

УДК 159.929+591.53+598.3.311.3+591.9(4013)

**ОЦЕНКА КАЧЕСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ КОРМОВОГО
ПОВЕДЕНИЯ ЛЫСУХИ (*FULICA ATRA*) В ПРЕДЕЛАХ
ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА****Резанов А.Г.***Московский государственный педагогический университет, кафедра биологии*

Estimation of qualitative diversity of the Coot feeding (*Fulica atra*) behaviour within Palearctic area of its range. Rezanov A.G. - Moscow State Pedagogical University, Department of Biology.

*Survey of the feeding behaviour of this species with wide geographic distribution allows gathering important data that is necessary to estimate both the species behavior in general and its ecological-geographic aspects together with microevolutionary ones (Rezanov, 2001, 2003). To do this study the Coot (*Fulica atra*) was chosen to be a model species, because it is observed within a wide geographical territory of Palearctic (Stepanyan, 2003) and demonstrates a high diversity of the feeding methods (Koshelev, 1984; Kurochkin, Koshelev, 1987; Rezanov, 2000, 2001; Cramp, Simmons, 1982).*

Исследование кормового поведения вида, имеющего широкое географическое распространение, позволяет получить информацию, важную для оценки видового поведенческого стереотипа в целом, а также эколого-географических и микроэволюционных аспектов поведения (Резанов, 2001, 2003). Применение метода цифрового кодирования кормового поведения птиц (Резанов, 2000) дает возможность унифицировать имеющуюся в литературе информацию описательного характера, а также сравнивать кормовое поведение вида (популяции) в различных географических регионах.

В качестве модельного вида для данного исследования выбрана лысуха (*Fulica atra*), поскольку она встречается на обширном географическом пространстве Палеарктики (Степанян, 2003) и в пределах своего ареала демонстрирует высокое разнообразие кормовых методов (Кошелев, 1984; Курочкин, Кошелев, 1987; Резанов, 2000, 2001; Cramp, Simmons, 1982).



Материал и методика Materials and Methods

*Materials on the Coot (*Fulica atra*) feeding behaviour were collected during May-June 1983 and 1987 in Moscow region (Russia); in June 1989 in Zaporizhzhya region (Ukraine); in February 1995 and January 1996 in Krasnodar region (Russia). Estimation of the Coot feeding behaviour was taken according to the scheme of classifiers proposed by the author (Rezanov, 2000), which allows accessing the feeding method as many-parameter phenomenon.*

The following classifiers have been selected: 1) surroundings of the forager, while searching the food; 2) a) locomotion which helps the bird to move into space, while searching the food; b) specialized locomotion and motor acts with a beak and legs to assist discovering the food; 3) locomotion of approaching the bird to its forage; 4) surroundings of approaching the bird to its discovered forage; 5) type of the contact with the foraging item when taking it; 6) surroundings of the foraging item location while it is being taken by the bird; 7) type of the foraging item (fixed or loose).

As a result of such a coding the feeding method is presented as a "chain" of figures, where each of the components can be compared with analogical components of other "chains".

Материал по кормовому поведению лысухи собран автором в Московской области (Теряевские пруды, май-июнь 1983 и 1987 гг.) (Резанов, 1988), в Украине (Запорожская область, Мелитопольский р-н, р. Курошаны, с. Каменское, июнь 1989 г.) и на побережье Черного моря (Краснодарский край, Анапа, февраль 1995 г.; частично использованы материалы наблюдений за январь 1996 г.). На Теряевских прудах под наблюдением в общей сложности было до 20-30 взрослых птиц, на р. Курошаны - 3 выводка (6 взрослых и 12-15 молодых в возрасте 4,5-5 недель; оценка возраста молодых лысух сделана А.И.Кочелевым), на черноморском побережье Анапы - скопления до 40-80 птиц.

Качественные различия между отдельными кормовыми методами выявлены по предложенной автором системе классификаторов (Резанов, 2000), позволяющей оценивать кормовой метод как многопараметровое явление. Выделены следующие классификаторы: 1 - среда нахождения фуражира при разыскивании корма; 2 - а) локомоция, при помощи которой птица перемещается в пространстве при разыскивании корма; б) специализированные локомоции и моторные акты клювом, лапами и др. частями тела или всем телом с целью блегчения обнаружения корма; 3 - локомоция сближения фуражира с добычей (кормом); 4 - среда сближения птицы с обнаруженной добычей; 5 - характер контакта с кормовым объектом при его взятии; 6 - среда нахождения кормового объекта при его взятии фуражиром; 7 - тип кормового объекта (например, закрепленный или незакрепленный).

В результате проведенного кодирования кормовой метод представляет собой "цепочку" цифр, каждый из компонентов которой можно сравнить с аналогичными компонентами других "цепочек". В этом заключается большое преимущество метода, когда различные явления не просто оцениваются как разные или сходные, но оцениваются, дифференцировано по их отдельным параметрам.

* **Примечание редакции:** здесь и далее специальная терминология используется в авторской редакции



Оценка качественного разнообразия кормовых методов лысухи проведена на основе известных литературных данных, характеризующих кормовое поведение вида в различных регионах на пространстве ареала (Кошелев, 1984; Курочкин, Кошелев, 1987; Anderson, 1974; Beven, 1980; Cramp, Simmons, 1982; Glutz von Blotzheim et al. 1973; Yosef, 2000 и др.) и опубликованных наблюдений автора (Резанов, 1988, 2000, 2001).

Результаты и обсуждение

Results and Discussion

Basing on the space location of both feeding bird and its potential prey for different feeding phases (searching and obtaining), the feeding methods are divided into several groups:

- I. Group of land feeding methods (n=8). The bird searches and as usual obtains the forage on the land substrate. It is so called "foot hunting". The coding of the feeding methods parameters is done using the system of classifiers (Rezanov, 2000).*
- II. Feeding methods, using in the shallow water (n=7). The bird searches and obtains the forage at the shoals, using the land type of locomotion - "foot hunting" at the shallow.*
- III. Searching and obtaining the forage while swimming (n=19). To obtain the forage while swimming the bird moves remaining above the water.*
- IV. Underwater searching and obtaining the forage (n=3). The bird dives when swimming and further searching is taken beneath the water surface.*

Оценка качественного разнообразия кормового поведения лысухи. Исходя из пространственного положения птицы-фуражира и потенциальной добычи на различных этапах кормовой последовательности (разыскивание и добывание), мною выделено несколько групп кормовых методов.

I. Группа наземных кормовых методов

Птица разыскивает и, как правило, добывает корм на наземном субстрате - различные варианты т.п. наземной "пешей охоты". Описанный ниже метод 1.5, корректнее оценить как наземно-воздушный, так как в его основе лежит наземное разыскивание корма, но добывается пищевой объект в воздушной среде, во время подпрыгивания.

Метод 1. Подбирание семян (и других неподвижных пищевых объектов) с грунта - код: 1.0:2.1:2.1:1.0:1.1:1.0(2):1.1

Здесь и далее кодирование каждого из параметров, описывающего кормовой метод, осуществлено по системе классификаторов (Резанов, 2000).

Пример цифрового кодирования словесного описания кормового метода: птица разыскивает корм на основном горизонтальном субстрате "земле" (1=1.0) во время ходьбы (2=2.1). Обнаружив неподвижный пищевой объект, птица, продолжая наземное движение в нефорсированном режиме (3=2.1), сближается с ним, находясь на том же основном субстрате (4=1.0). Неподвижный объект (в основном, семена растений) птица "подбирает" при помощи клюва (5=1.1) с поверхности основного субстрата (6=1.0(2)). Объект незакрепленный и достаточно мелкий, чтобы птица могла манипулировать им в клюве (7=1.1).



Первые цифры в скобках указывают номер классификатора, а цифры данные жирным курсивом - соответствующий условный код (не имеющий числового значения) по классификатору. Аналогичным способом описывается и кодируется любая кормовая метод, любого вида птиц (Резанов, 2000).

Комментарий: Во время штормовой погоды, стаи лысух кормились на берегу, используя метод наземного собирания ("pecking-up from ground") (Cramp, Simmons, 1982). В феврале 1995 г. (Черное море, г. Анапа) при сильных ветрах и большом накате, скопления из 40-80 лысух собирало корм исключительно на морском пляже; от ветра птицы прятались за грудками выброшенных на берег водорослей. По утрам лысухи кормились более интенсивно (52.0 ± 3.13 клева в минуту; $n=12$, $SD=3.30$, $P=0.001$, lim 48-59 и 57.44 ± 2.72 ; $n=16$, $SD=3.71$, $P=0.001$, lim 51-62), чем вечером (13.25 ± 7.56 ; $n=8$, $SD=6.50$, $P=0.001$, lim 4-22) (Резанов, 2001).

Метод 2. Схватывание беспозвоночных с травянистых околоводных растений - код: 1.0:2.1:2.1:1.0:1.2:3.0(2):1.1

Метод 3. Срывание семян с травянистых околоводных растений - код: 1.0:2.1:2.1:1.0:4.1:3.4(0):2.1

Метод 4. Сщинывание листьев травянистых околоводных растений - код: 1.0:2.1:2.1:1.0:4.2:3.2(0):2.1

Метод 5. Подпрыгивание и схватывание в воздухе насекомых - код: 1.0:2.1:5.10:13.1:3.1:13.1:1.1

Комментарий: кормовой метод, как редкий, встречается в теплое время года (Курочкин, Кошелев, 1987).

Метод 6. Сщинывание (в прыжке) листьев с травянистых околоводных растений - код: 1.0:2.1:5.10:13.1:4.2:3.2(0):2.1

Метод 7. Расклеивание трупов погибших животных - код: 1.0:2.1:2.1:1.0:4.4:9.4(0):2.3

Комментарий: по свидетельству Р. Йозефа (Yosef, 2000) на зимовке лысухи иногда расклеивают трупы погибших птиц. На черноморской зимовке, несмотря на довольно частую встречаемость, как трупов, так и ослабленных птиц, я не наблюдал подобного поведения лысухи (Резанов, 2001).

Метод 8. Добывание ослабленных птиц - код: 1.0:2.1:2.4:1.0:1.2:1.0(2):1.2

Комментарий: по свидетельству Р. Йозефа (2000) на зимовке лысухи в исключительных случаях падают на ослабленных птиц.

II. Кормовые методы, используемые на мелководье

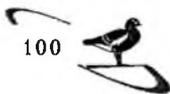
Птица разыскивает и добывает корм на мелководье, используя для передвижения наземный тип локомоций - различные варианты "пешей охоты" на мелководье.

Метод 9. Схватывание пищевых объектов с водной поверхности мелководья - код: 2.0:2.1:2.1:2.0:1.2:2.0(2):1.1

Метод 10. Фильтрование ("щелокчение" с вариантами "кошения") планктонных организмов с водной поверхности и из толщи воды - код: 2.0:2.1(2.17-2.18,22):2.1:2.0:2.2:2.0(2):1.1

Метод 11. Срывание надводных частей травянистых растений - код: 2.0:2.1:2.1:2.0:4.1:2.5(0):2.1

Метод 12. Срывание (с погружением клюва) подводных частей травянистых растений - код: 2.0:2.1:2.1:2.0:4.1(2.1):2.4(0):2.1



Метод 13. Срывание (с погружением головы и шеи) подводных частей травянистых растений - код: 2.0:2.1:2.1:2.0:4.1(2.2):2.4(0):2.1

Метод 14. Пригибание надводной части травянистого растения и срывание семян - код: 2.0:2.1(2.15):2.1:2.0:4.1:3.4(0):2.1

Метод 15. Пригибание надводной части травянистого растения и сщипывание листьев - код: 2.0:2.1(2.15):2.1:2.0:4.2:3.2(0):2.1

III. Разыскивание и добывание корма из положения "на плаву"

При добывании корма из положения "на плаву", птица передвигается вплавь, находясь при этом в надводном положении. Для лысухи характерна невысокая скорость плавания во время кормежки, что обусловлено сбором растительного материала или малоподвижных объектов животного происхождения (Кошелев, 1984; Stamp, Simmons, 1982). Интенсивность водной кормежки лысух, по наблюдениям на р. Курошаны (Запорожская обл., Украина), в зависимости от времени суток варьировала незначительно - выявленные различия статистически недостоверны (табл. 1 (Резанов, 2001)). Также незначительно варьировало разнообразие используемых в течение минуты кормовых методов (табл. 2 (Резанов, 2001)).

Метод 16. Склевывание пищевых объектов с водной поверхности - код: 12.1:4.1:4.1:12.1:1.2:12.0(2):1.1

Комментарий: Клевки с поверхности воды из положения "на плаву" наиболее обычны (Спангенберг, 1951). В гнездовой период на долю склевывания с поверхности, по свидетельству Е.Н. Курочкина и А.И. Кошелева (1987), приходится до 80-90% от общего числа клевков, сделанных птицами.

Метод 17. Комменсальные кормовые ассоциации с водоплавающими птицами: добывание всплывших пищевых объектов с поверхности воды - код: 12.1:4.1(4.12):4.1:12.1:1.2:12.0(2):1.1

Комментарий: известно, что *F.atra* и *F.americana* вступают в кормовые ассоциации с водоплавающими птицами, с целью облегчения разыскивания и добывания корма (Anderson, 1974; Beven, 1980).

Метод 18. Комменсальные кормовые ассоциации в агрегации с водоплавающими птицами: добывание всплывающих пищевых объектов из толщи воды с погружением клюва - код: 12.1:4.1(4.12):4.1: 12.1:3.1(3.1):12.0(3):1.1

Метод 19. Комменсальные кормовые ассоциации с водоплавающими птицами: добывание всплывающих пищевых объектов из толщи воды с погружением головы и шеи - код: 12.1:4.1(4.12):4.1:12.1:3.1(3.2):12.0(3):1.1

Метод 20. Клеттопаразитическое сопровождение кормящихся водных птиц - код: 12.1:4.1(4.12):4.3(4.5):12.1:1.2:12.0(2):1.1(1.3)

Метод 21. Фильтрование ("щелокчение") планктонных организмов с водной поверхности и из толщи воды - код: 12.1:4.2(2.18,22): 4.1:12.1:2.4:12.0(2):1.1

Метод 22. Схватывание (с погружением головы и шеи) пищевых объектов в толще воды - код: 12.1:4.1:4.1:12.1:3.1(3.2):12.0(3):1.1

Метод 23. Плавание с погруженной в воду головой и срывание (с погружением головы и шеи) погруженной травянистой растительности - код: 12.1:4.2(2.23):4.1:12.1:4.1(2.2):12.5(0):2.1



Таблица 1. Интенсивность "водной" кормёжки лысух на р.Куршаны (Украина, 1989).

Table 1. Intensity of "water" feeding of Coots at the river Kuroshany (Ukraine, 1989).

Возраст лысух Age of Coots	Период суток Diurnal period	Минут наблюдений Minutes of observation	Интенсивность кормёжки, клевки/мин Feeding intensity, pecks/min			
			X ± S.E	S.D	P	Lim
Ad	Утро/morning	37	16.38 ± 4.47	5.84	0.001	8-32
	Вечер/evening	11	16.00 ± 6.49	6.54	0.001	8-30
Juv	Утро/morning	17	20.24 ± 9.35	11.71	0.001	6-43
	Вечер/evening	10	14.60 ± 6.59	5.66	0.001	9-29

Таблица 2. Разнообразие кормовых методов, использованных лысухами в течение минуты "водной" кормёжки на р. Куршаны (Украина, 1989).

Table 2. Diversity of feeding methods used by Coots during one minute of "water" feeding at the river Kuroshany (Ukraine, 1989).

Возраст лысух Age of Coots	Период суток Diurnal period	Минут наблюдений Minutes of observation	Разнообразие кормовых методов, п/мин Diversity of feeding methods, n/min			
			X ± S.E	S.D	P	Lim
Ad	Утро/Morning	37	2.77 ± 0.67	0.88	0.001	1-5
	Вечер/Evening	11	2.64 ± 0.52	0.50	0.001	2-3
Juv	Утро/Morning	17	2.59 ± 0.69	0.87	0.001	1-4
	Вечер/Evening	10	2.30 ± 0.85	0.82	0.001	1-4

Метод 24. Склевание беспозвоночных с надводной растительности - код: 12.1:4.1:4.1:12.1:1.2:12.4(2):1.1

Метод 25. Срывание частей надводных растений - код: 12.1:4.2:4.1:12.1:4.1:12.4(0):2.1

Метод 26. Погружение клюва и срывание частей погруженных растений - код: 12.1:4.2:4.1:12.1:4.1(2.1):12.5(0):2.1

Метод 27. Погружение головы и шеи и срывание частей погруженных растений - код: 12.1:4.2:4.1:12.1:4.1(2.2):12.5(0):2.1

Метод 28. "Перевертывание" и срывание частей погруженных растений - код: 12.1:4.2:4.1:12.1:4.1(2.3):12.5(0):2.1

Метод 29. "Перевертывание" и подборание семян с поверхности дна - код: 12.1:4.1:4.1:12.1:1.1(2.3):12.3(2):1.1

Метод 30. "Перевертывание" и "соскребание" обрастаний с подводного грунта - код: 12.1:4.2:4.1:12.1:4.5(2.3):12.3(2):2.1

Метод 31. "Перевертывание" и "соскребание" с погруженной растительности - код: 12.1:4.2:4.1:12.1:4.5(2.3):12.5(2):2.1

Комментарий (к №№ 28-31): "Перевертывание" ("up-ending") обычно длилось 3 с.

Метод 32. Подпрыгивание из воды и срывание надводных частей растений - код: 12.1:4.2:5.10:13.3:4.1:12.4(0):2.1

Метод 33. Подпрыгивание из воды и схватывание беспозвоночных с надводных частей растений - код: 12.1:4.1:5.10:13.3:1.2:12.4(2):1.1

Метод 34. Схватывание насекомых, пролетающих низко над водой - код: 12.1:4.1:4.3:12.1:3.1:12.0(1)=13.3:1.1

IV. Подводное разыскивание и добывание корма

Перед нырянием лысуха немного подпрыгивает вверх из надводного положения. Под водой лысухи, по данным Е.Н.Курочкина и В.Г.Васильева (1966) гребут лапами попеременно, широко разводя их в стороны.

Добытый под водой корм они выносят на поверхность (Кочелев, 1984; Курочкин, Кочелев, 1987; Stamp, Simmons, 1982). По наблюдениям, сделанным на р.Курочаны, на заглатывание извлеченных вегетативных частей растений птицы затрачивают, как правило, более 5 с. Во время ныряния лысуха способна активно преследовать рыбу (Glutz von Blotzheim et al. 1973). Ныряльщики-сборщики, в отличие от "инерционных" ныряльщиков, таких как крачки (*Sterna spp.*) и др., во время поискового подводного плавания, как правило, стараются проплыть как можно большее расстояние и дольше находиться под водой.

На Теряевских прудах Московской области продолжительность ныряния лысух составила 3-14 с. Судя по соотношению между количеством выныриваний с кормом и без него, эффективность кормежки лысух составила 41.8%. Удачные ныряния более продолжительны по времени (различия статистически недостоверны). Продолжительность ныряний лысух на мелководьях Черного моря (февраль 1995 г.) составила 6.64 ± 1.25 с (S.D.=1.77; lim 4-11; n=44; P=0.001). 28 января 1996 г. в 10 м от берега отмечено запыривание лысухи на 12 с. Максимально известное пребывание лысухи под водой составило 20 с. (Ingram, Salmon, 1935 по Stamp, Simmons, 1982).

Метод 35. Подводное патрулирование в режиме "пастьбы" и срывание частей погруженных растений - код: 12.2:4.5:4.4:12.2:4.1:12.5(0):2.1

Метод 36. Ныряние, срывание и вынос растений на поверхность - код: 12.2:4.5(2.29):1.0:12.2-12.1:4.1:12.5(0):2.1

Метод 37. Подводное патрулирование, активное преследование и схватывание добычи в толще воды - код: 12.2:4.5:4.6:12.2:3.1:12.0(3):1.1

Оценка степени различий и сходства кормовых методов лысухи

Estimation of both differences and similarity in the feeding methods of the Coot

Both differences and similarity level in feeding methods of the Coot was estimated using the cluster analysis by the single linkage method and Ward's method. (Fig.1-2). Aggregation of the feeding methods into clusters has been done basing on matching or non-matching of the figure codes for all seven parameters used to estimate the feeding methods.

Степень сходства и различия между кормовыми методами лысухи оценена при помощи кластерного анализа (Statistica for Windows 5.5), с использованием различных методов присоединения: метода одиночных связей (Single Linkage) и метода Уорда (Ward's method) (рис. 1-2)

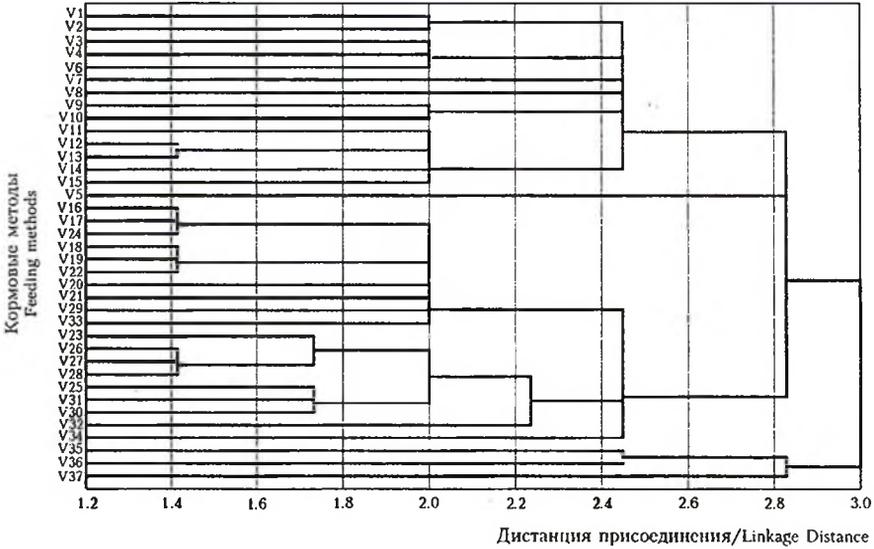


Рис. 1. Дендрограмма различий кормовых методов (V 1-37) *Fulica atra*; метод одиночного присоединения.

Fig. 1. Dendrogram for variables of feeding methods (V 1-37); *Fulica atra*; Single Linkage.

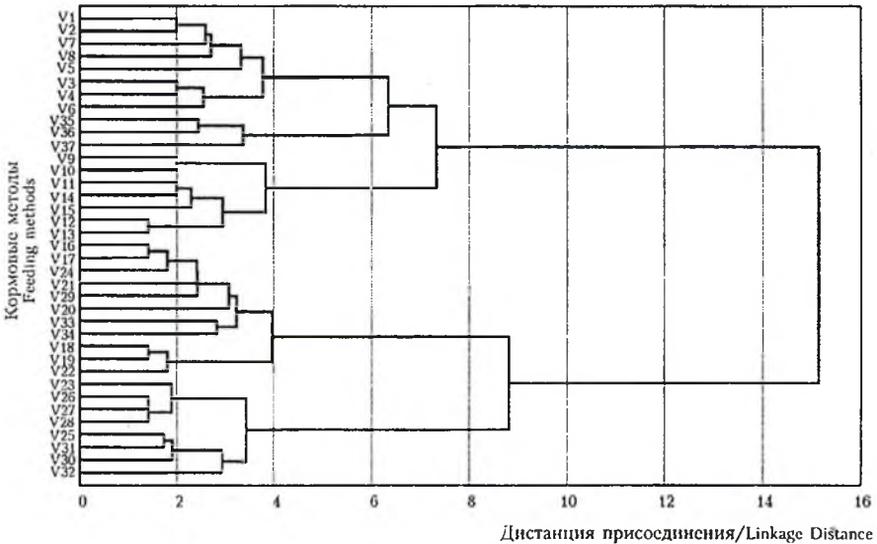


Рис. 2. Дендрограмма различий кормовых методов (V 1-37) *Fulica atra*; метод Уорда.

Fig. 2. Dendrogram for variables of feeding methods (V 1-37); *Fulica atra*; Ward's method.

Объединение кормовых методов в кластеры осуществляется не только по принципу сходства субстратов разыскивания корма (как дано в основном тексте статьи), что характерно для эмпирических классификаций, но исходя из совпадения или несовпадения цифр-кодов всех 7 параметров, при помощи которых оцениваются кормовые методы. По этой причине, пет полного совпадения групп кластеров, с группами кормовых методов, выделенных на основе только первого параметра (субстрата разыскивания). Естественно, что кластеры дендрограмм, построенные различными методами присоединения, не совпадают между собой. В то же время, различные типы дендрограмм позволяют с разных ракурсов взглянуть на одно и то же явление и лучше понять его. Например, кормовой метод 5 (подпрыгивание и схватывание насекомого в воздухе), по своей сути, резко отличается от других методов наземной кормежки. Метод присоединения Уорда не дает желаемого результата, поскольку включает его в группу других методов (рис. 1). Использование одиночного присоединения демонстрирует исключительность кормового метода 5, показывая его при помощи отдельной прямой, обособленной от кластеров (рис. 2).

В то же время метод Уорда имеет тенденцию создавать кластеры небольшого размера. Например, если методы №№ 16, 17 и 24 в дендрограмме, построенной методом одиночного присоединения, находятся в одном кластере и имеют одну и ту же степень сходства (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $S_r=0.840476$, $P < 0.05$), то при присоединении Уорда кормовой метод № 24 несколько отделен от парного кластера №№ 16 и 17. Есть примеры сходной оценки кормовых методов, независимо от использования в дендрограммах различных методов присоединения. Так, кормовые методы №№ 26-28 в обоих дендрограммах оцениваются сходно, несколько различаясь по Евклидовой дистанции.

Оценка соотношения кормовых методов лысухи (географо-экологический аспект) Estimation of the relation between the Coot feeding methods (geographic-ecological aspect)

Though the certain feeding method is usually connected with the certain point of geographic space this fact itself does not provide any basement for classification of the feeding methods according to a geographic principle. Observations of the bird feeding behaviour, taken at the same water body but in different days, frequently showed a considerable divarication in the relation between using feeding methods. This divarication may even exceed so-called "geographic" ones. According to these facts some dendrograms of geographic "points" divarication have been built for the Coot feeding methods (Fig. 3-4).

К сожалению, не всегда удается провести сравнение географических вариаций кормового поведения птиц на пространстве их ареала. Ввиду существенного дефицита информации по этому вопросу, оценка того или иного кормового метода птиц, как "географического" (т. е. присущего популяции определенной географической области) затруднена. Наличие или отсутствие географической приуроченности определенного кормового метода ещё не является основой для классификации кормовых методов по данному принципу.



Рис. 3. Дендрограмма различных географических точек по кормовым методам лисухи (метод Уорда).

Примечания: TP - Теряевские пруды (Московская обл.); BS - Черное море (Анапа); RK - р. Курошаны (Запорожская обл.); WS - Западная Сибирь (Косцелев, 1984).

Fig. 3. Dendrogram for variables of geographic points according to the Coot feeding methods. (Ward's method).

Notes: TP - Teriayevsky Ponds (Moscow region, Russia); BS - the Black Sea (Anapa, Russia); RK - the river Kuroshany (Zaporizhzhya region, Ukraine); WS - Western Siberia (Koshelev, 1984) (Russia).



Рис. 4. Дендрограмма различных географических точек по кормовым методам лисухи (метод одиночного присоединения). Условные обозначения см. рис.3.

Fig. 4. Dendrogram for variables of geographic points according to the Coot feeding methods. (Single Linkage). See legend in fig. 3.

рядом с Иосифо-Волоколамским монастырем. Даже при определенном сходстве абиотических факторов (заметная рябь на воде), расхождения в отдельные дни по использованию лисухами "ныряния" (группа кормовых методов), составили до 33%, а при различных состояниях водной поверхности-до 39.5%.

Специфика метода может быть обусловлена всего лишь эколого-географическими особенностями местности, а не глубинными биологическими причинами (например, особенностями локомоций, моторных актов), специфическими для данной популяции. Лишь в последнем случае метод действительно можно рассматривать как географический. Различия в соотношении используемых лисухой кормовых методов, наблюдаемые в отдельных регионах, по-видимому, нельзя считать специфическими для рассматриваемых популяций (Резанов, 2001). Например, отсутствие по наблюдениям в Украине такого обычного для лисухи кормового метода, как ныряние из положения "на плаву", объясняется только особенностями конкретного места сбора корма - птицы кормилась на мелководной речке Курошаны. В этих условиях лисухи с легкостью доставали корм со дна, используя "перевортывание" в манере речных уток. Более того, в месте стационарного наблюдения за лисухами, они никогда не выходили кормиться на берег, поскольку выраженные береговые отмели здесь отсутствовали.

С другой стороны, наблюдения за кормовым поведением птиц, сделанные на одном и том же водоеме, но в разные дни, нередко показывают заметные расхождения в соотношении используемых кормовых методов (Резанов, 2001). Выявленные различия могут превышать так называемые "географические".

Например, в Московской области наблюдения были проведены на одном из Теряевских прудов (площадь 24 га, глубина 2-4 м), вырытых еще в 15 веке

Таблица 3. Распределение кормовых методов лысухи по географическим точкам.
Table 3. Distribution of the Coot feeding methods per geographic points.

Географические точки Geographic points	Номера кормовых методов / Numbers of feeding methods																	
	1	2	3	6	10	16	19	20	21	24	28	29	30	31	33	35	36	37
Терявские пруды Teriavsky Ponds	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+
Р. Курошаны Kuroshany river	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Черное море (Анапа) Black Sea (Anapa)	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Западная Сибирь Western Siberian	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

При сочетании неблагоприятных условий (дождь и рябь) лысухи ныряли исключительно редко (1.2%). Причиной столь существенных расхождений могли послужить также незафиксированные мною изменения в кормовой ситуации.

Соотношение кормовых методов, используемых лысухами на р. Курошаны (ширина 5-8 м, глубина до 0.5м), также заметно варьировало по дням. Так, доля клевок с поверхности воды изменялось от 3.7 до 45.6%, клевок с погружением шеи - от 10.6 до 49.4%. Эти расхождения более значительны, чем полученные при сравнении указанных параметров из различных географических регионов в разные годы. Колебания параметров в различные периоды суток (утро, вечер) оказались не столь заметными.

Сравнение между собой кормовых репертуаров (реализованная одной особью часть видовой (популяционного) набора кормовых методов, постоянно используемого в тех или иных местах сбора корма, Резанов, 2003) лысухи из различных географических "точек" (табл. 3 (Резанов, 2001)) проведено методом кластерного анализа. На дендрограммах, построенных при помощи различных методов присоединения (рис. 3-4), показано сходство и различие соответствующих регионов по кормовым методам, используемых лысухами. В частности, на дендрограмме (рис. 3; метод Уорда) выделено 2 кластера: TP-BS и RK-WS, заметно различающихся между собой; аналогично построена дендрограмма методом "полных связей" ("Complete Linkage"). Использование метода "одиночного присоединения" (рис. 4) также показывает сходство пары "RK-WS", а "Черное море" ("BS") выделяет при помощи самостоятельной прямой.

По-видимому, основные различия между кластерами - результат расхождения кормовых репертуаров лысух из различных географических "точек". Расхождения просчитываются по целому ряду параметров, слагающих соответствующие кормовые методы. Также нельзя отрицать тот факт, что разные методы присоединения, нередко, показывают заметно различающиеся между собой картины кластеров. Тем не менее, использование различных методов присоединения дает возможность оценки одного и того же явления с разных ракурсов.



Выводы

Разнообразие кормового поведения лысухи на палеарктической части ареала оценено при помощи метода цифрового кодирования (Резанов, 2000). Выделено 37 кормовых методов, относящихся к 4 группам: 1) наземные кормовые методы; 2) кормовые методы, используемые на мелководье; 3) методы разыскивания и добывания корма из положения "на плаву"; 4) методы подводного разыскивания и добывания корма. Использование кластерного анализа, базирующегося на оценке степени сходства-различия кормовых методов по 7 параметрам, не показало полного совпадения групп кластеров с группами кормовых методов, выделенных только на основе субстратов разыскивания и добывания. Различия в кормовом поведении лысух из различных регионов, вызваны в первую очередь эколого-географическими особенностями местности, и проявляются в неравных долях использования птицами того или иного метода. Выявление же специфики географических регионов по кормовым методам, требует дальнейшего накопления информации.

Литература

- Кошелев А.И. Лысуха в Западной Сибири (экология, поведение и хозяйственное значение). - Новосибирск: Наука, 1984. - 175 с.
- Курочкин Е.Н., Васильев В.Г. Некоторые функциональные основы плавания и ныряния птиц // Зоол. журн. - 1966. - Вып.9. - С. 1411-1420.
- Курочкин Е.Н., Кошелев А.И. Семейство пастушковые // Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные / Под ред. Р.Л. Потапова, В.Е. Флинта. - Л.: Наука, 1987. - С.335-464.
- Резанов А.Г. Методы изучения и изменчивость кормового поведения лысухи на протяжении ареала // Вид и его продуктивность в ареале. - Вильнюс, 1988. - С.114-115.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. - М.: Издат-школа, 2000. - 223 с.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение лысухи *Fulica atra* в различных регионах Палеарктики: оценка стереотипа и энергетических затрат // Русский орнитол. журн. - 2001. - Экспресс-выпуск. N 166. - С. 975-983.
- Резанов А.Г. Кормовое поведение *Motacilla alba* L., 1758 (*Aves, Passeriformes, Motacillidae*): экологический, географический и эволюционный аспекты. - М.: МГПУ, 2003. - 390 с.
- Спангенберг Е.П. Отряд пастушки *Rallii* или *Ralliformes* // Птицы Советского союза. - Т.3 / Под ред. Г.П. Деметьева и Н.А. Гладкова. - М.: Сов. наука, 1951. - С.604-677.
- Степанян Л.С. Комплекс орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). - М.: Академкнига, 2003. - 807 с.
- Anderson M.G. 1974. American Coots feeding in association with Canvasbacks // Wilson Bull. , 1974. - V.86. - P. 462-463
- Beven G. Coot feeding on weed disturbed by Mute Swan // British Birds, 1980. - V. 73. - N 5. - P. 219-220.
- Cramp S., Simmons K.E.L. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.II. Hawks to Bustards. Oxford Univ. Press., 1982. - 695 p.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K.M., Bezzel E. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Frankfurt am Main: Akad. Verlag, 1973. - Bd.5. -700 s.
- Yosef R. Cannibalism and scavenging by wintering Coot *Fulica atra* // Sandgrouse. - 2000. - V. 22. - N 2. - P. 136-137.