

Государственный комитет БССР по экологии
Институт зоологии АН БССР
Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР
Орнитологический комитет СССР
Всесоюзное орнитологическое общество
Витебский педагогический институт

МАТЕРИАЛЫ 10-й ВСЕСОЮЗНОЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ

г. Витебск, 17—20 сентября 1991 г.

В 2 частях

Ч. 1. ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ
И СООБЩЕНИЯ НА СИМПОЗИУМАХ

Минск
Навука і тэхніка
1991

КОНЦЕПЦИИ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ ПТИЦ

В. М. Галушин, А. В. Кузнецов

Московский пед. университет, Дарвинский заповедник

Концепции видовых жизненных стратегий, разработанные применительно к растительному царству и некоторым таксонам беспозвоночных животных, крайне редко обсуждаются в приложении к классу птиц.

Наиболее принята ныне отчетливо бимодальная г/К-концепция жизненных стратегий. Суть ее заключается в противопоставлении организмов долгоживущих, но малоплодовитых (К-стратеги) и короткоживущих, но высокоплодовитых (г-стратеги). В первом случае значительная доля энергии направлена на поддержание продолжительного индивидуального существования, а воспроизводство реализуется «мелкими партиями» (вплоть до одного потомка не

каждый год) и растянуто на длительный срок. Во втором случае энергетические ресурсы в большей мере расходуются на сжатое во времени (вплоть до ондоразового) продуцирование многочисленного потомства при кратковременности индивидуального существования.

Следовательно, более приспособленные к жизни в относительно стабильной среде К-стратеги могут рассматриваться как виды-консерваторы, тогда как адаптированные к жизни в неустойчивой среде г-стратеги, быстро и кардинально реагирующие на непредсказуемые ее изменения (уровнем выживаемости, успешностью размножения, степени подвижности), представляют другой стратегический полюс — категорию высокореактивных видов-радикалов. Такое понимание крайних проявлений жизненных стратегий позволяет трактовать обсуждаемую г/К-концепцию как радикально-консервативную или, если угодно, реактивно-константную. Отсюда позволительно именовать ее Р/К-концепцией и пользоваться более удобной для отечественных публикаций кириллицей. Следуя принятой логике, позволительно допустить аналогичную терминологию как по отношению к наиболее выраженным представителям жизненных стратегий: Р-вида (Р-стратеги, Р-организмы) и К-вида (К-стратеги, К-организмы), так и для характеристики условий их обитания и эволюции: Р — среда, К-отбор и т. п.

Бимодальность жизненных стратегий птиц отражает бимодальность условий их существования, различающихся, к примеру, по амплитуде колебаний наличия и доступности пищевых ресурсов: от постоянно лимитированных (К-среда) до периодически обогащаемых (Р-среда). В связи с характеристиками Р/К-стратегий следует заметить, что принятый для этих целей набор показателей (продолжительность жизни, масса тела, плодовитость) нельзя считать исчерпывающим в отношении птиц. Среди пернатых хищников, например, можно подобрать альтернативные пары относительно близких, но отчетливо тяготеющих к разным стратегиям видов: зимняк — канюк, болотный лунь — полевой лунь, пустельга — чеглок. Различия их плодовитости (по среднему числу яиц в кладках и слетков в выводках — на 20—50%) не столь разительны, как можно ожидать судя по отдаленности этих видов друг от друга по Р/К-шкале. В этих случаях компенсаторным механизмом, позволяющим существенно экономить ресурсы, расходуемые на размножение Р-стратегами, является их высокая реактивность, способность к перемещениям на значительные расстояния в поисках «кормовых пятен». Ежевесенне совершая такого рода предгнездовые поисковые миграции (скорее всего, не беспорядочные, а маятникового типа — между альтернативными гнездовыми районами, занимаемыми в разные годы), тесно связанные с флуктуирующими ресурсами виды птиц-радикалов синхронизируют свою численность с наличными кормовыми запасами в данное время на данной территории. В столь выраженных Р-ситуациях отбор направлен на

ослабление территориальных связей (гнездового консерватизма) и повышение внутриареальной подвижности. Напротив, высокая устойчивость территориальных связей видов-консерваторов будет формироваться в стабильной К-среде. Следовательно, радикалам Р-стратегам свойственны ослабленные территориальные связи (расшатанный гнездовой консерватизм), а консерваторам К-стратегам — стойкие. Тем самым степень устойчивости территориальных связей (которую надлежит научиться измерять) становится важным показателем принадлежности птиц к той или иной жизненной стратегии в рамках Р/К-концепции.

В последнее время разрабатывается еще один подход к жизненным стратегиям, когда на крайних полюсах континуума располагаются, с одной стороны, виды, активно воздействующие на окружающую среду, с другой — пассивно приспосабливающиеся к доминирующим ее компонентам. Первые занимают господствующее положение в сообществах, конкурентоспособны в стремлении овладеть богатыми наличными или возникающими жизненными ресурсами (прежде всего, кормовыми), обладают возможностями отеснять других пользователей и, тем самым, в определенной мере контролировать и трансформировать среду обитания. Они известны (главным образом, в геоботанике и гидробиологии) как виоленты (неистовые) и относятся к категории видов-модификаторов. Вторые занимают в сообществе подчиненное или даже угнетенное положение, именуются пациентами (терпеливыми) и могут быть отнесены к категории видов-оппортунистов. Такое распределение может рассматриваться как один из вариантов жизненных стратегий: В/П-концепция.

В литературе изложенные здесь концепции жизненных стратегий рассматриваются, как правило, отдельно, хотя анализ, например, «треугольника» Раменского — Грайма (виоленты — пациенты — эксплеренты) не исключает трактовки последнего элемента как одной из форм видов-радикалов. Возникает в связи со всем сказанным выше принципиальный вопрос: есть ли органическая связь между радикально-консервативной и виолентно-пациентной концепциями жизненных стратегий? Или это независимые направления адаптаций к разнообразию условий жизни? Нам представляется, что такая связь все-таки существует и, более того, взаимовлияние Р/К- и В/П-параметров среды образует как бы общее стратегическое поле 4-векторного отбора. Графически его можно представить в виде «квадрата жизненных стратегий», где по вертикали нарастает обилие ресурсов и, соответственно, простирается континуум П/В-стратегов, а по горизонтали — стабильность ресурсов и, тем самым, континуум Р/К-стратегов. Отсюда, в правой нижней части «стратегического квадрата», т. е. в ПК-зоне с бедными, но достаточно постоянными ресурсами, существуют неприхотливые ПК-виды — типичные консерваторы. Противоположную от них ВР-зону в левом

верхнем углу «квадрата», характерную подчас обильными, но непредсказуемо меняющимися ресурсами, занимают типичные радикалы — ВР-виды. В левую нижнюю часть стратегического поля — ПР-зону с бедными и к тому же неустойчивыми ресурсами вытесняются немногие способные здесь выжить аутсайдеры, которым реально угрожает вымирание. Наконец, в самую привилегированную, богатую стабильными ресурсами ВК-зону (правая верхняя часть поля) могут выдвинуться лишь немногие ярко выраженные ВК-виды — удачливые победители, перспективные виоленты, способные контролировать и в какой-то мере трансформировать среду обитания.

Заполнение стратегического поля конкретными видами — дело непростое. Как и в случаях рассмотренных выше «линейных» Р/К-и В/П-концепций, легко отыскиваются немногие крайние варианты, тогда как подавляющее большинство видов располагается в относительно сбалансированных «внутренних» частях стратегического квадрата — в центральной зоне повышенной конкуренции за ресурсы.

Самая пессимальная ПР-зона мало пригодна для полноценной жизнедеятельности, а поэтому и доля ПР-видов (терпеливых аутсайдеров) и их численность априори должны быть низкими. Среди хищных птиц под эту категорию более всего подходит узко специализированный коршун-слизнеед, всецело зависящий от нестабильной популяций яблочных улиток на болотах Флориды. Из отечественных хищников угроза оказаться в этой чрезвычайно опасной зоне реальна, пожалуй, для кречета, если флюктуирующая численность его основной добычи — белой куропатки — будет продолжать снижаться. Из других птиц — кандидатов в категорию уязвимых ПР-видов можно упомянуть фламинго, лимитированных в своем распространении немногими, к тому же время от времени исчезающими гнездопригодными водоемами.

Значительно полнее представлен набор ПК-видов (типичных консерваторов). Из пернатых хищников сюда входят как специализированные виды, охотящиеся на постоянную, но малочисленную или труднодоступную добычу (скопа, змееед), так и полифаги с относительно низким уровнем доступной пищи (орлы, подорлики, орланы, филин и т. п.), ограниченные к тому же постоянным дефицитом гнездопригодных местообитаний. К этой же категории могут быть отнесены крупные журавли, дрофы и многие другие характерные виды-консерваторы.

Зона ВР с неустойчивыми ресурсами доступна лишь птицам с высокой, не каждый год реализуемой плодовитостью, либо способным к предгнездовым внутриареальным перемещениям в поисках мест, богатых ресурсами. Четко выраженные ВР-виды (типичные радикалы) — хищники-миофаги (зимняк, пустельга, многие совы и др.), некоторые насекомоядные (розовый скворец, майны) или зерноядные птицы (клесты, чечетки).

Самая своеобразная на стратегическом поле зона ВК — сфера владычества немногих виолентов, наиболее удачливых победителей за обладание обильными и постоянными ресурсами, выходящих из многовидового, жестко конкурирующего центрального ядра суб-консерваторов и суб-радикалов. Вхождение в эту притягательную зону осуществимо двумя путями. Первый — медленная эволюционная трансформация поведенческих стереотипов, экологии и, вероятно, физиологии, обеспечивающая виду (например, через широкую полифагию и эвритопность) максимально полное освоение наличествующих ресурсов. К этой категории могут быть отнесены немногие природные доминанты наподобие зяблика среди воробьиных или, может быть, канюка среди хищных птиц. Второй путь — быстрое, подчас скачкообразное освоение нового, неожиданно возникающего ресурса (преимущественно антропогенного происхождения), к полноценному овладению которого какие-то виды оказались более готовы, чем большинство других. Почти все сегодняшние виоленты прошли второй путь, используя кормовые ресурсы в агроценозах (грачи, вяхири, горлицы, многие ткачиковые, некоторые попугаи и т. п.), пищевые отходы (серые и домовые вороны, сороки, сизые голуби, некоторые чайки), новые (в т. ч. искусственные) гнездовые местообитания и безопасность от естественных врагов в поселениях человека (воробьи, скворцы и др.).

Прямая связь результативности видовых жизненных стратегий с видоспецифичностью энергетических трат (на размножение, перемещение, кормодобывание) и приобретений обещает перспективный поиск количественных показателей для заполнения стратегического поля конкретными видами. Это, в первую очередь, показатели жизненной энергетики и успешности размножения (из которых самый выразительный, но и самый трудный для выявления — продукция половозрелых потомков в течение жизни), численности и доминирования и т. п.

Пока же, на первоначальном этапе разработки концепции стратегического поля применительно к конкретным таксонам, территориям и иным выборкам, правомочно использовать относительные показатели, например, испытанную временем балльную шкалу. Такой подход с использованием 3-балльной индексации (1,0—0,5—0,1) шкалы радикально-консервативного континуума хищных птиц пойменных комплексов выявил любопытные зависимости жизненных стратегий и характера антропогенной трансформации среды (А. В. Кузнецов, наст. сборник). Оценив по 5-балльной шкале положение 34 гнездящихся видов хищных птиц Европейской части СССР как по радикально-консервативному, так и по пациентно-виолентному континуумам (они же, соответственно, горизонталь и вертикаль стратегического квадрата), получили некое графическое отражение жизненного благополучия группы. За немногими исключениями, большинство видов оказалось в нижней, «угнетенной» трети поля с

угрожающей тенденцией тяготения в самую опасную ее нестабильную часть.

Заполненные таким образом стратегические поля небезинтересны, видимо, и для целей практических, поскольку виды, оказавшиеся в процветающей ВК-зоне, требующие самого бдительного внимания, реальные или потенциальные создатели проблем, в том числе и для человека, тогда как виды, попавшие в «угнетенную» ПР-зону, — первоочередные кандидаты в Красные книги.