

А. Г. Резанов

А. А. Резанов

Сравнительный анализ поведения воробьев (*Passer domesticus*, *P. montanus*) при совместном поиске и добывании пищевых объектов естественного происхождения

В статье представлены новые материалы сравнительного анализа количественных показателей поведения домового *Passer domesticus* и полевого *P. montanus* воробьев при наземном совместном поиске и добывании пищевых объектов. Исследования проведены в парках Москвы, а также в городе Королеве (Московская обл.) в 2006—2007 гг. и в 2017—2019 гг. в условиях, исключающих антропогенную подкормку. Для наблюдений были выбраны только смешанные кормовые скопления, что позволило оценивать и сравнивать показатели поведения птиц в условиях идентичной кормовой ситуации. Объем собранного и проанализированного материала (в 2006—2007 гг. общий хронометраж кормового поведения с использованием диктофона — по 100 минут для каждого вида, в 2017—2019 гг. — 40 минут регистраций поведения при помощи видеосъемки) позволяет сделать предположение, что при совместной кормежке на качественном уровне поведение воробьев сходно. Выявлены различия лишь по количественным показателям, а соответственно и по эффективности использования кормовых ресурсов. Отмеченные расхождения в количественных показателях, зафиксированные в конкретных ситуациях, по-видимому, не могут рассматриваться как реальный механизм экологической сегрегации. Тем не менее успех одного вида означает неуспех другого. Конкуренцией нельзя считать простое использование организмами одного и того же природного ресурса, например пищи. Об отрицательном воздействии может идти речь только в тех случаях, когда этот ресурс находится в дефиците, что неблагоприятно сказывается на взаимодействующих популяциях. В природной среде далеко не всегда имеются условия для «эффекта аквариума», при котором пространственные, пищевые и иные ресурсы строго ограничены, что и приводит к так называемому конкурентному исключению Г. Ф. Гаузе. В наблюдаемых нами ситуациях видимых конкурентных взаимодействий, как межвидовых, так и внутривидовых, не выявлено. Очевидно, что при достаточности пространственного и пищевого ресурсов конкурентные отношения сглаживаются и конфликтных ситуаций не возникает. В то же время, оценивая в сравнительном аспекте разнообразие кормового поведения воробьев в целом, можно прийти к заключению, что у этих видов наблюдается заметное расхождение и дифференциация их пространственных трофических экологических ниш, что в принципе может быть рассмотрено в качестве основного механизма экологической сегрегации.

Ключевые слова: домовый воробей *Passer domesticus*, полевой воробей *P. montanus*, кормовое поведение, сравнительный анализ, экологическая сегрегация.

Введение

Домовый *Passer domesticus* (ДВ) и полевой *P. montanus* (ПВ) воробьи являются одними из самых широко распространенных и многочисленных видов среди современных птиц. Современный ареал ДВ и ПВ, учитывая регионы их интродукции, практически космополитичен [26; 31]. Только в одной Европе численность популяций ДВ и ПВ составляет порядка 50—63 и 13—17 млн. пар соответственно [2]. Совершенно очевидно, что обширные ареалы, охватывающие самые разнообразные континенты, ландшафты и биотопы, а также высокая численность этих видов в значительной мере являются результатом пластичности их гнездовой и трофической экологии и поведения.

Кормовое поведение ДВ и ПВ отличается высоким разнообразием [1; 8; 17; 19; 28—32; 37 и др.], включая так называемые антропогенные модификации, или инновации поведения, отмечаемые у ДВ в урбанизированных экосистемах [16; 21; 22; 25; 36]. Однако полученная информация, как правило, является результатом наблюдений за моновидовыми кормовыми скоплениями воробьев, в то время как с точки зрения выявления ме-

ханизмов экологической и этологической сегрегации близкородственных видов особый интерес представляет собой поведение птиц при совместной кормежке.

Материал и методика

В 2006—2007 гг. сравнительный материал по кормовому поведению ДВ и ПВ (по 100 минут хронометража для каждого из этих видов в смешанных скоплениях с использованием диктофона) собран в Битцевском и Измайловском лесопарках студентом МГПУ А. А. Котягиным. В 2017—2019 гг. материал (40 минут видеосъемки) собран в музее-заповеднике «Коломенское», в парке «Садовники» и других парках Москвы, а также в г. Королеве (Московская обл.) студенткой МГПУ О. И. Бугровой.

Материалом для статьи послужили данные, полученные в основном в гнездовой сезон, когда в составе диеты ДВ и ПВ определенная доля приходится на пищевые объекты животного происхождения (имаго и личинки насекомых, пауки и наземные моллюски), добываемые с поверхности земли или травянистых растений [3; 6; 27; 29; 31]. В то же время в городах ДВ выкармливают своих птенцов семенами злаков [6]. В Рязани и окрестностях весной в диете ПВ насекомые составляют почти 21%, а у ДВ — только 6%, летом доля насекомых в рационе ПВ снижается до 16%, а у ДВ, наоборот, возрастает до 11%. В этот период в диете обоих видов преобладают семена трав (82 и 53% соответственно) [1].

В качестве объектов наблюдений были выбраны смешанные кормовые скопления воробьев, кормящиеся на естественных субстратах. Оптимальными местами кормежки были газоны и лужайки с невысокой и негустой травянистой растительностью высотой до 5—10 см (не затрудняющей передвижение птиц при помощи бипедальных локомоций и с хорошим обзором), а также тропинки с постоянным транзитом мелких насекомых. Ситуации с антропогенной подкормкой птиц были исключены из анализа.

Методика проведения наблюдений и анализа полученного материала рассмотрена в специальных публикациях авторов [14; 15; 24]. Видеоматериал подвергался пошаговому (опция “step”) просмотру на компьютере. Зафиксированные параметры кормового поведения (клевки, прыжковые последовательности, а также ориентационно-оборонительные паузы — сканирующие движения) наносились на «линии хронометража» и анализировались в формате таблиц Excel с использованием статистических функций. В анализе корреляционных связей между отдельными показателями кормового поведения ДВ и ПВ использован в основном полиномиальный тренд, поскольку, в отличие от линейного тренда, который «сглаживает» нюансы и показывает только генеральное направление, полиномиальная зависимость отражает самые незначительные изменения тенденций.

Используемая терминология

Кормовая поведенческая последовательность (КПП) — последовательность действий (локомоций и моторных актов), совершаемых птицей-фуражиром при разыскивании, добывании и манипулировании кормом. Кормовое поведение реализуется в виде конкретного варианта КПП, определяемого совокупностью выборов на уровне того или иного компонента последовательности [7; 8].

Кормовой метод — центральное звено КПП, включающее поведение разыскивания и добывания пищевых объектов, приуроченное к различным средам (субстратам) [7; 8].

Кормовой маневр — совокупность стереотипных локомоций КПП птицы-фуражира, направленных на поиск и добывание пищевых объектов [8; 33; 35].

Антропогенные модификации кормового поведения — кормовые методы, приуроченные к субстратам антропогенного происхождения или связанные с движущимися транспортными средствами, землеобрабатывающей и уборочной техникой [8].

Клевок — действие (моторный акт) птицы-фуражира, направленное на схватывание (добывание) конкретного пищевого объекта.

Прыжок — бипедальная локомоция, приводящая к перемещению тела птицы в пространстве.

Сканирование — осматривание во время ориентационно-оборонительной паузы. Относится к моторным актам.

Локомоторные акты — действия (например, прыжки), приводящие к перемещению тела птицы в пространстве.

Моторные акты — действия птицы-фуражира (клевки, сканирующие движения и пр.), не приводящие к изменению положения тела в пространстве.

Результаты и обсуждение

1. Общая оценка разнообразия кормового поведения воробьев

При оценке и сравнении разнообразия кормового поведения ДВ и ПВ [19] мы использовали метод цифрового кодирования [8], в соответствии с которым кормовое поведение птиц рассматривается как кормовая поведенческая последовательность, в составе которой мы выделяем кормовой метод и кормовой маневр [7]. Итоговое число кормовых методов (видовой набор), используемое ДВ и ПВ на всем пространстве их ареала, составило 50 и 40 соответственно. Видовые наборы кормовых методов слагаются из кормовых репертуаров отдельных особей (популяций) и определяют видоспецифичность кормового поведения в целом [9]. Оценка пространственной привязки кормовых методов проведена с учетом сред (субстратов), в которых осуществляются соответствующие кормовые маневры ДВ и ПВ: 1) среда, в которой фуражир разыскивает корм; 2) среда, в которой фуражир сближается с добычей (среда атаки добычи); 3) среда нахождения фуражира во время взятия пищевого объекта; 4) среда нахождения пищевого объекта при его добывании фуражиром. Этот же порядок соблюден при обозначении буквами групп кормовых методов. Приняты следующие обозначения сред: L — наземная, Н — водная (в данной статье кормовые методы, связанные с водной средой, не рассмотрены), А — воздушная.

Несмотря на совместное обитание воробьев в антропогенном ландшафте, ДВ более тесно связаны с урбанизированными экосистемами, и по этой причине в их кормовом поведении в большей степени проявляются антропогенные модификации, как, например, обследование при поиске насекомых радиаторов автомобилей [18; 31; 36], крыш вагонов электропоездов [16], уличных кондиционеров и камер слежения [22], а также построек (включая стены каменных домов) и сооружений человека [1; 19]. Обследование стен каменных зданий также известно и для ПВ [23].

Некоторое преобладание в кормовом поведении ДВ (9) по сравнению с ПВ (7) древесно-кустарниковых кормовых методов [19], на наш взгляд, объясняется значительно большим объемом информации по поведению ДВ. Видимо, по этой же причине в арсенале ДВ (11 vs. 4) полнее представлены кормовые методы, в которых присутствует «воздушная» стадия поиска корма (AAAA, AAAL, AALL).

При сравнении кормовых методов ДВ и ПВ, особенно их количественных показателей, следует учитывать, что индивидуальные расхождения могут перекрывать видовые. Например, межвидовые различия в интенсивности кормежки по индивидуальному разбросу данного показателя могут достигать от нескольких до 50—60 клевков. Принципиальные различия в поведении — это прежде всего качественные различия, а не количественные характеристики сходного поведения. Важно найти принципиальные различия в поведении птиц при разыскивании и сборе корма в одних и тех же местообитаниях во время совместной кормежки, учитывая при этом крайнюю вариабельность и индивидуальность многих показателей как в пространстве, так и во времени.

«Многосторонность» кормового поведения ДВ и ПВ оценена по функции Шеннона — Уивера в интерпретации Мак Нелли [34]. Функция β_H отражает степень нерав-

номерности распределения (меру неупорядоченности) кормовых методов по пространственным ячейкам. Показатель β_H' у ДВ и ПВ оказался сходным: 0,3645 vs. 0,3249.

2. Сравнительный анализ поведения воробьев при совместном поиске и добычании корма

Сравнительный анализ кормового поведения ДВ и ПВ (табл. 1) показал высокий уровень сходства кормовых маневров, используемых птицами при совместном наземном поиске и добычании пищевых объектов. Различия в показателях кормового поведения ДВ и ПВ носят только количественный характер.

Таблица 1

Сравнительный анализ количественных показателей поведения воробьев *Passer domesticus* и *P. montanus* при наземном поиске и сборе корма

Места и сроки наблюдений	Показатели кормового поведения					
Москва, 2006—2007 гг.	Интенсивность кормежки, клевки/мин					
Pd	\bar{X}	$\pm m$	Lim	SD	P	N, мин
	67,05	6,31	26—114	24,48	0,01	100
Pm	68,69	4,54	42—105	17,61	0,01	100
Оценка различий: $t_d = 0,028$ ($P > 0,05$)						
Pd	Интенсивность передвижения, прыжки/мин					
	32,63	1,54	24—42	5,96	0,01	100
Pm	39,39	2,02	26—52	7,93	0,01	100
Оценка различий: $t_d = 3,47$ ($P < 0,0005$)						
Москва, Королев 2017—2019 гг.	Интенсивность кормежки, клевки/мин					
Pd	33,51	10,44	0*—80	22,56	0,01	31
Pm	33,96	18,04	0*—87	28,87	0,01	17
Оценка различий: $t_d = 0,001$ ($P > 0,05$)						
Pd	Интенсивность передвижения, прыжки/мин					
	13,80	9,03	0**—74	19,52	0,01	31
Pm	30,84	11,52	10—69	18,44	0,01	17
Оценка различий: $t_d = 1,16$ ($P > 0,05$)						
Pd	Промежутки между клевками, с					
	1,33	0,29	0,5—18	2,13	0,01	354
Pm	4,08	1,52	1—38	5,55	0,01	89
Оценка различий: $t_d = 1,77$ ($P < 0,05$)						
Pd	Суммарная продолжительность сканирования, с/мин					
	11,36	5,49	0—54	11,86	0,01	31
Pm	13,07	6,58	1—38	10,53	0,01	17
Оценка различий: $t_d = 0,02$ ($P > 0,05$)						

Условные обозначения: Pd — *Passer domesticus*; Pm — *P. montanus*.

* В ряде случаев воробьи в течение минуты хронометража осуществляли активный поиск пищевых объектов (поиски кормового пятна), тратя все время на сканирование поверхности субстрата, не осуществляя актов клевания; ** или же, найдя кормовое пятно, практически клевали без перерыва.

По материалам 2006—2007 гг. различия в интенсивности кормежки воробьев статистически незначимы (ПВ продемонстрировал несколько большую интенсивность кормежки по сравнению с ДВ): $t_d = 0,028$ ($P > 0,05$), а по интенсивности прыжков отмечен высокий уровень статистической значимости (опять же в пользу ПВ): $t_d = 3,47$ ($P < 0,0005$). Аналогичная тенденция выявлена и в 2017—2019 гг. — сравнение интенсив-

ности прыжков по t-критерию — 1,16 ($P > 0,05$). Полученные различия по интенсивности прыжков статистически незначимы, хотя по среднеарифметической величине ДВ передвигается в поиске корма в 2 раза менее интенсивно по сравнению с ПВ. ПВ значительно легче ДВ (23,4 г vs. 32—33 г) [27], чем, возможно, и обусловлена бóльшая частота его бипедальных локомоций. При этом надо отметить, что внутривидовые и даже индивидуальные показатели нередко варьируют сильнее, чем межвидовые (см. lim показателей в табл. 1). По индивидуальным особенностям кормового поведения известно множество примеров для различных видов птиц [4; 5; 9; 10—13; 20 и др.].

Нами проанализирована и зависимость интенсивности кормежки ДВ и ПВ от других сопряженных показателей кормового поведения. Анализ материала за 2006—2007 гг. не показал четкой связи между интенсивностью кормежки и интенсивностью передвижения птиц-фуражиров (рис. 1, 2).

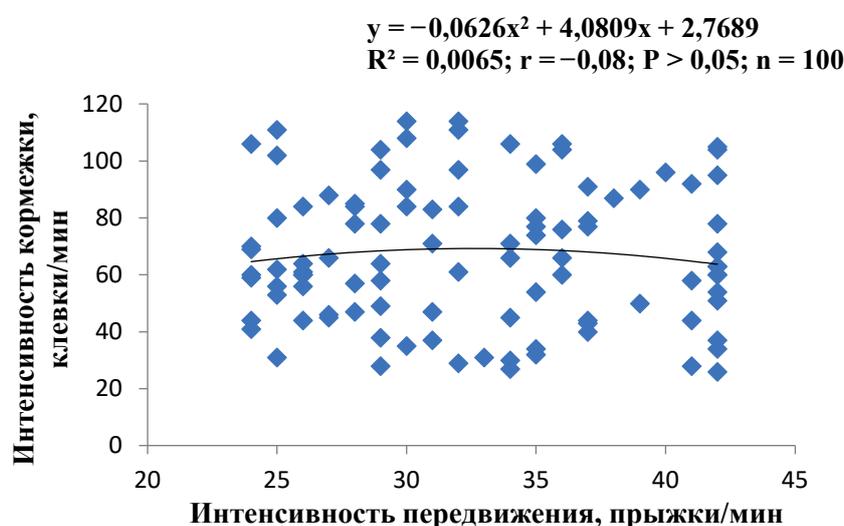


Рис. 1. Зависимость интенсивности кормежки ДВ от интенсивности передвижения (Москва, 2006—2007 гг.)

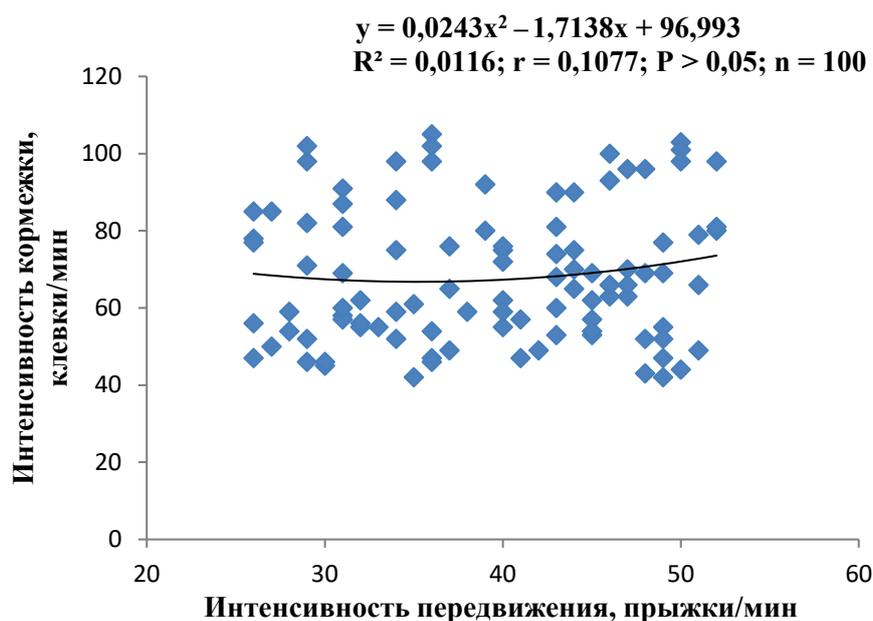


Рис. 2. Зависимость интенсивности кормежки ПВ от интенсивности передвижения (Москва, 2006—2007 гг.)

По данным же за 2017—2019 гг. между этими показателями выявлена четкая зависимость — рост интенсивности передвижения ДВ и ПВ приводил к снижению интенсивности кормежки (рис. 3, 4).

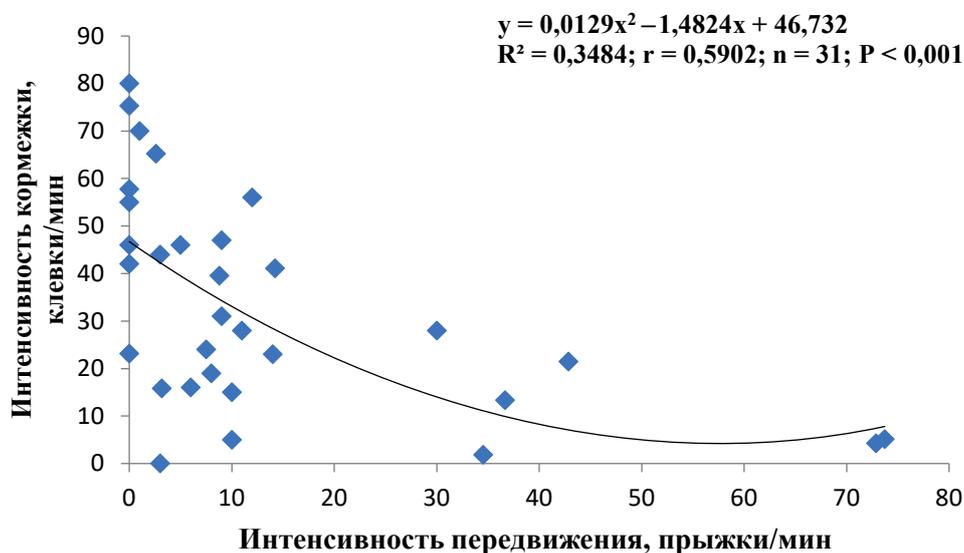


Рис. 3. Зависимость интенсивности кормежки ДВ от интенсивности передвижения (Москва, Королев, 2017—2019 гг.)

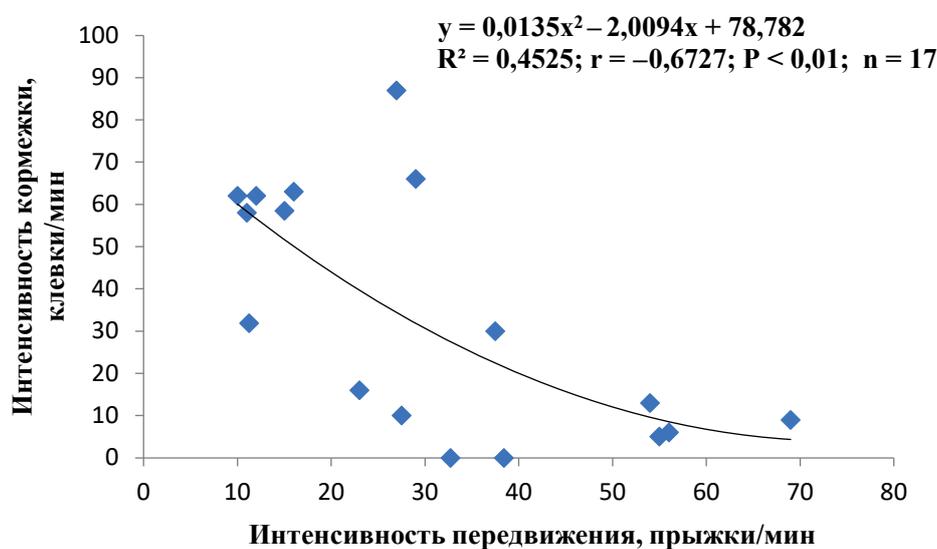


Рис. 4. Зависимость интенсивности кормежки ПВ от интенсивности передвижения (Москва, Королев, 2017—2019 гг.)

По всей вероятности, эти различия вполне объективны и сравнивать их между собой некорректно из-за невозможности для каждого случая оценить сиюминутные кормовые ситуации. Как было показано на примере белой трясогузки *Motacilla alba* [9], интенсивность кормежки (интенсивность клевков и перемещения на кормовой площадке) и разнообразие используемых кормовых методов напрямую определяются конкретным состоянием кормовой базы — сиюминутной кормовой ситуацией (наличие и пространственное распределение доступных пищевых объектов), а также индивидуальными особенностями и состоянием птиц-фуражиров.

Выявлено, что увеличение общей продолжительности пауз отрицательно сказывалось на интенсивности кормежки ДВ и ПВ (рис. 5, 6).

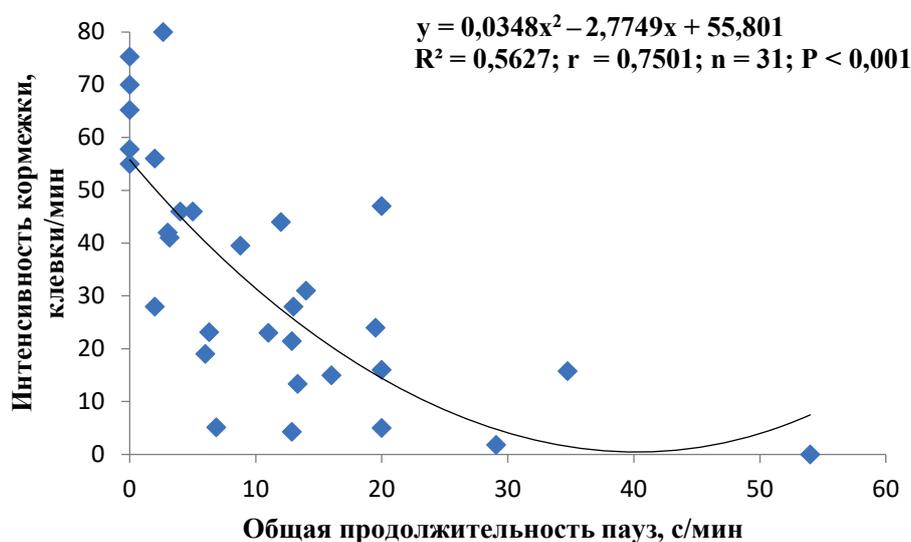


Рис. 5. Зависимость интенсивности кормежки ДВ от продолжительности пауз (Москва, Королев, 2017—2019 гг.)

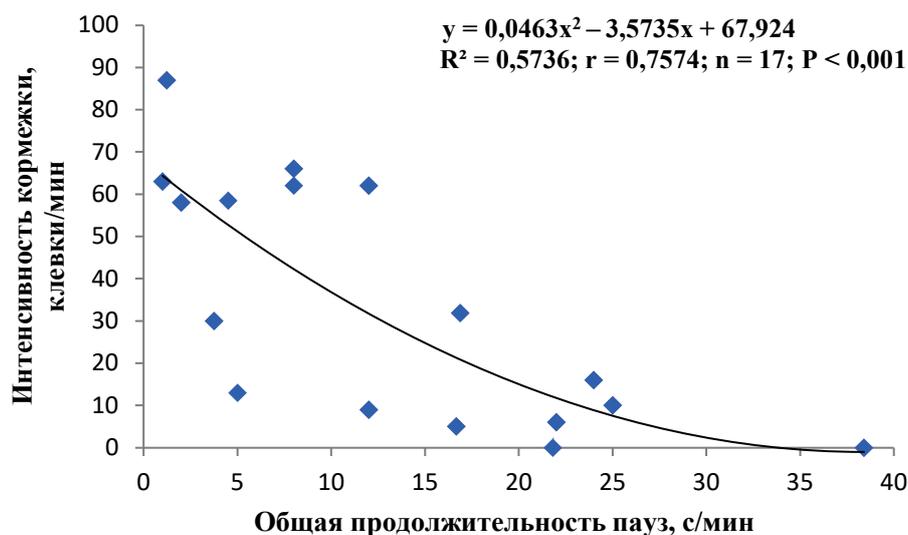


Рис. 6. Зависимость интенсивности кормежки ПВ от продолжительности пауз (Москва, Королев, 2017—2019 гг.)

В целом набор кормовых маневров ДВ и ПВ, используемый при наземной кормежке, довольно однообразен — прыжковые бипедальные локомоции, сканирование и клевки с поверхности субстрата (земля, травянистые растения) [1; 19]. При наземной кормежке в составе смешанных и/или моновидовых скоплений кормовые методы ДВ и ПВ качественно не различаются.

Есть основания полагать, что количественные различия (включая статистически значимые) в показателях кормового поведения ДВ и ПВ не определяют сам механизм сегрегации. При наличии на кормовом участке доступных только мелких пищевых объектов (мелких насекомых, семян злаков) не может идти никакой речи об их избирательности по размерному показателю. Конечно, мы не можем утверждать, что ДВ и ПВ добывали

пищевые объекты сходной величины, но и не можем однозначно принимать во внимание положение [1], согласно которому, ввиду морфологических различий, особенно в строении клюва, эти виды склонны добывать разные размерные категории корма.

Однако выявленные расхождения в темпах кормодобывания (скорость передвижения, интенсивность кормежки) свидетельствуют о том, кто из указанных видов эффективнее осваивает пищевые ресурсы кормовой площадки.

Как отметил А. В. Барановский [1], у двух видов воробьев, нередко применяющих одинаковые кормовые методы, наблюдаются различия в последовательности, соотношении и частоте выполнения кормовых маневров, скорости и направлении движения в кормовом пятне, в дистанции обнаружения пищи (вероятнее всего, автор имел в виду дистанцию атаки замеченного насекомого).

В то же время следует отметить, что подобная изменчивость рисунка поведения имеет место даже в кормовом поведении отдельно взятой особи: разброс указанных показателей может перекрывать межвидовые расхождения и вся картина поведения определяется секундной кормовой ситуацией, а именно пространственно-временным перераспределением доступного корма. Более того, даже при одиночном поиске корма в условиях постоянно изменяющейся кормовой ситуации (например, пространственно-временное перераспределение насекомых, служащих для фуражиров потенциальной добычей) птицы в течение всего одной минуты наблюдений зачастую используют несколько различных кормовых методов [9]. Аналогичная ситуация наблюдается и у воробьев, когда за минуту хронометража отдельные особи успевают применить до 2—3 кормовых методов, включая взлеты и погони за пролетающими насекомыми. По этой причине подобные поведенческие нюансы, по нашему мнению, не могут быть признаны в качестве действенных механизмов экологической сегрегации ДВ и ПВ.

Заключение

Детальные наблюдения за поведением ДВ и ПВ как в смешанных, так и в моновидовых группах показали, что используемые ими кормовые методы при наземной кормежке качественно не различались. Анализ собранного нами материала не позволяет говорить о значимых различиях в кормовом поведении ДВ и ПВ при совместном поиске и добывании корма. Выявленные количественные различия по целому ряду показателей кормового поведения у этих видов статистически незначимы. В то же время среди конспецифических особей различия в деталях их кормового поведения нередко оказываются статистически значимыми, что, вероятно, является результатом особенностей конкретных кормовых ситуаций, в которых они оказываются.

Сами по себе изменения в последовательности исполнения тех или иных поведенческих маневров не могут рассматриваться в качестве надежного механизма, ведущего к расхождению видов по трофическим экологическим нишам. Если птицы разных видов занимаются поиском корма на вполне определенном участке субстрата, то генеральным механизмом экологической сегрегации может быть только: 1) расхождение в преимущественном выборе кормовых микробиотопов (как, например, склевывание с поверхности земли или с травянистой растительности, использование экспонирующих моторных актов, зондирование и пр.); 2) выбор различных пищевых объектов, в том числе и по размерному показателю.

В условиях достаточного пространственного и пищевого ресурса ДВ и ПВ могут определенное время занимать одну и ту же трофическую экологическую нишу, не испытывая взаимного конкурентного пресса.

Благодарности

Авторы приносят искреннюю благодарность студентам МГПУ А. А. Котягину и О. И. Бугровой за помощь в сборе полевого материала.

Список использованной литературы

1. Барановский А. В. Механизмы экологической сегрегации домового и полевого воробьев. Рязань : [Б. и.], 2010. 192 с.
2. Брикетти П. Птицы : [справочник] / пер. с итал. Т. А. Васильевой, Е. В. Шишловой. М. : АСТ : Астрель, 2004. 318 с.
3. Ильенко А. И. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М. : Наука, 1976. 120 с.
4. Марочкина Е. А., Барановский А. В., Ананьева С. И., Чельцов Н. В. Индивидуальные особенности поведения и питания серых мухоловок *Muscicapa striata* // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 296. С. 744—748.
5. Мельников Ю. И. Индивидуальные особенности поведения филина *Bubo bubo* при охоте на зайца-беляка *Lepus timidus* в Верхнем Приангарье // Русский орнитологический журнал. 2001. Т. 10, № 165. С. 951—954.
6. Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М. : Изд-во МГУ, 1968. 461 с.
7. Резанов А. Г. Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // Русский орнитологический журнал. 1996. Т. 5, № 1/2. С. 53—63.
8. Резанов А. Г. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М. : Издат-школа, 2000. 224 с.
9. Резанов А. Г. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 (*Aves, Passeriformes, Motacillidae*): экологический, географический и эволюционный аспекты. М. : Изд-во МГПУ, 2003. 390 с.
10. Резанов А. Г. Оценка качественного разнообразия кормового поведения зяблика *Fringilla coelebs* // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 269. С. 727—748.
11. Резанов А. Г. Серые вороны *Corvus cornix* кормятся плодами рябины, подвешиваясь вниз головой // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15, № 309. С. 130—131.
12. Резанов А. Г. Серые вороны *Corvus cornix* кормятся вишнями, подвесившись вниз головой // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 449. С. 1554—1555.
13. Резанов А. Г. Оценка разнообразия кормового поведения обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) // Вестник Московского городского педагогического университета. Сер. Естественные науки. 2009. № 1 (3). С. 36—42.
14. Резанов А. Г. Методика регистрации и анализа наземной кормежки птиц // Вестник Московского городского педагогического университета. Сер. Естественные науки. 2013. № 2 (12). С. 37—43.
15. Резанов А. Г. Методика анализа видеоматериала по поведению птиц при наземном поиске корма // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26, № 1445. С. 1998—1201.
16. Резанов А. Г. Скворцы *Sturnus vulgaris* и домовые воробьи *Passer domesticus* в поиске насекомых обследуют крыши моторных вагонов электричек // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27, № 1704. С. 5919—5921.
17. Резанов А. Г., Андреев К. И. Некоторые аспекты экологии и поведения полевого воробья при сборе корма // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск, 1984. Ч. 1. С. 142—143.
18. Резанов А. Г., Резанов А. А. Трофические связи птиц с транспортными магистралями и наземным транспортом // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18, № 481. С. 723—742.
19. Резанов А. Г., Резанов А. А. Сравнительная оценка разнообразия кормового поведения воробьев (*Passer domesticus*, *P. montanus*) // Экология, эволюция и систематика животных : материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Рязань, 2009. С. 343—344.
20. Резанов А. Г., Резанов А. А. Оценка разнообразия кормового поведения большого пестрого дятла *Dendrocopos major* // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19, № 570. С. 831—860.
21. Резанов А. Г., Резанов А. А. Домовые воробьи *Passer domesticus* кормятся насекомыми на осветительных приборах // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27, № 1664. С. 4409—4413.
22. Резанов А. Г., Резанов А. А. Домовые воробьи *Passer domesticus*, скворцы *Sturnus vulgaris* и белые трясогузки *Motacilla alba* обследуют уличные кондиционеры и видеокамеры в поиске насекомых // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28, № 1844. С. 5154—5158.
23. Резанов А. Г., Резанов А. А. К экологии и кормовому поведению птиц на побережье Тауйской губы Охотского моря в августе 2010 года: Passeriformes // Вестник Московского городского педагогического университета. Сер. Естественные науки. 2019. Вып. 1 (33). С. 32—46.
24. Резанов А. Г., Резанов А. А., Захарова Н. Ю. Методика и практика проведения орнитологических наблюдений : учеб. пособие. М. : ГАОУ ВО МГПУ, 2016. 191 с.

25. Рыжановский В. Н. Домовый (*Passer domesticus*) и полевой (*Passer montanus*) воробьи (*Passeriformes, Passeridae*) в нижнем Приобье и на полуострове Ямал — особенности освоения севера Западной Сибири // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 10. С. 1218—1224. DOI: 10.7868/S0044513416080110.
26. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Наука, 2003. 807 с.
27. Судиловская А. М. Семейство Ткачиковые // Птицы Советского Союза / ред. Г. П. Дементьев и Н. А. Гладков. М. : Советская наука, 1954. Т. 5. С. 306—374.
28. Фетисов С. А. Поведение. 1. Кормодобывание // Полевой воробей *Passer montanus* L. (Характеристика вида на пространстве ареала). Л. : Изд-во ЛГУ, 1981. С. 115—117.
29. Фетисов С. А. Питание полевого воробья *Passer montanus* в период размножения в Старом Петергофе // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22, № 906. С. 2121—2122.
30. Barnard C. J. *Flock feeding and time budgets in the house sparrow (Passer domesticus L.)* // *Animal Behaviour*. 1980. Vol. 28, N 1. P. 295—309.
31. Cramp S., Perrins C. M., Brooks D. J. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. VIII. Crows to Finches.* Oxford University Press, 1994. 899 p.
32. Dixon J. W. *Novel foraging behavior by the house sparrow, Passer domesticus Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Passeridae)* // *Avian Ecology and Behaviour*. 2010. Vol. 18, N 1. P. 53—55.
33. Fitzpatrick J. W. *Foraging behavior of neotropical Tyrant Flycatchers* // *Condor*. 1980. Vol. 82, N 1. P. 43—57.
34. MacNally R. C. *On characterizing foraging versatility, illustrated by using birds* // *Oikos*. 1994. Vol. 69, N 1. P. 95—106.
35. Remsen J. V. Jr., Robinson S. K. *A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats* // *Studies in Avian Biology*. 1990. Vol. 13. P. 144—160.
36. Shelley N. *Innovative foraging by the House Sparrow Passer domesticus* // *Australian Field Ornithology*. 2005. Vol. 22, N 1. P. 46—47.
37. Sivaraj K., Balasundaram R., Arockianathan S. *House Sparrows Passer domesticus feeding on dressed meat* // *Indian BIRDS*. 2018. Vol. 13, N 2. P. 56.

Поступила в редакцию 29.09.2020

Резанов Александр Геннадиевич, доктор биологических наук, профессор
Московский городской педагогический университет
Российская Федерация, 105568, Москва, ул. Чечулина, 1
E-mail: RezanovAG@mail.ru

Резанов Андрей Александрович, кандидат биологических наук, доцент
Московский городской педагогический университет
Российская Федерация, 105568, Москва, ул. Чечулина, 1
E-mail: andreznv@mail.ru

UDC 59:598.294.2:574.3:57.02

A. G. Rezanov**A. A. Rezanov****Comparative analysis of the behavior of sparrows (*Passer domesticus*, *P. montanus*) in the joint search and getting of food items of natural origin**

The article presents new materials of comparative analysis of quantitative indicators of behavior of House *Passer domesticus* and Tree *P. montanus* sparrow in the terrestrial joint search and getting of food items. The research was carried out in the parks of Moscow, as well as in the city of Korolev (Moscow region) in 2006—2007 and in 2017—2019 in conditions excluding anthropogenic feeding. Only mixed feeding clusters were selected for observation, which allowed assessing and comparing the behavior of birds in conditions of identical forage situation. The amount of collected and analyzed material (in 2006—2007, the total timing of feeding behavior using a voice recorder was 100 minutes for each species, in 2017—2019 — 40 minutes of recorded behavior using video recording) allows to make the assumption that with joint feeding on a qualitative level, the behavior of sparrows is similar. Differences have been identified only in terms of quantitative indicators and, accordingly, in the efficiency of feed sources. The noted discrepancies in quantitative indicators recorded in specific situations, apparently, cannot be considered a real mechanism of ecological segregation. Yet success in one kind means failure in another. Competition cannot be considered a simple use of the same natural resource (food, for example) by organisms. A negative impact can only be discussed in cases when this resource is in short supply, which adversely affects the interacting populations. In the natural environment, the conditions for the “aquarium effect” are not always there. This “effect” means limited spatial, food and other resources, which leads to the so-called competitive exclusion of G. F. Gauze. In the situations we observed, no visible competitive interactions, both interspecific and intraspecific, were revealed. Obviously, with sufficient spatial and food resources, competitive relations are smoothed out and conflict situations do not arise. At the same time, the comparative analysis of the diverse feeding behavior of sparrows in general allows to conclude that in these species there is a noticeable divergence and differentiation of their spatial trophic ecological niches, which, in principle, can be considered as the main mechanism of ecological segregation.

Key words: House sparrow *Passer domesticus*, Tree sparrow *P. montanus*, feeding behaviour, comparative analysis, ecological segregation.

Rezanov Aleksandr Gennadievich, Doctor of Biological Sciences, Professor
Moscow City University
Russian Federation, 105568, Moscow, ul. Chechulina, 1
E-mail: RezanovAG@mail.ru

Rezanov Andrey Aleksandrovich, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor
Moscow City University
Russian Federation, 105568, Moscow, ul. Chechulina, 1
E-mail: andreznv@mail.ru

References

1. Baranovskii A. V. Mekhanizmy ekologicheskoi segregatsii domovogo i polevogo vorob'ev [Mechanisms of ecological segregation of House and Tree sparrows]. Ryazan, 2010. 192 p. (In Russian)
2. Briketti P. *Ptitsy: spravochnik* [Birds. A reference book]. Moscow, AST, Astrel' Publ., 2004. 318 p. (In Russian)
3. Il'enko A. I. *Ekologiya domovykh vorob'ev i ikh ektoparazitov* [Ecology of house sparrows (*Passer domesticus*) and their ectoparasites]. Moscow, Nauka Publ., 1976. 120 p. (In Russian)
4. Marochkina E. A., Baranovskii A. V., Anan'eva S. I., Chel'tsov N. V. Individual'nye osobennosti povedeniya i pitaniya serykh mukholovok *Muscicapa striata* [Individual peculiarities of behaviour and food in the spotted flycatcher *Muscicapa striata*]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2005, vol. 14, no. 296, pp. 744—748. (In Russian)
5. Mel'nikov Yu. I. Individual'nye osobennosti povedeniya filina *Bubo bubo* pri okhote na zaitsa-belyaka *Lepus timidus* v Verkhnem Priangar'e [Individual hunting methods of the eagle owls *Bubo bubo* when feeding

on hares *Lepus timidus*]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2001, vol. 10, no. 165, pp. 951—954. (In Russian)

6. Ptushenko E. S., Inozemtsev A. A. *Biologiya i khozyaistvennoe znachenie ptits Moskovskoi oblasti i sopredel'nykh territorii* [Biology and economic importance of birds of the Moscow region and adjacent territories]. Moscow, MGU Publ., 1968. 461 p. (In Russian)

7. Rezanov A. G. Kormovoe povedenie ptits kak mnogovariantnaya povedencheskaya posledovatel'nost': izmenchivost' i stereotipnost' [Feeding behavior of birds as a multivariate behavioral sequence: variability and stereotype]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 1996, vol. 5, no. 1/2, pp. 53—63. (In Russian)

8. Rezanov A. G. *Kormovoe povedenie ptits: metod tsifrovogo kodirovaniya i analiz bazy dannykh* [Feeding behavior of birds: digital coding method and database analysis]. Moscow, Izdat-shkola Publ., 2000. 224 p. (In Russian)

9. Rezanov A. G. *Kormovoe povedenie Motacilla alba L. 1758 (Aves, Passeriformes, Motacillidae): ekologicheskii, geograficheskii i evolyutsionnyi aspekty* [Feeding behavior of *Motacilla alba L. 1758 (Aves, Passeriformes, Motacillidae)*: ecological, geographical and evolutionary aspects]. Moscow, MGPU Publ., 2003. 390 p. (In Russian)

10. Rezanov A. G. Otsenka kachestvennogo raznoobraziya kormovogo povedeniya zyblika *Fringilla coelebs* [Evaluation of feeding behaviour diversity in the chaffinch *Fringilla coelebs*]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2004, vol. 13, no. 269, pp. 727—748. (In Russian)

11. Rezanov A. G. Serye vorony *Corvus cornix* kormyatsya plodami ryabiny, podveshivayas' vniz golovoi [Hooded crows *Corvus cornix* feed on rowanberries while hanging upside down]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2006, vol. 15, no. 309, pp. 130—131. (In Russian)

12. Rezanov A. G. Serye vorony *Corvus cornix* kormyatsya vishnyami, podvesivshis' vniz golovoi [Hooded crows *Corvus cornix* feed on cherries while hanging upside down]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2008, vol. 17, no. 449, pp. 1554—1555. (In Russian)

13. Rezanov A. G. Otsenka raznoobraziya kormovogo povedeniya obyknovennogo skvortsya (*Sturnus vulgaris*) [Assessment of the diversity of feeding behavior of the common starling (*Sturnus vulgaris*)]. *Vestnik Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*, 2009, no. 1 (3), pp. 36—42. (In Russian)

14. Rezanov A. G. Metodika registratsii i analiza nazemnoi kormezhki ptits [Methods for registration and analysis of ground feeding of birds]. *Vestnik Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*, 2013, no. 2 (12), pp. 37—43. (In Russian)

15. Rezanov A. G. Metodika analiza videomateriala po povedeniyu ptits pri nazemnom poiske korma [Methodology for analyzing video material on the behavior of birds during ground search for food]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2017, vol. 26, no. 1445, pp. 1998—2001. (In Russian)

16. Rezanov A. G. Skvortsy *Sturnus vulgaris* i domovye vorob'i *Passer domesticus* v poiske nasekomykh obsleduyut kryshi motornykh vagonov elektrichek [Starlings *Sturnus vulgaris* and house sparrows *Passer domesticus* examine the roofs of electric train cars in search of insects]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2018, vol. 27, no. 1704, pp. 5919—5921. (In Russian)

17. Rezanov A. G., Andreev K. I. Nekotorye aspekty ekologii i povedeniya polevogo vorob'ya pri sbore korma [Some aspects of the ecology and behavior of the Tree sparrow (*Passer montanus*) when collecting food]. *Problemy regional'noi ekologii zhivotnykh v tsikle zoologicheskikh distsiplin pedvuzy* [Problems of regional ecology of animals in the cycle of zoological disciplines of the pedagogical university]. Vitebsk, 1984, part 1, pp. 142—143. (In Russian)

18. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Troficheskie svyazi ptits s transportnymi magistralyami i nazemnym transportom [Trophic relations of birds with transport routes and land transport]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2009, vol. 18, no. 481, pp. 723—742. (In Russian)

19. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Sravnitel'naya otsenka raznoobraziya kormovogo povedeniya vorob'ev (*Passer domesticus*, *P. montanus*) [Comparative assessment of the diversity of feeding behavior of sparrows (*Passer domesticus*, *P. montanus*)]. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem* [Ecology, evolution and systematics of animals. Proceed. of All-Russia sci.-pract. conf. with international participation]. Ryazan, 2009, pp. 343—344. (In Russian)

20. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Otsenka raznoobraziya kormovogo povedeniya bol'shogo pestrogo dyatla *Dendrocopos major* [Evaluation of the diversity of feeding behavior of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2010, vol. 19, no. 570, pp. 831—860. (In Russian)

21. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Domovye vorob'i *Passer domesticus* kormyatsya nasekomymi na osvetitel'nykh priborakh [House sparrows *Passer domesticus* feed on insects on lighting fixtures]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2018, vol. 27, no. 1664, pp. 4409—4413. (In Russian)
22. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Domovye vorob'i *Passer domesticus*, skvortsy *Sturnus vulgaris* i belye tryasoguzki *Motacilla alba* obsleduyut ulichnye konditsionery i videokamery v poiske nasekomykh [House Sparrows *Passer domesticus*, Starlings *Sturnus vulgaris* and White Wagtails *Motacilla alba* examine outdoor air conditioners and video cameras for insects]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2019, vol. 28, no. 1844, pp. 5154—5158. (In Russian)
23. Rezanov A. G., Rezanov A. A. K ekologii i kormovomu povedeniyu ptits na poberezh'e Tauiskoi guby Okhotskogo morya v avguste 2010 goda: Passeriformes [On the ecology and feeding behavior of birds on the coast of the Tauiskaya Bay of the Okhotsk Sea in August 2010: Passeriformes]. *Vestnik Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo universiteta. Ser. Estestvennyye nauki*, 2019, is. 1 (33), pp. 32—46. (In Russian)
24. Rezanov A. G., Rezanov A. A., Zakharova N. Yu. *Metodika i praktika provedeniya ornitologicheskikh nablyudenii* [Ornithological observation methodology and practice]. Moscow, GAOU VO MGPU Publ., 2016. 191 p. (In Russian)
25. Ryzhanovskii V. N. Domovyi (*Passer domesticus*) i polevoi (*Passer montanus*) vorob'i (Passeriformes, Passeridae) v nizhnem Priob'e i na poluostrrove Yamal — osobennosti osvoeniya severa Zapadnoi Sibiri [House sparrow (*Passer domesticus*) and Tree sparrow (*Passer montanus*) (Passeriformes, Passeridae) in the lower Ob' river basin and Yamal peninsula: specific features of distribution of the sparrows in the North of Western Siberia]. *Zoologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 95, no. 10, pp. 1218—1224. DOI: 10.7868/S0044513416080110. (In Russian)
26. Stepanyan L. S. *Konspekt ornitologicheskoi fauny Rossii i sopredel'nykh territorii (v granitsakh SSSR kak istoricheskoi oblasti)* [Abstract of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historical region)]. Moscow, Nauka Publ., 2003. 807 p. (In Russian)
27. Sudilovskaya A. M. Semeistvo Tkachikovye [Family Ploceidae]. *Ptitsy Sovetskogo Soyuza* [Birds of the Soviet Union]. Moscow, Sovetskaya nauka Publ., 1954, vol. 5, pp. 306—374. (In Russian)
28. Fetisov S. A. Povedenie. 1. Kormodobyvanie [Behavior. 1. Foraging]. *Polevoi vorobei Passer montanus L. (Kharakteristika vida na prostranstve areala)* [Tree sparrow *Passer montanus* L. (Characteristics of the species in the area of the range)]. Leningrad, LGU Publ., 1981, pp. 115—117. (In Russian)
29. Fetisov S. A. Pitanie polevogo vorob'ya *Passer montanus* v period razmnozheniya v Starom Petergofe [Feeding of the Tree sparrow *Passer montanus* during the breeding season in Stary Petergof]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal — The Russian Journal of Ornithology*, 2013, vol. 22, no. 906, pp. 2121—2122. (In Russian)
30. Barnard C. J. Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour*, 1980, vol. 28, no. 1, pp. 295—309.
31. Cramp S., Perrins C. M., Brooks D. J. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VIII. Crows to Finches. Oxford University Press, 1994. 899 p.
32. Dixon J. W. Novel foraging behavior by the house sparrow, *Passer domesticus* Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Passeridae). *Avian Ecology and Behaviour*, 2010, vol. 18, no. 1, pp. 53—55.
33. Fitzpatrick J. W. Foraging behavior of neotropical Tyrant Flycatchers. *Condor*, 1980, vol. 82, no. 1, pp. 43—57.
34. MacNally R. C. On characterizing foraging versatility, illustrated by using birds. *Oikos*, 1994, vol. 69, no. 1, pp. 95—106.
35. Remsen J. V. Jr., Robinson S. K. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology*, 1990, vol. 13, pp. 144—160.
36. Shelley N. Innovative foraging by the House Sparrow *Passer domesticus*. *Australian Field Ornithology*, 2005, vol. 22, no. 1, pp. 46—47.
37. Sivaraj K., Balasundaram R., Arockianathan S. House Sparrows *Passer domesticus* feeding on dressed meat. *Indian BIRDS*, 2018, vol. 13, no. 2, p. 56.