

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ТЕРРИТОРИЙ ПЕВЧИХ ПТИЦ

© 2023 г. М. В. Матанцева*

Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук” (ИБ КарНЦ РАН), ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия

**e-mail: MariaMatantseva@gmail.com*

Поступила в редакцию 21.04.2023 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 23.06.2023 г.

В обзоре кратко изложена история развития подходов к исследованию территориального пространства певчих воробьиных (Oscines), а также освещены ранее используемые и современные методы его изучения. Исследование территориальности птиц длится более столетия, однако в этом направлении до сих пор не только остаются малоизученные аспекты, но и не достигнуто единство мнений в области терминологии и методов. Описание территориального пространства играет ведущую роль в таких работах. В свою очередь, классическими объектами подобных исследований являются певчие воробьиные, демонстрирующие территории с помощью пения и охраняющие их от вторжения других особей. Существует довольно большое разнообразие предложенных определений термина “территория”, отражающих разные концепции территориальности. При этом наиболее распространенной остается трактовка территории как охраняемого (в теории) и демонстрируемого (на практике) пространства. Как правило, под этим пространством понимают некую площадь — проекцию реальной территории на поверхность земли. Однако в последние десятилетия начали появляться публикации на тему исследования территорий как трехмерных (3D) структур. При регистрации территорий в полевых условиях наиболее эффективным остается метод картирования на основе визуальных наблюдений за мечеными особями, который был адаптирован и для 3D-территорий. Альтернативные подходы регистрации территорий, в т.ч. с помощью радиотелеметрии, имеют существенные недостатки. В отношении количественной обработки данных в последние десятилетия наблюдается уход от анализа территориального пространства исключительно как полигона и переход к его анализу как кернел-изоплета. Такой подход позволяет не только формировать представление о контурах территории, но и оценивать частоту использования разных точек пространства в ее пределах. Значимым достижением последних лет является адаптация методов кернел-анализа для работы с трехмерными структурами. Можно сказать, что назрела необходимость изучения территориальности птиц в 3D-среде. Подобные исследования кажутся весьма перспективными, поскольку могут позволить получить принципиально новые данные о таких явлениях, как выбор биотопов и использование пространства, формирование пространственно-этологической структуры поселений, разобщение территорий в условиях высокой плотности населения и ограниченных ресурсов, внутри- и межвидовая конкуренция.

Ключевые слова: воробьиные птицы, использование пространства, территория, методы, терминология

DOI: 10.31857/S0044513423090088, **EDN:** QMDGVH

Изучение использования пространства животными в целом и территориального пространства в частности является одной из фундаментальной задач этологии и экологии (Cooper et al., 2014; Kamath, 2020). Территориальность напрямую связана с выживаемостью и воспроизводством разных видов, ее исследование способствует пониманию эволюции их поведения (Kamath, 2020). Выяснение закономерностей освоения пространства и поиск моделей, описывающих его использование животными, необходимы для оценки их экологи-

ческих связей с другими видами и обоснованной разработки природоохранных мер (Cantrell et al., 2007; Anich et al., 2009). Охватывая не только внутривидовые, но и межвидовые отношения, территориальность оказывает влияние на макроэкологические и макроэволюционные процессы (Kamath, 2020).

Территориальность птиц (прежде всего, певчих воробьиных) всегда являлась ключевым направлением исследований территориальности животных в целом. Хотя это направление изучают уже

более столетия, начиная с работ Говарда (Howard, 1920), в этой области до сих пор не только остаются малоизученные аспекты, но и не достигнуто единство мнений в сфере терминологии и методов исследований (Рябицев, 1993; Anich et al., 2009; Kamath, 2020; Kamath, Wesner, 2020). Вариативность понятий, описывающих территориальное пространство, может внести путаницу в обсуждение и восприятие результатов, полученных разными исследователями. Чтобы избежать этого, необходимо в каждом исследовании особо оговаривать, что именно подразумевают авторы под изучаемым пространством. Не менее важно применять наиболее адекватные методы при изучении пространства, используемого птицами. В частности, для этого можно воспользоваться сравнительно недавно разработанными методами, позволяющими анализировать трехмерные территории мелких воробьиных птиц (Cooper et al., 2014). Послужить выбору оптимального метода для решения конкретных задач в рамках определенного подхода к изучению территориального пространства у птиц может систематизация представлений о территории как таковой, а также о развитии методов ее представления и анализа. Цель настоящего обзора – отразить историю развития подходов к изучению территориального пространства у птиц, охарактеризовать ранее используемые и современные методы его изучения, а также осветить перспективы использования новейших методов в этой области, связанных с изучением трехмерных территорий.

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНОЛОГИИ

Начиная с первых работ, в которых была описана защита индивидуальных участков у птиц (Howard, 1920; Noble, 1939; Nice, 1941), территориальное пространство (territorial space), или территорию (territory), преимущественно воспринимали как некую охраняемую область (defended area). При этом некоторые исследователи предлагали альтернативные определения термина “территория”, стараясь ориентироваться не столько на факт охраны участка, сколько на сам участок, со всей совокупностью его ресурсов и функций. В частности, Strassmann и Queller (2014) предлагали рассматривать территориальность как форму приватизации – временного перехода определенной области во владение какой-либо особи или пары. В период владения этой областью особь (или пара) может ее использовать, а также контролировать и защищает. Соответственно, было предложено воспринимать территорию как своеобразную собственность в виде области, которую особь контролирует, использует и охраняет. Со-

гласно этой концепции, владелец территории, как правило, не защищает конкретный вид ресурсов, а следует более общей стратегии, оберегая всю территорию от вторжения представителей своего или чужого вида.

Другим наиболее известным альтернативным определением является понимание территории как части участка обитания особи (или группы), на котором эта особь (или группа) обладает правом первоочередного доступа к одному или нескольким ключевым ресурсам (Kaufmann, 1983). Это определение повлекло за собой его различные вариации, которые могут быть объединены в категорию определений территории как формы место-специфичного доминирования (site-specific dominance) (Maher, Lott, 1995). По-видимому, к той же группе определений следует отнести и занимающую несколько обособленную позицию концепцию Камата и Веснера (Kamath, Wesner, 2020), предлагающих рассматривать территориальность, обратившись к т.н. теории доступа (theory of access) (Ribot, Peluso, 2003). Согласно этой концепции, территорию следует воспринимать как социальную структуру, организованную через отношения между особями, что ближе всего к представлениям о социальном доминировании (Kaufmann, 1983; Maher, Lott, 1995) и перекликается с концепцией социально организованного пространства (Панов, 1983).

Не умаляя возможных преимуществ альтернативных предложений, будет справедливым отметить, что на данный момент наиболее распространенным остается концептуальное определение территории как охраняемого пространства, подразумевающее исключение возможных конкурентов (Рябицев, 1993; Maher, Lott, 1995). Подобное определение территории некоторым исследователям, начиная с Эмлена (Emlen, 1958), кажется слишком категоричным и упрощающим явление территориальности. Они считают, что это определение сводит действия птиц лишь к защите участка (Kamath, Wesner, 2020). При этом высказываемые замечания все же представляются не полностью обоснованными. Как правило, исследователи, работающие в рамках классической концепции, сами ничего не говорят об исключительности защиты территорий и не отрицают широкого разнообразия проявлений территориального поведения вплоть до альтернативных ему вариантов, таких как социальная иерархия (Рябицев, 1993).

Не возводятся в абсолют и необходимость прямых столкновений при охране территории. В частности, у певчих птиц препятствием для конспецифичных особей к проникновению на занятый участок могут быть не только факты

активной охраны его границ, но и демонстрацию границ пением, а охраняемый и демонстрируемый участки, как правило, совпадают (Fretwell, Lucas, 1969; Рябицев, 1993). Такое понимание не противоречит концепции участка, охраняемого разными способами. Кроме того, именно случаи пения на территории можно четко регистрировать, в то время как случаи охраны границ посредством визуальных демонстраций и прямой агрессии происходят реже и менее заметны, в связи с чем могут быть упущены в ходе наблюдений. Поэтому при работе с певчими птицами в качестве оперативного определения территории (применяемого на практике) зачастую используют понятие территории как пространства, маркируемого пением (Рябицев, 1993; Maher, Lott, 1995). Подобное определение можно успешно использовать и при работе в популяциях с низкой плотностью населения, в которых птицы могут распределяться по территориям, фактически их не защищая. В таких случаях, по-видимому, в качестве концептуального определения территории приемлемо ее понимание как эксклюзивного (а не именно защищаемого) участка (*exclusive area*). Кроме того, предложенное оперативное определение подходит и для случаев, когда территория является областью место-специфичного доминирования.

В свою очередь под участком обитания (*home range, utilized area*) подразумевают пространство, которое особь (или пара) использует для любых целей на протяжении исследуемого периода (Burt, 1943). И хотя в некоторых работах этот термин до сих пор применяют как взаимозаменяемый с понятием территории, большинство исследователей считают, что эти термины отражают разные концепции (Рябицев, 1993; Leonard et al., 2008; Anich et al., 2009; Whitaker, Warkentin, 2010). Они рассматривают территорию как часть участка обитания, границы которой птицы маркируют пением и защищают от конкурентных особей, чему получены количественные подтверждения (Ferry et al., 1981; Maciejok et al., 1995; Naguib et al., 2001; Anich et al., 2009). На основании вышеизложенного, дальнейший текст основан на наиболее признанном понимании территории как охраняемого (в теории) и демонстрируемого (на практике) пространства, нетождественному понятию участка обитания.

ОЧЕРЧИВАНИЕ ТЕРРИТОРИЙ ПТИЦ КАК ПЛОСКОСТНЫХ ФИГУР НА ОСНОВЕ ВИЗУАЛЬНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

Как было отмечено выше, на протяжении всей истории изучения территориальности птиц терри-

торию преимущественно воспринимали и анализировали как определенную площадь (защищаемую, демонстрируемую), следовательно, двухмерный объект. При этом в наиболее упрощенном виде территории визуализировали как некие области, отображающие примерное положение реальных территорий в пространстве (рис. 1). Такой способ представления территорий подходит для работ, предполагающих изучение их числа на участке исследований и формирование общего представления об их размещении (Рябицев, 1993) и не требующих анализа конфигурации, размеров и специфики взаимного расположения территорий, включая их возможное перекрывание.

Гораздо более подробную информацию дают методы на основе т.н. картирования территорий (*territory mapping, spot mapping*), которые и применяют многие орнитологи (Verner, 1985; Рябицев, 1993; Bibby et al., 2000 и др.). Суть картирования территорий заключается в точном нанесении на карту локаций наблюдаемой особи. Набор таких локаций характеризует конфигурацию и размер территории. Чаще всего при этом территории очерчивают по крайним точкам (рис. 2), отображая их как максимальновыпуклые (в русскоязычной литературе) или минимальноконвексные (*minimum convex polygons, MCP*, в англоязычной литературе) полигоны (Mohr, 1947).

Неоднократно предпринимались попытки стандартизации картирования территорий. В частности, большую известность получил метод Одума—Кюнцлера (Odum, Kuenzler, 1955), также предполагающий анализ территории как минимальноконвексного полигона. Суть метода заключается в определении т.н. максимум-территории посредством картирования мест положения поющего самца непрерывно на протяжении от 0.5 до 3 часов дважды в день (утром и во второй половине дня). Местоположение птицы необходимо отмечать точкой на карте участка через каждые 5 минут наблюдений или регистрировать каждое более или менее заметное перемещение особи, но так, чтобы в сумме в среднем получалось 12 точек за час. После каждого часа наблюдений крайние точки соединяют, получая выпуклый многоугольник, который характеризует максимум-территорию, и площадь которого превышает площадь повседневно используемой территории. С увеличением числа наблюдений будет достигнут предельный уровень измерений, когда каждая последующая часовая серия станет приводить к увеличению площади не более чем на 1%. Этот уровень, согласно методике, достаточен для полного определения площади территории и, как правило, достигается в течение двух—трех дней. При этом использование методики Одума—Кюнц-

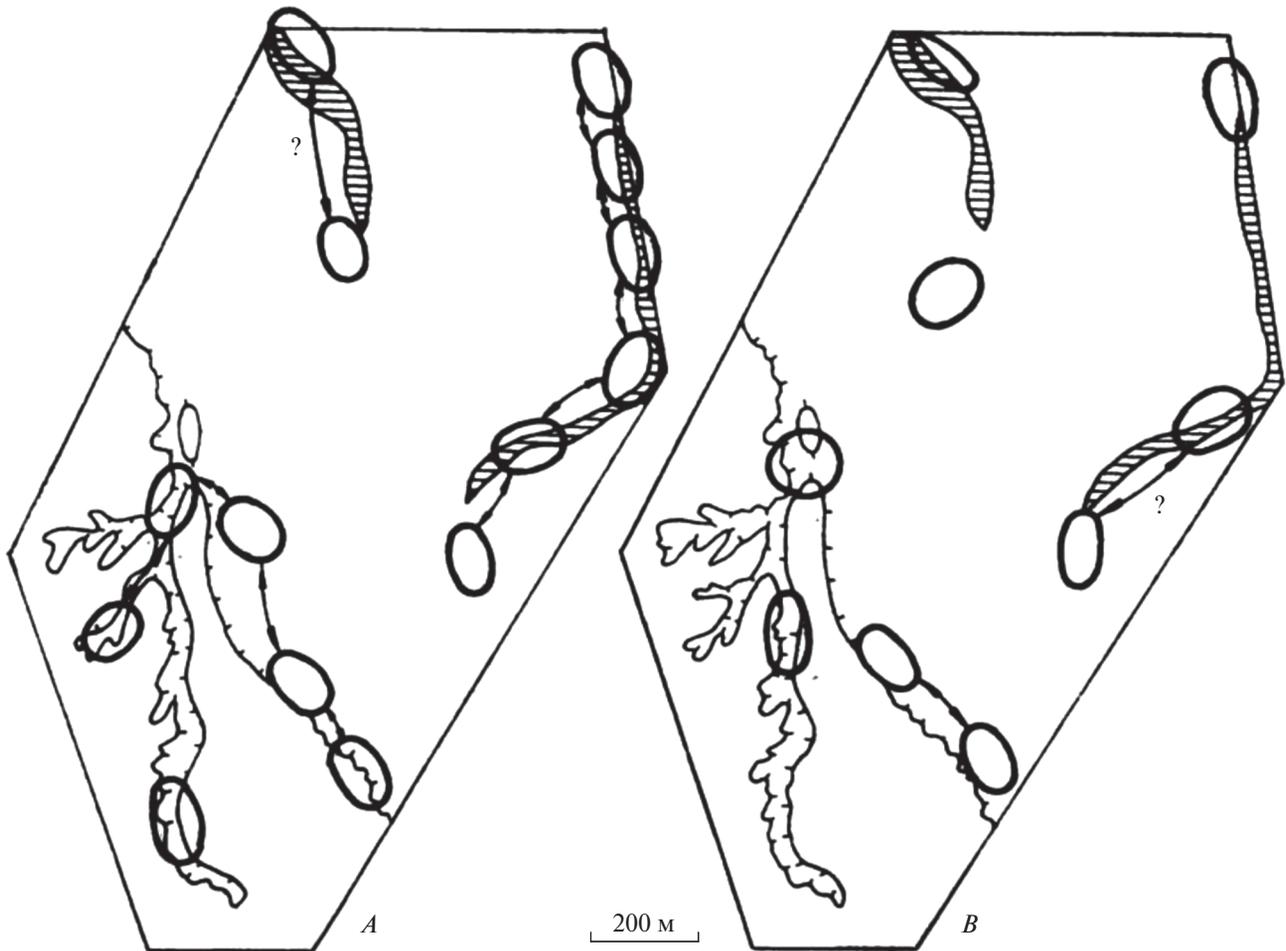


Рис. 1. Территории, представленные в качестве областей, отображающих примерное положение реальных территорий в пространстве (по: Рябицев, 1993). Территории овсянок-крошек в кустарниковой тундре при разной плотности (стрелками показаны акустические связи) на стационаре Хановэй: *A* – 1982 г., *B* – 1983 г.

лера позволяет одновременно с изучением территориальности изучать активность пения в том случае, если на карте регистрировать не только точку пения самца, но и число песен, исполненных в данной точке, а также затраченный на это отрезок времени (Зубцовский и др., 1993).

Метод Одума–Кюнцлера может быть модифицирован с целью получения еще более точных данных (Матанцева, Симонов, 2008; Матанцева, 2010). В частности, при отслеживании суточной динамики территориального поведения время фиксации точек-мест нахождения птиц следует выбирать таким образом, чтобы на определенном этапе годового цикла (например, демонстрации территории до появления самки) были получены точные (полноценные, согласно методике Одума–Кюнцлера) данные по каждому часу светлого времени суток. Чтобы в течение сезона проследить динамику песенной активности, а также изменение конфигурации, площади и положения в

пространстве каждой территории следует проводить наблюдения в течение всего периода нахождения птицы на участке исследований. Благодаря таким подробным и продолжительным регистрациям может быть получена возможность определения границ (и, соответственно, размеров и пространственного положения) территорий на разных этапах репродуктивного сезона.

Однако метод Одума–Кюнцлера является трудоемким, накопление локаций происходит сравнительно медленно, и сложно определить предельный уровень измерений в полевых условиях. Поэтому многие исследователи стали использовать варианты более активного картирования локаций наблюдаемых особей с установленной частотой на протяжении определенного отрезка времени. Частота локаций при этом довольно высока – как правило, каждые 30 или 60 сек в зависимости от объекта исследований (например, Barg et al., 2005; Cooper et al., 2014). Такие наблю-

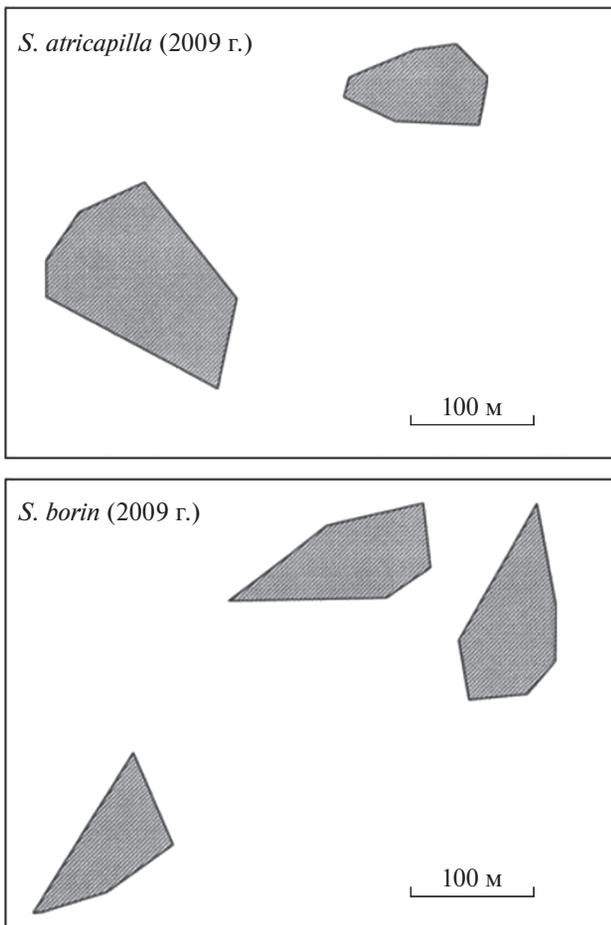


Рис. 2. Территории, представленные в качестве минимальноконвексных полигонов (по: Матанцева, Симонов, 2012). Примеры расположения соседних территорий славок относительно друг друга в пойме лесной реки – наиболее плотно заселяемом местобитании в районе стационара “Маячино”.

дения, сопряженные с картированием, обычно разделены более длительными временными интервалами. На русский язык название этого метода можно перевести как метод прерывистого взрывного картирования (от английского “burst sampling” (Dunn, Gipson, 1977; Barg et al., 2005)). Его преимущество заключается в возможности регистрации большого числа локаций за короткое время (Anich et al., 2009).

Картирование территории как полигона обычно считают достаточно эффективным для оценки ее размеров и конфигурации. Однако в последнее время накапливаются сведения об ограниченности условий, в которых этот метод может быть применен, и задач, для решения которых он может быть использован (Anich et al., 2009; Cooper et al., 2014; Matantseva, Simonov, 2023). В частности, одним из замечаний, высказываемых в отно-

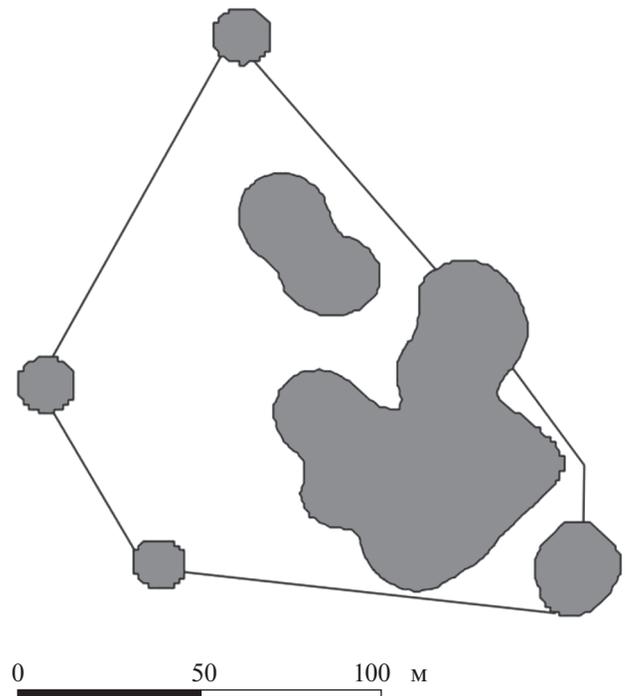


Рис. 3. Соотношение территории, очерченной как минимальноконвексный полигон и как 95% кернел-изоплант (по: Barg et al., 2005, лицензия на воспроизведение рисунка № 5594590293863 (John Wiley and Sons)). Границы территории самца голубоватой древесницы (*Setophaga cerulea*), очерченные на основании ядерной оценки плотности распределения локаций (fixed kernel density estimator) (затемненные области) и как стороны минимальноконвексного полигона (внешний контур, очерченный прямыми линиями). Области, которые охвачены минимальноконвексным полигоном и не перекрываются с границами кернел-изоплантов, приходились на участок сплошного леса, но наблюдаемую особь никогда здесь не отмечали.

шении методов на основе построения полигонов, является отсутствие возможности оценить частоту нахождения особи в разных точках пространства, а также непропорциональное увеличение обычно используемого пространства за счет регистрации единичных удаленных локаций (Cooper et al., 2014; Matantseva, Simonov, 2023). Учесть частоту использования разных зон позволяют методы на основе оценки вероятности нахождения особи в каждой точке пространства (utilization distribution) (Van Winkle, 1975). Впоследствии этот подход был реализован в получившем признание кернел (kernel) – анализе (Belant et al., 2012). Такие методы позволяют отображать территории не как полигоны, а как плоскостные кернел-изопланты, очерчивающие определенную долю преимущественных локаций по каждой особи (как правило, 95% локаций). Именно такие методы все чаще применяют в современных исследованиях

по территориальности животных (рис. 3). В частности, для птиц некоторых видов доказано, что оценка территорий методами кернел-анализа дает гораздо более точные данные, чем ее оценка на основании метода минимальноконвексных полигонов (Barg et al., 2005).

КАРТИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИЙ И РАДИОТЕЛЕМЕТРИЯ

Некоторые исследователи (например, Naguib et al., 2001; Anich et al., 2009) считают использование радиотелеметрического прослеживания птиц более показательным, чем картирование территорий на основании визуальных наблюдений. Доводом в пользу такого утверждения служит тот факт, что в ходе визуальных наблюдений и ориентации на голос птицы можно упустить часть территории, если птица замолчит или быстро перелетит в область, из которой ее пение не слышно и в которой саму птицу не видно, что особенно актуально для лесных биотопов. Тем не менее радиотелеметрия не нашла широкого применения в оценке непосредственно конфигурации и размеров территорий птиц (а не их участков обитания). Прежде всего, это связано с тем, что радиотелеметрия отслеживает все перемещения меченой особи и потому получаемые с ее помощью данные, как правило, соответствуют понятию участка обитания, а не собственно территории, которую следует маркировать по опеваемым или защищаемым точкам (Wood, 1986; Bibby et al., 2000; Millsbaugh, Marzluff, 2001). Кроме того, на настоящий момент погрешность оценки локации особи методом радиотелеметрии слишком высока для анализа маленьких опеваемых (или защищаемых) территорий певчих птиц. При этом построение минимальноконвексного полигона с учетом ошибки локации (Дубинин, 2006) может быть приемлемо тоже только для крупных участков обитания. Для анализа маленьких территорий мелких воробьиных увеличение точки локации до круга с радиусом, равным ошибке локации, приведет к непропорциональному увеличению очерчиваемой территории и исключит возможность адекватной оценки возможного перекрытия соседних территорий или нейтральной зоны между ними.

Даже авторы, призывающие относиться к картированию территорий с осторожностью (Anich et al., 2009), признают, что в некоторых случаях этот метод может быть наиболее приемлемым. В частности, он больше, чем радиотелеметрия, подходит для птиц с маленькими территориями; для птиц, хорошо заметных в открытых местообитаниях; для птиц, которые не могут быть по-

мечены передатчиками. Кроме того, картирование территорий гораздо менее дорогостоящий метод, чем радиотелеметрия.

МЕТОДЫ ПРОВОКАЦИИ ПРИ ОЧЕРЧИВАНИИ ГРАНИЦ ТЕРРИТОРИЙ

Альтернативным приемом очерчивания территорий является использование различных провокаций, стимулирующих птиц проявлять агрессию, что дает основания для регистраций границ территории по локациям этих проявлений (Dhondt, 1966; Graves, 2001 и др.). Метод использования чучела в качестве провокатора для выявления агрессивности хорошо известен, но имеет ряд ограничений. Прежде всего, можно сделать заключение лишь о наличии или отсутствии агрессивности, и то не всегда, поскольку нет четких критериев, по которым можно судить о полном соответствии чучела его восприятию птицей как особи своего вида (Рябицев, 1993). Кроме того, в связи с относительной редкостью использования этого метода накоплено мало данных для проведения сравнительного анализа поведения птиц в разных регионах.

Метод определения границ территорий с помощью проигрывания песни (audio playback) может быть использован самостоятельно или совместно с демонстрацией чучела. Предполагается, что при сочетании этих методов в разных местах участка исследований возможно установить точные границы территорий индивидуально меченых птиц за сравнительно короткое время. Преимущество этих методов – сравнительно быстрый сбор данных, позволяющий за один сезон несколько раз описать расположение территорий на одной и той же площади и оценить их возможные смещения, а также возможность получить материалы по агонистическому поведению птиц в разных частях их территорий и выявить непоющих особей (Dhondt, 1966; Graves, 2001). Однако иногда птицы в ответ на трансляцию видовой песни покидают пределы их обычных территорий, что искажает получаемые данные (Wright, 2002) и является причиной того, что другие исследователи с осторожностью относятся к применению этого метода (Anich et al., 2009).

РЕГИСТРАЦИЯ ТРЕХМЕРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

До сих пор в большинстве орнитологических исследований территориальные перемещения птиц рассматривают преимущественно в двумерной среде, без учета распределения особей по верти-

кали. Конечно, некоторые исследователи уже достаточно давно указывали на тот факт, что территории лесных птиц представляют собой скорее не двумерные, а трехмерные структуры (Williamson, 1971; Askins, 1987), однако единых подходов к описанию и тем более количественной характеристике этих структур до недавнего времени не было.

Среди российских исследований, посвященных территориальности птиц, территории оценивали как трехмерные пространства в работах Зубцовского и Матанцева (Зубцовский, Матанцев, 1992; Зубцовский и др., 2006). В ходе этих исследований при регистрации территорий в качестве демонстрируемых и защищаемых участков также фиксировали высоту, на которой находилась птица в каждой отмечаемой точке. В этих исследованиях и в продолжающих их работах сотрудников Карельского научного центра РАН (Матанцева, Симонов, 2008; Матанцева и др., 2017) было показано, что представление о территориях как о трехмерных пространствах может привести к получению новых данных о структуре поселений птиц. В частности, было обнаружено, что в условиях плотных поселений птицы одного вида при значимом перекрывании их территорий как проекций на поверхность земли могут распределяться по разным уровням высоты, таким образом разделяя ограниченное пространство.

Подобные заключения о пространственном (реже пространственно-временном) разделении объема местообитаний, занимаемого разными особями, более широко представлены в концепциях экологических ниш (MacArthur, 1968; Schoener, 1974; Cheesson, 1991 и др.). В орнитологии аналогичные идеи отражены в работах по вертикальной стратификации биотопов и распределению птиц по разным ярусам растительности (Walther, 2002; Acharya, Vijayan, 2017; Cooper et al., 2021; Pires et al., 2022 и др.). Однако понятия экологических ниш и вертикальной стратификации обычно применяют по отношению к видам или, как минимум, группам организмов, а не к отдельным особям, как в случае изучения индивидуальных территорий, которые в подавляющем большинстве работ рассматриваются исключительно как проекции на поверхность земли. Очевидно, что для птиц, активно использующих объем местообитаний на разной высоте, подобный подход не может дать достаточных сведений и нуждается в модификации, в т.ч. с привлечением соответствующих методов сбора и анализа данных.

В последние десятилетия начали появляться публикации на тему собственно трехмерной (3D) территориальности (3D territoriality) и 3D-использования пространства (3D space use), а не

только вертикальной стратификации биотопов. Такие исследования были проведены на животных, активно использующих объем местообитаний, прежде всего, на водных организмах (Ehrenberg, Steig, 2003; Zhu, Weng, 2007; Lee et al., 2017; Vivancos et al., 2017; Aspillaga et al., 2019; Matley et al., 2021 и др.). Отдельные работы были посвящены обитателям почвы (Bastardie et al., 2003), прыгающим и летающим насекомым (Ahmed et al., 2021; Chen et al., 2021), древесным млекопитающим (Chandler et al., 2020). В перечисленных публикациях были описаны различные подходы к анализу использования 3D-пространства животными разных экологических групп, в т.ч. видоспецифичные методы.

В орнитологии аналогичный подход начали применять при изучении с помощью радиотелеметрии участков обитания крупных птиц, меченых радиопередатчиками (Tracey et al., 2014; Ferrarini et al., 2018). В свою очередь, в отношении изучения маленьких 3D-территорий певчих воробьиных, Купер, Шерри и Марра (Cooper et al., 2014) предложили свой метод, позволяющий регистрировать, визуализировать и анализировать 3D-данные. Метод Купера–Шерри–Марра заключается в регулярной регистрации определенного числа локаций индивидуально маркированных птиц с указанием занимаемой ими высоты. Эти регистрации проводят на протяжении определенного временного интервала в определенное время суток. Анализ полученных материалов осуществляют в виртуальной 3D-среде с использованием алгоритмов, адаптированных для работы с 3D-данными (Cooper et al., 2014).

В ходе сбора материалов исследователи (Cooper et al., 2014) посещали каждый участок наблюдений не реже чем один раз в двое суток в первой половине дня. Регистрация локаций осуществлялась каждые 30 сек в течение 10- или 15-минутного интервала (burst sampling). Частота регистрации локаций зависит от объекта исследований – интервал между регистрациями должен предоставлять птице достаточно времени, в течение которого она могла бы попасть в любую точку своей территории (или участка обитания в зависимости от цели исследований). Авторы работы проводили регистрацию локаций силами двух наблюдателей с использованием заранее пронумерованных флажков – один из наблюдателей отмечал место нахождения птицы с выбранной частотой регистрации локаций, а другой – размещал флажки в указанных точках таким образом, чтобы не беспокоить наблюдаемую птицу. Высоту определяли визуально (± 1 м) на основании консенсуса мнений двух наблюдателей, ориентируясь на метки, заранее размещенные на участках исследований.

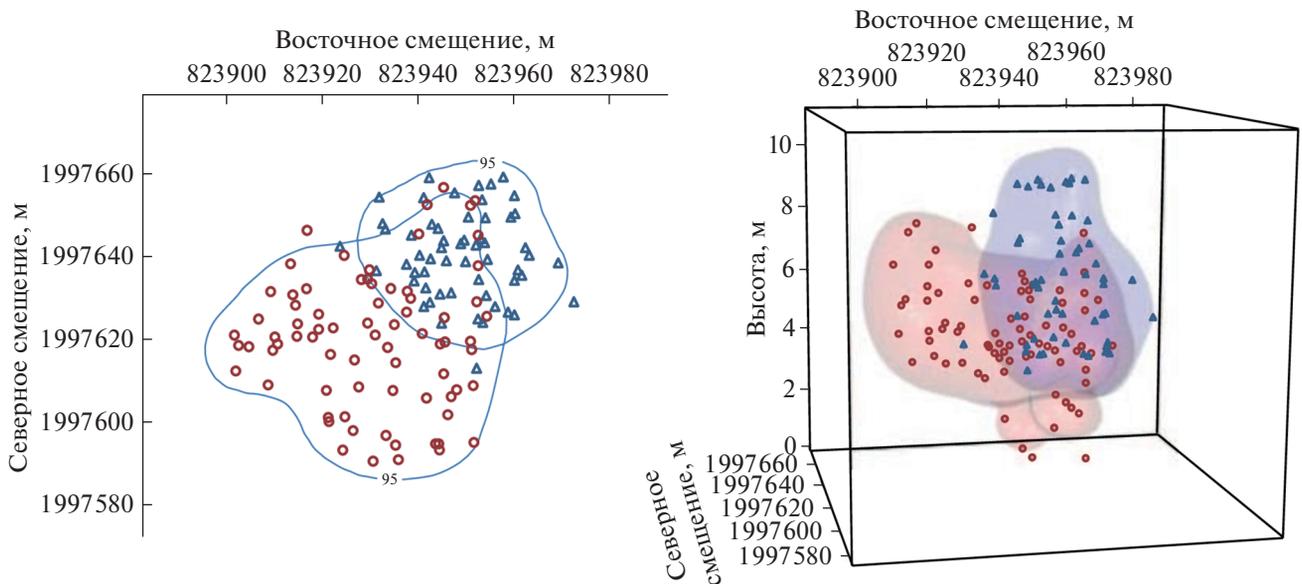


Рис. 4. Соотношение территорий, очерченных как плоскостные и объемные 95% кернел-изоплеты (по: Соопер et al., 2014, лицензия на воспроизведение рисунка № 5597521017408 (Oxford University Press)). Перекрытие 95% кернел-территорий (95% utilization distributions) двух соседних самцов горихвостковой древесницы (*Setophaga ruticilla*) (точки – 79 локаций, треугольники – 70 локаций), зимующих на Ямайке, в двух (слева) и в трех (справа) измерениях.

В конце каждого дня определяли координаты флажков с помощью GPS (<1 м) и соотносили данные о каждой регистрации высоты нахождения птицы с координатами пронумерованных флажков. Число локаций, полученных для каждой особи в течение дня, не превышало 20–30 в зависимости от выбранного интервала регистраций (Соопер et al., 2014).

Особая заслуга этих исследователей (Соопер et al., 2014) заключается в выборе и разработке необходимого статистического аппарата. Для создания и визуализации 3D-облаков точек в виде объемных 95% кернел-изоплетов (рис. 4) авторы использовали пакет “ks” (Duong, 2007) в среде R (R Core Team, 2014). Для вычисления объемов 3D-территорий и их перекрытий были разработаны специальные алгоритмы обработки данных (Соопер et al., 2014). С целью оценки степени перекрытия территорий и частоты посещения перекрывающихся зон особями-владельцами соседних территорий были адаптированы для работы с 3D-данными (Соопер et al., 2014) индексы перекрытия VI (Volume of Intersection Index – индекс перекрытия областей) и UDOI (Utilisation Distribution Overlap Index – индекс совместного использования пространства) (Seidel, 1992; Fieberg, Kochanny, 2005).

Не менее значимо, что авторы (Соопер et al., 2014) рассчитали эффективный размер выборки – минимальный набор локаций, необходимый для

анализа 3D-территории. Известно, что для оценки участка методами кернел-анализа рекомендовано получать не менее 30 локаций для формирования изоплета (Seaman et al., 1999). На основании этого критерия современные рекомендации для характеристики двумерной (2D) территории предписывают получить 40–70 локаций, а для 3D-территории изначально был утвержден порог в 80–110 локаций (Соопер et al., 2014). В более поздних работах минимальное число локаций для характеристики 3D-территории воробьиных было принято равным 90 (Powell et al., 2021).

Метод Купера–Шерри–Марра (Соопер et al., 2014) на настоящий момент является уникальным для решения подобных задач, и проведенные с его помощью исследования единичны. В частности, первые работы с применением этого метода были проведены при изучении территориальности зимующих птиц и резидентов в условиях тропиков (Соопер et al., 2014; Powell et al., 2021). В пределах Палеарктического региона первое (и на данный момент единственное) исследование 3D-территориальности воробьиных было проведено на Северо-Западе России (Матанцева, Симонов, 2023; Matantseva, Simonov, 2023). Анализ 3D-территорий (несмотря на то, что он требует больше временных и энергетических затрат, чем традиционный анализ 2D-территорий) имеет ряд неоспоримых преимуществ. Действительно, птицы существуют в трехмерной среде, и поэтому ис-

следование всего объема анализируемого пространства дает о нем более полное представление, чем изучение его плоскостной проекции. Кроме того, подробный анализ использования особями объемных территориальных пространств может выявить особенности поведения и экологии птиц, ускользающие при исследовании исключительно проекций территорий на поверхность земли. В частности, в перечисленных работах статистически показано, что исследование территорий как трехмерных структур позволяет выявить пространственное разобщение особей (и соответственно, зон их активности, ресурсов), которое не может быть отмечено в полной мере при исследовании территорий как проекций на плоскость.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, теоретические основы и базовые представления о территориальном пространстве птиц были достаточно хорошо освещены в публикациях еще в конце XX века. Однако из-за нечеткого разграничения используемых понятий в исследованиях на эту тему до сих пор сохраняются разночтения, затрудняющие анализ представленных данных и их объединение под эгидой единой концепции территориальности. Еще больше усугубляет эту ситуацию недостаток стандартизации используемых методик.

В целом, на данный момент, несмотря на продолжающуюся критику классической трактовки термина “территория”, наиболее распространенным остается понимание территории как охраняемого (в теории) и демонстрируемого (на практике) пространства. Традиционно этим пространством является некая площадь — проекция реальной территории на поверхность земли. Однако в последнее время начали появляться публикации на тему исследования территорий как трехмерных структур.

В отношении регистрации территорий в полевых условиях, несмотря на активное внедрение методов радиотелеметрии, ведущие позиции сохраняют визуальные наблюдения за индивидуально маркированными особями. Метод картирования территорий пока ничем не удалось заменить. Более того, в модифицированном виде он был адаптирован и для регистрации 3D-территорий. Существуют разные подходы к стандартизации визуальных наблюдений, но основные предъявляемые к ним требования — проводить их регулярно, с фиксированным временем отслеживания наблюдаемой особи и определенной частотой регистрации локаций. Также рассчитаны пороги минимальной выборки, характеризующей необходимое число регистраций для ана-

лиза 2D- и 3D-территорий. Другие методы выявления границ территорий, в т.ч. провокации птиц на проявление агрессивности, являются дополнительными средствами изучения охраняемого пространства и не вошли в повсеместную орнитологическую практику.

Что касается методов количественной обработки данных по оценке размеров и конфигурации территорий, то в последние десятилетия наблюдается уход от анализа территорий исключительно как полигонов и переход к их анализу как кернел-изоплетов. Такой подход позволяет не только формировать представление о контурах территории, но и оценивать частоту использования разных точек пространства в ее пределах. Значимым достижением последнего времени является адаптация методов кернел-анализа для работы с трехмерными структурами.

Можно сказать, что назрела необходимость изучения территориальности птиц в 3D-среде. Подобные исследования кажутся весьма перспективными, поскольку могут позволить получить принципиально новые данные о таких явлениях, как выбор биотопов и использование пространства, формирование пространственно-этологической структуры поселений, разобщение территорий в условиях высокой плотности населения и ограниченных ресурсов, внутри- и межвидовая конкуренция.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит сотрудников лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН С.А. Симонова, А.Ю. Кретову и А.О. Толстогузова за помощь в поиске литературы по теме публикации и выражает признательность анонимным рецензентам и редакторам за внимательное прочтение рукописи, ценные советы и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Обзор подготовлен в ходе реализации проекта, поддержанного грантом Российского научного фонда № 23-24-00092, <https://rscf.ru/project/23-24-00092/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дубинин М., 2006. Построение минимального конвексного полигона с учетом ошибки локации. Описание метода. Применение в орнитологии. Расширение для Arcview. GisLab. Географические информационные системы и дистанционное зондирование [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://gislab.info/qa/mcp-locerr.html>. Дата обращения: 19.04.2023.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., 1992. Итоги орнитологических исследований кафедры зоологии за по-

- следнее десятилетие // Вестник Удмуртского ун-та. Т. 3. С. 101–106.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Матанцева М.В., 2006. Этологическая лабильность птиц рода *Sylvia* как механизм обеспечения стабильности локальных популяций // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: труды XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 587–600.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Толькин Ю.А., 1993. Методы полевых исследований по экологии птиц. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та. 34 с.
- Матанцева М.В., 2010. Эколого-этологические механизмы поддержания стабильности поселений славков *Sylvia* и пеночек *Phylloscopus*. Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 282 с.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., 2008. Эколого-этологическая характеристика поселений славков (*Sylvia*) в мозаичных местообитаниях Куршской косы Балтийского моря // Экология. № 5. С. 373–378.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., 2012. Особенности территориального поведения славков (*Sylvia*) на северной периферии ареала (южная Карелия) // Экология. № 3. С. 204–209.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., 2023. Анализ трехмерных территориальных пространств и областей их перекрытия в поселениях пеночки-веснички // Тезисы докладов II Всероссийского орнитологического конгресса (30 января–04 февраля 2023 г., г. Санкт-Петербург). С. 157–158.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., Лапшин Н.В., 2017. Изменчивость территориального поведения птиц рода *Sylvia* в зависимости от структуры биотопов и плотности населения // Принципы экологии. Т. 6. № 3. С. 101–117.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 424 с.
- Рябицев В.К., 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, Уральское отделение. 296 с.
- Acharya B., Vijayan L., 2017. Vertical stratification of birds in different vegetation types along an elevation gradient in the Eastern Himalaya, India // Ornithological Science. V. 16. P. 131–140.
- Ahmed D.A., Benhamou S., Bonsall M.B., Petrovskii S.V., 2021. Three-dimensional random walk models of individual animal movement and their application to trap counts modelling // Journal of Theoretical Biology. V. 524, 110728.
- Anich N.M., Benson T.J., Bednarz J.C., 2009. Estimating territory and home-range sizes: do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? // The Auk. V. 126. № 3. P. 626–634.
- Askins R.A., 1987. Bird territories: A key to understanding bird behavior // American Birds. V. 41. P. 35–40.
- Aspillaga E., Safi K., Hereu B., Bartumeus F., 2019. Modelling the three dimensional space use of aquatic animals combining topography and Eulerian telemetry data // Methods in Ecology and Evolution. V. 10. P. 1551–1557.
- Barg J.J., Jones J., Robertson R.J., 2005. Describing breeding territories of migratory passerines: Suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas // Journal of Animal Ecology. V. 74. P. 139–149.
- Bastardie F., Capowiez Y., Cluzeau D., 2003. Burrowing behaviour of radio-labelled earthworm revealed by analysis of 3D-trajectories in artificial soil cores // Pedobiologia. V. 47. P. 554–559.
- Belant J.L., Millsbaugh J.J., Martin J.A., Gitzen R.A., 2012. Multi-dimensional space use: The final frontier // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 10. P. 11–12.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A., Mustoe S.H., 2000. Bird Census Techniques, 2nd ed. Academic Press, London.
- Burt W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // Journal of Mammalogy. V. 24. P. 346–352.
- Cantrell R.S., Cosner C., Deangelis D.L., Padrón V., 2007. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy // Journal of biological dynamics. V. 1. P. 249–271.
- Chandler C.J., Van Helden B.E., Close P.G., Speldewinde P.C., 2020. 2D or not 2D? Three-dimensional home range analysis better represents space use by an arboreal mammal // Acta Oecologica. V. 105, 103576.
- Chen Ch.-H., Chiang A.-Sh., Tsai H.-Y., 2021. Three-Dimensional Tracking of Multiple Small Insects by a Single Camera // Journal of Insect Science. V. 21. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab079>
- Cheesson P., 1991. A need for niches? // Trends in Ecology & Evolution. V. 6. № 1. P. 26–28.
- Cooper N.W., Sherry T.W., Marra P.P., 2014. Modeling three-dimensional space use and overlap in birds // The Auk. V. 131. № 4. P. 681–693.
- Cooper N.W., Thomas M.A., Marra P.P., 2021. Vertical sexual habitat segregation in a wintering migratory songbird // Ornithology. V. 138. P. 1–11.
- Dhondt A.A., 1966. A method to establish the boundaries of bird territories // Gerfault. V. 56. P. 404–408.
- Dunn J.E., Gipson P.S., 1977. Analysis of radio telemetry data in studies of home range // Biometrics. V. 33. P. 85–101.
- Duong T., 2007. ks: kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R // Journal of Statistical Software. V. 21. P. 1–16.
- Ehrenberg J.E., Steig T.W., 2003. Improved techniques for studying the temporal and spatial behavior of fish in a fixed location // International Journal of Marine Science. V. 60. P. 700–706.
- Emlen J.T., 1958. Defended area? A critique of the territory concept and of conventional thinking // Ibis. V. 99. P. 352.
- Ferrarini A., Giglio G., Pellegrino S.C., Frassanito A.G., Gustin M., 2018. A new methodology for computing birds' 3D home ranges // Avian Research. V. 9. P. 19.
- Ferry C., Frochet B., Leruth Y., 1981. Territory and home range of the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) and some other passerines, assessed and compared by mapping and capture–recapture // Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Ralph C.J., Scott J. M. (Eds.). Studies in Avian Biology. № 6. P. 119–1210.
- Fieberg J., Kochanny C.O., 2005. Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution // Journal of Wildlife Management. V. 69. P. 1346–1359.

- Fretwell S.D., Lucas Jr.H.L.*, 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat selection in birds. Theoretical development // *Acta Biotheoretica*. V. 19. P. 16–36.
- Graves G.R.*, 2001. Factors governing the distribution of Swainson's Warbler along a hydrological gradient in Great Dismal Swamp // *The Auk*. V. 118. P. 650–664.
- Howard H.E.*, 1920. Territory in bird life. London: John Murray. 308 p.
- Kamath A.*, 2020. Territoriality // *Oxford Bibliographies in Ecology*.
<https://doi.org/10.1093/obo/9780199830060-0230>
- Kamath A., Wesner A.B.*, 2020. Animal territoriality, property and access: a collaborative exchange between animal behaviour and the social sciences // *Animal Behaviour*. V. 164. P. 233–239.
- Kaufmann J.H.*, 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality // *Biological Reviews*. V. 58. P. 1–20.
- Lee K.A., Huvaneers C., Duong T., Harcourt R.G.*, 2017. The ocean has depth: two- versus three-dimensional space use estimators in a demersal reef fish // *Marine Ecology Progress Series*. V. 572. P. 223–241.
- Leonard T.D., Taylor P.D., Warkentin I.G.*, 2008. Landscape structure and spatial scale affect space use by songbirds in naturally patchy and harvested boreal forests // *The Condor*. V. 110. P. 467–481.
- MacArthur R.H.*, 1968. The theory of niche // *Population Biology and Evolution*. *Lewontin R.C.* (ed.). New York: Syracuse Univ. Press. P. 159–176.
- Maciejok J., Saur B., Bergmann H.-H.*, 1995. Was tun Buchfinken (*Fringilla coelebs*) zur Brutzeit außerhalb ihrer Reviere? // *Journal für Ornithologie*. V. 136. P. 37–45.
- Maher C.R., Lott D.F.*, 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems // *Animal Behaviour*. V. 49. № 6. P. 1581–1597.
- Matantseva M.V., Simonov S.A.*, 2023. Two- and three-dimensional territories and territory overlap of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Arctic forests // *Polar Biology*. V. 46. № 7.
<https://doi.org/10.1007/s00300-023-03172-2>
- Matley J.K., Johansen L.K., Klinard N.V., Eanes S.T., Jobsis P.D.*, 2021. Habitat selection and 3D space use partitioning of resident juvenile hawksbill sea turtles in a small Caribbean Bay // *Marine Biology*. V. 168. Article number: 120.
- Millspaugh J.J., Marzluff J.M.*, 2001. Radio tracking and animal populations. Academic Press, San Diego, California. 474 p.
- Mohr C.O.*, 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals // *American Midland Naturalist*. V. 37. P. 223–249.
- Naguib M., Altenkamp R., Griessmann B.*, 2001. Nightingales in space: Song and extra-territorial forays of radio tagged song birds // *Journal für Ornithologie*. V. 142. P. 306–312.
- Nice M.*, 1941. The role of territory in bird life // *The American Midland Naturalist Journal*. № 26. P. 441–487.
- Noble G.K.*, 1939. Dominance in the life of birds // *The Auk*. V. 56. P. 263–273.
- Odum E.P., Kuenzler E.J.*, 1955. Measurement of territory and home range size in birds // *The Auk*. V. 72. P. 128–137.
- Pires L.P., Paniago L.P.M., Santos Y.R., de Melo C.*, 2022. Seasonality drives variation in the use of forest strata by adult males of a dimorphic frugivorous bird species // *Austral Ecology*. V. 47. P. 392–399.
- Powell L.L., Ames E.M., Wright J.R., Matthiopoulos J., Marra P.P.*, 2021. Interspecific competition between resident and wintering birds: experimental evidence and consequences of coexistence // *Ecology*. V. 102. № 2. e03208.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. [Electronic resource]. Access mode: <http://www.R-project.org>. Accessed on 14.01.2014.
- Ribot J.C., Peluso N.L.*, 2003. A theory of access // *Rural Sociology*. V. 68. P. 153–181.
- Seaman D.E., Millspaugh J.J., Kernohan B.J., Brundige G.C., Raedeke K.J., Gitzin R.A.*, 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates // *Journal of Wildlife Management*. V. 63. P. 739–747.
- Schoener T.W.*, 1974. Resource partitioning in ecological communities // *Science*. V. 185. P. 27–39.
- Seidel K.S.*, 1992. Statistical properties and applications of a new measure of joint space use for wildlife. M.S. thesis, University of Washington, Seattle, WA, USA.
- Strassmann J.E., Queller D.C.*, 2014. Privatization and property in biology // *Animal Behaviour*. V. 92. P. 305–311.
- Tracey J.A., Sheppard J., Zhu J., Wei F., Swaisgood R.S., Fisher R.N.*, 2014. Movement-based estimation and visualization of space use in 3D for wildlife ecology and conservation // *PLoS One*. V. 9. e101205.
- Van Winkle W.*, 1975. Comparison of several probabilistic home-range models // *Journal of Wildlife Management*. V. 39. P. 118–123.
- Verner J.*, 1985. Assessment of counting techniques // *Current Ornithology*. V. 2. P. 247–302.
- Vivancos A., Closs G., Tentelier C.*, 2017. Are 2D space-use analyses adapted to animals living in 3D environments? A case study on a fish shoal // *Behavioral Ecology*. V. 28. № 2. P. 485–493.
- Walther B.A.*, 2002. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds // *Journal of Ornithology*. V. 143. P. 64–81.
- Williamson K.*, 1971. The breeding birds of a century-old grove of coast and sierra redwoods in Wales // *Quarterly Journal of Forestry*. V. 65. P. 109–121.
- Whitaker D.M., Warkentin I.G.*, 2010. Spatial ecology of migratory passerines on temperate and boreal forest breeding grounds // *The Auk*. V. 127. P. 471–484.
- Wood A.G.*, 1986. Diurnal and nocturnal territoriality in the Grey Plover at Teesmouth, as revealed by radio telemetry // *Journal of Field Ornithology*. V. 57. P. 213–221.
- Wright E.A.*, 2002. Breeding population density and habitat use of Swainson's Warblers in a Georgia floodplain forest. M.S. thesis. University of Georgia, Athens. 89 p.
- Zhu L., Weng W.*, 2007. Catadioptric stereo-vision system for the real-time monitoring of 3D behavior in aquatic animals // *Physiology & Behavior*. V. 91. P. 106–119.

METHODS FOR STUDYING SONGBIRD TERRITORIES**M. V. Matantseva****Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia***e-mail: MariaMatantseva@gmail.com*

A brief historical review is presented of the development of approaches to the study of the territorial space of songbirds (Oscines), using both older and modern research methods. The study of bird territoriality lasts more than a century, but there are still not only little-known aspects that remain in this direction, but also no consensus on terminology and methods. The description of the territorial space plays leading roles in such works. In turn, the classic objects of such research are songbirds demonstrating their territories by singing and defending them from invasion by other individuals. There have been many definitions of the term “territory” proposed, which reflect different concepts of territoriality. The most common definition of a territory thereby is a defended (conceptually) and demonstrated (operationally) space. As a rule, this space is a certain area, a projection of the real territory to the surface on the ground. In recent decades, however, publications have appeared on the topic of exploring territories as three-dimensional (3D) structures. The most effective method of field registration of territories remains the territory mapping method based on visual observations of tagged individuals, which has also been adapted for 3D-territories. Alternative approaches to the registration of territories, including radio telemetry, have significant limitations. In terms of quantitative data-processing methods, there has been a shift over the past decades from an analysis of territories as polygons to their analysis as kernel isopleths. This approach allows for not only the territory contours to be understood, but also the frequency of the use of different points within its limits to be assessed. A significant achievement in the recent years is the adaptation of the kernel methods to three-dimensional structures. It can be said that there is a need to study the territoriality of birds in a 3D-environment. Such research seems very promising because it can provide fundamentally new information on such things as habitat selection and space use, the formation of the spatial and ethological structure of settlements, the separation of territories under high population densities and limited resources, and both intra- and interspecific competition.

Keywords: passerine birds, space use, territoriality, methodology, terminology