

УДК 598.2:591.557

## ТРОФИЧЕСКИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ЗЯБЛИКА (*FRINGILLA COELEBS*) И ЮРКА (*F. MONTIFRINGILLA*) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ КАРЕЛИИ

© 1997 г. Е. И. Хлебосолов, Р. А. Захаров

Московский государственный педагогический университет, Москва 129243

Поступила в редакцию 02.09.96 г.

Биологию зяблика и юрка изучали в зоне их совместного обитания в северо-западной Карелии. Обнаружили существенные различия в кормовом поведении и биотопической приуроченности, а также отсутствие агрессивных отношений между видами. Предполагается, что в репродуктивный период зяблик и юрок занимают различные экологические ниши, между ними отсутствует конкуренция, и их географическое распространение определяется наличием биотопов, в которых птицы могут эффективно кормиться характерным для них способом.

Анализ различий между совместно обитающими видами позволяет выявить механизмы дифференциации и расхождения птиц по экологическим нишам. В этом плане значительный интерес представляет изучение взаимоотношений двух близких видов – зяблика и юрка. Зяблик населяет большую часть территории Европы. Юрк распространен в Сибири и на севере Европы, где ареалы двух видов широко перекрываются. Повышенный интерес к этим видам возник после работы Лэка (Lack, 1971), в которой были предприняты попытки выявить механизмы экологической изоляции у вьюрковых птиц. Лэк не смог обнаружить сколько-нибудь существенных различий в поведении, экологии и морфологии зяблика и юрка. Он пришел к выводу, что это экологически очень близкие виды, между ними существует напряженная конкуренция, и их изоляция происходит за счет географического разделения. Подтверждением этому служили данные о существовании агрессивных отношений, приводящих к пространственной сегрегации зяблика и юрка (Merikallio, 1951; Bergman, 1952). Более детальные исследования биологии этих птиц в Скандинавии показали наличие различий в сроках прилета, территориально-брачных отношениях, привязанности к местам гнездования и в некоторых других чертах биологии. Однако агрессивных отношений, а также существенных трофических и пространственных различий, лежащих в основе дифференциации ниш между видами, обнаружено не было (Udvary, 1956; Jarvinen, Vaisanen, 1979; Mikkonen, 1981, 1983, 1985). Поскольку особенности географического распространения видов – следствие экологических различий, и, кроме того, зяблик и юрок успешно обитают вместе в довольно широкой зоне перекрывания ареалов, вопрос об экологических различиях между вида-

ми остается открытым. Решение этого вопроса касается не только проблемы взаимоотношений двух видов, но имеет важное значение для развития общей теории экологической ниши и межвидовой конкуренции.

Задача настоящей работы – выявление различия в поведении и экологии зябликов и юрков, обитающих совместно в северо-таежных лесах Карелии. Основное внимание уделяли изучению трофических и пространственных связей птиц.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили летом 1995 г. в северо-западной Карелии на территории заповедника “Костомушский”. Заповедник расположен в подзоне северной тайги. В растительном покрове господствуют сосновые леса (70%). Ельники встречаются значительно реже (10%), в основном у подножий склонов, по долинам рек и ручьев. В приручейных понижениях изредка встречаются первичные березовые и брезово-еловые заболоченные леса. Лес невысокий и разреженный, со средним бонитетом и сложной возрастной структурой. В приручьевых ассоциациях, а также на границах леса и открытых участков – лугов, окраин болот, вырубок – формируются вторичные типы леса, состоящие из ивы, березы и подроста хвойных пород деревьев (Заповедники СССР, 1980).

Для определения численности проводили маршрутные учеты и картирование территории на модельном участке. Маршрутные учеты позволили оценить численность двух видов и определить основные закономерности их биотопического распределения на территории заповедника. При этом использован метод финских линейных трансектов (Jarvinen, Vaisanen, 1976). Было прой-

дено 20 км маршрутов. Картированием уточнили численность и характер распределения птиц на модельном участке площадью 1.0 кв. км, расположенному в центральной части заповедника в районе р. Каменной.

При встрече кормящейся птицы регистрировали ее микробиотическую приуроченность. Отмечали вид дерева или кустарника, его высоту, положение птицы в кроне. В вертикальном направлении крону подразделяли на верхнюю, среднюю и нижнюю части. В горизонтальном направлении выделяли ствол, внутреннюю, среднюю и наружную части кроны. Зарегистрировано 117 встреч птиц двух видов. Биотическую приуроченность определяли путем регистрации встреченных птиц в тех или иных местообитаниях, а также с помощью подробного описания их участков обитания. Для этого в начале гнездового сезона картировали охраняемые территории птиц и на них описывали структуру растительности. Описание проводили в круге площадью 500 кв. м. На каждой территории проводили от одного до трех описаний в зависимости от степени однородности растительности. Использовали следующие показатели: вид деревьев, густота древостоя, высота деревьев и кустарников, число ярусов, наличие или отсутствие подроста, доля кроны от общей высоты дерева. Было проведено 60 описаний на 20 территориях двух видов. Статистическую обработку полученных данных проводили методом анализа главных компонент. Применили пошаговый дискриминантный анализ корреляционной матрицы исходных переменных.

Наблюдения за кормовым поведением птиц проводили, совершая регулярные экскурсии в их местообитаниях и записывая с помощью диктофона все элементы кормовой активности. Отмечали последовательность кормовых движений, или маневров (прыжок, полет, осматривание, трепещущий полет на одном месте, подвешивание к веткам, полет-погоня за насекомыми, клевок и др.). Длину и направление прыжков и полетов определяли "на глаз". В течение сезона наблюдали за поведением не менее 10 особей каждого вида. Продолжительность отдельных непрерывных наблюдений за кормовым поведением составляла от 5 с до 3 мин. Полученные данные переносили на бумагу и составляли интегрированную картину кормового поведения каждого вида, которая включала данные о наборе используемых птицами кормовых движений, соотношении прыжков и полетов различной длины и направлений, продолжительности осматривания (Fitzpatrick, 1980; Robinson, Holmes, 1982). Одним из наиболее важных показателей кормового поведения воробышных птиц служит последовательность выполнения ими кормовых движений (Хлебосолов, 1993; Дубровский и др., 1995.). Поэтому мы строили графические схемы кормового пове-

дения птиц, которые показывают частоту и последовательность выполнения ими характерных кормовых движений. Для того, чтобы упростить схему и выделить наиболее существенные последовательности, мы, как правило, включали в графическое изображение лишь те из них, которые следовали друг за другом с частотой не менее 10% (более подробно о способе построения графических схем кормового поведения птиц см. Хлебосолов, 1993). При обозначении различных элементов кормовых движений пользовались терминологией, предложенной в работах Холмса с соавторами (Holmes et al., 1979) и Фитцпатрика (Fitzpatrick, 1980) (см. также обзор Remsen, Robinson, 1990).

В течение всего сезона регистрировали агрессивные отношения между видами, а также проводили эксперименты по звуковой стимуляции птиц. Для этого записывали на магнитофон песни территориальных самцов и проигрывали их на охраняемых территориях противоположного вида. О характере межвидовых отношений косвенно судили на основании анализа взаимного расположения участков обитания птиц.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Численность и биотическое распределение птиц.** В зоне перекрывания ареалов соотношение численности зяблика и юрка закономерно изменяется с севера на юг. При этом численность зяблика повышается, а юрка снижается (Merikallio, 1951; Haartman, 1973; Jarvinen, Vaisanen, 1979). В районе исследований плотность населения этих двух видов была примерно равной. В наиболее продуктивных местообитаниях плотность населения зяблика составляла 16 пар/кв. км, юрка – 29 пар/кв. км. На модельной территории, расположенной на участке лишайникового сосновка, численность птиц была ниже – 9 пар/кв. км зяблика и 11 пар/кв. км юрка. Анализ результатов маршрутных учетов показал, что зяблики тяготеют к местообитаниям с достаточно сложной и разнообразной растительностью (смешанные сосново-елово-березовые леса). В таких биотопах численность зябликов превышала численность юрков (соотношение 1.3/1.0). В однородных, разреженных сосновках, или сосново-еловых лесах, наоборот, юрков было значительно больше (соотношение 1.0/1.9).

Анализ распределения индивидуальных территорий птиц на модельном участке выявил ту же закономерность. Охраняемые территории зябликов располагались в основном вдоль ручьев и на берегу озер, где произрастал смешанный сосново-елово-березовый лес с хорошо развитым подлеском. Участки обитания юрков включали чистые сосновые насаждения и более разнообразный лес в приручьевых ассоциациях. Однако,

он и (хотя бы) включая зяблик, птицы клюют израсходовав ими висцеральную аточескую энергию (один из видов хищных птиц, питающихся ящерицами, питается в основном ящерицами, которых в свою очередь птицы израсходуют на охоту). Тогда зяблики и юрки, которые не могут выжить без ящериц, становятся в свою очередь пищей для хищников.

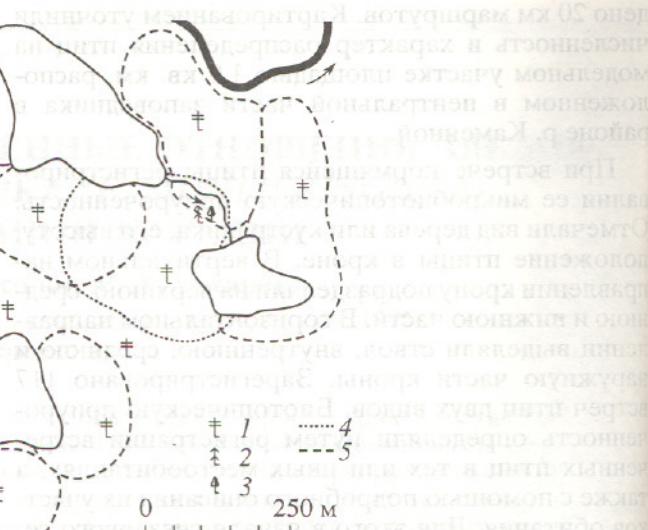
Наиболее интересно, что в модельном участке зяблики и юрки не только живут в одинаковых местообитаниях, но и имеют одинаковые территории. Каждый зяблик имеет свою территорию, которая включает в себя участок земли и деревья, на которых он гнездится. Каждый юрк также имеет свою территорию, которая включает в себя участок земли и деревья, на которых он гнездится.

Рис. 1. Схема охраняемых территорий зяблика и юрка на модельном участке:

1 – сосна, 2 – ель, 3 – береза, 4 – границы территории зяблика, 5 – границы территории юрка.

центры охраняемых территорий юрков были приурочены к участкам разреженного соснового леса, а берега ручьев служили границами территорий соседних пар. В переходных местообитаниях индивидуальные территории зябликов и юрков полностью перекрывались (рис. 1).

С помощью метода анализа главных компонент (АГК) попытались определить наиболее значимые переменные среды обитания, влияющие на выбор местообитаний зябликами и юрками. На рис. 2 показана ординация признаков в системе координат, определяемых первыми двумя компонентами АГК. Первая компонента объясняет основные различия между видами, связанные прежде всего с предпочтением определенных пород деревьев. Зяблик (Z) отчетливо тяготеет к



теет к местообитаниям, в которых присутствуют береза (B) и ель (E). Кроме того, местообитания зяблика положительно коррелируют с высокой концентрацией деревьев в первом и втором ярусах (NT) и разнообразием пород деревьев (NTS). Юрк (Yu) предпочитает держаться в сосновых насаждениях (S) с преобладанием высоких деревьев первого яруса (H1). Вторая компонента не поддается однозначной интерпретации. Птицы не обнаруживают каких-либо заметных различий по отношению к этой компоненте.

**Кормовое поведение.** Зяблики и юрки во время гнездового сезона предпочитают кормиться в кронах деревьев, в остальное время на земле (Eber, 1956; Newton, 1967, 1972; Angell-Jacobsen, 1980; Mikkonen, 1984). На земле птицы передвигаются прыжками или шагом. На ветвях перепархивают, прыгают или двигаются шагом вдоль толстых горизонтальных сучьев дерева (Промптов, 1956; Newton, 1967; Дольник, 1982). Принято считать, что кормовое поведение зябликов и юрков сходно (Newton, 1967; Lack, 1971; Cody, 1974).

Мы проводили исследования в период размножения. В это время оба вида кормились на деревьях. Наши наблюдения показывают, что способы кормежки зябликов и юрков несколько отличаются. Зяблики достаточно долго высматривают добычу (2–5 с), затем приближаются к ней шагом или прыжками в горизонтальном направлении и клюют. Иногда после высматривания пищи птицы совершают короткий полет в воздух (маневр: взлет-клевок-посадка) и склевывают жертву с листьев или веток, до которых они не могут дотя-

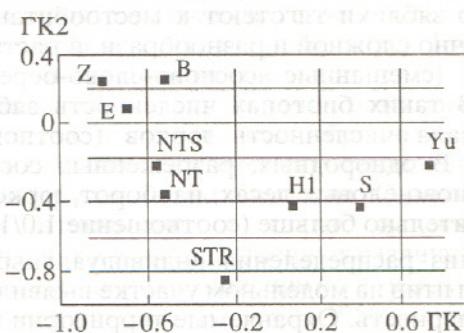


Рис. 2. Ординация зяблика и юрка по первым двум компонентам АГК; Z – зяблик, Yu – юрок, B – береза, E – ель, S – сосна, STR – наличие подлеска, H1 – высота деревьев первого яруса, NT – концентрация деревьев в первом и втором ярусах, NTS – разнообразие пород деревьев.

нуться. Сразу после клевка или нескольких дополнительных шагов по ветке они высматривают следующую добычу (рис. 3, а). Юрки, в отличие от зяблика, крайне редко передвигаются по веткам шагами и лишь изредка останавливаются для внимательного высматривания добычи. Большинство клевков юрки совершают после серии прыжков в горизонтальном или вертикальном направлениях, реже после коротких полетов или трепещущего полета на одном месте. После клевка птицы высматривают добычу (вероятно, не саму пищу, а перспективное направление движения) (1–3 с) или продолжают двигаться дальше с помощью горизонтальных или вертикальных прыжков (рис. 3, б).

Зяблики в течение всего периода наблюдений предпочитали кормиться на березе (90% регистраций), иногда кормились на сосне (8%) и ели (2%). Юрки охотно кормились как на березе (54%), так и на сосне (41%), реже на ели (5%). В начале гнездового сезона юрки отдавали предпочтение сосне, позже березе.

Зяблики кормились преимущественно в верхней и наружной частях кроны (рис. 4, а), юрки во внутренней части, ближе к стволу (рис. 4, б).

**Межвидовые отношения.** Мы не обнаружили агрессивных отношений между зябликами и юрками. Часто территориальные самцы двух видов пели в непосредственной близости друг от друга, однако конфликты между ними не возникали. Проигрывание на охраняемых территориях песен самцов противоположного вида не вызывало ответной реакции птиц. В то же время самцы зяблика и юрка бурно реагировали на песни птиц своего вида. Они сразу же появлялись возле экспериментатора, взъярившись перелетали с места на место в поисках предполагаемого соперника, непрерывно пели. Анализ взаимного расположения охраняемых территорий также свидетельствует об отсутствии межвидовой агрессивности между двумя видами. Индивидуальные участки зябликов и юрков были отчетливо приурочены к их предпочтительным биотопам. В переходных типах биотопов, пригодных для обитания обоих видов, охраняемые территории птиц широко перекрывались или полностью совпадали (рис. 1). Влияния межвидовых отношений на выбор территорий не наблюдалось.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших исследований свидетельствуют об определенных различиях в поведении и экологии зяблика и юрка, позволяющих этим видам занимать разные экологические ниши во время гнездового сезона.

Хорошо заметна разница в кормовом поведении, микробиотической и биотической при-

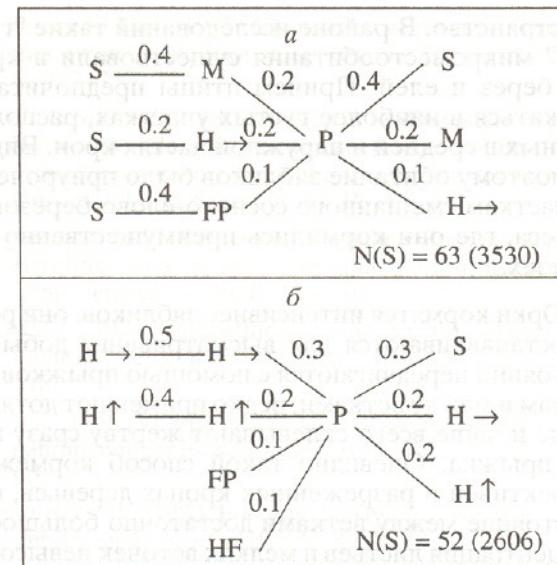


Рис. 3. Последовательность и частота кормовых маневров зяблика (а) и юрка (б): Р – клевок, М – передвижение шагом, Н – прыжок, FP – взлет-клевок-посадка, HF – трепещущий полет, S – осматривание, N(S) – число последовательностей кормовых движений, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифры на схеме обозначают вероятность следования кормовых маневров после предыдущих.

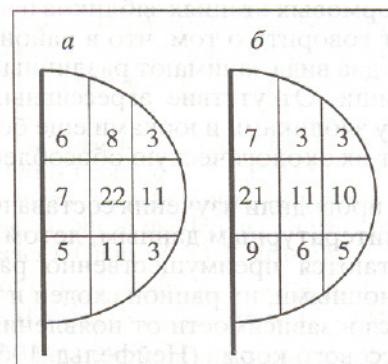


Рис. 4. Использование различных участков крон деревьев зябликом (а) и юрком (б). Цифрами обозначено число встреч.

уроченности птиц. Зяблики во время кормежки, как правило, неторопливо передвигаются (шагами) вдоль толстых веток деревьев, часто останавливаются для высматривания добычи, склевывают пищу (преимущественно дотягиваясь до нее) с окружающих веток и листьев. Лишь при кормежке на тонких ветках зяблики чаще передвигаются с помощью прыжков. По-видимому, такая манера кормежки наиболее эффективна в густых кронах деревьев, где расстояние между ветками небольшое, и вокруг толстых веток, служащих субстратом для передвижения птиц, образуется достаточно наполненное листьями и тонкими веточками

пространство. В районе исследований такие "гусиные" микроместообитания существовали в кроных берез и елей. Причем птицы предпочитали держаться в наиболее густых участках, расположенных в средней и наружной частях крон. Вероятно поэтому обитание зябликов было приурочено к участкам смешанного сосново-елово-березового леса, где они кормились преимущественно на березах.

Юрки кормятся интенсивнее зябликов, они редко останавливаются для выискивания добычи, постоянно передвигаются с помощью прыжков по веткам и между ветками, редко применяют дотягивание и чаще всего склевывают жертву сразу после прыжка. Очевидно такой способ кормежки эффективен в разреженных кронах деревьев, где расстояние между ветками достаточно большое и концентрация листьев и мелких веточек невысока. Такие условия характерны для крон сосны, где часто кормились юрки. При этом птицы предпочитали кормиться во внутренних, менее густых частях кроны. Поэтому в районе исследований разреженные сосняки служили подходящими местообитаниями для юрков.

Таким образом, мы обнаружили существенные различия в кормовом поведении и предпочитаемых кормовых стациях зябликов и юрков. Это позволяет говорить о том, что в районе исследований эти два вида занимают различные экологические ниши. Отсутствие агрессивных отношений между зябликами и юрками еще больше подчеркивает их экологическую обособленность.

Мы не проводили изучения состава пищи птиц. Судя по литературным данным, летом зяблики и юрки питаются преимущественно различными беспозвоночными, их рацион сходен и постоянно изменяется в зависимости от появления того или иного массового корма (Нейфельд, 1961; Newton, 1967; Lack, 1971; Jarvinen, Vaisanen, 1979; Дольник, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983). Поэтому состав пищи вряд ли может существенно влиять на характеристику ниш этих видов.

Результаты исследования свидетельствуют об отсутствии интенсивной конкуренции между видами и их независимом биотопическом и географическом распространении. Ярвинен и Вайсанен (Jarvinen, Vaisanen, 1979) проанализировали различные факторы, влияющие на изменение границ ареалов зяблика и юрка, и пришли к выводу об отсутствии компенсаторного изменения численности видов в зоне перекрывания ареалов. Граница распространения зяблика остается сравнительно постоянной, а ареал юрка колеблется. Они предположили, что межвидовая конкуренция не влияет на географическое распространение видов, а определяющее значение имеет характер местообитаний.

По-видимому, ареалы зяблика и юрка определяются наличием местообитаний, в которых структура кормовых субстратов или микроместообитаний соответствует особенностям их кормового поведения. При этом предпочитаемые биотопы зависят не от состава древостоя, а от структуры растительности. В районе наших исследований основными местообитаниями юрков служили разреженные сосновые леса без подлеска. На севере Скандинавии юрки населяют не только сосновые и смешанные, но также и горные березовые леса (Hogstad, 1975; Angell-Jacobsen, 1980; Jarvinen, Rajasarkka, 1992), где они предпочитают участки высоких деревьев с хорошо развитой кроной и отсутствием подлеска (Angell-Jacobsen, 1980). На северо-востоке Азии в Магаданской обл. юрки обитают в высокоствольных пойменных тополевых лесах (наши данные). Кроны деревьев в таких типах леса раскидистые, разреженные и поэтому удобны для кормежки юрков. Зяблики обитают в самых разных биотопах и кормятся на разных видах деревьев (Newton, 1967; Дольник, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983). Очевидно для них архитектоника деревьев и ярусность леса, обеспечивающая необходимую "густоту" крон, при выборе местообитаний играет большую роль, чем видовой состав растительности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших исследований позволяют предположить, что зяблики и юрки, обладая различным кормовым поведением, предпочитают кормиться в разных местообитаниях и в результате занимают разные экологические ниши. Между ними отсутствует конкуренция, и географический ареал видов определяется характером распространения их предпочитаемых местообитаний. Однако при знакомстве с биологией этих птиц возникает много вопросов, касающихся не только взаимоотношения двух видов, но и более общих проблем организации сообществ и фундаментальных адаптаций птиц. Например, нетрудно представить, что северная граница распространения зяблика ограничена неблагоприятными климатическими условиями, препятствующими формированию достаточно густой растительности или обильной кормовой базы. Однако неясно, что мешает юрку обитать в более южных районах Европы, например в сосновых борах или дубравах, структура которых внешне напоминает сосновые леса в районе наших исследований. Не исключено, что причиной этого служит конкуренция с другими европейскими видами птиц. Так, были обнаружены свидетельства существования конкуренции между юрком и пеночкой-весничкой (*Phylloscopus trochilus*) (Hogstad, 1975; Angell-Jacobsen, 1980). Возможно, что в южных районах

подходящие для обитания юрка биотопы занимают более конкурентоспособный в данных условиях вид. При этом важное значение могут иметь не только различия в кормовом поведении птиц, но и другие адаптации, связанные с климатом, условиями гнездования, использованием нестабильных кормовых ресурсов и т.д. Например, Хогстад (Hogstad, 1975), Энгел-Якобсен (Angell-Jacobsen, 1980), Микконен (Mikkonen, 1981, 1983, 1985) обнаружили целый ряд особенностей биологии юрка, свидетельствующих о его адаптации к жизни в нестабильных условиях окружающей среды — слабую привязанность к местам гнездования, колебания численности в зависимости от обилия корма в начале гнездования, большой промежуток времени между прилетом и установлением охраняемых территорий. Возможно, эти адаптации позволяют юрку выигрывать конкуренцию с другими видами в северных районах, а в более южных местообитаниях он менее конкурентоспособен. Сравнительное изучение поведения и экологии зябликов и юрков в зоне их совместного обитания, в других частях их ареалов, а также анализ взаимоотношений с другими видами птиц представляет значительный интерес для изучения их биологии и механизмов формирования сообществ птиц.

Авторы выражают глубокую благодарность В.М. Константинову, С.В. Тархову, М. Менконнену, О.А. Манзадей, С.В. Аверичевой, Н.М. Веневцевой, У.В. Вотриной, С.В. Кудряшову, Н.И. Макаровой, М.М. Месенко, И.Е. Недиковой, М.В. Полонской, Д.Б. Сухановой за помощь в организации экспедиции, сборе и обработке полевых материалов, подготовке рукописи к печати. Работа проведена благодаря финансовой поддержке Московского государственного педагогического института и заповедника "Костомукшский".

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дольник В.Р., 1982. Популяционная экология зяблика. Труды Зоол. Ин-та. Т. 90. Л.: Наука. С. 1–301.
- Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М., 1995. Математическая модель описания кормового поведения птиц // Успехи соврем. биол. Т. 115. Вып. 1. С. 97–105.
- Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. 1988. Ч. 1. / Ред. В.Е. Соколов, Е.Е. Сырочековский М.: Мысль. С. 1–287.
- Мальчевский А.С., Пушкинский О.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 2. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. С. 1–504.
- Нейфельдт И.А., 1961. Питание воробышных птиц в южной Карелии // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 3. С. 416–426.
- Промтров А.Н., 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробышных птиц. М.: Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–311.
- Хлебосолов Е.И., 1993. Стереотип кормового поведения птиц // Успехи совр. биол. Т. 113. Вып. 6. С. 717–730.
- Angell-Jacobsen B., 1980. Overlap in feeding aftern between Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Brambling *Fringilla montifringilla* in two forest habitats in western Norway // Ornis Scand. V. 11. P. 146–154.
- Bergman G., 1952. Revier und Verhalten eines ungepaarten Bergfinkenmannschens (*Fringilla montifringilla* L.) // Ornis Fennica. V. 29. P. 105–107.
- Cody M.L., 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton: Princeton University Press. P. 1–318.
- Eber G., 1956. Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvogel // Biol. Abh. V. 13/14. P. 1–60.
- Fitzpatrick J.W., 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers // Condor. V. 82. P. 43–57.
- Haartman L., 1973. Changes in the breeding bird fauna of North Europe // Breeding biology of birds. Washington D.C.: National Acad. Sciences. P. 448–481.
- Hogstad O., 1975. Interspecific relations between Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) and Brambling (*Fringilla montifringilla*) // Norw. J. Zool. V. 23. P. 223–234.
- Holmes R.T., Bonney R.E.Jr., Pacala S.W., 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. V. 60. P. 512–520.
- Jarvinen O., Rajasarkka A., 1992. Population fluctuations in two northern land bird communities: effects of habitat, migration strategy and nest site // Ornis Fennica. V. 69. P. 173–183.
- Jarvinen O., Vaisanen R.A., 1976. Finnish line transect censuses // Ornis Fennica. V. 53. P. 115–118. – 1979. Climatic changes, habitat changes, and competition: dynamics of geographical overlap in two pairs of congeneric bird species // Oikos. V. 33. P. 261–271.
- Lack D., 1971. Ecological isolation in birds. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. P. 1–404.
- Merikallio E., 1951. Der Einfluss der letzten Warmperiode (1930–49) auf die Vogelfauna Nordfinnlands // Proc. X Int. Ornithol. Congr. Uppsala. P. 484–493.
- Mikkonen A.V., 1981. The time of spring migration of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in northern Finland // Ornis Scand. V. 12. P. 194–206. – 1983. Breeding site tenacity of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in northern Finland // Ornis Scand. V. 14. P. 36–47. – 1984. Spring flocking of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in northern Finland // Ornis Fennica. V. 61. P. 33–53. – 1985. Establishment of breeding territory by the chaffinch, *Fringilla coelebs*, and the brambling, *F. montifringilla*, in northern Finland // Ann. Zool. Fennici. V. 22. P. 137–156.
- Newton I., 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches // Ibis. V. 109. P. 33–96. – 1972. Finches. L.: Collins. P. 1–288.
- Remsen J.V.Jr., Robinson S.K., 1990. A classification scheme for foraging behavior in terrestrial habitats // Studies in Avian Biology. № 3. P. 144–160.

Robinson S.K., Holmes R.T., 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // Ecology. V. 63. P. 1918–1931.

Udvardy M.D.F., 1956. Observations on the habitat and territory of the chaffinch, *Fringilla c. coelebs* L., in Swedish Lapland // Arkiv for Zoolgi. V. 9. P. 769–775.

## TROPHIC AND SPATIAL RELATIONS OF CHAFFINCH (*FRINGILLA COELEBS*) AND BRAMBLING (*FRINGILLA MONTIFRINGILLA*) IN NORTH-WESTERN KARELIA

E. I. Khlebosolov, R. A. Zakharov

Moscow State Pedagogical University, Moscow, 129243 Russia

Biology of chaffinch and brambling was studied in the area of their geographical range overlap in north-western Karelia. No interspecific aggression and substantial differences in foraging behaviour and habit preferences between the species have been discovered. The chaffinch and the brambling are suggested to be ecologically well separated species. They occupy different ecological niches, and their distribution is related to the appropriate structure of habitats where the birds can forage effectively.