространства парами зеленых и седых дятлов, которые бы давно обитали в данном районе (хотя бы два сезона подряд), сообитание возникает

только как подселение вновь появившейся пары седых дятлов к гнездовым парам зеленых, занимающим территорию в данном районе уже несколько лет. И наоборот: если в какой-то местности зеленые и седые дятлы гнездятся издавна, часто фактически бок о бок, они занимают резко различные биотопы или разные элементы ландшафта, так что эксплуатация одного и того же пространства разными видами невозможна в силу аллобиотопии (см. ниже).

Контролем для анализа последствий сообитания обоих видов в периоды роста численности *P. canus* и взаимодействия его популяции с *P. viridis* были наблюдения за динамикой использования территории у 70 пар зеленых и 34 – седых дятлов, гнездившихся изолированно, в смысле отсутствия возможности контактов с особями другого вида. Критерием изолированности было ненахождение участков обитания другого вида в радиусе 1 км от границ территории и случайность/единичность контактов резидентов с проходящими через участок нетерриториальными особями. Для сравнения старались выбирать территориальные пары из того же района и тех же местообитаний, к которым приурочены ближайшие «смешанные» группировки обоих видов. Однако в силу редкости зеленого и седого дятлов таких «чистых случаев» найдено всего 30 и 19 соответственно.

Групповой характер поселений *P. viridis* сильно облегчает наблюдение за ними. Участки занимают и интенсивно рекламируют птицы обоего пола, раньше оказавшиеся на территории, потенциально подходящей для гнездования (Иванчев, 1995, 2005а). Песенные посты расположены на опушках, на участках с несплошным древостоем, сильно изрезанным наличием сложной сети полей, «окон» и т.д., то есть там, где токующим особям легко контролировать перемещения друг друга. Такие «предпочтительные места образования пар» легко установить при анализе пространственного распределения парцелл растительности внутри соответствующего

¹ Речь идет о давнем гнездовании зеленого дятла как вида в данной местности, а не о гнездовании данных конкретных особей, которые в текущем сезоне взаимодействуют с седым.



массива; наблюдательный пункт здесь располагали заранее (Фридман, 1993а, 1993б).

После образования пары самец и самка ищут подходящее место для гнезда, сначала в окрестностях «опеваемого пространства» (поскольку встречи и перемещения партнеров сопровождаются интенсивным пением при всяком изменении дистанции между особями), затем на все большем удалении от него. Учитывая:

- сильную привязанность зеленых дятлов к определенным породам гнездовых деревьев, в первую очередь к осине (в пойменных лесах – к ветле и ольхе) и

- привычку расширять старые гнезда больших пестрых дятлов, а не строить их самостоятельно (Иванчев, 1995),

места вероятного размещения гнезда также легко предположить заранее по характеру мозаики растительных сообществ на данном участке. По крайней мере, почти всегда понятно, где искать.

В ходе наблюдений фиксировали динамику функциональных зон внутри гнездовых территорий зеленых и седых дятлов, а также изменения конфигурации самих территорий и траекторий движения птиц при обследовании участка. Использовали непрерывный хронометраж поведения кормящихся особей с картированием их перемещений внутри отдельных мест кормления и транзитных перемещений между ними. Для описания набора элементов кормового поведения и регистрации последовательных действий поиска и добычи корма использовали метод А.Г. Резанова (2000) в нашей модификации для дятловых птиц (Фридман, 1996).

Кормовые перемещения дятлов по сравнению с воробьиными птицами характеризуются меньшей размерностью обследуемого пространства: поиск корма производится почти исключительно в плоскости субстрата, а смена субстрата осуществляется лишь после окончания всех попыток его зондирования, без последующего возвращения. Поэтому траектории обследования у дятлов строго привязаны к двумерному пространству ветвей и сучьев,

а у кронников-воробьиных – свободно «пронизывают» некоторый объем в определенной части кроны; «размер» и расположение которого определяют набор кормовых микростадий вида и зависит от характера экологической специализации конкретного вида (Преображенская, 1998).

В период от занятия и начала рекламации постоянной территории, обычно еще одиночной особью, и до завершения копуляций и перехода к яйцекладке (март – начало мая) поведенческие наблюдения были отрывочными и эпизодическими (1–2 раза в неделю). Со второй декады мая (это примерно середина или завершение яйцекладки у обоих видов рода *Picus*) 2–3 раза в неделю проводили суточные наблюдения за кормовым поведением и использованием территории, с контролем бюджетов времени, тактики обследования и эксплуатации территории у занимающих их пар и одиночек обоих видов. Регулярные наблюдения в модельных поселениях ($n = 120$ пар в 11 сезонов) продолжали вплоть до середины периода выкармливания птенцов (до момента, когда подростки молодые уже высовываются из дупла). В 1986, 1989, 1990, 1991, 1994 и 1995 гг. сравнительно-этологические исследования производили до конца июля – начала августа – момента окончания совместных перемещений слетков в окрестностях гнездового участка, распада выводков и начала молодыми самостоятельных дальних перемещений.

Вторым видом контроля в исследованиях конкуренции седого и зеленого дятлов при соэксплуатации территорий в зоне перекрытия участков были те поселения обоих видов, где они существовали в условиях аллобиотопии. Гнездовые участки разных видов здесь непосредственно примыкают друг к другу, вокальные и визуальные контакты постоянны, но нет ни перекрытия территорий, ни совместного использования каких-либо местообитаний. Даже при соприкосновении территорий места сбора корма обоих видов здесь не совпадают (как постоянные, так и эпизодические). Хотя при аллобиотопии седые



Рис. 2. Пространственная динамика взаимного вытеснения-восстановления зеленого и седого дятлов.

А. Схема произошедших изменений. Районы многолетнего устойчивого гнездования седого (1, темно-серые области) и зеленого дятлов (2) в Московской области в 1984–1986 гг., стрелка (3) – основные направления территориальной экспансии *P. canus* в 1989–1996 гг. 4 – область сообитания обоих видов, сформировавшаяся в 1995–1997 гг. Вместе со светло-серыми областями (5) показывает минимальный ареал зеленого дятла в Подмоскowie, сохранившийся к 1997–1998 гг.

Примечание. Области 1–3 показаны приблизительно, область распространения обоих видов на территории области характеризуется сложным «кружевом», отражающим мозаику предпочтительных местообитаний, но общие тенденции изменения распространения зеленого и седого дятлов рисунок показывает достаточно четко.

Б. Современный ареал зеленого дятла в Подмоскowie после частичного восстановления популяции в 2000-х гг., с расширением очагов гнездования на юге и западе области.

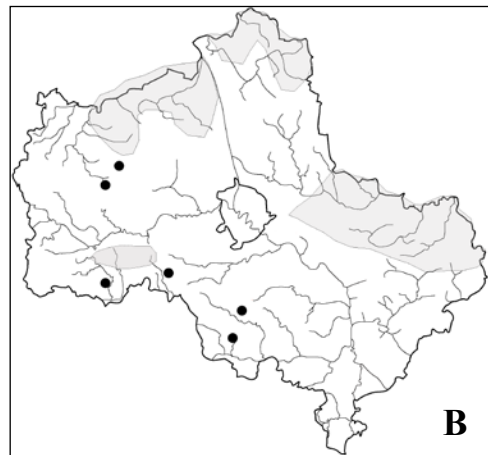
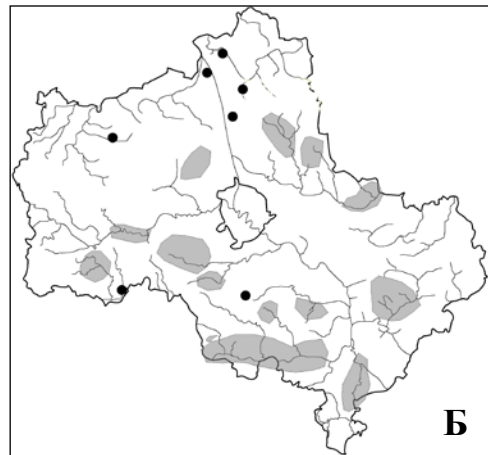
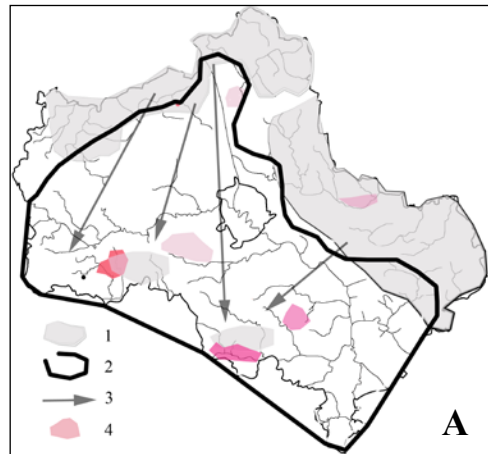
Примечание. К показанным областям гнездования следует добавить окрестности деревень Княжево и Очево (Дмитровский район, Дубненско-Яхромская низина), где *P. viridis* найден на гнездовании в 1998–2000 гг. (Волков и др., 2009).

В. Современный ареал седого дятла в Подмоскowie после сокращения численности с оставлением большей части области сообитания в конце 1990-х – начале 2000-х гг.

Fig. 2. Interaction process between Green and Gray Woodpeckers regional populations developing in time and space.

A. The scheme of subsequent changing in *P. viridis* and *P. canus* distribution areas during 1984–2007. The areas of long-term and constantly breeding of Green (1, dark gray areas) and Gray (2) Woodpeckers in Moscow region. Arrows (3) – the basic directions of the expansion of Gray Woodpecker's distribution area in Moscow region. 4 (rose spots) – co-inhabiting to species in 1989–1996, during population growth and territorial expansion in Gray Woodpecker. With pale gray spots (5) they form the area of a minimum of Green Woodpecker distribution area which establish after population contraction in 1992–1996. 1–4 – showed approximately.

Б. The Green Woodpecker distribution area in Moscow Region now, after partial population growth in 2000–2007, especially in Oka basin and in west part of the region.



В. The Gray Woodpecker distribution area in Moscow region now, after population decreasing after 1997–1999, with departure from co-inhabiting area formed in 1989–1996.



Таблица 2

Циклические взаимодействия подмосковных популяций седого и зеленого дятлов: последовательность основных событий в разных регионах

Cyclic interactions between Green and Gray Woodpeckers populations in Moscow region: the consequence of basic events in different areas

	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	04	05	06	07
A	П±	П±	П±		П↑	П↑	↓↑	↓↑	↓П	П-	П-	-↓	-↓	-↓	-↓	-↓	-↓	-#	-#	-#	↑#	±#	±#	±#
Б	П±	П±	П±		П±	П↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	↓↑	-П	-↓	-↓	-↓	-↓	-↓	↑-	↑-	↑-	±-	±-	±-	±-
В	П-	П-	П-		П-	П-	П-	П-	П-	П-	П-	↓±	↓±	↓±	↓±	↓±	↓-	↑-	↑-	↑-	↑-	↑-	↑-	↑-

Обозначения. Столбцы – годы наблюдений, строки – регионы области. **A** – область традиционного обитания седого дятла; в 1984–1986 гг., до начала изменений, зеленый дятел здесь встречался на гнездовании повсеместно, но был распространен sporadически. Она примерно совпадает с двумя геоморфологическими районами Подмосковья – Ламско-Дубенской моренной водно-ледниковой равнины и Мещерской низменностью. **Б** – область регулярного гнездования обоих видов, примерно совпадает с Московской морено-эрозионной возвышенностью. **В** – область традиционного обитания зеленого дятла, на большей части которой седой дятел в начале наблюдений не гнезвился; ежегодное гнездование отдельных пар отмечали только в ряде мест. Примерно совпадает с Московорецко-Окской эрозионной равниной и Заокским возвышенным эрозионным плато. *Значки в ячейках:* ↑ – рост численности, расширение ареала; П – стабильность на высоком уровне численности, ± – стабилизация на среднем уровне, не достигающим того, который был у зеленого дятла в начале цикла, у седого – в годы подъема численности. Везде левый значок относится к зеленому, правый – к седому дятлу. Прочерк (-) – регулярное гнездование не наблюдается (или прекратилось).

Designations. Columns – observation years, rows – different parts of Moscow region. **A** – traditional distribution area of Grey Woodpecker; Green Woodpecker was spread here everywhere but sporadic, **B** – both species breed regularly, **B** – traditional distribution area of Green woodpecker; certain pairs of Grey Woodpecker breed here not every year and in some places only. *Signs in cells* (everywhere left sign concern to Green, right – to Gray Woodpecker): ↑ – population growth and spreading the distribution area; П – population become stable on high level of number, ± – population become stable on low level of number, ↓ – population decrease and distribution area contraction, # – population become stable on the middle level of number, not obtain the maximum level, which was registered before cycles beginning by the Green and during 1989–1994 years by Gray Woodpecker. Dash (-) – regular breeding was not observed.

Примечание. Ландшафтные районы Подмосковья приведены по: Зубов, 1998.



и зеленые дятлы будут мирно кричать с песенных постов, находящихся буквально в нескольких метрах друг от друга (но в разных биотопах и разных ландшафтных выделах), ни разу не отмечено поочередного использования разными видами одних и тех же песенных постов, что более чем обычно в случаях сообитания. В условиях аллобиотопии было прослежено 36 пар (14 зеленых и 22 – седых дятлов) за 7 сезонов размножения.

Данные исследований обработаны статистически (Тюрин, Макаров, 2003), с использованием программы Statistica for Windows 6.0. Распределение данных в выборках практически всегда отличалось от нормального, тем более что данные учетов численности, оценки плотности населения вида, его встречаемости и т.п. по сути представляют собой баллы или индексы, а не измерения количественных показателей.

Поэтому использовали непараметрические статистики: для оценки влияния фактора на отклик – *H*-критерий Краскелла-Уоллеса, для оценки значимости различий между связанными переменными (в первую очередь рядами динамики) – *X*-критерий Вилкоксона, для оценки значимости различий между несвязанными переменными – *U*-критерий Манна-Уитни, для анализа связи между переменными – ранговый коэффициент корреляции Спирмэна. Статистические данные приводятся как средняя \pm стандартная ошибка средней. Все обозначения статистических переменных взяты из работы Г.Ф. Лакина (1989), *df* – число степеней свободы, нижний индекс – табличное значение данной статистики, превышение которого отвергает нулевую гипотезу, *n* – объем выборки.

Результаты

Долговременная динамика численности зеленого и седого дятлов: циклы вытеснения-восстановления

За период наблюдений в Московской области зафиксированы сопряженные ко-

лебания численности и пульсации ареалов зеленого и седого дятлов, включающие циклы подъема численности и взаимного вытеснения у обоих видов, после которых следует спад и восстановление прежнего состояния (табл. 2). Анализ литературных источников показывает, что подобные колебания происходили и раньше: на протяжении XX в. в области зафиксированы 3 полных и один неполный циклы подъема численности седого дятла, сопряженные с падением численности и отступлением зеленого из прежних районов постоянного обитания. Насколько они просматриваются в фаунистической литературе, циклы происходили в конце 1890–1910-х гг., в середине 1920-х – 1930-х гг., в конце 1940-х – начале 1950-х гг. (хуже всего документирован), в 1960-х – начале 1990-х гг. и в 1988–2003 гг.

Последний цикл исследован нами (рис. 3–6): в настоящее время он не завершен. Численность зеленого дятла уже упала до минимума, но еще не восстановилась, при сократившемся ареале седого дятла.

Анализ данных таблицы 2 позволяет выделить следующие 8 этапов цикла сопряженной динамики обоих видов.

I. Численность обоих видов стабильная, у седого дятла на минимальном пределе, у зеленого – на максимальном. Все сказанное о численности в полной мере относится к области распространения обоих видов, и в плане заселенного ими пространства, и в плане широты спектра местообитаний, в которых гнездится тот или иной вид. На всем протяжении наблюдений (и, видимо, на протяжении XX в. вообще) рост численности того и другого вида сопровождался расширением регионального ареала, его экспансией по оси север-северо-восток – юг и юго-восток области, резким расширением спектра гнездовых местообитаний вида, увеличивающего численность. Падение численности местных популяций и региональной популяции в целом сопровождается обратными процессами. Соответственно, на этапе 1 помимо предпочти-



тельных биотопов каждого вида, в области существует серия биотопов, в которых оба вида при обитании на одной территории гнездятся одинаково охотно, преимущественно в областях А и Б (табл. 2).

II. Рост численности седого дятла, его экспансия в районы, где вид ранее не гнездился (преимущественно юг и юго-запад области, рис. 2).

Гнездовые пары седого дятла появляются на значительной территории, где до этого не отмечались ни разу. В новых местах гнездования седые дятлы явно тяготеют к поселениям зеленых, «поют» рядом с песенными пунктами второго вида, и затем стараются загнеститься около, а часто и на территориях последних. Аналогичное «подселение» седых дятлов к зеленым описано В.П. Беликом (1998) для Сумского Полесья. Процесс облегчается тем, что седые дятлы занимают постоянные территории и начинают кричать на них на две недели – на месяц позже зеленых (даже в случае, когда, будучи менее перелетны, они оказываются в соответствующей местности раньше).

«Тяготение» гнездовых участков и особенно зон брачной активности этих «передовых» особей *P. canus* к занятым территориям *P. viridis* максимально в случае групповых поселений второго вида, где постоянное гнездование 2–5 пар фиксировалось все предыдущие годы. Во время подъема численности в 1988–1992 гг. расселяющиеся седые дятлы подселяются преимущественно к ним и гораздо реже – к изолированно гнездящимся парам *P. viridis* (в «островных» местообитаниях, вроде старых дубрав в бывших барских усадьбах). Только через 2–3 года, когда групповых поселений практически не остается (рис. 3, 6), седые дятлы, поселяющиеся в новых местностях, занимают территории и около них.

Подселение этих «передовых пар» *P. canus* к гнездовым парам *P. viridis* значительно (в разы) повышает степень локальной симпатрии обоих видов (рис. 3). Таким образом, сразу и на большой территории устанавливается ранее отсутствовавшая

ситуация сообитания зеленого дятла с седым, когда наблюдается значительное перекрывание гнездовых участков «местных» пар зеленого дятла с «подселившимися» седыми. В зонах сообитания соответствующие пары *P. viridis* и *P. canus* совместно эксплуатируют область перекрывания территорий в течение сезона размножения, вплоть до вылета и завершения докармливания слетков, так что эксплуатационная конкуренция здесь более чем возможна.

III. После сезона (реже двух-трех сезонов) совместного использования территории с седыми зеленые дятлы оставляют их как бы без видимых причин и больше там не гнездятся (несмотря на то, что обилие обычных кормовых объектов по-прежнему высоко, несмотря на успешное гнездование в данном месте в течение нескольких лет, предшествующих подселению седых). «Подселившиеся» пары седых дятлов продолжают гнездиться на территориях, оставленных зелеными¹ (табл. 2, 3).

IV. Оставление гнездовых территорий зелеными дятлами растет по экспоненте. Перестают гнездиться на своих территориях ближайшие соседи тех пар, что первыми оставили свои участки, хотя у этих птиц отсутствовало сообитание с седыми. Процесс оставления гнездовых участков протекает особенно быстро и необратимо в групповых поселениях, объединяющих 2–5 пар, и слабее выражен у пар, гнездящихся изолированно (табл. 3Г). Развиваясь, он ведет к обвальному прекращению гнездования зеленых дятлов в большинстве районов области, где вид постоянно гнездился с начала

¹ В подавляющем большинстве таких случаев птиц индивидуально не метили, поэтому речь идет лишь о продолжении непрерывного гнездования данного вида в соответствующие сезоны, а не о гнездовании тех самых особей, которые загнездились первыми в 1989–1992 г. Существенно, однако, что данный процесс вытеснения разыгрывается в первую очередь в районах традиционного гнездования зеленого дятла, где седой не гнездился и куда он проник только в годы подъема численности.

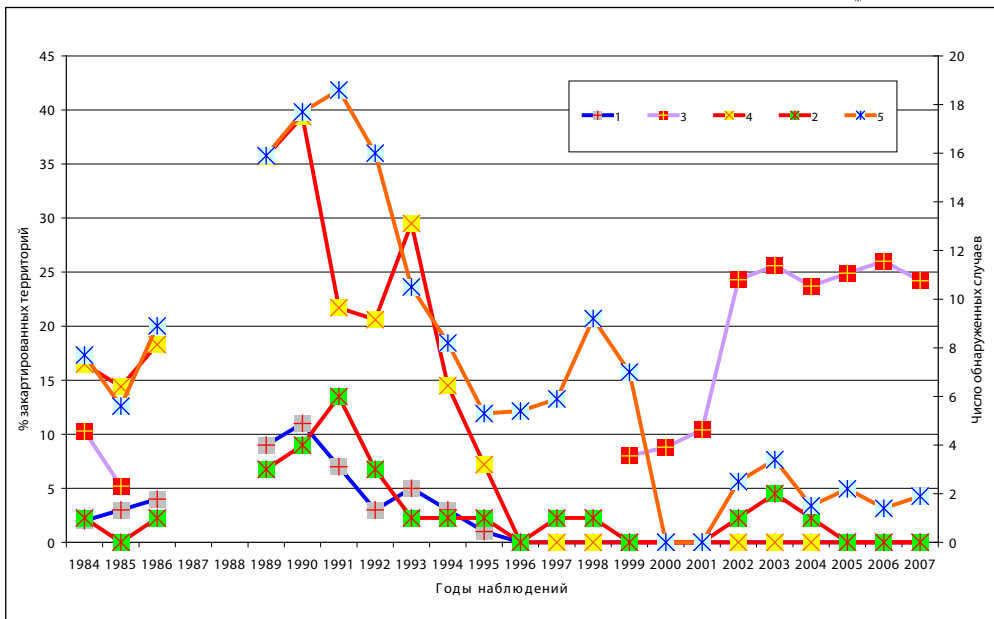


Рис. 3. «Тяготение» седых дятлов к гнездовым группировкам зеленых в период расселения и подъема численности, становление аллобиотопии в период спада.

Обозначения. Ось X – годы наблюдений, ось Y – параметры популяционной динамики. 1 – число случаев гнездования вселяющихся пар *P. canus* в групповых поселениях *P. viridis*, 2 – число случаев гнездования вселяющихся пар *P. canus* рядом с изолированными парами *P. viridis*, 3 – % заселения седыми дятлами мест традиционного отсутствия *P. viridis*, 4 – % случаев вселения пар в групповые поселения *P. viridis*, 5 – % случаев подселения пар *P. canus* к изолированным парам *P. viridis* в новых местах гнездования.

Примечание. Показано «тяготение» седых дятлов на волне расселения к гнездовым группировкам *P. viridis*, с последующим падением численности второго вида, и восстановление численности зеленого дятла после становления аллобиотопии в конце 1990-х – начале 2000-х гг. Процент приводится от общего числа закартированных территорий, данные по регионам А–В объединены ввиду отсутствия значимых различий.

Fig. 3. The «attraction» by *P. canus* to breeding territories *P. viridis* during their population growth and habitat differentiation between two species during decrease *P. canus* populations.

Designations. X-axis – observation years, Y-axis – parameters of population dynamics. 1 – number of cases the breeding of *P. canus* pairs, moving into new countries, in group settlements of *P. viridis*. 2 – number the cases of breeding of *P. canus* pairs, at the first appeared in this country, near isolated nesting pairs of Green Woodpecker. 3 – the frequency of cases by *P. canus* settlement in countries where Green Woodpeckers traditionally not bred, %. 4 – the frequency of cases the Gray Woodpeckers' moving into Green Woodpecker group settlements, %. 5 – the frequency of cases the Gray Woodpeckers' settle on the territories of isolated Green Woodpecker pairs in anew populated countries, %.

1970-х гг. В 1991–1996 гг. зеленые дятлы совершенно исчезли во многих районах, в том числе и там, где седые не поселились – но всегда через год-два после их поселения в ближайших окрестностях (15–25 км). Начиная с 1997–1998 гг. в Подмоскowie зеленый

дятел вообще не гнездится групповыми поселениями. Сохраняются только изолированно гнездящиеся пары в тех местностях, куда не проник *P. canus*. Поселившиеся седые дятлы продолжают гнездиться там, откуда вытеснили зеленых.



Таблица 3

Последовательное оставление территорий зелеными дятлами после подселения к ним седых (1989–1996 гг.)

The consecutive abandonment of Green Woodpeckers territories after settling of Gray Woodpeckers' pairs and common use a part of this territory

Выборки	i	$i+1$	$i+2$	$i+2$	$i+3$	$i+4$	$i+5$
A	71 (36)	11 (11)	41 (24)	15 (1)	4 (0)	0 (0)	0 (0)
Б	70 (30)	0 (0)	2 (1)	3 (2)	4 (2)	7 (5)	6 (4)
B	34 (19)	2 (0)	0 (0)	1 (1)	7 (4)	4 (3)	3 (1)
Г	26	1	0	1	2	4	1

Обозначения: i – год начала наблюдений (он же момент поселения седых дятлов по соседству с зелеными). Столбцы $\{i+1\}$; $\{i+2\}$ и т.д. – годы после поселения зеленых дятлов к седым, число лет сообитания обоих видов; строки – выборка прослеживаемых гнездовых территорий *P. viridis*, с года i существующих в условиях сообитания с седыми дятлами (**A**) и при отсутствии второго вида (**Б**, **B**), в те же годы и в тех же биотопах, данные по групповым поселениям и изолированно гнездящимся парам *P. viridis* в обоих выборках разделены, **Г** – аналогичные данные по особям из смешанных поселений, которые поддерживают с седыми дятлами вокальный и визуальный контакт, без перекрыwania и совместного использования территорий. Цифры в ячейках – число территорий из первоначальной выборки года i , оставленных гнездовыми парами в годы $i+1$; $i+2$; $i+3$ и т.д. (то есть прежние владельцы на них перестали гнездиться, а новые не заняли, и участок пустует). **A** – гнездовые пары зеленого дятла из районов традиционного обитания вида, поблизости от которых в год i (между 1989 и 1996 гг.) поселилась пара седых дятлов, ранее здесь не гнездившихся, так что часть территорий обоих пар перекрывается и эксплуатируется совместно обоими видами. В скобках – число таких особей, гнездящихся групповыми поселениями, остальные гнездились изолированными парами. **Б** – контрольная выборка: пары зеленого дятла из традиционного обитания вида, где поселения седых дятлов не произошло. В скобках – число «контрольных» пар, гнездящихся в тех же местообитаниях и в той же местности, что и ближайшие смешанные группировки (прочие «контрольные» пары гнездятся в других местностях и/или местообитаниях, чем рассматриваемые смешанные, что затрудняет сравнение). **B** – местности традиционного гнездования седого дятла, где зеленые дятлы отсутствуют, или не гнездятся по соседству с седыми. В скобках см. **Б**.

Примечание. Пары в выборках **A**, **Б**, **Г** одинаково выбраны в районах многолетнего постоянного гнездования зеленых дятлов до года i , с которого специально отслеживали судьбу соответствующих территорий. Во всех случаях подселенные пары седых дятлов обитают на территориях *P. viridis* выборки **A** (**Г**) до их оставления прежними владельцами и еще несколько лет после этого (табл. 4). В статистической обработке данных тестируемыми факторами были: а) наличие или отсутствие совместного использования территории парами зеленых и седых дятлов, б) зеленые дятлы обитали в групповых поселениях или изолированными парами, в) наличие или отсутствие визуального и вокального контакта соседних пар обоих видов без совместного использования территории. Отклик, на который исследуется влияние факторов – число лет, прошедших до оставления птицами данной территории. В тех случаях, когда территории так и не были оставлены, и зеленые дятлы продолжали там гнездиться, им приписывалось столько лет, сколько проходило до подъема численности зеленого дятла в данной местности (то есть до 2000–2005 гг.).

Designations. i – year of beginning the observations (and the moment on *P. canus* settling on the territories of *P. viridis* too). Columns $\{i+1\}$, $\{i+2\}$ a.o. – years after local contact between *Picus* species and common using some territories during first breeding season i . Rows – the sample of *P. viridis* territories under our control in different conditions: **A** – after settling the *P. canus* pair on / or near some *P. viridis* territories both species living together, the feeding areas of both pairs the different species wide overlap and overlapping part use jointly (local sympatry between species, experimental sample). **Б** – control sample 1 with 70 isolated breeding territories of *P. viridis* pair without *P. canus* near at hand. In brackets – the number of *P. viridis* pairs **Б**, which bred in the same habitats and same localities as *P. viridis* pairs on the territories **A**. In this case they have the same environment as pairs **A**, sole distinction is in presence/absence of *P. canus*. **B** – control sample 2 with 34 isolated breeding territories of *P. canus* pairs in localities in which second species don't bred never. **Г** – the sample of *P. viridis* pairs which inhabit side by side with *P. canus* pairs having the intensive vocal and visual contacts with the second species but living in different habitats, their territories don't overlap a.o. Data in cells – the number of *P. viridis* pairs abandoned own territories from initial sample.



Таблица 4

«Беспричинное» оставление седыми дятлами территорий, откуда они вытеснили зеленых, в годы, последующие за вытеснением

«Causeless» abandonment by Gray Woodpecker pairs the former Green Woodpecker territories, on which they supplanted its primary owners

Выборки	J	$j+1$	$j+2$	$j+3$	$j+4$	$j+5$	$j+6$
A	71	18	36	12	5	0	0
B	34 (19)	2 (0)	0 (0)	1 (1)	7 (4)	4 (3)	3 (1)

Обозначения: j – год оставления зелеными дятлами своих территорий после сообитания с седыми и момент начала наблюдений за «вытеснившей» их парой седых. Цифры в ячейках – число территорий (из общей выборки контролируемых участков), которые не были заняты седыми дятлами на первом, втором, третьем и т.д. году после прекращения гнездования зеленых (выборка **A** – см. табл. 3). Для сравнения показаны аналогичные данные для гнездовых пар седого дятла из мест традиционного гнездования этого вида, где зеленые дятлы отсутствуют, или не гнездятся по соседству с седыми (выборка **B**). В скобках – число пар седого дятла из выборки **B**, гнездившихся в тех же местообитаниях и в той же местности, что и ближайшие смешанные группировки обоих видов.

Примечание. Статистический анализ влияния фактора (прошлого) сообитания седых и зеленых дятлов на оставление первыми бывших территорий вторых производили так, как описано выше.

Designations: j – the year of leave by Green Woodpecker own territories after season of cohabitate with Gray Woodpecker pairs, the beginning of observation in sample **A–B**. Columns $\{j+1\}$, $\{j+2\}$ a.o. and cell data – see table 3. **A** – the experimental sample from table 3 after supplanting of Green woodpecker pairs from own territories by Gray Woodpeckers settled here. **B**. Control sample 2 from table 3. In brackets – the number of Gray Woodpecker pairs **B**, which bred in the same habitats and same localities as Gray Woodpecker pairs on the territories **A**.

V. Вытеснив зеленого дятла, пары седых еще несколько лет гнездятся на занятых ими территориях, а затем оставляют их, самопроизвольно и без видимой причины. Во всех контролируемых популяциях седые дятлы неизменно покидали участки, с которых они ранее «вытеснили» зеленых и которые некогда эксплуатировали совместно с парами этого вида, то есть происходит процесс, обратный изменениям на этапе **III** (табл. 4). После этого на данной территории несколько лет вообще не гнездится ни один из видов рода *Picus* (ситуация сохраняется также на этапе **VI**). Численность седого дятла в традиционных местах гнездования падает. Динамика численности обоих видов на протяжении всего цикла показана на рисунке 4.

VI. Численность зеленого дятла достигла минимума, ареал распался на несколько изолированных мест гнездования. Локальная симпатрия зеленого и седого дятлов

исчезает полностью на всей территории Подмоскowie, оба вида гнездятся на одной территории только в случае полной аллобиотопии (обычно это пойменные ландшафты). Местообитания седого и зеленого дятла нигде не перекрываются.

VII. Медленное восстановление численности зеленого дятла в прежних местах гнездования. В первую очередь занимают территории в местообитаниях, безусловно игнорируемых седым дятлом, так что аллобиотопия обоих видов достигает максимума, особенно там, где они обитают рядом друг с другом. Через несколько лет после исчезновения седых дятлов отдельные пары зеленых пытаются гнездиться в местах, где они обитали ранее (Звенигородская биостанция, окрестности ст. Снегири, Манихино, Поварово и Бухарово). Но после одного-двух сезонов гнездования в этих местах дятлы там снова перестали гнездиться, и наметившаяся тенденция к

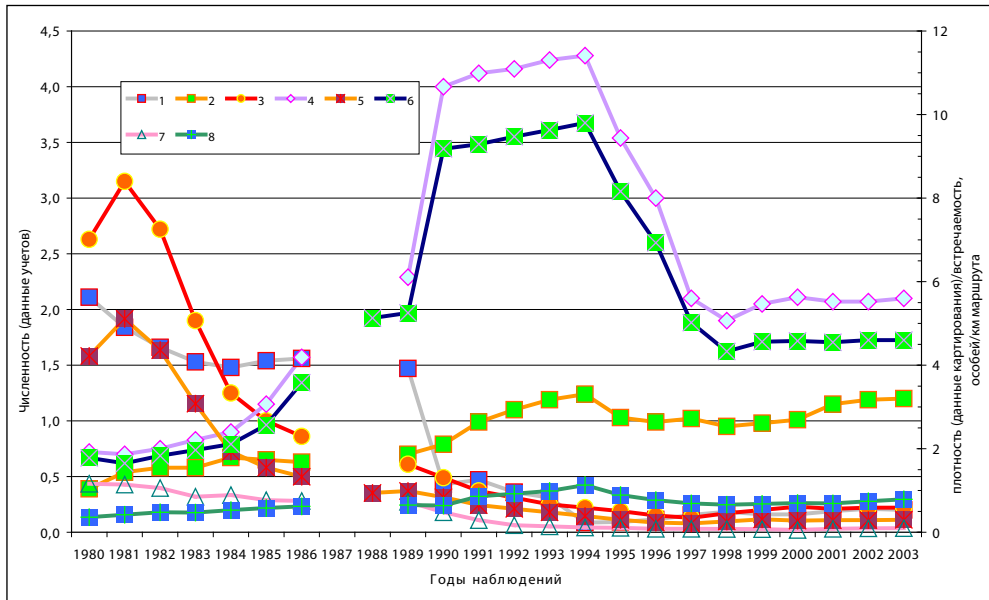


Рис. 4. Динамика численности/плотности поселений седого и зеленого дятлов в Подмоскowie в 1984–2007 гг.

Обозначения. Ось X – годы наблюдений, ось Y – параметры популяционной динамики. Средняя плотность населения вида в регионе, ос./км², 1 – *P. viridis*, 2 – *P. canus*. Средняя плотность населения вокруг самых многочисленных гнездовых группировок, ос./км²: 3 – *P. viridis*, 4 – *P. canus*. Локальная плотность поселений видов, ос./км²: 5 – *P. viridis*, 6 – *P. canus*. Встречаемость, ос./км маршрута: 7 – *P. viridis*, 8 – *P. canus*.

Примечание. Оценки численности и встречаемости видов даны по данным учетов, плотности поселений – по данным картирования

Fig. 4. The number and density dynamics in Green Woodpecker and Gray Woodpecker populations in Moscow region in 1984–2007.

Designations. X- and Y-axes see fig. 3. The middle level of population number established by *P. viridis* (1) and *P. canus* (2), birds/km². The middle density of population in outskirts the biggest of breeding demes by *P. viridis* (3) and *P. canus* (4), birds/km². The local density in separate settlements and isolated territories of *P. viridis* (5) and *P. canus* (6), birds/km².

росту численности *P. viridis* в регионе не была реализована. Заметный рост численности вида зафиксирован только в пойме р. Оки, несколько меньший – в Заочье, в Наро-Фоминском районе, и в западном секторе области, в районе Кубинка – Тучково – Можайск – Бекасово. Ареал седого дятла «сжимается» ввиду продолжающегося падения численности и входит в пределы, указанные в п. I; его численность стабилизируется на уровне ниже, чем в период подъема.

VIII. Быстрое восстановление максимального ареала вида с прежним высоким

уровнем численности за счет массовой инвазии новых особей из благополучных популяций (расположенных южнее или юго-западнее Подмоскowie). В нашем случае этот этап еще не наступил и реконструирован на основании предыдущих циклов. Ранее он происходил в 1965–1973 гг. и 1947–1955 гг., а также, возможно, в 1910-х гг. По нашей оценке, сейчас численность *P. viridis* в области не превышает 90–100 пар.

Резюме: вслед за ростом численности седого дятла и экспансией его региональ-



ного ареала происходит обвальное сокращение численности зеленого в местах его постоянного гнездования (преимущественно в плакорных ландшафтах, в пойменных ольшаниках, ивняках, дубравах вид лучше сохраняется из-за большей вероятности установления аллобиотопии с седым). Ареал зеленого дятла сокращается и распадается на отдельные очаги, седого же расширяется, он замещает зеленого в основных местообитаниях последнего. Однако седой дятел не закрепляется на территориях, с которых он «вытеснил» зеленого (или, корректнее, на которых зеленый дятел исчез после установления локальной симпатрии). Через 2–3 сезона гнездования в данной местности он оставляет бывшие территории зеленого дятла (и занятые местообитания этого вида) и отступает в свои традиционные биотопы. Далее региональная популяция седого дятла стабилизируется на высоком, а зеленого – на низком уровне (Фридман, 2005).

Циклы разных десятилетий довольно точно повторяют друг друга, как в уровне численности, так и в изменениях кружева ареала. Так, в 1981 и 1984 гг. седой дятел гнезвился в сырых березняках городской части Лосиног острова в том самом месте, где и ранее в период подъема численности конца 1920-х гг. (Кузнецов, 1928). Каждый цикл завершается спадом временно выросшей численности седого дятла с последующим замедленным восстановлением численности зеленого. Колебания численности сопровождаются пульсациями ареалов обоих видов, ориентированных в общем направлении с юго-запада на северо-восток региона (Фридман, 2005).

Изменения численности седого дятла на протяжении всех четырех циклов были противоположны динамике численности зеленого дятла, как в регионе в целом, так и (особенно) на территориях, где оба вида встречаются совместно. В период подъема 1988–1997 гг. максимальный уровень численности зафиксирован в основных очагах гнездования на севере области и на

Мещерской низменности (1–2,5 пар/км²). Территории, занятые в этот период, сперва колонизировались отдельными парами, поселявшимися по соседству с территориальными парами или групповыми поселениями зеленого дятла, так что численность седых в данной местности в первые год-два была невысока – 0,05–0,1 пар/км² (Фридман, 1998, 2005; Иванчев, 2005б). По мере прекращения гнездования *P. viridis* в прежних местах обитания в следующие годы она возрастала до уровня 0,5–0,8 пар/км² (Фридман, 1998, 2005; Иванчев, 2005б). В 1998–2002 гг. численность вида в основных районах гнездования несколько упала, до 0,8–1,9 пар/км² (примерно $\frac{3}{4}$ максимального уровня численности 1992–1996 гг.). На всей остальной территории, заселенной в период подъема, численность упала почти до нуля, исключая случаи неежегодного гнездования отдельных пар (Фридман, 2005, 2006).

В Европе динамика численности *P. caenis* противоречива: в Западной Европе продолжается расширение ареала вида на запад, юг и юго-запад с соответствующим увеличением численности в Бельгии, Австрии, Западной Германии, Швейцарии. В Восточной и Центральной Европе численность стабилизировалась или снижается, во многом из-за привязанности вида к крупным массивам старовозрастных лесов, уязвимым к антропогенной фрагментации (Angelstam, Mikusinski, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997; Mikusinski, Angelstam, 1997; Gray-headed Woodpecker, 2004).

Действительно, статистический анализ данных рисунков 3–4 фиксирует строго сопряженную динамику численности и ареала обоих видов «зеленых» дятлов в Московской области. Ранговый коэффициент корреляции изменений их численности в 1984–1990 гг. составляет $r_s = -0,778$ ($n = 135$; $P < 0,01$) для выборки обследованных местностей и $-0,703$ ($n = 5$; $P < 0,05$) для области в целом.

В 1991–2000 гг. ранговый коэффициент корреляции изменений численности *P.*



canus и *P. viridis* вырос до $r_s = -0,984$ ($n = 253$; $P < 0,001$) для выборки контролируемых местностей и $r_s = -0,882$ ($n = 8$; $P < 0,01$) для области в целом. В 2000–2007 гг. он снова упал до $-0,486$ ($n = 62$; $P < 0,05$) и $-0,539$ ($n = 6$; $P > 0,05$) соответственно, что, видимо, связано с ростом численности зеленого дятла на фоне развития аллобиотопии обоих видов, когда учащаются случаи их гнездования «бок о бок» друг с другом без какого-либо использования общей территории.

Иными словами, противофазность изменений численности обоих видов четче всего выражена в периоды вытеснения зеленого дятла седым и в период «ухода» седого дятла с территорий, занятых в предыдущий период роста его численности.

В периоды стабильной численности обоих видов и медленного ее восстановления у зеленого дятла (табл. 2) отрицательная корреляция изменений численности обоих видов ослабевает, но остается статистически значимой. Видимо, это связано с формированием аллобиотопии: после 2000 г. зеленые и седые дятлы в ряде мест обитали территориально поблизости, но практически никогда – в одних и тех же местообитаниях. Напротив, в 1984–1986 гг. такое сообитание было достаточно частым, а в 1989–1996 гг. – даже преобладающим способом использования территории обоими видами (рис. 4).

Итак, в течение всего периода наблюдений во всех трех макрорегионах области А–В (табл. 2), различающихся исходным состоянием популяций седого и зеленого дятлов, фиксируется отрицательная корреляция изменений численностей обоих видов. Во всех пунктах мониторинга рост численности седого дятла приводил к сокращению численности зеленого в последующие 1–4 сезона. И наоборот – сокращение численности седого дятла, вплоть до полного исчезновения, влекло за собой восстановление численности зеленого, правда, происходящее с запозданием на 2–5 сезонов.

Дисперсионный анализ рядов динамики рисунков 3–4 показывает значимое влияние фактора появления седых дятлов на гнездовании в какой-то местности:

1) на оставление гнездовых территорий зелеными дятлами, гнездившимися поблизости от поселившихся седых, с постепенным прекращением гнездования вида в данной местности (рис. 3; $H_{13,82} = 49,14$; $df = 2$; $n = 301$; $P < 0,001$);

2) на общее падение численности зеленого дятла в данной местности вслед за колонизацией территории гнездовыми парами седого дятла ($H_{18,47} = 60,22$; $df = 4$; $n = 437$; $P < 0,001$). И наоборот – прекращение гнездования седых дятлов на данной территории влечет за собой последующую реколонизацию местности зелеными дятлами, хотя и с меньшей вероятностью (рис. 4; $H_{18,47} = 35,75$; $df = 4$; $n = 313$; $P < 0,001$). Для первого анализа использована выборка обследованных местностей за 1984–1997 гг., когда происходило расселение седого дятла, а численность зеленого падала, для второго – аналогичная выборка 1992–2007 гг., когда седые дятлы после нескольких лет обитания оставляли территории, откуда они ранее вытеснили зеленых.

Влияние прочих тестируемых факторов на сокращение численности зеленого дятла в соответствующих местностях – благоприятные/неблагоприятные погодные условия данного сезона гнездования, тип местообитаний и тип ландшафта – было незначимо ($H_{5,99} = 3,04-1,55$; $df = 2$; $P > 0,05$), также как влияние данных факторов на последующее сокращение численности седого дятла ($H_{7,82} = 3,80-6,14$; $df = 3$; $P > 0,05$).

В любой из четырех сезонов, следующих за поселением пар седых дятлов на территориях зеленых и совместным использованием территории, численность зеленого дятла в данной местности оказывается значимо ниже, чем в однотипных местообитаниях из тех же районов Подмосковья, где седые дятлы не появлялись ($U_{159} = 107$; $n_1 = 71$; $n_2 = 30$; $P < 0,001$). Во всех обследованных местностях ряды ди-



намики численности зеленого дятла после поселения седого значимо отличались от рядов динамики численности *P. viridis* в однотипных местообитаниях и ландшафтах при отсутствии седого, вторые были в целом стабильны, а первые быстро падали ($T_{82} = 144$; $n = 30$; $P < 0,01$).

За увеличением численности седого дятла в этом году следует снижение численности зеленого в следующие 1–3 года. И наоборот: вытеснив зеленого дятла, пары седых еще несколько лет гнездятся на занятых ими территориях, а затем самопроизвольно оставляют их, как бы без видимой причины (табл. 4). Во всех контролируемых популяциях седые дятлы неизменно покидали участки, ранее совместно эксплуатировавшиеся с парами *P. viridis*.

Оба эффекта генерализованы: при поселении седых дятлов в районе, где обитают зеленые, последние оставляют не только те гнездовые участки, которые контактировали с участками седых, но и те, которые находились от них в полной изоляции, просто были расположены в той же местности. И наоборот – за прекращением гнездования седых дятлов следует появление на гнездовании зеленых через 2–5 лет отсутствия обоих видов, с последующим медленным увеличением численности *P. viridis* (табл. 2, 3).

Анализируя данные таблицы 4, подчеркну существенность того, что территории, оставленные седыми дятлами (те самые, с которых они ранее вытеснили зеленых) не заселяются птицами того же вида вновь, скажем, на следующем году после оставления, потому что во всех наблюдаемых случаях седой дятел не просто перестает гнездиться на данном конкретном участке, а вообще исчезает из данной местности – резко падает число регистраций бродячих кричащих особей, не регистрируется пролет и т.п.

Этим оставление седым дятлом территорий, с которым он ранее «вытеснил» зеленого, резко отличается от оставления тех же территорий прежними владельцами.

Зеленые дятлы перестают заселять эти участки в условиях, когда в данной местности еще 3–4 года постоянно присутствуют бродячие особи *P. viridis*, они интенсивно «поют», проявляют другие формы брачной активности и т.д., что говорит о разрушении пространственно-этологической структуры всей местной популяции.

Далее, двухфакторный дисперсионный анализ данных таблицы 3 показывает, что подселение седых дятлов к гнездовым группировкам зеленых значимо влияет на кажущееся беспричинным оставление территорий в них, как причина влияет на следствие ($H_{13,82} = 128,59$; $df = 2$; $n = 196$; $P < 0,001$). При этом влияние типа поселения *P. viridis* немного выше предела значимости ($H_{13,82} = 10,301$; $df = 2$; $n = 196$; $P = 0,058$).

Поэтому предположение, что седой дятел вытесняет зеленого на стадии роста численности и колонизации новых местностей, можно считать доказанным. Далее, наличие или отсутствие вокального/визуального контакта обоих видов в периоды образования и консолидации пар (и тем более агрессивные взаимодействия между ними) несущественны ни для вытеснения зеленых дятлов сначала, ни для оставления седыми занятых территорий потом ($H_{13,82} = 7,15$ и $4,32$; $df = 2$; $n = 196$ и 104 ; $P > 0,05$). Следовательно, непосредственной причиной оставления территории является именно сообитание зеленых дятлов с седыми: значительное перекрытие гнездовых участков обоих видов и совместная эксплуатация общего пространства в период насиживания и выкармливания птенцов.

Столь же доказано наблюдение, что седой дятел в подавляющем большинстве случаев не может устойчиво существовать на тех территориях и в тех местообитаниях, откуда он вытеснил зеленого (то есть «в типичных местообитаниях» *P. viridis*) и через несколько лет исчезает оттуда, создавая возможность восстановления численности зеленого дятла. Прекращение гнездования седых дятлов через 1–3 года после исчезновения зеленых хорошо документировано



для отдельных массивов, где большое число исследований позволяло зафиксировать все случаи гнездования и большинство встреч обоих видов. Двухфакторный дисперсионный анализ данных таблицы 4 показывает, что прекращение гнездования седых дятлов на бывших территориях зеленого непосредственно связано с оставлением участков их прошлыми хозяевами ($H_{10,83} = 55.62$; $df = 1$; $n = 104$; $P < 0,001$) и не связано, скажем, со степенью оптимальности местообитаний ($H_{10,83} = 8,46$; $df = 1$; $n = 104$; $P > 0,05$)

Так, до конца 1980-х гг. в пригородной части «Лосиног острова» ежегодно гнездились 2–3 пары зеленого дятла, весенние и осенние перемещения этого вида постоянно фиксировались на торфяных карьерах у п. Центральный. После появления на гнездовании седых (максимально – 3 гнездящиеся пары одновременно, 1990–1991 гг.) все они перестали гнездиться уже в два следующие сезона. Затем через несколько лет прекратил гнездование и седой: в 1992 г. не отмечены 2 из 3 пар *P. canus*, гнездившихся ранее, после 1994 г. этот вид вообще не встречается.

Через несколько лет после вышеописанной «очистки» территорий, ранее колонизированных седым дятлом, на них начинается восстановление прежней численности зеленого. Показательно, что в Германии (а также в Бельгии и Голландии) этот процесс начался с середины 1990-х гг., т.е. опережение с Московской областью составляет те же самые 15 лет, что и в процессах обвального спада численности (Witt, 1996; Blume, Tiefenbach, 1997; Weiss, 1998; Tomek, 2004). Некоторое увеличение численности зеленого дятла в Белоруссии также приурочено к середине 1990-х гг. Так, в Березинском заповеднике в 1986–1988 гг. он не гнезвился, был отмечен только несколько раз. Первые случаи гнездования зафиксированы в 1990 и 1991 гг. На протяжении 1990-х гг. зеленый дятел проявлял слабую тенденцию к росту численности, от 1–2 гнездящихся пар до 3–4 (Бышневу, 1998).

Картина взаимодействий обоих видов на территории Нижней Австрии (район национального парка «Дунайские луга», 15 км восточнее Вены) еще больше напоминает зафиксированную нами для Подмосквья. Росту численности зеленого дятла предшествовал «уход» седого с территорий, заселенных в предыдущие годы, так что в момент проведения исследований в 2008 г. он здесь вообще не гнезвился, а зеленый восстановил свою численность до высокого уровня (Riemer, 2009). Восстановление численности зеленого дятла в следующие 10 лет после сокращения популяций седого также зафиксировано в Верхней Австрии, в национальном парке Traun-Donau-Auen близ Линца (Weissmair, Rubenser, 2009). Оба случая хорошо соответствуют той сопряженной динамике численности зеленого и седого дятлов, которая реконструирована нами. Как и в Подмосквье, подъем численности первого вида с некоторым перерывом следует за оставлением вторым ранее занятой территории, которое выглядит «беспричинным».

Это подтверждает гипотезу зависимости циклов подъема и спада численности зеленого дятла от динамики его взаимодействия с седым дятлом. В случае Германии это связано с циклами экспансии *P. canus* на новую территорию и его «отступления» в крупные массивы старовозрастных лесов, в первую очередь буковых и дубово-буковых (часто с елью и пихтой), к которым седой дятел привязан в Западной Европе (Flade, Miech, 1986; Blume, Tiefenbach, 1997; Иванчев, 2005б). Зеленый дятел населяет здесь преимущественно небольшие сильно фрагментированные (и более молодые) лесные участки, микрофрагменты и перелески, либо старые парки, при явном тяготении к освоенным человеком территориям, на которых лесные участки чередуются с лугами (Wey, 1983; Glutz, Bauer, 1994; Witt, 1996; Weiss, 1998).

Напротив, в Средней России оба вида привязаны к противоположным элементам ландшафта. Седой предпочитает ленточ-



ные массивы пойменных лесов, которые часто оказываются фрагментированными, зеленый – крупные массивы плакорных широколиственных лесов, при отсутствии сколько-нибудь выраженных предпочтений антропогенно измененных ландшафтов (Фридман, 1998, 2005).

Далее, начавшееся восстановление популяций зеленого дятла в Германии (и в странах Бенилюкса), происходит сугубо локально и преимущественно в западной части страны, которая *P. canus* освоена минимально, что также поддерживает аналогию с установлением аллобиотопии обоих видов в Подмоскowie на этапе VII. Кроме того, некоторое восстановление численности *P. viridis*, начавшееся с конца 1990-х гг. на «западной окраине» ареала *P. canus* можно связать с некоторым сокращением численности последнего вида, прекращением активной экспансии и «замыканием» сформировавшегося западноевропейского и средневропейского ареала в пределах достаточно крупных массивов старовозрастных лесов с участием бука, дуба и хвойных пород. В европейских условиях такие массивы неизбежно немногочисленны и являются островными.

Это ликвидирует возможность локальной симпатрии обоих видов и – в случае верности нашей гипотезы о конкурентном вытеснении зеленого дятла седым – позволяет первому виду восстановить численность, особенно в избегаемых седым дятлом антропогенно трансформированных местообитаниях вокруг больших городов. Последнее и происходит в действительности: вновь поселяющиеся пары *P. viridis* на этапе VII появляются точно на территориях, оставленных видом десятилетием раньше, если только они не осваивают новые местообитания, скажем, лесные микрофрагменты в урбо- и агроландшафте (Witt, 1996; Weiss, 1998; Tomek, 2004; Riemer, 2009). Это говорит о консерватизме не столько биотопических предпочтений, сколько пространственно-этологической структуры местных популяций *P. viridis*, которая, будучи раз разрушенной, «собира-

ется» через десятилетие вновь практически в том же самом варианте.

Впрочем, сам Д. Блюме придерживается «климатической» интерпретации причин обвального сокращения численности зеленого дятла в Европе в 1980-е гг. (Blume, Tiefenbach, 1997). Отрицательная корреляция динамики численностей зеленого и седого дятлов им объясняется тем, что для *P. canus* благоприятны изменения климата, прямо противоположные содействующим увеличению численности *P. viridis*. Если в 1960–1970-х гг. климат Средней Европы делается более океаническим, а лето более влажным, то по этой логике численность седого дятла должна устойчиво расти, а зеленого устойчиво сокращаться.

Также снижению численности *P. viridis*, по мнению D. Blume и J. Tiefenbach (1997), способствуют антропогенные факторы – удобрение лугов для повышения их продуктивности, применение ядохимикатов и пр., негативно действующие на кормящихся особей, поскольку зеленый дятел в Европе явно привязан к территориям агрикультуры (наряду с урбанизированными территориями и другими антропогенно измененными).

Отрицательная корреляция численностей обоих видов в этом случае получается автоматически и не связана с взаимодействием популяций (Blume, Tiefenbach, 1997). Но легко видеть, что эта гипотеза неприменима к Средней России, где последовательные фазы цикла динамики численности обоих видов (рис. 3–4) точно соответствуют таковым в Центральной Европе, с соответствующим сдвигом во времени.

Далее, для Средней России мы сопоставили на качественном уровне (подъем – спад, сужение – расширение) колебания численности и пульсации ареалов «зеленых» дятлов с чередованием «холодных – влажных» и «теплых – сухих» периодов, которое является основным типом долговременных изменений климата на протяжении XX в. Последние были заимствованы из работы Л.В. Соколова (1999).



Если «теплые – сухие» периоды максимально благоприятны для успеха размножения и выживаемости взрослых особей зеленого дятла, то «прохладные – влажные» – наоборот. Напротив, эффективность размножения седых дятлов в годы с сырым и холодным вегетационным периодом скорее возрастает, а выживаемость практически не зависит от климата (Glutz, Bauer, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997). Обнаружено, что на всем протяжении XX в. и тем более во второй его половине колебания численности и пульсации ареала седого и зеленого дятлов на 5–7 лет опережают изменения климата, существенные для этих видов, а не следуют за ними (конечно, с той точностью, с какой можно это установить).

Иными словами, на протяжении XX в. подъемы численности *P. canus* в фазе II реконструированного нами цикла происходили в периоды «теплого – сухого» климата, а рост численности *P. viridis* в фазах VII–VIII – в периоды «прохладного – влажного» климата. Так, общий подъем численности, быстрое расширение ареала зеленого дятла в Подмосковье был приурочен к «прохладным – влажным» периодам (конец 1930-х гг., начало 1970-х гг.), тогда как седого дятла – к «теплым – сухим» (начало 1960-х, конец 1980-х гг.). Поэтому это фиксируется для периода 1890–1930-х гг. и 1950–2000 гг., по которым у нас есть достаточно информации о популяционной динамике обоих видов, чтобы приблизительно оценить их согласованность с климатическими изменениями. Во всяком случае, идея согласованности изменений численности обоих видов с благоприятными для них изменениями климата не проходит безусловно, идея опережающих изменений вроде бы подтверждается (хотя может быть опровергнута более детальным анализом).

Далее, в 1980–1988 гг., когда седой дятел встречался намного реже зеленого, а популяция последнего была стабильна, гораздо чаще случались климатически неблагоприятные для него годы. 1984–1987 гг. были периодом повторяющихся холодных зим

в сочетании с сырой и затяжной весной. А резкое падение численности и деградация регионального ареала *P. viridis* в 1988–1993 гг. происходили при теплых зимах и ранних сухих веснах, и несколько более суровые зимы 1993/1994 и 1995/1996 гг. были гораздо благоприятнее сезонов до 1987 г.

Следовательно, в результате описанных выше циклических взаимодействий популяция каждого вида успевает измениться до начала следующей смены климата так, что как бы подготавливается к его наступлению. Поэтому рост численности седого дятла и последующее резкое сокращение популяций зеленого совпало с «теплым – сухим» периодом конца 1980-х – начала 1990-х гг., а обратное восстановление зеленого дятла с отступлением седого в область традиционного ареала – с пришедшим ему на смену «прохладным – влажным» периодом 2000–2005 гг.

Отсюда возможен вывод, что за 2–5 лет сообитания и взаимодействия обоих видов на общей территории увеличивает численность и расширяет спектр местообитаний именно тот вид «зеленых» дятлов, для которого ожидаемая перемена климата будет более благоприятна (за счет местообитаний и участков вытесненного конкурента). Другой вид «в ожидании» неблагоприятных изменений климата сокращает «загодя» сеть гнездовых группировок, оставляя наиболее жизнеспособные в условиях неблагоприятного периода¹. Его население в этот период концентрируется в «станциях переживания» которые непривлекательны для конкурента, и практически не занимаются им даже в годы подъема численности.

Для зеленого дятла единственно жизнеспособными группировками в станциях

¹ Конечно, пока это только предположение, но более чем правдоподобное. Его интересно проверить для разных регионов Европы, где периоды «сухого – теплого» и «прохладного – влажного» климата во второй половине XX в. (по которой в большинстве европейских стран есть надежные данные о динамике численности обоих видов) были сдвинуты по фазе на 1–2 десятилетия (Соколов, 1999).

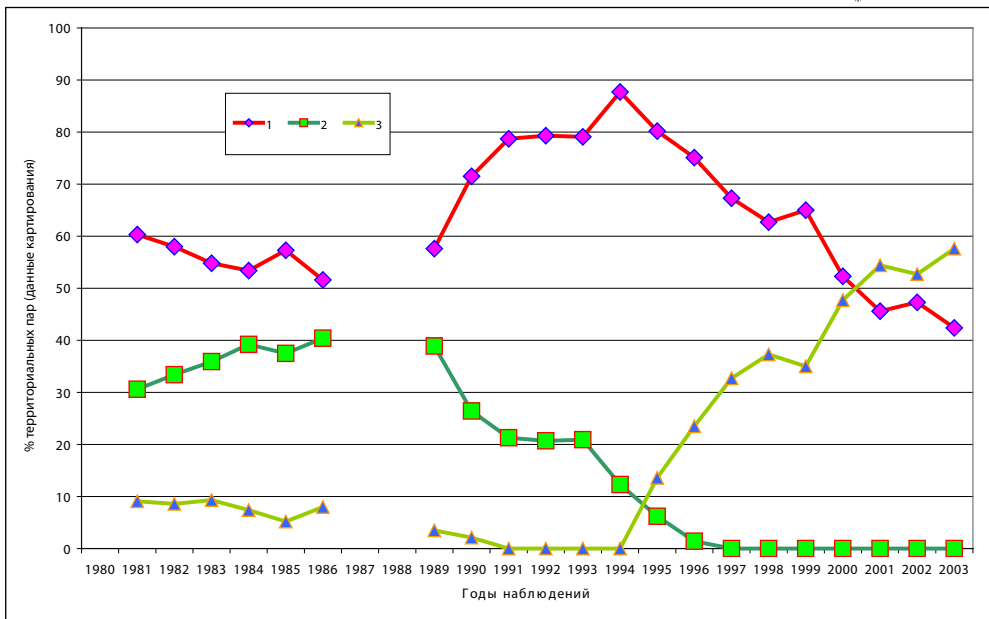


Рис. 5. Изменения спектра местообитаний зеленого дятла в процессе взаимодействия с седым в 1984–2007 гг.

Обозначения. Ось X – годы наблюдений, ось Y – предпочтения местообитаний разными видами. Показана доля территориальных пар *P. viridis* (% от общего числа закартированных территорий), обитающих: 1 – в характерных биотопах *P. viridis*; 2 – в «переходных» биотопах или в характерных биотопах *P. canus* (в силу ленточного характера местообитаний здесь «обитанием» считали расположение > 2/3 эксплуатируемой части участка в соответствующем биотопе); 3 – в нетипичных биотопах *P. viridis* (пойменные ольшанники, ивняки, сосняки на террасах и т.д.).

Fig. 5. The changes of habitat sets by both species during interaction process in 1984–2007. Designations. X-axis – years of observations, Y-axis – the habitat preferences by both species. The part of Green Woodpecker pairs which located their territory is showed (% from all mapped territories *P. viridis*): 1 – in typical Green Woodpecker habitats (their descriptions see in text); 2 – in the «transitional» habitats to typical by Gray Woodpeckers and in this last habitats; 3 – in non-typical Green Woodpecker habitats (floodplain alder forests, willows, pine-forests on the terraces).

переживания оказывается гнездование изолированными парами в местообитаниях, игнорируемых седым (пойменные ветляники и ольшанники, широколиственные древостои в старых усадьбах, сосняки с дубом на террасах). Именно там зафиксировано непрерывное гнездование зеленых дятлов в годы максимального спада численности этого вида в области – в 1996–2000 гг. (Редькин, Шитиков, 1998; Фридман, 1998, 2005; Очагов, Коротков, 2001, 2006).

В благоприятный период роста численности и отступления седых дятлов, напротив, наиболее жизнеспособны груп-

повые поселения зеленого, формирующие сплошное население непрерывных массивов оптимальных местообитаний. Они же наиболее уязвимы в условиях роста численности седого дятла, их территории в первую очередь оставляются птицами (рис. 5).

В силу заблаговременных изменений численности и ареала, «подталкиваемых» конкурентными взаимодействиями *P. viridis* и *P. canus* в полосе совместного обитания, каждый из них в период спада накапливает потенциал будущей реколонизации оставленных территорий. Поэтому циклы взаимного вытеснения повторяются ма-



ятникообразно без полного исчезновения одного или обоих видов из обширной зоны совместного обитания, если только динамическое равновесие между ними не будет нарушено, скажем, избирательной антропогенной трансформацией местообитаний одного из них. Поэтому всевозможные изменения климата, циклические или направленные, вряд ли несут ответственность за периодические изменения численности и статуса популяций седого и зеленого дятлов в Подмосковье.

Также сомнительны объяснения, связывающие сокращение численности зеленых дятлов с ухудшением кормовой базы, например, с уничтожением кабанами крупных муравейников рыжих лесных муравьев или исчезновением их в окрестностях крупных городов. Как пищевой ресурс, эти муравейники имеют значение лишь в период весенних и осенних миграций, позднелетних перекочевок выводков. Он не обеспечивает стабильного существования гнездовых пар на постоянной территории, которое поддерживается гнездами других групп муравьев, устраивающих небольшие, преимущественно подземные муравейники – *Lasius niger*, *L. flavus*, в меньшей степени *Serviformica*, *Myrmica* spp. и пр. В центре и на периферии ареала показана позитивная корреляция между суммарной биомассой данных групп муравьев и предпочтением территориальными особями соответствующих микроместообитаний при поиске корма внутри участка (Scherzinger, 1982, 2001; Фридман, 1998, 2005; Rolstad et al., 2000).

Далее, ранней весной на крупных муравьиных кучах скапливается до 5–8 кормящихся особей того и другого вида. Птицы кормятся, не обращая внимания друг на друга, факт их концентрации никак не влияет на последующее распределение территорий и гнездование/негнездование в данной местности. К.Н. Благодословным (1976, 1991) было показано, что если гнездовые пары зеленого дятла кормятся на муравейниках рыжих лесных муравьев

в течение всего сезона размножения, они быстро подрывают этот ресурс полностью, Но это отнюдь не влияет в негативном смысле на гнездование тех же пар в следующие сезоны.

Вообще, оставление участков зелеными дятлами в периоды расселения седых, и последующее исчезновение седых дятлов с занятых ими территорий первого вида происходит при явном и безусловном избытке пищи. Оба вида – мирмекофаги, в период занятия территорий и последующего размножения на них далеко не потребляют находящийся там ресурс соответствующих видов муравьев и других используемых в пищу беспозвоночных. Тем более недопотребление потенциальных кормовых ресурсов характерно для территорий вокруг гнездовых поселений обоих видов (по которым соответствующие особи могут перемещаться до и после занятия гнездовых территорий и, соответственно, кормиться там), ввиду редкости обоих в соответствующих местообитаниях, тогда как необходимый им кормовой ресурс обилен и широко распространен.

Восстановление численности зеленого дятла на территории, оставленной в предшествующие фазы цикла, сперва происходит очень медленно, но может быть сильно ускорено за счет мощной инвазии из более южных и юго-западных регионов, после которой численность устанавливается на высоком уровне. Такое происходило в Московской области в 1965–1973 гг. и было подробно документировано (Благосклонов, 1976, 1991).

Данные В.Т. Бутьева и Д.А. Шитикова (2008) по Тейповскому району Ивановской области (район деревень Сокатово – Струмилово) показывают, как может происходить восстановление численности зеленого, а затем и седого дятлов на территории, с которой в ходе вышеописанных процессов был сперва вытеснен первый вид, а затем «сам ушел» второй. В первой половине 1990-х гг. зеленый дятел здесь не гнезвился, и встречался крайне редко.



В 1996–1997 гг. встречи стали регулярными, в 1998–2000 гг. птицы регулярно встречались в гнездовое время; возможно, в данном районе обитают 2 гнездовые пары зеленого дятла (хотя гнездование не доказано и выводки не отмечены). Седой дятел в районе д. Сокатово отмечался только в осеннее время. В 1997, 1998 и 2000 гг. как минимум 2 пары этого вида постоянно держались в окрестностях деревни, активно кричали и демонстрировали брачное поведение. Иными словами, на этом небольшом участке восстановилась ситуация локальной симпатрии обоих видов, которая была характерна для Подмоскowie в начале 1980-х гг., до всех последующих изменений численности.

На этом завершается цикл взаимодействия популяций *P. viridis* и *P. canus*. Восстанавливается прежняя устойчиво-высокая численность зеленого дятла: в 2006–2007 г. это произошло в Подмоскowie в бассейне Оки, и начинается в южном и западном секторе региона (см. также Костин, 2009). Одновременно с этим возросла численность зеленого дятла и он стал обычным видом на севере Тульской области (Швец, Бригадирова, 2009). Гнездовое население седого дятла снова «втягивается» в типичные местообитания этого вида, связанные с «мещерскими» и «северными пойменными» ландшафтами (табл. 2).

Кроме строго противофазной динамики популяций в зоне сообитания, изменения численности «зеленых» дятлов в каждой отдельной местности были связаны с регулярными сдвигами спектров местообитаний, занятых каждым отдельным видом (рис. 5). Последние оказались строго сопряжены с чередованием периодов подъема и спада численности обоих видов, так что сдвиги биотопического спектра также находятся в противофазе.

В Подмоскowie, как и в Европе, в период стабильности популяций зеленый и седой дятлы тяготеют к диаметрально противоположным элементам ландшафта: пойма – плакор, крупные лесные массивы

– мозаика лесных микрофрагментов или высокомозаичная растительность речных пойм соответственно. Поэтому они во многом аллобиотопичны даже в зоне давней симпатрии.

Однако в периоды роста численности *P. canus* он активно и направленно заселяет биотопы *P. viridis*, в первую очередь ближайшие по обоим ландшафтным градиентам (ближайшие по отношению к уже занятым). Хотя в соответствующие годы численность седых дятлов в «нехарактерных» местообитаниях возрастает совсем не так сильно, как в традиционных местах гнездования – заболоченных пойменных ландшафтах с северными мелколиственными лесами, но общий спектр биотопов подмоскowieй популяции *P. canus* расширяется более чем существенно. Расширение ареала седого дятла в период подъема численности и расширение спектра вида оказываются асимметричны: это экспансия седого дятла в область обитания зеленого, но не наоборот.

Это позволяет говорить о циклическом вытеснении «зелеными» дятлами друг друга из «переходных» местообитаний, которые в равной мере могут эксплуатироваться особями того и другого вида (рис. 5). Если оптимальные местообитания каждого вида достаточно редки и спорадически «разбросаны» по территории, «переходные» местообитания образуют сплошную полосу, «материк», а не «архипелаг», и составляют до 80% биотопов, доступных популяциям обоих. Поэтому именно они наиболее важны для существования седых и зеленых дятлов в регионе.

Тогда взаимоотношения обоих видов на территории области могут быть описаны в терминах межвидовой конкуренции, конкурентного вытеснения и т.д. Однако принятие этого объяснения и этой терминологии ставит задачу объяснить многочисленные несоответствия наблюдаемого взаимодействия популяций седого и зеленого дятлов с классическими представлениями об эксплуатационной конкуренции близких



видов, конкурентном вытеснении, равновесии и пр.

Действительно, вне зоны контакта с седым дятлом популяции зеленого вполне благополучны. Они успешно урбанизируются, увеличивают численность и расширяют ареал. Далее, в зоне давней, исторически сложившейся симпатрии зеленого и седого дятлов фиксируются процессы циклического вытеснения, как в Средней России. Напротив, в зоне недавней симпатрии в Западной Европе расселение *P. canus* подрывает устойчивость популяций *P. viridis* в «полусельских» и природных ландшафтах, и они сокращаются, часто вплоть до полного исчезновения; интенсивно растут только «парковые» популяции крупных городов. Данная ситуация наиболее типична для городов Германии: Берлина, Мюнхена, городов Рурского бассейна и Рейнской области (Witt, 1996; Tomek, 2004). Ситуация в Польше, Белоруссии и Прибалтике промежуточна между циклическим вытеснением и подрывом популяций зеленого дятла увеличивающим численность седым (Bergmanis, Strazds, 1993; Sikora, 2006). К сожалению, данные по этим территориям немногочисленны и отрывочны, и не позволяют надежно характеризовать ситуацию, но лишь сделать предположение о соответствующих трендах изменений.

Видимо, конкурентное давление седого дятла, численность которого росла быстрее всего в наименее измененных лесных ландшафтах, стала действующей причиной активной урбанизации зеленого дятла в Западной Европе, происходящей как раз с начала 1980-х гг. Как и в Московской области, это ведет к формированию аллобиотопии обоих видов, хотя и развивающейся в иных местообитаниях: крупные массивы старовозрастных лесов, в первую очередь дубово-буковых, с одной стороны – перелески и старые парки, разделенные агро- и урболандшафтом, с другой.

Тот же фактор объясняет отсутствие направленной урбанизации зеленых дятлов в центре Европейской России. В период бла-

гополучия местных популяций (1970-е – начало 1980-х гг.) *P. viridis* эффективно осваивал старые парки в пригородах и крупнейшие городские леса в Москве и Ленинграде, и успешно гнезвился там при достаточном уровне численности его региональной популяции (Мальчевский, Пукинский, 1983; Ерёмкин, 2004; Фридман, Ерёмкин, 2009). Однако ни разу не отмечено формирование им сколько-нибудь многочисленных городских популяций, независимых от подтока особей из естественных местообитаний. В отличие от Центральной Европы, городские леса и старые парки не являются для зеленого дятла «станцией переживания», поскольку развертывающаяся конкуренция с седым в Подмоскowie организована вдоль других ландшафтных и биотопических градиентов (пойма – плакор, а не крупные старовозрастные массивы – лесные микрофрагменты в городах и вокруг). Поэтому в период падения численности вид исчезает с территории как Москвы, так и Ленинграда, а в других крупных городах Европейской части СССР он и не гнезвился (Фридман, Ерёмкин, 2009).

Сопряженная динамика регионального ареала видов, 1984–2008 гг. и XX век в целом

Ареал зеленого дятла в Московской области всегда был пульсирующим. Одна зона постоянного гнездования вида охватывала южный, юго-западный сектор области и Заочье (Птушенко, Иноземцев, 1968; Королькова, Корнеева, 1982; Королькова, Быков, 1985), другая связана с пойменными дубравами по рекам Клязьме и Воре (Очагов и др., 2000; Фридман, 2005).

В периоды подъема численности ареал *P. viridis* расширяется в направлении с юго-запада на север и северо-восток (Lorenz, 1892–1894; Мосолов, 1908; Птушенко, Иноземцев, 1968; Благосклон, 1976). Тогда очаги гнездования появляются по всей области, при сохранении строгой привязанности вида к оптимальным широколиственным и перестойным лиственным



лесам. В периоды спада ареал сокращается и фрагментируется до отдельных очагов, сохраняющихся в западном, южном, и юго-западном секторе региона (Фридман, 1998, 2005; Калякин, Волцит, 2006; Костин, 2008).

В настоящее время распределение зеленых дятлов пятнистое. Очаги гнездования приурочены к наиболее привлекательным участкам пойменных ландшафтов вдоль рек Оки, Десны, Осетра, Лопасни, Цне и другим рекам бассейна Оки, и к прилегающим плакорным массивам широколиственных и смешанных лесов (Редькин, Шитиков, 1998; Фридман, 1998, 2005; Очагов и др., 2000; Очагов, Коротков, 2001, 2006). Ареал вида в области достиг минимума, он сильно фрагментирован, вид отсутствует в большинстве подходящих местообитаний (рис. 2). В отличие от предыдущих лет, возможность восстановления ареала за счет инвазии из более южных и юго-западных популяций невысока, так как численность вида в соответствующих регионах за последние 15–30 лет очень сильно упала (Белик, 1998). Увеличение численности вида, наметившееся с 2000-х гг. в южном и западном секторе Подмоскowie, на севере Тульской и Калужской областей (Егорова, 2008; Костин, 2009; Швец, Бригадирова, 2009) лишь восстанавливает численность *P. viridis*, бывшую до падения в начале 1990-х, и не создает предпосылок для инвазии на иные территории.

Изменения регионального ареала седого дятла за те же годы представляют собой зеркальное отражение вышеописанной картины, как бы ее негатив. В конце XIX – начале XX вв. на территории нынешней Московской области седой дятел не гнезвился, исключая территорию севера Талдомского района, и встречался только на внегнездовых кочевках. Зеленый дятел, наоборот, был многочисленен во всех лиственных лесах области (Lorenz, 1892–1894; Мосолов, 1908).

В настоящее время *P. camus* гнездится преимущественно на севере, северо-западе

и востоке области. Наиболее значимы две области постоянного гнездования – Мещерская низменность (Шатурский, Егорьевский, Орехово-Зуевский, частично Луховицкий и Павлово-Посадский районы) и пойменные, сильно заболоченные ландшафты в бассейнах рек севера и северо-запада области: Сестры, Дубны, Б. Сестры, Нудоли, Ламы и Шоши. Изолированные места гнездования отдельных пар известны из южного, юго-западного и западного секторов области. Так, в 1992–1995 гг. как минимум два гнездовых участка седых дятлов были заняты в осиново-дубовом лесу в верховьях р. Истья (Наро-Фоминский район), этот вид там отмечался и далее; гнездование в Приокско-Террасном заповеднике и т.д. (Фридман, 1990, 1998, 2005; Очагов и др., 2000; Иванчев, 2005б; Калякин, Волцит, 2006; Очагов, Коротков, 2006; Костин, 2008, 2009).

Таким образом, с 2001–2003 гг. ареал подмоскowieй популяции седого дятла стабилизировался и вошел в пределы, характерные для начала 1980-х гг. Здесь же он постоянно обитал в периоды своей редкости в регионе, следовавшие за сокращением численности – в 1930–1940-х и 1960–1980-х гг. (Птушенко, Иноземцев, 1968). Следовательно, область постоянного гнездования седого дятла в целом занимает северный, северо-восточный и восточный секторы области, противоположные области постоянного гнездования зеленого дятла в южном, юго-западном и западном секторах.

Успех размножения обоих видов в условиях сообитания / изолированного гнездования

У зеленого дятла в выводке 3–8 птенцов, в среднем в Рязанской области $6,0 \pm 0,31$ ($n = 11$) (Иванчев, 1995, 2005а). В Московской области успех размножения ниже: в периоды 1989–1998 и 1999–2005 гг. он составлял в среднем $4,98 \pm 0,23$ ($n = 42$) и $5,10 \pm 0,43$ ($n = 18$) слетка/пару соответственно (Фридман, 1998, 2005). У 71



пар, чье сообитание с парами седого дятла было прослежено, успех размножения в благоприятные годы составлял $5,12 \pm 0,41^1$ слетков/пару ($n = 28$). В неблагоприятные годы, когда после суровой зимы или поздней «сырой» весны птицы начинали кричать лишь 2–8.04, успех размножения понижался до $4,03 \pm 0,85$ слетков/пару ($n = 10$). Фактор благоприятности/неблагоприятности весны и лета существенно влияет на число птенцов в выводке во всех трех районах области, различающихся взаимоотношениями популяций седого и зеленого дятлов (А–В, табл. 2): $H_{13,82} = 19.45$; $df = 2$; $n = 88$; $P < 0,001$.

Сообитание гнездовых пар *P. viridis* с парами седого значимо не снижало успех размножения в том же самом году, по сравнению с годами до подселения седых дятлов (тест Вилкоксона для связанных значений показывает отсутствие различий в годы «до» и «после», $T_{117} = 146,5$; $n = 28$; $P > 0,05$). Поэтому обнаруженный нами рост вероятности оставления таких территорий в следующие годы (и обвального прекращения гнездования *P. viridis* в данной местности, табл. 3) не вызван снижением успеха размножения как таковым. В Англии репродуктивный успех растущей популяции *P. viridis*, способной реколонизировать ранее оставленные территории, составил 3,9 слетка/пару (Pasinelli, 2006). Иными словами, взаимодействие с седым дятлом не снижает репродуктивного успеха зеленого по сравнению с эффектом плохих погодных условий, сокращение численности популяции второго вида не вызвано экстремальным снижением репродуктивного успеха пар, занявших территории в соответствующие годы.

У седого дятла в выводках в Московской области 4–9 птенцов. Средний успех раз-

множения пар, гнездившихся в поселениях зеленого дятла в 1990–1996 гг. – $4,02 \pm 0,33$ слетка/пару ($n = 37$). При гнездовании в оптимальных местообитаниях вида – заболоченных пойменных лесах – вне контакта с зеленым дятлом успех размножения составляет $6,32 \pm 0,25$ слетка/пару ($n = 59$, 1990–2002 гг.), (см. также Птушенко, Иноземцев, 1968; Иванчев, 2005б; Очагов, Коротков, 2006). По нашим данным, среднее число молодых в выводке седого дятла почти не колеблется по годам, какое-либо влияние благоприятного – неблагоприятного хода весны и лета не отмечено ($H_{5,99} = 3,14$; $df = 2$; $n = 133$; $P > 0,05$). В Рязанской области средний размер выводка *P. canus* еще выше – $7,3 \pm 0,29$ слетка/пару (Иванчев, 1996, 2005б).

По сравнению с зеленым дятлом, седой легче восстанавливает численность после суровых, многоснежных зим, восстановление не зависит от присутствия вида-конкурента, не обнаружено отрицательного влияния сырых и поздних весен на численность популяции. Вообще, в большинстве регионов, где есть сравнительные данные по плодовитости и успеху размножения обоих видов рода *Picus*, наблюдается устойчивое превышение седого дятла над зеленым по обоим параметрам, характеризующим продуктивность на популяционном уровне (Blume, Tiefenbach, 1997; Иванчев, 2005а, 2005б). Это хорошо согласуется с генерализованностью первого вида и специализованностью второго (Scherzinger, 1982, 2001).

Однако именно в условиях сообитания в Подмоскowie успех размножения седого дятла (определенный по размеру выводка) не выше, чем у зеленого (тест Манна-Уитни $U_{152} = 195$; $n_1 = 28$; $n_2 = 37$; $P > 0,05$). Далее, в регионе фиксируется неуклонное расширение этой области сообитания в течение 10 лет подряд, несмотря на то, что успех размножения заселивших ее «передовых» особей значимо ниже, чем в традиционных местах гнездования (тест Манна-Уитни $U = 19$; $n_1 = 37$; $n_2 = 59$; $P < 0,01$).

¹ Поскольку в период насживания проводили поведенческие наблюдения и/или учетные работы, для всех контролируемых территориальных пар мы могли оценить размер выводка, но не кладки.



То и другое резко противоречит традиционным представлениям о межвидовой конкуренции как вытеснении одного вида другим непосредственно «по фронту» взаимодействия популяций и именно за счет преимущества в успехе размножения в условиях сообитания. Наши данные показывают, что область реального взаимодействия популяций существенно шире узкой зоны сообитания, ограниченной точками «подселения» территориальных пар седого дятла в поселения зеленых. Мы видим, что последствия «точечного» взаимодействия отдельных пар в отдельных пунктах распространяются и на популяционные группировки обоих видов вне области сообитания, так что, в конце концов, эффект увеличения численности *P. canus* и падения *P. viridis* фиксируется также в тех группировках данной местности, где второй вид отсутствует. Распространение эффектов локального взаимодействия отдельных пар зеленого дятла с седыми на территориальных соседей первого вида, а затем и на поселения *P. viridis*, расположенные по соседству, лучше всего видно на примере оставления территорий в групповых поселениях *P. viridis* (табл. 3).

Отсюда следует, что при взаимодействии региональных популяций *P. viridis* и *P. canus* отступление одного вида и наступление другого происходит за счет долговременных изменений пространственно-этологической структуры популяций обоих вне зоны контакта, на территориях, сравнимых с районами А–В (табл. 2), а не за счет «молекулярного» взаимодействия птиц разных видов в конкретных поселениях. Фактически на протяжении цикла 1984–2007 гг. происходит сопряженное «свертывание» сети группировок зеленого дятла (с разрушением популяционной структуры, исчезновением групповых поселений и т.д.) и развертывание сети группировок седого дятла. Последняя, однако, в отсутствие *P. viridis*, на занятых территориях удерживается весьма ненадолго и «свертывается» без видимой причины.

Групповые поселения зеленого дятла, их особая притягательность для седых и уязвимость после их подселения

В Московской области у обоих видов зафиксированы два типа пространственного распределения гнездовых территорий и размножающихся пар: изолированное гнездование и групповые поселения. В первом случае гнездовые участки распределены на местности равномерным или случайным образом, так что ближайшие особи не имеют соседей, отделены друг от друга значительной полосой ничейной территории. Во втором – гнездовые участки существенно сближены между собой, образуют «сгущения», легко выявляющиеся при картировании зон кормления внутри участков и особенно расположения песенных постов. Последние всегда сближены сильнее, чем сами территории (индекс Мориситы $2,57 \pm 0,6$, $n = 96$ и $10,32 \pm 2,4$, $n = 74$ соответственно).

В групповых поселениях «опеваемые» пространства соседей расположены так, что токующие самцы и самки постоянно слышат друг друга, даже когда они при кормлении перемещаются по участку совершенно независимо один от другого. Птицы в групповых поселениях периодически встречаются для взаимодействий на границах обширных участков ($0,84 \pm 0,17$ км, $n = 50$, 1984–1986 гг.) или в «клубах» на нейтральной территории в 100–150 м от основных участков. Впервые подобные «клубы» были описаны для гнездовых пар *P. viridis* D. Blume (1955, 1957, 1961).

Если на своих территориях разные пары относятся друг к другу агрессивно, особенно вблизи песенных постов, и дерева, выбранного для дупла (Blume, 1961), то в «клубах» преобладают ухаживательные или дружественные взаимодействия (социальные игры, аллопрининг), при отсутствии территориальной агрессии. Доля взаимодействий агрессивного доминирования между особями, периодически сближающимися в «клубе», невелика (10–15%).



Социальные контакты соседних пар за пределами участков, несомненно, играют консолидирующую роль, обеспечивают согласованное использование птицами мозаики местообитаний и т.д.

Важно подчеркнуть, что и при изолированном гнездовании, и при групповом поселении птицы видят и слышат проходящих особей, регулярно взаимодействуют с ними, видимо, в обоих случаях со сравнимой частотой, в отличие от взаимодействия между резидентами. Постоянное присутствие проходящих особей в характерных гнездовых местообитаниях *P. viridis* отмечается не только в Подмоскowie, но и в других местах долговременных наблюдений за данным видом.

В.П. Иванчев (2008, с. 50) отмечает для Окского заповедника: *«Всего в 12 км по прямой от участка самки, так и не образовавшей пару, в квартале 181 5 мая 1998 г. появился самец. Он находился в состоянии брачного возбуждения, активно вокализировал. Его брачные крики не прекращались даже в ливневый дождь. Утром 6 мая его уже не было.»*

Активно подыскивающие пару зеленые дятлы регулярно отмечаются в апреле у юго-восточной окраины Окского заповедника по границе дубравы и залитых поймением пойменных окских лугов. Возможно, некоторые из них здесь задерживаются на несколько дней, особенно на лесных участках, мысом вдающихся в луга. Птицы при этом подают брачные крики и довольно интенсивно перемещаются в поиске на большой территории – до 1,5 км и более в разных направлениях... В 1997 г. такие перемещающиеся птицы отмечены 3, 4, 6 и 19 апреля».

В действительности этот поток не-территориальных птиц из «подвижного резерва» пронизывает лесные массивы с предпочитаемыми видом древостоями во всех направлениях; на описанном выше участке он просто был более заметен ввиду направляющей линии. Без широкого мечения количественно его оценить невозможно-

но, но судя по наблюдениям, потоки через изолированные территории и групповые поселения вполне сопоставимы, поскольку зависят от качества местообитаний, а не от интенсивности социальной стимуляции. Единственное отличие – для групповых поселений в отличие от изолированно гнездящихся пар характерны более или менее развитые коллективные формы реагирования на пение, ухаживание, агрессию «проходящих» особей.

У зеленого дятла гнездование групповыми поселениями или изолированными парами – две альтернативные стратегии использования ландшафта. При любом уровне численности зеленого дятла (в отсутствие седого) при обследовании достаточной площади фиксируются те и другие (кроме местностей, где вид исключительно редок из-за преобладания неподходящих еловых древостоев; здесь он гнездится изолированными парами в «осколках» лиственных лесов, также как и на севере Европы).

У седого дятла гнездование в групповых поселениях и отдельными парами – не противоположные стратегии, а разные полюса континуума изменений, связанных с долговременной динамикой численности популяции. При низкой численности пары селятся достаточно независимо друг от друга, по мере ее увеличения им приходится селиться все более плотно, процент территориальных пар, слышащих друг друга, естественным образом растет, параллельно растет доля пар, сблизивших участки.

Далее, групповые поселения седого дятла встречаются намного реже, чем зеленого. Для первого вида наиболее характерно гнездование отдельными парами или (значительно реже) «ленточные» поселения вдоль пойм крупных рек, где гнездовые участки на территории размещаются почти равномерно, при некоторой сближенности песенных постов, концентрирующихся на границах участка с соседями выше и ниже по течению. Во-вторых, сближение территорий седых дятлов всегда связано с недостатком подходящих местообитаний для

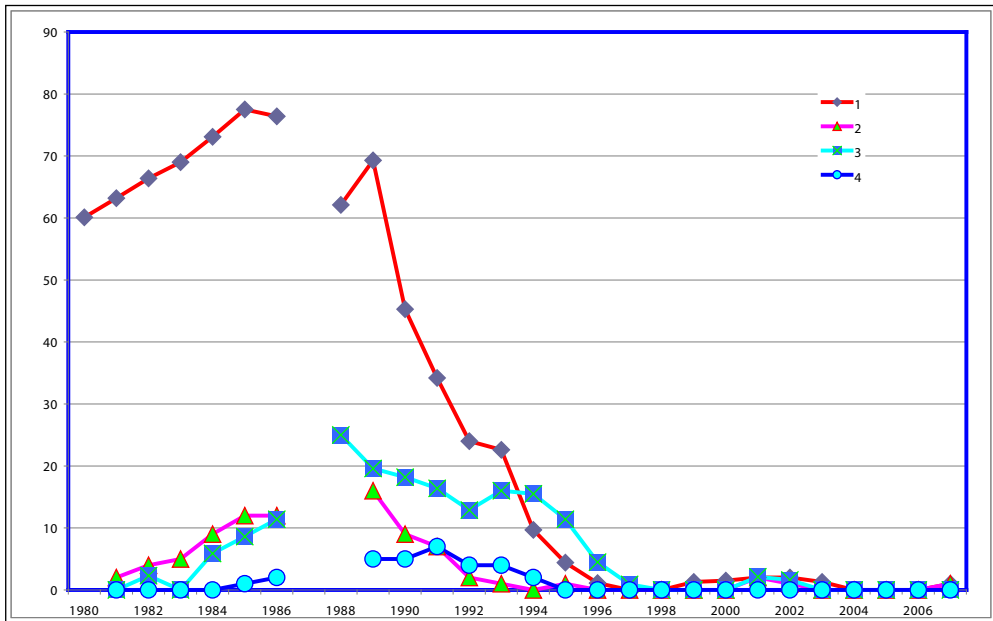


Рис. 6. Изменения структуры ареала подмосковных популяций зеленого и седого дятлов. Обозначения: 1 – частота обитания *P. viridis* в составе групповых поселений, % особей, у которых отмечено длительное «пение» в зоне взаимной слышимости (>50–60 мин. или >10 «песен»), от общего числа учтенных; 2 – число территориальных пар, закартированных в групповых поселениях; 3 – частота встреч пар *P. canus*, появляющихся в новых местах гнездования в биотопах, ранее избежавших этим видом, либо в местах, где вид отсутствовал при обследовании в прошлые годы; 4 – то же, число закартированных территорий таких пар.

Fig. 6. The change of population structure both species during interaction process.

Designations: 1 – frequency of Green Woodpeckers living in group settlements, % birds with registered prolonged «singing» in conditions of mutual audibility (>50–60 min or >10 courtship calls), from total number of occupied territories this species in census; 2 – number of territorial pairs *P. viridis* mapped in group settlements; 3 – number of Gray Woodpecker pairs occupied territories in new countries which this species wouldn't registered earlier and/or in typical Green Woodpecker habitats; 4 – total number of mapped territories in category 3.

равномерного расселения нескольких пар. В этом случае «опеваемые пространства» соседних особей сближены между собой, так же как основные зоны сбора корма, и приурочены к «пятну» оптимальных местообитаний. Ввиду их нехватки, территории всех членов группового поселения также включают значительную площадь субоптимальных местообитаний (скажем, елово-березовый лес на террасах наряду с сырым лиственным лесом в понижении), но она используется много менее интенсивно. Например, так возникало групповое поселение седого дятла в Федоровском

охотхозяйстве, где, в том числе, наблюдали образование смешанной пары этого вида с зеленым дятлом (Фридман, 1993а, 1993б).

У зеленого дятла птицы, появившиеся позже, направленно разыскивают (по вокализации) пары, уже занявшие территории и в первую очередь селятся около них. Тем более характерно сближение территорий и «опеваемого пространства» внутри них у пар, уже находящихся в контакте друг с другом. Поэтому групповые поселения зеленого дятла обнаруживаются даже при невысокой численности вида, если только она устойчива в данной местности (рис. 6).



Групповые поселения зеленого дятла сохраняются и при явной возможности рассредоточения: участки соседей остаются сближенными даже в крупных массивах оптимальных биотопов, скажем, водораздельных дубрав. По данным 1986–1990 гг. (до обвального спада численности), доля групповых поселений даже возрастала при заведомом избытке старовозрастных широколиственных древостоев в районе исследований (рис. 6). Дисперсионный анализ показывает, что объединение территорий зеленых дятлов в групповые поселения не связано с островным распределением заселяемых видом местообитаний (что, как обычно считается, заставляет гнездиться группами). По крайней мере, это верно для тех районов области, где групповые поселения фиксируются наравне с изолированными парами (районы **Б–В**, табл. 2), $H_{16,27} = 30,42$; $df = 3$; $n = 96$; $P < 0,001$.

Напротив, в районе традиционного гнездования *P. canus* на севере и востоке Подмосковья (район **А**, табл. 2) показана зависимость противоположного характера. Переход от крупных массивов видовых местообитаний к «островам», вкрапленным среди неподходящих биотопов, уменьшает долю групповых поселений *P. viridis* и увеличивает долю птиц, гнездящихся изолированными парами ($r_s = -0,522$ и $0,760$; $n = 86$ местностей · сезонов; $P < 0,001$), но отнюдь не способствует группированию территорий. Например, гнездование изолированными парами отмечено на участках старой дубравы в усадебных парках Лотошинского и севера Клинского районов среди елово-березовых лесов. Другой вариант – участки старых дубрав (перемешанные с пятнами высокоствольного осинника, а те – с полянами и редианами) внутри крупных массивов малоподходящего ландшафта, например, чистых березняков или водораздельных еловых лесов.

Таким образом, изолированное гнездование пар *P. viridis* в районе **А** всегда связано с «осколками» подходящих местообитаний среди малоподходящих или

совсем непригодных, а всякое увеличение площади подходящих местообитаний способствует появлению групповых поселений. То же самое наблюдается у зеленого дятла на северном пределе ареала в Европе, например, в Южной Швеции (Rolstad et al., 2000) и Норвегии (Gjerde et al., 2005). Когда подходящие местообитания занимают большие площади (скажем, участки сложного ельника с вкраплениями пятен перестойных осин), зеленые дятлы гнездятся там в групповых поселениях. Последние связаны с сильным стремлением самих территориальных соседей к гнездованию поблизости друг от друга на расстоянии постоянного звукового контакта, к сближению песенных постов и районов социальных взаимодействий. Это позволяет резидентам отслеживать брачные или агрессивные взаимодействия соседей, наличие на их территориях проходящих птиц и т.д. Все перечисленное у седого дятла отсутствует, появление групповых поселений у него – вынужденная реакция на увеличение численности.

Наиболее вероятная причина такого тяготения к групповым поселениям у *P. viridis* следующая. В отличие от седого дятла у зеленого партнеры появляются очень неодновременно, занимают участки независимо друг от друга, на которых и начинают «петь», так что взаимное привлечение самцов и самок требует существенно больше времени. Групповые поселения сокращают срок поиска потенциальных партнеров и создают возможность социальной стимуляции у этого редкого вида (Фридман, 1993а, 1993б; Иванчев, 1995).

Распределение самих групповых поселений по территории у зеленого дятла также контактно, то есть в структуре поселения формируются скопления второго порядка. Из 96 групповых поселений, зарисованных в 1984–1994 гг., все 96 были отделены от других мест гнездования *P. viridis* (групповых поселений или изолированных пар) разрывом в 3–7 км, где зеленые дятлы не обитали, хотя в 70 случаях там



присутствовали оптимальные местообитания вида. И напротив, *P. canus* все годы селились либо отдельными парами, либо, если их гнездовые участки и образовывали «сгущения» (особенно в ландшафтах «мещерского» типа на севере и востоке области), в 38 случаях из 45 они располагались равномерно по всей территории массива, подходящего для гнездования.

Иными словами, до подъема численности седого дятла и обвального сокращения численности зеленого второй вид неизменно демонстрирует сильную склонность к концентрации территориальных пар в групповые поселения, независимо от избыточности подходящих местообитаний, и гнездится изолированно лишь при сильном дефиците последних. Первый вид, наоборот, явно предпочитает одиночное гнездование независимо от уровня численности и обилия подходящих биотопов (не случайно значительный рост численности в 1990–1997 гг. почти не увеличил долю групповых поселений в населении вида). Различия по «концентрируемости» гнездовых территорий *P. canus* и *P. viridis* в контролируемых местностях остаются устойчивыми все годы наблюдений, до начала массового оставления территорий зеленым дятлом в местах, колонизируемых седым.

Сравнение «концентрируемости» гнездового населения обоих видов для разных местностей по Т-критерию Вилкоксона показывает высокую значимость различий в годы до резкого сокращения численности *P. viridis* в соответствующих районах ($T_{1792} = 438$; $n = 96$; $P < 0,01$). Напротив, во все последующие годы различия становятся не значимыми ($T_{1179} = 1275$; $n = 79$; $P > 0,05$).

Для зеленого дятла типично высокое многолетнее постоянство территорий, их внутренней структуры и границ, как в групповых поселениях, так и при гнездовании изолированными парами (Фридман, 1993а, 1993б, 2005; Glutz, Bauer, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997). О нем же свидетельствует печальный эпизод – с 1987 по 1993 гг. местные жители ежегодно отстреливали пару

зеленых дятлов, пытавшихся загнеститься в «пятне» осинника с дубом близ ст. Лесной Городок Киевской ж/д, и на следующий год в том же самом пятне «пели» новые особи. В 1993 г. эту практику нам удалось обнаружить и пресечь, а изъятые чучела птиц были использованы в поведенческих экспериментах. Важно подчеркнуть, что привлекавшее птиц «пятно» осинового дубрава находилось внутри обширного участка елово-березового леса с дубом и липой, вполне пригодного для гнездования зеленых дятлов, и тем не менее птицы четко тяготели к одним и тем же местам гнездования, видимо, расположенных в «узлах» сети популяционных группировок. В 1996 г. птицы в этом массиве загнестились вновь, их уже не отстреливали, но на следующий год они оставили эту территорию, видимо из-за общего спада численности в этой и соседних местностях, а с 2001 г. вновь гнездятся там каждый год.

В период стабильности популяций *P. viridis* (1984–1989 гг.) постоянство территориальных «вакансий» было почти абсолютным. Одно и то же пространство из года в год занималось размножающимися парами, которые использовали его в одних и тех же границах, с высокой точностью ежегодного повторения конфигурации мест постоянного кормления внутри участка, в которых и происходит основная эксплуатация пространства. Судя по косвенным признакам, пары, занимавшие участки из года в год, часто были не одни и те же, а новые, однако воспроизводившие прежнюю схему эксплуатации участка с высокой точностью.

В период роста численности седого дятла и следующего за ним обвального сокращения численности зеленого многолетнее постоянство использования территорий, их внутренней структуры и границ очень быстро исчезло, отражая прогрессирующее нарушение пространственно-этологической структуры популяций зеленого дятла в ходе взаимодействия с седым.

Дело в том, что высокая степень многолетнего постоянства территорий, их вну-



Таблица 5

Периодическая сменяемость владельцев территорий у зеленого дятла
Periodical changes the owners of breeding territories in Green Woodpecker

Площадка	1984	1985	1986	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995
1 – A n/N	4/2/0 4/2 (0)	5/1/0 5/3 (0)	5/2/0 5/2 (0)	6/3/0 6/1 (0)	5/4/1 6/3 (1)	3/0/2 2/2 (1)	-/-/- -/- (2)	-/-/- -/- (2)	-/-/- -/- (2)	-/-/- -/- (0)
2 – C n/N	6/3/0 3/0 (0)	5/2/1 3/1 (0)	6/2/0 2/2 (0)	6/4/0 3/2 (0)	5/3/1 3/0 (0)	6/1/0 2/2 (1)	3/0/3 1/0 (1)	1/0/2 1/1 (1)	-/-/- -/- (1)	-/-/- -/- (1)
3 – E n/N	Н. д.	Н. д.	5/2/0 6/3 (0)	5/1/0 5/3 (0)	6/4/0 5/1 (0)	5/1/1 5/4 (1)	3/0/2 3/1 (1)	2/0/1 1/0 (1)	-/-/- -/- (1)	-/-/- -/- (1)
4 – G n/N	Н. д.	Н. д.	5/3/0 5/4 (0)	8/5/0 7/2 (0)	8/1/0 6/3 (1)	4/1/4 2/2 (2)	2/0/2 1/1 (2)	-/-/- -/- (2)	-/-/- -/- (2)	-/-/- -/- (0)

Обозначения: столбцы – годы наблюдений, дробь в верхней строчке ячеек – общее число территорий *P. viridis* в данной местности/число территорий, занятых прежними резидентами в марте – апреле / число территорий, занятых новыми птицами в конце апреля – начале мая / число пустующих территорий; нижняя строчка ячеек – n/N – число гнездовых территорий под наблюдением на соответствующей постоянной площадке (их расположение см. рис. 1) / общее число меченых особей *P. viridis* (в скобках – число территорий *P. canus* в том же поселении или поблизости); Н. д. – не проводились наблюдения, -/-/- – зеленый дятле прекратил гнездование в данной местности.

Примечание. Представлены данные лишь по тем 4-м модельным поселениям из 7 (рис. 1), где в 1984–1995 гг. производили мечение, и можно было показать значительную сменяемость меченых владельцев участков. Поскольку число меченых особей незначительно, понятно, что приведенные данные имеют чисто предварительный характер. Однако в сочетании с данными, что значительная часть постоянных гнездовых территорий занимается не сразу, а с существенным запозданием, и явно другими, «пришлыми» птицами, достаточно как минимум для иллюстрации высокой сменяемости владельцев участков при высоком постоянстве самих гнездовых территорий *P. viridis*.

Designations: Rows – No of model areas with controlled Green Woodpecker territories (see Fig. 1); columns – years of observations; data in cells – seasonal dynamic the taking of Green Woodpecker territories by owners: total number of territories in this localities occupied by old owners pairs in March – early April / the number of territories occupied by newly arrived birds or pairs / the number of territories which stand empty (the fraction in top line of cells); the fraction in bottom line of cells – n/N, total number of *P. viridis* territories on the model areas/ number of marked individuals, in brackets – number of *P. canus* territories near at hand.

тренней структуры и границ у зеленого дятла сочетается с *периодической сменой владельцев*, причем сменой частой и непредсказуемой. Наблюдения за мечеными парами в модельных группировках в 1984–1993 гг. показывают, что смена владельцев на постоянных территориях происходит почти обязательно через 1–3 сезона ее использования (табл. 5). Следовательно, высокое постоянство территорий связано с предпочтением строго специфических местообитаний и высокоспециализированных

кормовых методов для их эксплуатации, что естественно для этого вида (см. также Scherzinger, 1982, 2001), а не с территориальным консерватизмом самих особей. По сравнению с развитым консерватизмом седых дятлов у зеленого он выражен чрезвычайно слабо.

То же самое подтверждается данными картирования гнездовых территорий: в период до обвального сокращения численности зеленого дятла в каждой местности некоторая часть гнездовых участков ежегодно



Таблица 6

Устойчивость популяционных группировок зеленых и седых дятлов как вероятность занятия территориальных «вакансий», ее динамика по ходу взаимодействия обоих видов
Steadiness of population structure in Green and Gray Woodpeckers as a probability of occupancy by «territorial vacancies», and their dynamic during interaction two species populations

Год	Территории	Ia	Ib	II
1984	<i>A</i>	3	4	2
	<i>B</i>	2	2	0
	<i>B</i>	2	1	–
1985	<i>A</i>	7	6	6
	<i>B</i>	3	2	1
	<i>B</i>	3	0	0
1986	<i>A</i>	11	9	12
	<i>B</i>	4	4	1
	<i>B</i>	4	2	0
1989	<i>A</i>	–	–	–
	<i>B</i>	–	–	2
	<i>B</i>	–	–	0
1990	<i>A</i>	11	16	17
	<i>B</i>	5	9	1
	<i>B</i>	2	6	0
1991	<i>A</i>	14	11	16
	<i>B</i>	8	7	2
	<i>B</i>	3	5	0
1992	<i>A</i>	19	15	23
	<i>B</i>	12	11	16
	<i>B</i>	4	5	3
1993	<i>A</i>	7	11	24
	<i>B</i>	6	8	12
	<i>B</i>	1	3	1
1994	<i>A</i>	12	2	20
	<i>B</i>	12	2	14
	<i>B</i>	0	0	2
1995	<i>A</i>	–	20	18
	<i>B</i>	–	9	6
	<i>B</i>	–	2	0
1996	<i>A</i>	–	16	13
	<i>B</i>	–	10	7
	<i>B</i>	–	4	2
1997	<i>A</i>	–	14	11
	<i>B</i>	–	8	7
	<i>B</i>	–	2	0
1998	<i>A</i>	–	12	4
	<i>B</i>	–	9	1
	<i>B</i>	–	4	0
1999	<i>A</i>	–	12	10
	<i>B</i>	–	5	0
	<i>B</i>	–	3	–
2000	<i>A</i>	–	14	3
	<i>B</i>	–	8	0
	<i>B</i>	–	6	–
2001	<i>A</i>	–	11	8
	<i>B</i>	–	7	2
	<i>B</i>	–	4	0
2002	<i>A</i>	–	19	6
	<i>B</i>	–	9	1
	<i>B</i>	–	7	0
2003	<i>A</i>	–	20	6
	<i>B</i>	–	10	3
	<i>B</i>	–	7	2
2004	<i>A</i>	–	25	4
	<i>B</i>	–	11	0
	<i>B</i>	–	8	–
2005	<i>A</i>	–	14	9
	<i>B</i>	–	6	3
	<i>B</i>	–	4	0
2006	<i>A</i>	–	11	11
	<i>B</i>	–	5	0
	<i>B</i>	–	3	–
2007	<i>A</i>	–	12	3
	<i>B</i>	–	7	0
	<i>B</i>	–	5	–

Обозначения: занятие территориальных «вакансий» у зеленого (**I**, **a** – групповые поселения, **b** – изолированно гнездящиеся пары) и седого (**II**) дятлов; *A* – закартировано территорий в предыдущем году, *B* – число территорий, не занятых по наблюдениям в марте – апреле текущего года (можно предполагать, что прежние владельцы их оставили или погибли, иначе они были бы заняты уже ранней весной), *B* – число территорий из категории *B*, оказавшихся занятыми в период поиска гнезд и выводков в мае – июле (можно предположить, что они были заняты проходящими особями из «нетерриториального резерва» популяции); прочерк – нет наблюдений, относящихся к данной категории.

Designations: occupying of vacant territories by Green Woodpeckers (**I**, **a** – group settlements, **b** – isolated nesting pairs) and Gray Woodpeckers (**II**); *A* – total number of territories mapped last year; *B* – number of territories which remained not occupied in March (so we can suppose that their owner leave this or were perished otherwise they will be occupied already in March); *B* – the number of territories *B*, which were found occupied in May – July, during finding the nests and fledglings (so we can suppose that all of this were occupied by the non-territorial birds from «movable population reserve»).



оказывается незанятой в марте – апреле и занята позднее, видимо птицами из «нетерриториального резерва» популяции (табл. 6). Доля таких участков в разные годы доходит до $\frac{1}{2}$ – $\frac{1}{4}$, в зависимости от типа местообитания. Таким образом, при высокой численности зеленого дятла в его популяциях происходит постоянный и довольно интенсивный кругооборот владельцев на гнездовых территориях, при высокой стабильности кружева размещения последних в мозаике местообитаний. Именно этот «переток» владельцев дает сбой и прекращается в ходе взаимодействия с семью дятлами (табл. 6).

Во всех исследованных нами случаях смена самца или самки на соответствующих гнездовых территориях не были связаны с успешностью/неуспешностью размножения на ней в прошлом сезоне, корреляция между этими параметрами незначима. Размножение зеленых дятлов было существенно более успешным в годы с благоприятными погодными условиями, но в следующий сезон смены владельцев участков происходили не реже, чем после «неблагоприятных» сезонов ($r_s = 0,054$; $n = 88$; $P > 0,05$).

Седьм дятлам, напротив, присуща многолетняя привязанность к одним и тем же местам гнездования, тогда как конфигурация территории может сильно меняться в зависимости от текущих возможностей кормодобывания. В районах традиционного гнездования вида пары *P. canus* гнездятся в одних и тех же местах в среднем 5–6 лет подряд, до гибели одного из партнеров, и даже неудачное размножение не заставляет оставлять территорию, на следующий год птицы пытаются загнеститься поблизости (Blume, Tiefenbach, 1997).

То же самое присуще седьм дятлам и в других регионах (Иванчев, 2005б, 2008). Кроме того, седьм дятлам, в противоположность зеленым, присуща исключительно низкая сменяемость особей на территориальных «вакансиях». Последние или занимают ранней весной, или нет,

никогда не бывает так, чтобы территория пустовала до конца апреля – мая, а потом была занята проходящими особями, да и сам поток последних в отличие от зеленого дятла, не выражен – при более высокой численности вида (Imhof, 1984; Glutz, Bauer, 1994).

Далее, данные А. Sikora (2006) по распространению седого дятла на плато Эльблонг, близ Вислинского залива Балтийского моря (Польша), как основы происходящей экспансии вида в Вармию и в Мазурию, показывают, что численность одиночных особей в растущей популяции *P. canus* сравнима с таковой территориальных пар. Однако это все одиночки, занявшие территории, и пытавшиеся (хотя неудачно) привлечь на них партнеров (Sikora, 2006), то есть резидентные особи, а не птицы из «подвижного резерва». Если судить по отсутствию сколько-нибудь заметных перемещений подобных особей в конце апреля – мае, доля «резерва» в популяциях седых дятлов существенно меньше, чем у зеленых.

Поэтому столь необычно выглядит наблюдавшееся оставление седыми дятлами территорий, с которых они недавно вытеснили зеленых. Следовательно, в попытках объяснения этого феномена (фиксировавшегося для области, помимо нас, также и другими авторами) анализа одних взаимоотношений *P. canus* со средой недостаточно, нужен анализ его взаимоотношений с *P. viridis* в конкретных случаях соэксплуатации пространства, суммированных в таблицах 3–4. Этой проблеме будет посвящена отдельная работа.

При высоком успехе размножения в основных местах гнездования *P. canus* в Подмоскowie все вышеперечисленное должно вести (и, видимо, привело!) к выселению «лишних» особей за пределы основного ареала вида в области, к югу и к юго-западу, создавая контакт и взаимодействие с зеленым дятлом.

До начала падения численности для зеленого дятла гнездование в групповых поселениях было более устойчивой и эф-



Таблица 7

Использование субоптимальных местообитаний зеленым и седым дятлами
 Using of suboptimal habitats by Green and Gray Woodpeckers

	1	2	3	4
A (n = 84: 31/53)	3/4	5/9	13/22	10/18
B (n = 244: 19/225)	14/162	4/51	1/12	–
B (n = 209)	96	63	35	15

Обозначения. Показано число гнездовых территорий *P. viridis* (территорий · сезонов), закартированных в групповых поселениях (**A**) или гнездящихся изолированно (**B**), которые 1) полностью расположены в оптимальных местообитаниях, 2) «выдвинуты» в субоптимальные местообитания примерно на ¼ площади, 3) на половину площади, 4) на ¾ площади и более, вплоть до полного расположения в субоптимальных местообитаниях. Оптимальность местообитаний оценена по данным рисунка 5; **B** – аналогичное размещение территорий *P. canus* по местообитаниям разного качества. Числитель – данные по территориям, закартированным в 1984–1989 гг., знаменатель – в 1990–1997 гг.

Designations. Data in cells – number of Green Woodpeckers breeding territories (territories · seasons), mapped in group settlements (**A**) or bred isolated (**B**); **B** – mapped territories of Gray Woodpeckers. 1) number of territories situated completely in optimal habitats, 2) number of territories by halves pull out in suboptimal habitats, 3) and 4) – as well, the territory pull out on the quarter and >¾, respectively. A degree of habitat optimality evaluate by data Figure 5. The fraction in cell with *P. viridis* data: numerator – territories mapped in 1984–1989, denominator – 1990–1997.

фактивной стратегией, нежели гнездование изолированными парами, почему и преобладало в подмосковной популяции. По нашим наблюдениям, особи в групповых поселениях легче используют субоптимальные местообитания вокруг, если их территории частью захватывают последние. И наоборот: при гнездовании изолированными парами участки зеленых дятлов не выходят за пределы привлечших их «островков» оптимальных биотопов (табл. 7).

Обитание в групповых поселениях сильно расширяло спектр биотопов, заселенных *P. viridis*. Ради постоянного контакта с соседями обитающие там особи легко распространяют свой гнездовой участок в субоптимальные местообитания (старые мелколиственные леса или смешанные леса с преобладанием хвойных и небольшой долей широколиственных пород), находящиеся вокруг поселения, включая «перенос» туда мест регулярного кормления. В период распределения территорий при возможности выбора между изолированным гнездованием в «пятне» оптимальных

местообитаний и перемещением участка в групповое поселение поблизости (но тогда существенная часть участка будет приходиться на местообитания более низкого качества), птицы почти всегда предпочитали второе.

Данные таблицы 7 подтверждаются непосредственным наблюдением за птицами, выбирающими территории. В 1983–1986 гг. у 31 особи *P. viridis* мы смогли закартировать последовательные изменения конфигурации эксплуатируемого и используемого пространства в процессе выбора окончательной конфигурации участка (этот процесс обычно занимает 12–20 дней, Фридман, 1993а, 1993б). В 26 случаях птицы предпочли регулярные контакты с соседями (визуальные и вокальные) более благоприятным местообитаниям.

В 17 случаях из этих 26 более ½ площади регулярно используемой территории располагалась в субоптимальном биотопе с преобладанием мелколиственных и хвойных древостоев над широколиственными, и крупноразмерной расчлененности ме-



стообитания полянами, лугами и иными открытыми стациями – над внутренней мелкофрагментированностью редины, «окнами» лесного полога и разнотипными парцеллами древесной растительности.

Следовательно, расширение спектра эксплуатируемых местообитаний и большая устойчивость территориальных связей при гнездовании групповыми поселениями вообще характерны для зеленого дятла, независимо от наличия или отсутствия взаимодействия с седым. Другое дело, что последнее приводит к быстрому исчезновению групповых поселений и переходу на гнездование изолированными парами.

Напротив, при гнездовании изолированными парами зеленые дятлы исключительно стенопотны. Во всех случаях, когда мы могли картировать изменения внутренней структуры территории, сопровождающие постепенный процесс выбора и структурирования последней у изолированно гнездящихся пар или территориальных одиночек (19 до 1989 г. и 177 в 1989–2005 гг.), они были строго «привязаны» к «островам» оптимальных биотопов *P. viridis*. И эксплуатируемое, и «опеваемое» пространства территорий практически не выходили за пределы «острова». Очевидно, это увеличивает уязвимость особей при любом ухудшении кормовой базы в оптимальных местообитаниях (периодически случающемся, особенно в периоды устойчивого ухудшения погодных условий), поскольку сокращает возможность переключения на корма, представленные в субоптимальных биотопах. В то же время устойчивость эксплуатации территории, постоянство внутренней структуры эксплуатируемого пространства более важна для зеленого дятла, как специализированного вида по сравнению с седым дятлом – генералистом.

Дисперсионный анализ факторов, влияющих на размещение гнездовых участков зеленого дятла (до момента резкого падения численности вида в результате взаимодействия с седым) показывает, что возмож-

ность включения в групповое поселение оказывается важнее качества местообитаний¹ ($H_{13,82} = 53,45$; $df = 2$; $n = 50$; $P < 0,001$ и $H_{9,49} = 10,22$; $df = 4$; $n = 50$; $P < 0,05$). В последующий период на размещение гнездовых участков значимо влияют другие два фактора – качество местообитаний и аллобиотопия с седым дятлом, если последний также обитает в данной местности ($H_{11,14} = 12,6$; $df = 4$; $n = 164$; $P < 0,025$ и $H_{10,83} = 25,2$; $df = 1$; $n = 164$; $P < 0,001$).

Размещение гнездовых участков седого дятла в местах постоянного обитания целиком и полностью определяется площадью и близостью гнездовых биотопов к оптимальным. Если вследствие нехватки последних, групповые поселения и образуются, близость к ним и включение в них не влияет на размещение гнездовых территорий у вновь появившихся особей, во всяком случае не компенсирует пессимальность местообитаний ($H_{18,47} = 30,22$; $df = 4$; $n = 34$; $P < 0,001$). Однако на территориях, колонизируемых видом в 1989–1996 гг. (там, где он загнезвился впервые) наиболее значим фактор тяготения к многолетним местам гнездования зеленого дятла, преимущественно групповым, а фактор качества местообитаний незначим ($H_{13,82} = 26,40$; $df = 2$; $n = 71$; $P < 0,001$ и $H_{9,49} = 6,32$; $df = 4$; $n = 71$; $P > 0,05$).

Другой важный показатель устойчивости размножающейся популяции *P. viridis* (он же критерий противоположного параметра – уязвимости популяционной системы) – вероятность заполнения освобождающихся территориальных «вакансий» (и скорость соответствующего процесса). Если пара владельцев по каким-то причинам в сезон *i* не гнездилась на данной территории, какова вероятность того, что

¹ Выборка данного анализа составлена из 66 прослеженных случаев выбора территорий с возможностью включения резидентов в состав группового поселения, и 145 случаев выбора территорий, где гнездование возможно лишь изолированными парами.



другие особи в популяции в сезон $i+1$, $i+2$ и т.д. найдут пустующую подходящую территорию и загнезятся на ней? Вероятность «находки» оставленной территории птицами из «подвижного резерва популяции», их гнездования на ней, очевидно, имеет отношение и к разному качеству высвобождающихся «вакансий» (в групповых поселениях они явно привлекательнее мест, где придется гнездиться изолированно), так и к интегральному показателю устойчивости/жизнеспособности популяции (табл. 5–6).

В устойчивой популяции освобождающиеся «вакансии» быстро находят и занимают нетерриториальными особями из «подвижного резерва», лучше всего в тот же самый сезон размножения. Этим обеспечивается жизнеспособность подразделенной популяции в условиях колебаний численности и нестабильности среды, включая резкие изменения мозаики местообитаний. Локальные группировки здесь изолированы друг от друга в «пятнах» подходящих местообитаний, и устойчивое сохранение всей сети поселений при неблагоприятной динамике условий среды в отдельных локалитетах критически зависит от регулируемого подтока птиц из «резерва». Регулируемого потому, что число особей, приходящих в данную группировку, в каждый период времени должно соответствовать высвобождающимся «вакансиям» и укладываться в некий «оптимум»: слишком интенсивный приток птиц из «резерва» ведет к чрезмерной конкуренции за «вакансии», недостаточный не восстановит жизнеспособность группировки.

Иными словами, устойчивость популяционной системы связана со способностью «дозировано» перераспределять птиц из «резерва» между «россыпью» локальных группировок в мозаике местообитаний, чтобы в каждую приходило столько, сколько нужно для заполнения «вакансий», не более и не менее. Исследования Ю.П. Алтухова и его учеников на ящичных популяциях дрозодилы и ряде видов в природе показы-

вают, что жизнеспособные подразделенные популяции «умеют» перераспределять особей пропорционально «вакансиям», а все нарушения этого перераспределения ведут к потере жизнеспособности даже при успешном размножении в конкретных поселениях (Алтухов, 2003; также Hanski, 1999).

Следовательно, в популяции уязвимой и сокращающейся освободившиеся «вакансии» по разным причинам не находят и не занимают птицами из «резерва», даже если вполне подходят для успешного размножения. Жизнеспособность такой популяции снижена, а риск вымирания повышен¹ (Hanski, 1999).

В период стабильности подмосковной популяции зеленого дятла вероятность «занятия и использования» территориальных «вакансий» в групповых поселениях много выше, чем при гнездовании изолированными парами, хотя последние занимают оптимальные местообитания. Если пара в следующий сезон по какой-то причине не загнездилась на этом участке², то вероятность повторного заселения «вакансии» другими особями в этот или в следующие сезоны снижена по сравнению с групповыми поселениями, где (в устойчивой популяции) «вакансии» занимались сразу же (табл. 5–6).

Данные поведенческих наблюдений на постоянных площадках с мечеными птицами подтверждают вывод о существенно меньшей вероятности занятия «вакансий» изолированно гнездящихся пар по сравнению с групповыми поселениями в период до обвального падения числен-

¹ Здесь и ниже речь идет, естественно, о вероятности возобновления в следующие сезоны гнездования птиц на ранее оставленных ими участках обитания, т.е. о вероятности восстановления поселений, но не о консерватизме особей, так как подавляющее большинство наблюдававшихся птиц помечены не были.

² Об этом судили по отсутствию регулярного «пения» птиц весь март, когда давно и регулярно «поют» особи, занявшие другие участки в этой местности.



ности зеленых дятлов. Из 19 изолировано гнездящихся пар, прослеженных в период 1983–1986 гг., 8 покинули участок после 2–3 лет обитания там, и новые птицы поселились лишь на трех (на 2 – через сезон), хотя вблизи каждого из них за период 18.04–12.05 2–4 раза появлялись бродячие поющие птицы, подыскивающие место для гнездового участка. В 1989–2005 гг. из 177 подобных пар 129 неожиданно переставали гнездиться после 2–5 сезонов гнездования, и в 59 случаях покинутые участки не были заселены следующей весной, хотя во всех случаях в апреле на оставленных территориях находились и ненадолго задерживались «поющие» проходящие особи. В среднем наблюдается $2,2 \pm 0,2$ таких особи в месяц ($n = 32$), но это самая минимальная оценка, основанная на периодических, а не непрерывных наблюдениях, как в случае данных рисунка 7.

По-видимому, перечисленные отличия групповых поселений от изолированно гнездящихся пар связаны именно с большей привлекательностью их для птиц из «подвижного резерва» популяции, которые занимают там территории в первую очередь, а не с лучшим качеством местообитаний (которое скорее снижено). Напротив, освободившиеся места гнездования изолированных пар до падения численности вида в 1993–1996 гг. занимались дятлами позже всех и по «остаточному принципу» (табл. 6).

По всей видимости, дело в том, что третье интересное отличие групповых поселений от изолированно гнездящихся пар – пока первые сохраняют стабильность, в их окрестностях (до 2,5–3 км вокруг) в марте и августе – сентябре всегда наблюдали интенсивный пролет и местные перемещения зеленых и седых дятлов. Мигранты использовали одни и те же биотопы – открытые пространства торфоразработок, широкие гривы и иные опушечные или луговые биотопы, с выпуклым/возвышенным рельефом, где уже есть свободные от снега пятна, особенно в речных поймах. Кормление на обнажени-

ях торфа исключительно характерно для зеленого дятла во все сезоны, и особенно в период перемещений. Если в данной местности происходит подвижка зеленых дятлов, ее легче всего наблюдать именно в этом ландшафте.

В отличие от окрестностей групповых поселений, на открытых пространствах в ближайших окрестностях изолированно гнездящихся пар ($n = 145$) аналогичного мартовского пролета «зеленых» дятлов *не наблюдали никогда* – только перемещения «проходящих» птиц в марте – апреле по самим участкам, то есть уже по лесистой местности. Это при том, что в 62 случаях из 145 соответствующие биотопы присутствовали поблизости (в основном это были старые торфоразработки и сухие гривы, рано освобождающиеся от снега). Точно также не наблюдали похожих перемещений близ существующих групповых поселений седого дятла.

Во все годы интенсивность пролета *P. viridis* была пропорциональна плотности поселения и длительности его существования. Максимальная интенсивность перемещений зафиксирована вблизи устойчивых и растущих поселений, существующих уже много лет (рис. 7). Вблизи возникших в прошлом году или сокращающихся поселений интенсивность перемещений седых и зеленых дятлов на открытых пространствах в период с 1.03 по 10.04 была значительно ниже, и эта зависимость практически не изменялась по годам. Иными словами, устойчивость (или рост) локальных группировок *P. viridis* – но не *P. camus* – причинно связана с наличием устойчивого пролета в открытых местообитаниях ближайших окрестностей соответствующего поселения и, следовательно, критически зависит от подтока нерезидентов, заполняющих «вакансии»: $H_{18,47} = 25,2$; $df = 4$; $n = 229$; $P < 0,001$.

Именно привлекательность групповых поселений для птиц из «резерва» обеспечивает быстрое заполнение высвобождающихся «вакансий» по сравнению с

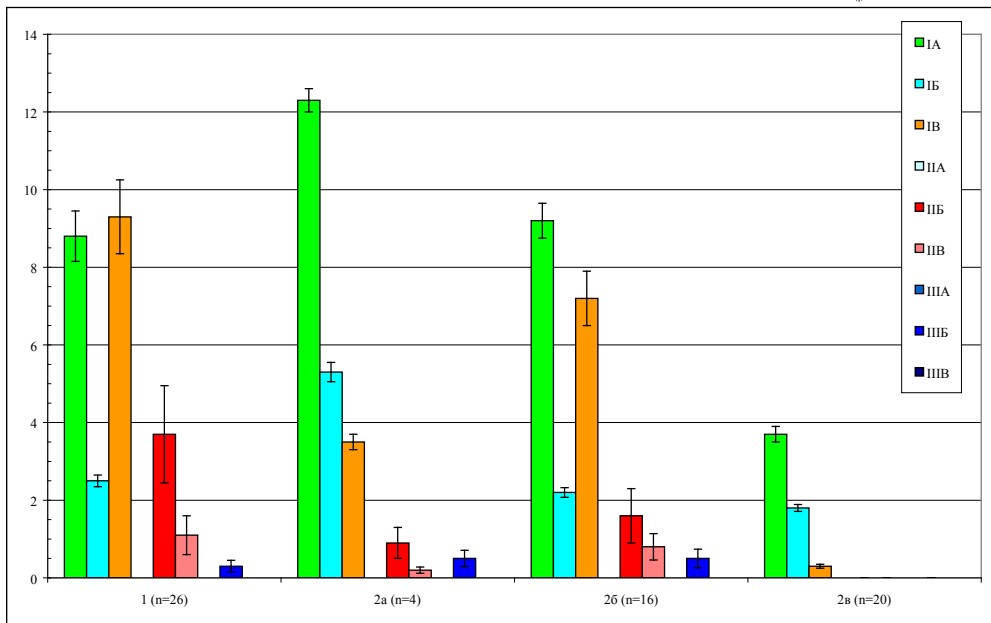


Рис. 7. Интенсивность сезонных перемещений зеленых дятлов в открытых местообитаниях вблизи разных типов популяционных группировок.

Обозначения. Тип поселений: 1 – существующие много лет, 2 – недавно возникшие (1–2 года назад), а – растущие, б – стабильные, в – сокращающиеся. А – весенние перемещения взрослых особей до начала активного «пения» и поиска участков (март – начало апреля). Б – проходящие особи, подыскивающие участки, с высоким уровнем брачной активности. В – позднелетние перемещения выводков и диспергирующих молодых (июль – август). I – годы до начала сообитания с седым дятлом в данной местности, II – после начала сообитания: год, предшествующий оставлению зелеными дятлами участков, III – перемещения через бывшие участки владельцев в годы, следующие за оставлением.

Примечания. Интенсивность перемещений оценивали числом передвигающихся птиц / 10 км маршрута в соответствующих местообитаниях. Данные по разным ландшафтным районам области (А–В, табл. 2) объединены.

Fig. 7. Intensity of seasonal movements of Green Woodpeckers in open habitats in outskirts of different types of settlements of this species.

Designations. Type of Green Woodpecker settlements: 1 – existing many years, 2 – recently appeared (1–2 years ago; а – steady, б – increasing, в – decreasing). А – the movements of adult birds in March – early April, before the territories finding and active courtship on this. Б – birds pass through this habitat during territories finding with actively display. В – the movements of Green Woodpecker broods or dispersal juveniles late Summer. I – years before co-inhabit with Gray Woodpecker, II – years after Gray Woodpeckers settle near / or on the Green Woodpecker territories. The intensity of movements measured by number of passing birds / 10 km of census line in suitable habitats.

территориями изолированных пар. Однако в годы экспансии седых дятлов в места традиционного обитания зеленого оно же становится причиной уязвимости группировки, поскольку способствует подселению седых дятлов к ней, со всеми последующими событиями. В 1990–1996 гг. групповые

поселения стали наиболее уязвимы именно потому, что в наибольшей степени привлекали «передовых» особей седого дятла – так же, как и конспецификов.

Первым признаком будущего оставления территорий в групповых поселениях зеленых дятлов в годы после подселения



седых и начала совместной эксплуатации территорий было снижение привлекательности поселения для «проходящих» особей: за год до его оставления фиксировали резкое сокращение интенсивности мартовского пролета и августовских перекечовок птиц (рис. 7, $n = 36$).

Эти данные позволяют утверждать, что устойчивость местных популяций *P. viridis* в Подмоскowie обеспечивали именно сети групповых поселений, связанные между собой потоками нерезидентов. Последние немедленно занимают освобождающиеся «вакансии», благодаря чему при стабильной численности вида большинство известных мест гнездования из года в год оказываются неизменно заняты, несмотря на частые персональные смены владельцев. Соответственно, экспансия седого дятла в 1988–1993 гг. с избирательным подселением особей в плотные группировки *P. viridis* почти не повлияла на репродуктивный успех зеленых дятлов, однако дестабилизировала пространственно-этологическую структуру популяции этого вида.

По всей видимости, вытеснение одного вида другим связано именно с дестабилизацией популяционной структуры уязвимого вида на обширной территории в период экспансии вида-генералиста, а не с падением эффективности ресурсопотребления или репродуктивного успеха, как это обычно предполагается в качестве причин вытеснения вида при конкуренции (Розенберг и др., 1999). Анализу конкретных механизмов дестабилизации будет посвящена наша отдельная статья.

Интересно, что в те же годы уязвимость гнездования изолированными парами осталась на прежнем уровне или даже упала (в период восстановления численности зеленого дятла в 2001–2006 гг., табл. 6). Видимо, сигнальное поле групповых поселений зеленого дятла на седых дятлов период расселения действует так же, как на конспецификов (в отличие от седых дятлов, постоянно обитающих в данной местности, скажем, в условиях аллобиотопии).

Обнаружено, что в годы экспансии регионального ареала седого дятла особи, поселяющиеся в традиционных местах гнездования зеленого, тяготеют именно к тем парам последнего вида, которые гнездятся здесь уже много лет подряд, в первую очередь в групповых поселениях. Тяготение к парам, загнездившимся недавно, или нерегулярно гнездящимся в данной местности, значительно меньше. Аналогично предпочтение групповых поселений перед изолированными парами: седые дятлы в первую очередь поселялись в местностях, где первые преобладают над вторыми в структуре расселения вида, и в последнюю очередь – там, где зеленые гнездятся только изолированными парами (рис. 3).

Седые дятлы явно игнорировали изолированно гнездящиеся пары зеленых, даже когда по соседству с ними были широко представлены оптимальные биотопы первого вида (почему ряд мест постоянного обитания зеленого дятла так и не был колонизирован седым в 1990–1996 гг., Редькин, Шитиков, 1998; Фридман, 1998; Очагов, Коротков, 2001, 2006). Только после полного исчезновения групповых поселений зеленого дятла в местностях, колонизированных седым, отмечено гнездование последнего в непосредственной близости к изолированным парам (не ранее 1994–1995 гг., рис. 3). Однако это наблюдалось только в районах, где седой дятел постоянно встречался (и гнезвился, в тех случаях, когда мы могли это проверить) уже несколько лет подряд, и никогда – в освоенных впервые.

Обсуждение

Наши данные показывают, что при увеличении численности седого дятла на некоей территории популяция зеленого сокращается, вплоть до полного вымирания (в том числе теряет способность быстро восстанавливаться после экстремальных зим, которую демонстрировала до вселения другого вида), а в отсутствие седого дятла она устойчива или растет. То же самое было



показано в работах других авторов. Для различных территорий они иллюстрируют разные этапы многоактного взаимодействия региональных популяций *P. viridis* и *P. canus*, которое было полностью реконструировано нами для Подмоскowie (Bergmanis, Strazds, 1993; Blume, Tiefenbach, 1997 и др.). Это заставляет предположить конкурентные взаимодействия обоих видов, проявляющиеся в сопряженных колебаниях численности, расширении и сужении ареалов обоих вдоль ландшафтных градиентов и, соответственно, циклах вытеснения – восстановления численности зеленого и седого дятлов на каждой отдельно взятой территории (Фридман, 2005).

Из вышеизложенных данных следует, что изученная ситуация формально подходит под известные определения «конкурентного вытеснения» и «конкурентного равновесия» взаимодействующих популяций в гетерогенной среде. Во-первых, есть строгая отрицательная корреляция численности взаимодействующих популяций: рост численности одного вида сокращает численность другого, популяция которого в иных условиях оставалась бы стабильной или даже росла. Во-вторых, колебания численности в противофазе сопровождаются аналогичными изменениями ареалов: расширение области обитания одного вида в регионе ведет к сокращению ареала другого и наоборот, причем ключевым событием взаимодействия является сообитание обоих видов на одной территории, после которого и происходит вытеснение со всеми последующими событиями, вплоть до восстановления прежнего населения зеленого дятла.

В действительности это сходство чисто формальное. Исследованный случай взаимодействия популяций *P. canus* и *P. viridis* кардинально отличается от «классических» примеров межвидовой конкуренции по целому ряду существенных показателей.

Во-первых, вытеснение зеленого дятла на одном из тактов цикла, и затем оставление седым дятлом уже занятой территории (бывших местообитаний зеленого дятла)

происходит *при заведомой избыточности кормовых ресурсов для обоих* – запасов муравьев родов *Lasius*, *Myrmica* и т.д. Эти виды муравьев строят мелкие подземные гнезда и обильны в мозаичном пространстве приграничной полосы между лесом и открытыми местообитаниями.

Далее, оба вида дятлов – специализированные мирмекофаги, основной корм – куколки и имаго массовых муравьев, но седой существенно менее специализирован – чаще использует долбление, меньше кормится на земле и больше на стволах и ветвях деревьев, реже совершает глубокие «раскопки» муравьиных гнезд с проникновением туда вслепую и захватом жертв языком. Это наиболее специализированный из кормовых методов, присущий зеленому дятлу и много реже встречающийся у седого – он требует в среднем больше подготовительных действий (в ходе которых птица к тому же дезориентируется, с повышением риска гибели от нападения хищника), но и существенно более уловист, чем сбор с поверхности и «ковыряние» (мелкое и локальное проникновение в субстрат). Следовательно, оба вида можно рассматривать как пару *специалист – генералист* (Scherzinger, 1982, 2001).

Тогда вид-специалист (зеленый дятел) на первом такте цикла взаимодействия подмоскovie популяций *вытесняется генералистом* – седым. Согласно традиционным представлениям теоретической экологии, этого происходить не должно.

Во-вторых, непонятно почему, вытеснив зеленого дятла из его излюбленных местообитаний во втором такте цикла, седой через несколько лет (2–5) оставляет эту территорию, хотя его пары успешно гнездились и размножались там на бывших участках зеленого дятла. Именно «отступление» седого дятла с территории, занятой в период экспансии вида, позволяет зеленому повторно заселить соответствующий ландшафт через несколько лет пустования.

В-третьих, согласно обычным представлениям, гетерогенность местообитаний должна *блокировать вытеснение одного*



вида другим, «разводя» их по разным мозаикам ландшафта и формируя реальную аллобитопию видов при формальном сообитании на одной территории. В нашем случае, наоборот, гетерогенность местообитаний при резких различиях в ландшафтных и биотопических предпочтениях обоих видов ведет к последовательному вытеснению одного вида другим на данной территории, а затем наоборот.

В обычном случае эксплуатационной конкуренции конкурент своим присутствием снижает концентрацию корма на территории, также эксплуатируемой другим видом. Если этот второй вид кормится менее эффективно, «для него» концентрация кормовых объектов падает ниже уровня, позволяющего продолжать потребление. В нашем случае это явно не так. Присутствие особей вида-конкурента на гнездовых территориях второго вида и совместное кормление обоих в одних и тех же микростациях, в одних и тех же выделах на общей территории снижают доступность корма для вида-специалиста, **зеленого дятла**.

Особи вида-генералиста, **седого дятла**, стохастически выедают кормовой ресурс в тех самых микростациях, которые резиденты зеленых дятлов в норме обходят и облавливают регулярно. В отличие от регулярного обследования участка и регулярного выедания кормовых объектов *P. viridis* (Glutz, Bauer, 1994; Blume, Tiefenbach, 1997; Rolstad et al., 2000; Scherzinger, 2001) у *P. canus* оно стохастическое, этот вид кормится в основном неспециализированно, «снимает пенки», а не равномерно эксплуатирует ресурс, как его конкурент. Хотя ресурс муравьев избыточен, и легко восстанавливается, ежедневная активность седых дятлов в постоянных местах кормления пар зеленого выступает мощным «фактором шума», снижающим эффективность кормления гнездовой пары на своей территории много ниже приемлемого уровня (особенно если много птенцов в выводке).

И действительно, практически все пары зеленых дятлов, к которым в период 1989–1996 гг. подсаживались седые, при до-

кармливании птенцов сразу уводили их за 2–3 км с гнездового участка. В предыдущие годы, до подселения седого, эти особи (в смысле занимающие ту же территорию, не обязательно персонально эти) птенцов всегда докармливали на участке, как правило, в непосредственной близости от гнезда. Иными словами, локальный недостаток корма на территории зеленого дятла, созданный выеданием седого, воспроизводимый изо дня в день и стохастически распределенный по всем микростациям территории первого вида, оказывается критическим для способности его пар занимать данную территорию и далее.

А вот эффективность кормления седого дятла при сообитании с зеленым, наоборот, *увеличивается*. Если исходно они предпочитали неспециализированные способы кормления, ковыряние и собирательство, в присутствии зеленого они начинали следовать его более специализированной стратегии «глубокого проникновения». Получалось, конечно, не так хорошо, как при «авторском исполнении» того же приема, но эффективность кормления возрастала вдвое, особенно при потреблении куколок муравьев. Подобного рода взаимное копирование кормовых методов, наиболее успешных здесь и сейчас, в данной микростации, хорошо изучено на примере многовидовых стай разных видов птиц (*imitative foraging*, Greig-Smith, 1978; Galef Jr., Giraldeau, 2001).

А когда зеленый дятел исчезает со своей территории, те седые дятлы, что гнездятся там в следующую весну, не «удерживают» скопированных кормовых методов, и кормятся так же неспецифически, как им свойственно изначально. Видимо, это причина постепенного оставления местообитаний зеленого дятла заселившимися их седыми – в своих излюбленных местообитаниях (мелколиственные леса пойм) седой дятел кормится эффективнее, чем в широколиственном старолесье, предпочтительном для зеленого.

Высказанная выше гипотеза о конкретных механизмах вытеснения зеленого дятла



седым в ходе совместной эксплуатации территории и механизмах восстановления численности первого вида была проверена в те же годы и в тех же поселениях *P. viridis* и *P. canus*; результаты проверки будут изложены в отдельной работе.

Благодарности

Выполнение всей программы исследований удалось лишь благодаря постоянной помощи А.И. Мельникова, Б.Л. Матвеевко (ИБГ РАН), Г.С. Ерёмкина (МОИП) и В.А. Никулина (ИПУ РАН), постоянно сообщавших нам информацию о встречах обоих видов «зеленых» дятлов в обследованных ими районах Подмоскowie. В подборе и анализе редких литературных источников большая помощь была оказана Г.С. Ерёмкиным. Всем названным лицам автор выражает глубокую признательность.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. (2003): Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 1-431.
- Белик В.П. (1998): Популяционные тренды и проблема сохранения зеленого дятла в России. - Редкие виды птиц Нечерноземн. центра России. М. 154-159.
- Благосклонов К.Н. (1976): Некоторые новые и редкие гнездящиеся птицы Москвы. - Булл. МОИП. Отд. биол. 81 (4): 15-23.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: Изд-во МГУ. 1-250.
- Бышнев И.И. (1998): Материалы по распространению и гнездованию зеленого дятла (*Picus viridis*) в Березинском заповеднике. - Subbuteo. 1: 38-40.
- Бутьев В.Т., Шитиков Д.А. (2008): О редких видах птиц Ивановской области. - Редкие виды птиц Нечерноземн. центра. Мат-лы III совещ. «Редкие виды птиц Нечерноземного Центра». М. 100-103.
- Волков С.В., Конторщиков В.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., Макаров А.В., Шариков А.В., Иванов М.Н. (2009): Современное состояние и тенденции изменения численности и распространения некоторых редких видов птиц Дубненско-Яхромской низины: неворобьиные. - Редкие виды птиц Нечерн. центра России. Мат-лы IV совещ. «Распростр. и экол. редких видов птиц Нечерн. центра России», 12-13 декабря 2009 года. М. 86-91.
- Головатин М.Г. (1992): Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Екатеринбург. 1-102.
- Егорова Н.А. (2008): Редкие виды птиц «Тульских заповедников» и сопредельных территорий. - Редкие виды птиц Нечерн. центра. Мат-лы III совещ. «Редкие виды птиц Нечерноземного Центра». М. 106-108.
- Ерёмкин Г.С. (2004): Редкие виды птиц г. Москвы и ближнего Подмоскowie: динамика фауны в 1985-2004 гг. - Беркут. 13 (2): 161-182.
- Зубов В.И. (ред.) (1998): Очерки экологии Подмоскowie. М.: Московский педуниверситет. 1-240.
- Иванчев В.П. (1995): Особенности биологии зеленого дятла у южных пределов ареала. - Научн. основы охраны и рацион. использ. птиц. Тр. Окского запка. 19: 101-114.
- Иванчев В.П. (1996): Сравнительная экология дятлообразных птиц центра Европейской России. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1-16.
- Иванчев В.П. (2005а): Зеленый дятел. - Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные - дятлообразные. М.: КМК. 298-305.
- Иванчев В.П. (2005б): Седой дятел. - Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные - дятлообразные. М.: КМК. 309-318.
- Иванчев В.П. (2008): Современное состояние редких видов дятлов в Европейском центре России. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра. Мат-лы III совещ. «Редкие виды птиц Нечерноземного Центра». М. 47-54.
- Калякин М.В., Волцит О.В. (2006): Птицы Москowie и Подмоскowie: Атлас. София - Москва: «Pensoft». 1-372.
- Королькова Г.Е., Быков А.В. (1985): Птицы и млекопитающие. - Леса южного Подмоскowie. М.: Наука. 247-277.
- Королькова Г.Е., Корнеева Т.М. (1982): Птицы и млекопитающие. - Леса западного Подмоскowie. М.: Наука. 192-211.
- Костин А.Б. (2008): О встречах некоторых редких видов птиц Московской области в 1990-1999 гг. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра. Мат-лы III совещ. «Редкие виды птиц Нечерноземного Центра». М. 120-124.
- Костин А.Б. (2009): Встречи редких видов птиц Московской области в 2000-2009 гг. - Редкие виды птиц Нечерн. центра России. Мат-лы IV совещ. «Распростр. и экол. редких видов птиц Нечерн. центра России», 12-13 декабря 2009 года. М. 110-115.
- Кузнецов Б.А. (1928): Предварительный обзор стационарного распространения позвоночных в Погонно-Лосинном лесничестве. - Тр. по лесному делу. М.: издание Центральной Лесной опытной станции. 4: 1-120.
- Лакин Г.Ф. (1989): Биометрия. М.: Высш. школа. 1-211.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. (1983): Птицы Ленинградской области. Л.: ЛГУ. 1: 1-480.
- Манторов О.Г. (1992): Зеленый дятел на севере Молдовы. - Экол. и охрана птиц и млекоп. в антропогенном ландшафте. Кишинев: Штиница. 68-70.
- Мосолов Н.А. (1908): Из жизни птиц Московской губернии. Дятлы. - Естественное и география. 4: 24-32.
- Нанкинов Д.Н. (2003): Наблюдения за некоторыми неворобьиными птицами южного берега Финского залива в 1966-1971 гг. - Беркут. 12 (1-2): 61-71.



- Очагов Д.М., Райнен М.Дж., Бутовский Р.О., Алещенко Г.М., Ерёмкин Г.С., Есенова И.М. (2000): Экологические сети и сохранение биологического разнообразия Центральной России. Исследование на примере болот Петушинского района. М.: ВНИИПрирода. 1-80.
- Очагов Д.М., Коротков В.Н. (ред.). (2001): Природа Подольского края. М.: ЛЕСАРпт. 1-192.
- Очагов Д.М., Коротков В.Н. (ред.). (2006): Природа Егорьевской земли. М.: ВНИИПрирода. 1-440.
- Преображенская Е.С. (1998): Экология воробьиных птиц Приволжья. М.: КМК. 1-200.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. (1968): Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 1-461.
- Редькин Я.А., Шитиков Д.А. (1998): О распространении некоторых редких видов птиц в Москве и Московской области. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М. 111-117.
- Резанов А.Г. (2000): Кормовое поведение птиц. Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа. 1-223.
- Роговин К.А. (1986): Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных. - Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных: Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ. 14: 71-126.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. (1999): Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара. 1-395.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. (1998): Редкие птицы Центральной России на территории Москвы. - Редкие виды птиц Нечерн. центра России. М. 125-132.
- Симберлофф Д.С. (1988): Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ. - Биосфера. Эволюция. Пространство. Время. М.: Прогресс. 60-81.
- Соколов Л.В. (1999): Популяционная динамика воробьиных птиц. - Зоол. журн. 78 (3): 311-324.
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. (2003): Статистический анализ данных на компьютере. 3-е изд. М.: ИНФРА-М. 1-544.
- Швец О.В., Бригадирова О.Б. (2009): Редкие и малоизученные виды птиц Тульской области. - Редкие виды птиц Нечерн. центра России. Мат-лы IV совещ. «Распростр. и экол. редких видов птиц Нечерн. центра России», 12-13 декабря 2009 года. М. 137-142.
- Шенброт Г.И. (1986): Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных. - Итоги науки и техники. Сер. «Зоология позвоночных». М.: ВИНТИ. 14: 5-70.
- Фридман В.С. (1990): К биологии редких дятлов Московской области. - Редкие виды птиц центра Нечерноземья. М.: ЦНИЛ Главохоты. С.148-151.
- Фридман В.С. (1993а): Наблюдения за образованием смешанной пары зеленого (*Picus viridis* L.) и седого (*Picus canus* Gm.) дятлов. - Межвидовая гибридизация и проблемы вида у позвоночных. Тр. НИ ЗМ МГУ. 183-196.
- Фридман В.С. (1993б): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие этологических препятствий к скрещиванию. - Журн. общ. биол. 54 (1): 294-310.
- Фридман В.С. (1996): Разнообразие территориального и брачного поведения пестрых дятлов (рода *Dendrocopos* Koch, 1816 и *Picooides* Lacedpede, 1799) фауны Северной Евразии. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1-16.
- Фридман В.С. (1998): О причинах исчезновения зеленого дятла в Московской области и предложения по его охране. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М. 261-266.
- Фридман В.С. (2005): Межвидовая конкуренция как регулятор жизненной стратегии вида в сообществе: конкурентные взаимодействия подмосковных популяций зеленого *P. viridis* и седого *P. canus* дятлов в 1984-2003 гг. - Теоретические проблемы экологии и эволюции. Мат-лы V Любичевских чтений. Тольятти: Интер-Волга. 90-123.
- Фридман В.С. (2006): Методика долговременных наблюдений за динамикой местных популяций дятлов рода *Picus*. - Новости программы «Птицы Москвы и Подмосковья». 3: 24-27.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. (2009): Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урбандиафрагмы. М.: УРСС. 1-255.
- Alatalo R.V, Gustafsson L, Lundberg A. (1986): Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. - Am. Nat. 127: 819-834.
- Angelstam P., Mikusinski G. (1994): Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest - a review. - Ann. Zool. Fenn. 31: 157-172.
- Bergmanis M., Strazds M. (1993): Rare woodpeckers species in Latvia. - Ring. 15 (1-2): 255-266.
- Blume D. (1955): Über einige Verhaltensweisen des Grünspechtes in der Fortpflanzungszeit. - Vogelwelt. 76: 193-210.
- Blume D. (1957): Verhaltensstudien an Grünspechten (*Picus viridis*). - Vogelwelt. 78:41-48.
- Blume D. (1961): Über die Lebensweise einiger Spechtarten (*Dendrocopos major*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*). - J. Orn. (Sonderheft): 102: 1-112.
- Blume D. (1984): Bestandsrückgang beim Grünspecht (*Picus viridis*) - ein Alarmzeichen? - Orn. Mitt. 36: 3-7.
- Blume D., Tiefenbach J. (1997): Die Buntspechte. Die Neue Brehm-Bücherei. 315. Magdeburg: Westarp Wissenschaften. 1-152.
- Bourski O.V., Forstmeier W. (2000): Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian *Phylloscopus* warblers. - Oikos. 88: 341-350.
- Christen W. (1994): Bestandentwicklung von Grünspecht *Picus viridis* und Grauspecht *P.canus* nördlich von Solothurn 1980-1993. - Orn. Beob. 91: 49-58.
- Dhondt A. (1989): Ecological and evolutionary effects of interspecific competition in tits. - Wilson Bull. 101 (2): 198-216.
- Flade P., Miech M. (1986): Brutbestand und Habitat der Spechte südlich von Wolfsburg unter besonderer



- Berücksichtigung des Mittelspechts (*Dendrocopus medius*) und des Grauspechts (*Picus canus*). - Vogelk. Ber. aus Niedersachsen. 18 (2): 33-56.
- Galef B. Jr., Giralgeau L.-A. (2001): Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. - Anim. Behav. 61: 3-15.
- Garcia E. F. J. (1983): An experimental test of competition for space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the breeding season. - J. Anim. Ecol. 52: 795-805.
- Gjerde I., Sætersdal M., Nilsen T. (2005): Abundance of two threatened woodpecker species in relation to the proportion of spruce plantations in native pine forests of western Norway. - Biodiversity and Conservation. 14 (2): 377-393.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer B.K. (Hrsg.) (1994): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 2. Auflage. Wiesbaden: AULA-Verlag. 9: 943-964.
- Gray-headed Woodpecker. Detailed species account from Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status (BirdLife International 2004. <http://www.birdlife.org/datazone/species/BirdsInEuropeII/BiE2004Sp734.pdf>).
- Green Woodpecker. Detailed species account from Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status (BirdLife International 2004. <http://www.birdlife.org/datazone/species/BirdsInEuropeII/BiE2004Sp730.pdf>).
- Greig-Smith P.W. (1978): Imitative foraging in mixed-species flocks of Seychelles birds. - Ibis. 120: 233-235.
- Hanski I.K. (1999): Metapopulation ecology. Oxford: Oxford Univ. Press. 1-399.
- Imhof T. (1984): Teil I. Zur Methodik der quantitativen Erfassung der Brutbestände von Grün- und Grauspecht (*Picus viridis* & *P. canus*). Teil II. Zur Ökologie von Grün- und Grauspecht im bernisch-solothurnischen Mittelland. - Diplomarbeit der Univ. Bern. 1-76.
- Lorenz Th.K. (1892-1894): Die Vögel des Moskauer Gouvernements. - Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou. 6 (2): 263-321; 7 (3): 337-354; 8 (3): 325-350.
- McIntosh R.P. (1995): H.A. Gleason's 'individualistic concept' and theory of animal communities: a continuing controversy. - Biol. Rev. 70: 317-357.
- Mikusinski G., Angelstam P. (1997): European woodpecker and anthropogenic habitat change: a review. - Vogelwelt. 118: 277-283.
- Morishita M. (1962): I_d - index a measure of dispersion of individuals. - Research of Popul. Ecology. 4: 1-7.
- Pasinelli G. (2006): Population biology of European woodpecker species: a review. - Ann. Zool. Fenn. 43: 96-111.
- Pierre A., Faivre B. (1995): A spatial model of interspecific competition and selective predation: The case of the two *Hippolais*. - Acta Biotheoretica. 43: 41-52.
- Reichholf J., Utschick H. (1972): Vorkommen und relative Häufigkeit der Spechte (*Picidae*) in den Auwäldern am Unteren Inn. - Ornithol. Anzeiger. 11: 254-262.
- Riemer S. (2009): Population densities and habitat use of woodpeckers in a Danube floodplain forest in Eastern Austria. - Diplomarbeit Universität Wien, angestrebter akademischer Grad Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.). (http://othes.univie.ac.at/5351/1/2009-06-10_8971388.pdf).
- Rolstad Ø., Løken B., Rolstad E. (2000): Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. - Oecologia. 124 (1): 116-129.
- Scherzinger W. (1982): Die Spechte im Nationalpark Bayerischer Wald. - Schriftenreihe des Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. Grafenau. 1-119.
- Scherzinger W. (2001): Niche separation in European woodpeckers - reflecting natural development of woodland. - Int. Woodpecker Symp. Nat. Park Berchtesgaden. 48: 139-154.
- Sikora A. (2006): Rozmieszczenie i liczebność dzięcioła zielonosiwego *Picus canus* na Wysoczyźnie Elbląskiej i jego ekspansja na Warmii Mazurach. - Not. Orn. 47 (1): 32-42.
- Sorensen M., Fyhn L. (1998): Feltstudier af interspecifik konkurrence: Observationer versus eksperimenter. - Dan. ornitol. foren. tidskr. 92 (3): 268-274.
- Svärdson G. (1949): Competition and habitat selection in birds. - Oikos 1: 157-174.
- Tomek M. (2004): Grünspechtvorkommen (*Picus viridis*) in Oberhausen. 1955-2004. - Electronic Publ. of the Biol. Station of Western Ruhrgebiet. 15 (1): 1-8.
- Török J., Toth L. (1999): Asymmetric competition between two tit species: A reciprocal removal experiment. - J. Anim. Ecol. 68 (2): 338-345.
- Udvardy M. (1951): The significance of interspecific competition in bird life. - Oikos. 3: 98-123.
- Walankiewicz W., Mitrus C., Czeszczewik D., Jablonski P.M. (1997): Is the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* overcompeted by the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the natural forest of Bialowieza? - Acta Orn. 32 (2): 213-217.
- Weiss J. (1998): Die Spechte in Nordrheinwestfalen. - Charadrius. 34: 104-125.
- Weissmair W., Rubensner H. (2009). Die Spechte im Europaschutzgebiet Traun-Donau-Auen. - Öko. 1: 3-15.
- Wesolowski T. (2003): Bird community dynamics in a primaeval forest - is interspecific competition important? - Ornis Hung. 12-13: 51-62.
- Wey H. (1983): Zusammenhänge zwischen dem Vorkommen von Spechten (*Picidae*) und der Flächennutzung im Raum Saarbrücken. - Diplomarbeit Univ. Saarbrücken (unveröffentlicht).
- Wiggins D.A., Møller A.P. (1997): Island size, isolation, or interspecific competition? The breeding distribution of the *Parus* guild in the Danish archipelago. - Oecologia. 111: 255-260.
- Witt K. (1996): Atlasarbeiten zur Brutvögelwelt und Wintervögelprogramm Berlin. - Vogelwelt. 117 (4-6): 321-327.

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